

Historisches Wörterbuch der Biologie

Band 2 Ge–O

Geschichte und Theorie der
biologischen Grundbegriffe

G e o r g T o e p f e r

J.B.METZLER



J.B.METZLER

This page intentionally left blank

Georg Toepfer

Historisches Wörterbuch der Biologie

Geschichte und Theorie
der biologischen Grundbegriffe

Band 2:
Gefühl – Organismus

Verlag J. B. Metzler
Stuttgart · Weimar

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Gesamtwerk:

978-3-476-02316-2

Band 2:

ISBN 978-3-476-02318-6

ISBN 978-3-476-00455-0 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-476-00455-0

© 2011 Springer-Verlag GmbH Deutschland
Ursprünglich erschienen bei J.B. Metzler'sche
Verlagsbuchhandlung
und Carl Ernst Poeschel Verlag GmbH in Stuttgart 2011

www.metzlerverlag.de
info@metzlerverlag.de

Dieses Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Inhaltsverzeichnis

Band 1

Einleitung	xiii
Artikelverzeichnis	il
Wortverzeichnis	1
Abbildungsverzeichnis	lxxv
Tabellenverzeichnis	xciii

Analogie	1
Anatomie	13
Anpassung	22
Art	61
Arterhaltung	132
Bakterium	141
Balz	152
Bedürfnis	156
Befruchtung	167
Bewusstsein	172
Bioethik	205
Biogeografie	231
Biologie	254
Biosphäre	296
Biotop	305
Biozönose	320
Brutpflege	344
Diversität	351
Einzeller	366
Empfindung	373
Entwicklung	391
Entwicklungsbiologie	438
Ernährung	442
Ethologie	461
Evolution	481
Evolutionsbiologie	540
Feld	553
Form	558
Fortpflanzung	577
Fortschritt	606
Fossil	627
Funktion	644
Ganzheit	693

Band 2

Gefühl	1
Gen	15
Generationswechsel	49
Genetik	54
Genotyp/Phänotyp	59
Geschlecht	72
Gewebe	91
Gleichgewicht	98
Hierarchie	117
Homologie	131
Individuum	159
Information	181
Instinkt	195
Intelligenz	215
Koexistenz	231
Kommunikation	244
Konkurrenz	277
Krankheit	290
Kreislauf	302
Kultur	340
Kulturwissenschaft	374
Künstliches Leben	399
Lamarckismus	409
Leben	420
Lebensform	484
Lebensgeschichte	497
Lernen	507
Mensch	520
Metamorphose	573
Mimikry	592
Modifikation	606
Molekularbiologie	611
Morphologie	624
Mutation	655
Nische	669
Ökologie	681
Ökosystem	715
Organ	746
Organisation	754
Organismus	777

Band 3

Parasitismus	1
Pfl	
Phylognese	34
Physiologie	88
Pilz	106
Polymorphismus	111
Population	114
Räuber	136
Regeneration	142
Regulation	148
Rekombination	200
Rolle, ökologische	203
Schlaf	211
Schutz	221
Selbstbewegung	231
Selbstdarstellung	246
Selbsterhaltung	254
Selbstorganisation	271
Selektion	305
Sozialverhalten	378
Spiel	402
Stoffwechsel	410
Symbiose	426
Systematik	443
Taxonomie	469
Tier	494
Tod	510
Typus	537
Umwelt	566
Urzeugung	608
Vererbung	620
Verhalten	653
Virus	688
Vitalismus	692
Wachstum	711
Wahrnehmung	717
Wechselseitigkeit	738
Zelle	764
Zweckmäßigkeit	786

Gefühl

Das seit dem 17. Jahrhundert gebräuchliche Substantiv ›Gefühl‹ ist abgeleitet von dem Verb ›fühlen‹ (mhd. ›vüelen‹, ahd. ›fuolen‹), das zunächst allein ›tasten‹ bedeutet und seit dem 18. Jahrhundert auch auf seelische Empfindungen übertragen wird.

Emotion

Das im Englischen und den romanischen Sprachen verbreitete Wort ›emotion‹ wird als Entlehnung aus dem Französischen seit dem frühen 17. Jahrhundert auch im Deutschen verwendet. Es ist abgeleitet von dem lateinischen Verb ›emovere‹ »herausbewegen, emporwühlen«, das wiederum von ›movere‹ »bewegen« abstammt.

Erst seit Beginn des 19. Jahrhunderts etabliert sich die psychologische Bedeutung als semantischer Kern des Begriffs (Miller 1808: »emotion, and passions of the mind«¹). Einflussreich für die Verbreitung ist die systematische Verwendung des Begriffs an Stelle von ›passion‹ und ›affection‹ in den 1820 gedruckten Vorlesungen T. Browns. Darin definiert Brown Emotionen als lebhafte Gefühle, die sich aus der Vorstellung gegenwärtiger oder erinnelter Gegenstände ergeben (»vivid feelings, arising immediately from the consideration of objects, perceived, or remembered, or imagined, or from other prior emotions«).² Er bestimmt die Emotionen als dritte mentale Kategorie neben den intellektuellen Zuständen und den sich aus sinnlicher Wahrnehmung äußerer Objekte unmittelbar ergebenden Empfindungen (»[Emotions] form truly a separate order of the internal affections of the mind, – as distinct from the intellectual phenomena, as the class, to which they both belong, is distinguishable from the class of external affections, that arise immediately from the presence of objects without«).³ Der Ausdruck bezieht sich also auf Bewegungen des Gemüts; er wird meist für den äußerlich wahrnehmbaren Aspekt im Gegensatz zu dem Gefühl als subjektiver Empfindungsqualität verwendet.

Den Status eines Terminus der Psychologie erlangt ›Emotion‹ erst am Ende des 19. Jahrhunderts, u.a. unter dem Einfluss von W. James Aufsatz ›What is an emotion?‹ (1884).⁴

Antike: Lust und Unlust

Ein allgemeiner Terminus für den Begriff des Gefühls ist in der Antike nicht vorhanden. Der Ausdruck

Ein Gefühl ist ein individuelles (subjektives) Erleben von bestimmter Qualität, dem ein körperlicher (neuro-naler) Zustand entspricht und das eine Disposition für ein bestimmtes Verhalten einschließt.

Gefühl (17. Jh.) 1

Selbstgefühl (Basedow 1764) 10

Stimmung (Lorenz 1931) 9

Stimmungsübertragung (Lorenz 1935) 10

limbisches System (MacLean 1952) 10

für »Leidenschaft« (griech. παθος; lat. ›passio‹) entspricht am meisten dem neuzeitlichen Begriff des Gefühls. Betont wird mit diesem Wort der Unterschied zwischen dem aktiven Tun und dem passiven Erleiden einer Sache. Einer verbreiteten antiken Anschauung gemäß sind die Gefühle eine Art Macht, in deren Einflussbereich ein Lebewesen geraten kann oder zu der es hinzutritt. H. Schmitz beschreibt 1989 die Gefühle in diesem Sinne als »teils weite, aber richtungslose« oder »teils gerichtete, aber gegenstandslose [...] Atmosphären, die den Menschen leiblich ergreifen, ihn passivieren, ev. besessen machen«.⁵

Nach Platon ist die Leidenschaft mit Lust oder Schmerz verbunden.⁶ Er bringt diese beiden Aspekte mit dem Verlassen eines natürlichen Zustandes (Schmerz) bzw. der Wiederherstellung dieses Zustandes (Lust) in Zusammenhang⁷ und illustriert dies durch die Gefühle bei der Abwesenheit bzw. Erfüllung der körperlichen Grundbedürfnisse nach Nahrung (Hunger), Flüssigkeit (Durst) und Wärme (Frieren). Neben den auf einen gegenwärtigen Empfindungszustand bezogenen Gefühlen der Lust und des Schmerzes stellt Platon die auf einen zukünftigen Zustand bezogenen Gefühle der »Furcht« und »Zuversicht« (zusammen die »Erwartung«)⁸, so dass sich insgesamt ein Viererschema der emotionalen Grundeinstellungen ergibt, das insbesondere von der Stoa aufgegriffen wird (der »Tetrachord« der »vier Hauptaffekte«)⁹ (vgl. Tab. 100). Platon formuliert auch bereits das Programm einer näheren Bestimmung und Klassifikation der Gefühle.¹⁰ Er führt dieses Programm aber selbst nicht aus, wohl u.a. deshalb nicht, weil er den Gefühlen einen nur untergeordneten Status zuschreibt: Selbst die Lust sei nicht »das Gute«¹¹, und die Gefühle würden den Menschen insgesamt in eine der Vernunft entgegengesetzte Richtung ziehen¹². Es stimmt mit dieser Einordnung der Gefühle zusammen, dass Platon sie nicht als geistige Prozesse versteht, sondern sie aus physiologischen Prozessen erklärt: Im ›Timaios‹ deutet er sie als Bewegungen der Säfte im Körper.¹³

Eine ausführliche Thematisierung erfahren die Gefühle des Menschen auch bei Aristoteles. Er führt sie ein, nicht indem er eine allgemeine Definition liefert, sondern indem er Listen derjenigen Empfindungen gibt, die mit Lust und Schmerz verbunden

		zeitliche Dimension	
		gegenwärtig	zukünftig
evaluative Dimension	positiv	Lust	Begierde
	negativ	Schmerz	Furcht

Tab. 100. Kreuzklassifikation der obersten Gattungen von Emotionen nach ihrem evaluativen und temporalen Aspekt. Das Grundmuster dieser Einteilung geht auf Platon zurück (Nomoi 644c-d); aufgegriffen wird es als »Tetrachord« (Ariston) der »vier Hauptaffekte« besonders in der Stoa.

sind (vgl. Tab. 101).¹⁴ Die leidenschaftlichen Gefühle des Menschen gehören nach Aristoteles zwar dem nicht vernünftigen Teil der Seele an, sie sind aber trotzdem der Vernunft zugänglich und können durch diese verändert werden¹⁵ – eine in der Antike verbreitete Auffassung, die u.a. auch Epikur teilt¹⁶. Im stoischen Denken wird diese Position durch die enge Verbindung von Emotionen mit Urteilen und besonders mit dem Ideal des stoischen Weisen, der über keine Leidenschaft verfügt (»ἀπαθής«), ins Extrem getrieben.¹⁷ Ungeachtet der geringen Wertschätzung, die den Emotionen im stoischen Denken zuteilwerden, finden sich in der Stoa die differenziertesten Systematisierungen von Gefühlen. So unterscheidet Chrysipp 79 Emotionen und klassifiziert diese in Gattungen, Arten und Unterarten (darunter 27 Arten

<i>Ethica Nicom.</i>	<i>Ethica Eudem.</i>	<i>De anima</i>	<i>Rhetorik</i>
Begierde	Begierde		
Zorn	Zorn	Zorn	Zorn
Furcht	Furcht	Furcht	Furcht
Zuversicht		Zuversicht	
Neid			Neid
Freude		Freude	
Freundlichkeit		Freundlichkeit	Freundlichkeit
Hass		Hass	Hass
Sehnsucht			
Ehrgeiz			Ehrgeiz
Mitleid		Mitleid	Mitleid
	Scham		Scham
		Sanftmut	Sanftmut
			Dankbarkeit
			Entrüstung

Tab. 101. Vier Aufzählungen von Emotionen bei Aristoteles (Reihenfolge teilweise verändert). Auffallend ist das Fehlen der Gefühle von Ekel, Trauer und Überraschung in diesen Listen (aus *Ethica Nicomachea* 1105b21-23; *Ethica Eudemica* 1220b12-14; *De anima* 403a16-18; *Rhetorik* II, 2-11; Übersetzung der Termini nach Krajczynski, J. & Rapp, C. (2009). *Emotionen in der antiken Philosophie. Definitionen und Kataloge*. In: Harbsmeier, M. & Möckel, S. (Hg.). *Pathos, Affekt, Emotion. Transformationen der Antike*, 47-78: 64f.).

der Begierde, 25 Arten des Schmerzes und fünf Arten der Lust).¹⁸

Nach verbreiteter antiker Auffassung bildet die Polarität von zwei Prinzipien, die *Liebe* und *Hass* oder *Lust* und *Unlust* genannt werden, den Grund für die Bewegung der Dinge und Lebewesen (so schon Empedokles¹⁹). Die Gefühle erscheinen also als motivierende Gründe des Handelns. Auch als Maßstab für das Zuträgliche und Schädliche werden sie verstanden.²⁰ Die Gefühle gelten dabei häufig als etwas den Tieren und Menschen Gemeinsames: In seinen elementaren Gefühlen des Genusses bei der Ausführung der lebensdienlichen Funktionen des Essens, Trinkens, Schlafens und Sich-Fortpflanzens unterscheide sich der Mensch nicht von den Tieren, heißt es bei Xenophon.²¹ Platon bestimmt die Lust als die Kompensation eines Mangelzustandes des Körpers; so sei der Hunger Anzeichen für die Leere des Magens und das Aufnehmen der Nahrung sei mit Lust verbunden, weil dadurch der Körper wieder in seinen natürlichen, ausgeglichenen Zustand versetzt werde.²² Nach Aristoteles steht das Gefühl der Lust in Verbindung mit dem Nützlichen und wird von einem Lebewesen angestrebt; die Unlust sei dagegen mit dem Schädlichen verbunden und werde gemieden.²³ Nicht nur der Mensch fühlt die Lust und Unlust; sie ist nach Aristoteles vielmehr allen Sinnenwesen gemeinsam.²⁴ An verschiedenen Stellen spricht Aristoteles ausdrücklich von der Furcht bei Tieren.²⁵ Es liege in der Natur jedes Lebewesens, seine natürliche Lust zu suchen.²⁶ Eine Interpretation der Gefühle im Sinne ihrer Lebensdienlichkeit ist für die Antike insgesamt kennzeichnend. Schon Xenophon ist der Meinung, die auf Selbsterhaltung gerichteten Lebensfunktionen (wie z.B. Ernährung und Schlaf) seien mit einem Gefühl der Lust verbunden, damit die Lebewesen ihre Selbsterhaltung anstreben.²⁷

Auf die späteren Kognitionstheorien der Gefühle weisen die antiken Erörterungen von Gefühlen (besonders bei Aristoteles) voraus, insofern den Gefühlen neben einer Empfindungskomponente immer auch ein Urteil über Tatsachen oder Werte zugeschrieben wird (s.u.).

Auf die späteren Kognitionstheorien der Gefühle weisen die antiken Erörterungen von Gefühlen (besonders bei Aristoteles) voraus, insofern den Gefühlen neben einer Empfindungskomponente immer auch ein Urteil über Tatsachen oder Werte zugeschrieben wird (s.u.).

Stoa und Mittelalter: Selbsterhaltung

Im Anschluss an die älteren Vorstellungen werden in der Stoa die Gefühle von Lust und Schmerz als allgemeine Mittel zur Selbsterhaltung der Lebewesen interpretiert.²⁸ Seneca deutet die Gefühle von Genuss und Schmerz als Ausdruck einer universalen *Sorge für mich*

(»cura mei«), die als ein erster Trieb allen Lebewesen angeboren sei.²⁹ Weil die Affekte nach stoischer Lehre unmittelbar in einen funktionalen und evaluativen Kontext eingebunden sind, ähneln sie den Urteilen in Erkenntnisprozessen. Über Gefühle erfolgt eine evaluative Kategorisierung von Wahrnehmungsinhalten. In der stoischen Theorie der Gefühle kann daher einer der philosophiehistorischen Ursprünge der wirkmächtigen kognitiven Theorie der Affekte gesehen werden.³⁰

Unter dem Einfluss der stoischen Lehre der Selbsterhaltung stehen auch die frühen christlichen und mittelalterlichen Deutungen der Gefühle. Augustinus sieht selbst im Schmerz eine wunderbare Kraft der Seele, die den Körper erhält und die Tiere vor unüberlegtem Handeln bewahrt.³¹ Nach Avicenna ist mit der sinnlichen Wahrnehmung auch bei Tieren häufig noch ein verborgenes Vermögen (»vires occultae«) verbunden, das ein komplexes Wissen von einem Gegenstand vermittelt. Avicenna führt für dieses mit einer Wahrnehmung verknüpfte häufig evaluative Moment den Begriff der *intentio* ein und erläutert es in einem viel diskutierten Beispiel: »Das Schaf erfasst zum Beispiel eine *intentio*, die es vom Wolf hat, nämlich, dass es ihn fürchten und vor ihm fliehen muss, obwohl dies keinesfalls von den Sinnesvermögen erfasst wird.«³² Über die *intentio* werden also auch nicht unmittelbar anwesende, aber für die biologischen Bedürfnisse eines Tieres hoch relevante evaluative Aspekte eines wahrgenommenen Gegenstandes vermittelt, z.B. das Bedrohungspotenzial im bloßen Bild eines Wolfs. Albertus Magnus differenziert in diesem Zusammenhang später explizit zwischen dem unmittelbaren Wahrnehmungsaspekt (»forma«) von Gegenständen und dem mit ihnen verbundenem Sinngehalt (»intentio«).³³ Auch wenn Affekte bei Tieren eine evaluative Kategorisierung von Wahrnehmungsinhalten vornehmen (und sie sich dabei irren können), sind sie damit aber noch nicht als Urteile im strengen Sinne zu verstehen. Denn es fehlt die Fähigkeit zum begrifflichen Abwägen der Inhalte und der darüber erfolgenden Distanzierung von der unmittelbaren Wahrnehmung.³⁴ Nach Albert können sich Tiere also in affektiven Zuständen befinden, ohne über Begriffe und Urteile zu verfügen. Die Furcht eines Schafs bei der Wahrnehmung eines Wolfs würde ihm z.B. nur als unmittelbares Erleben, nicht aber als Urteil zur Verfügung stehen. Gefühle stellen in dieser Hinsicht also unterbewusste und vorbegriffliche situationsbewertende und unmittelbar verhaltensauslösende Einstellungen dar. Analog zu den im funktionalen Kontext des Schutzes stehenden Furchtreaktionen von Tieren erklärt Albert die mit der



Abb. 174. Stimmungsausdruck eines Schimpansen (aus Kohts, N. (1935). [*Infant ape and human child*]. *Trudy muzeja; Gosudarstvennyj Darvinovskij Muzej* (=Scientific Memoirs of the Museum Darwinianum in Moscow; russ.) 3, 1: Taf. IX, Fig. 2).

Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung verbundenen Bewegungen der Tiere mittels eines Lustgefühls. Weil sie die obersten biologischen Funktionen der Selbst- und Arterhaltung betreffen, sind die mit Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung verbundenen Verhaltensweisen nach Albert mit dem größten Lustgefühl verbunden (»natura ordinavit nutrimentum propter salvationem individui et opus venereum [coitus sive generatio] propter salvationem speciei. Et ideo istis operationibus natura adiuncit maximas delectationes, et quanto magis intendit salvationem speciei quam individui, tanto maiorem delectationem ordinavit in opere venereo quam in opera nutritiva«).³⁵

Im Mittelalter entfaltet sich eine breit geführte Debatte über Gründe und kognitive Dimensionen der Gefühle, bei der der Vergleich zwischen Mensch und Tier immer wieder als Prüfstein der Theorien herangezogen wird.³⁶ Die mittelalterliche Diskussion der Gefühle steht also nicht allein im christlichen Kontext einer Selbstdisziplin und Affektkontrolle, sondern bemüht sich auch um naturalistische Gefühlstheorien. Auffallend ist dabei, dass der im 20. Jahrhundert am meisten diskutierte Aspekt der Gefühle, ihr qualitativer Empfindungsaspekt, also das spezifische, nur in der Ersten-Person-Perspektive erlebbare Sich-Anfühlen einer Emotion, kaum eine Rolle spielt.³⁷

Frühe Neuzeit: Tierautomaten

Auch in der Neuzeit wird die Lehre von den Gefühlen der Lust und Unlust vielfach mit dem Streben nach Selbsterhaltung in Verbindung gebracht: N. Malebranche formuliert es 1672 so, dass auch die Sinne des Menschen (»nos sens«) allein für die Erhaltung

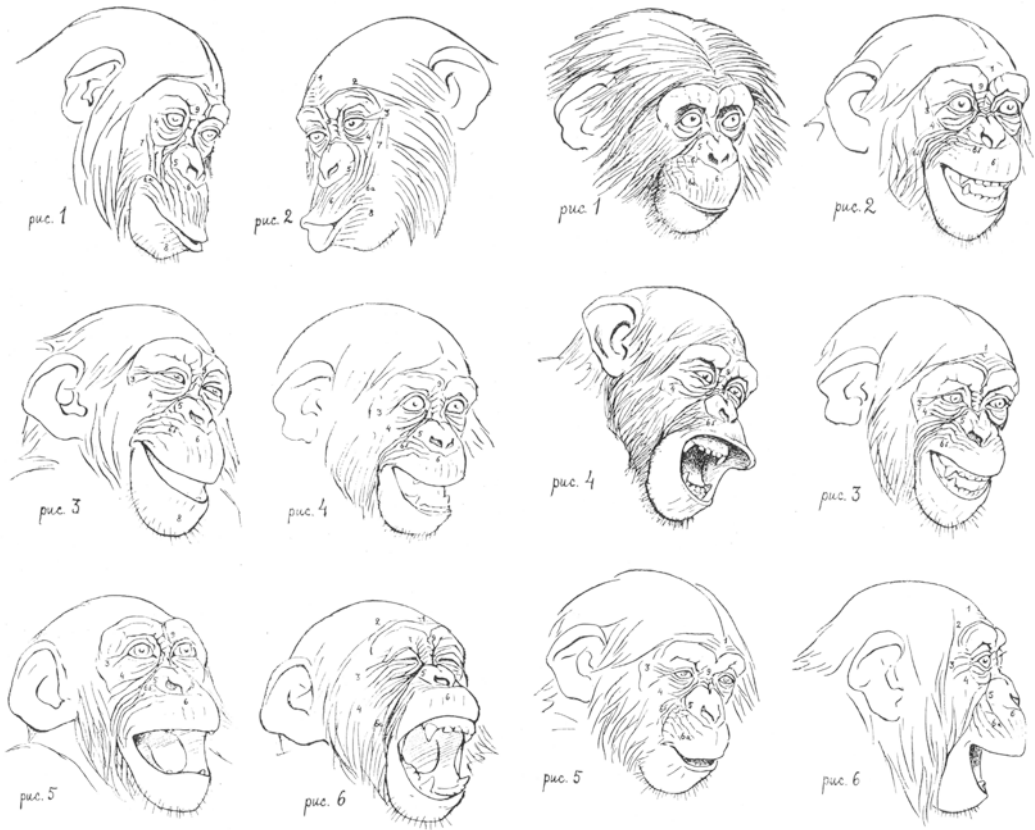


Abb. 175. Gesichtsausdruck eines jungen Schimpansen in verschiedenen Gefühlszuständen. Gleiche Falten im Gesicht sind durch gleiche Zahlen markiert. Die gleiche Falte kann also in unterschiedlichen Kontexten eine andere Bedeutung haben; entscheidend für den Signalwert des Gesichtsausdruck ist die Konstellation der Falten zueinander, also der Gesamteindruck. linke Spalten: 1 Aufmerksamkeit, 2 Erregung, 3 Grinsen, 4 Lachen, 5 Weinen, 6 Furcht; rechte Spalten: 1 Schrecken, 2 Zorn, 4 Aufregung, 3 Ekel, 5 Erstaunen, 6 Lächeln (aus Kohls, N. (1935). [Infant ape and human child]. Trudy muzeja; Gosudarstvennyj Darvinovskij Muzej (=Scientific Memoirs of the Museum Darwinianum in Moscow; russ.) 3, 1: Taf. VII-VIII).

des Körpers gegeben seien (»donnez seulement pour la conservation de notre corps«).³⁸ Selbst das Gefühl des Schmerzes sei vorteilhaft, weil es zum Schutz beitrage. Trotz dieser biologischen Interpretation der Gefühle spricht Malebranche den Tieren zumindest gelegentlich Gefühle wie Schmerz und Lust ab und sieht sie als reine Maschinen (»Ils mangent sans plaisir, ils crient sans douleur [...] ils evitent machinalement & sans crainte, tout ce qui est capable de les détruire«).³⁹ Er steht damit in der Tradition einiger Cartesianer, die den Tieren jedes Gefühl aberkennen und ihre Schmerzensschreie mit den Lauten von schlecht geöhlten Maschinen vergleichen – ein Vergleich, der auf das Vorwort zur posthumen Ausgabe von Descartes' Schrift über den Menschen aus dem Jahr 1664 zurückgeht und in den 1670er Jahren von J. Rohault

und I.G. Pardies aufgegriffen wird.⁴⁰ Descartes selbst vergleicht die Tiere zwar wiederholt mit Maschinen, er spricht ihnen aber sehr wohl eine Sinnlichkeit (»sensus«) zu; allein der Verstand und die Sprache fehlen ihnen seiner Meinung nach (↑Bewusstsein; Intelligenz; Kommunikation).⁴¹ Neben den unmittelbar mit den Lebensfunktionen zusammenhängenden Gefühlen (z.B. Hunger, Durst und Furcht) schreibt er den Tieren zumindest in einer Passage auch abgeleitete Gefühle wie Angst (»crainte«), Hoffnung (»esperance«) und Freude (»ioye«) zu.⁴² An anderer Stelle reserviert Descartes aber selbst die elementaren Gefühle für den Menschen. So schreibt er in einem Brief an Mersenne von 1640, der Schmerz sei allein im Verstand gegeben (»la douleur n'est que dans l'entendement«) und die Tiere hätten daher

keinen Schmerz im eigentlichen Sinne (»la douleur proprement dite«).⁴³ Beim Menschen gehen die Empfindungen von Hunger, Durst und Schmerz nach Descartes aus einer Vermischung des Geistes mit dem Körper hervor; sie gelten ihm als undeutliche Formen des Denkens und repräsentieren quasi die animalische Seite der *res extensa* in der menschlichen Natur.⁴⁴ Auch J. Locke deutet die Gefühle funktional und betrachtet es als Aufgabe des Schmerzes, den Körper vor den Gefahren eines Gegenstandes zu warnen und ihn zum Zurückziehen zu veranlassen.⁴⁵

Gefühle bei Pflanzen?

Die klassische Position verbindet den Begriff des Gefühls mit Lebenserscheinungen des Menschen und allenfalls mit denen von Tieren. Gefühle stehen in enger Bindung zur Sinnlichkeit und Wahrnehmungsfähigkeit, und weil diese den Pflanzen und niederen Tieren abgesprochen wurde, galten sie auch als frei von Gefühlen. Gegen diese rein mechanistische Theorie des Pflanzenlebens wendet der Mediziner M. Alberti, ein Schüler von G.E. Stahl, 1721 ein, »daß die Pflanzen ein Gefühl haben«.⁴⁶ Die Gefühle der Pflanzen erschließen sich nach Alberti nicht ausgehend von den menschlichen Gefühlen, sondern ergeben sich vielmehr aus der Ordnung und Ökonomie



Abb. 176. Sechs »Grundemotionen« des Menschen, die einem bestimmten Gesichtsausdruck entsprechen. Diese Grundemotionen gelten als universell und treten selbst bei taubblinden Menschen auf. Von links nach rechts: Wut, Ekel, Angst, Trauer, Freude, Überraschung (nach P. Ekman; aus Grammer, K. (1993/95). *Signale der Liebe*: 117).

ihres Lebens. Die Pflanzengefühle werden hier als nützliche Anpassungen interpretiert, die adäquate Reaktionen in verschiedenen Situationen sicherstellen. Populärer wird die Lehre vom Gefühl der Pflanzen nach Bekanntwerden der Bewegungen der Blätter der »Sinnpflanze« (*Mimosa pudica*). J.A. Unzer schreibt den Pflanzen daraufhin 1766 nicht nur eine Empfindung zu, sondern auch »Geschmack und Gefühl«.⁴⁷ Die Pflanzen stünden insgesamt den Tieren sehr nahe.

Gefühle als Ausdrucksbewegungen

Den mit Gefühlen bei Tieren und Menschen verbundenen Ausdrucksbewegungen widmet C. Darwin 1872 eine eigene Schrift.⁴⁸ Er weist dabei auf den stereotypen Charakter des Ausdrucks bei Organismen der gleichen Art hin und hält die Emotionen für angeboren. Darwin interpretiert die Ausdrucksbewegungen in dreifacher Hinsicht funktional: im Sinne der individuellen Regulierung von Erre-

Descartes (1649) <i>Leidenschaften der Seele</i>	McDougall (1908) <i>Beziehung zu Instinkten</i>	Ekman, Friesen & Ellsworth (1972) <i>Gesichtsausdruck beim Menschen</i>	Plutchik (1980) <i>adaptive Komplexe</i>	Tomkins (1984) <i>neuronale Stimulierung</i>
Hass	Furcht (Flucht)	Furcht	Furcht	Furcht
Verwunderung	Ekel (Abwehr)	Ekel	Ekel	Ekel
	Staunen (Neugier)	Überraschung	Überraschung	Überraschung
	Ärger (Kampf)	Ärger	Ärger	Ärger
Begehren			Antizipation	Interesse
Freude		Freude	Freude	Freude
Liebe			Vertrauen	
Traurigkeit		Trauer	Trauer	Belastung
	positives Selbstgefühl (Selbstbehauptung)			Scham
	negatives Selbstgefühl (Selbsterniedrigung)			Verachtung
	Fürsorglichkeit (Pflege)			

Tab. 102. Klassifikationen von Gefühlen (Reihenfolge teilweise verändert).



Abb. 177. Die Demutshaltung eines Hundes (»humble and affectionate frame of mind«) (aus Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*: 53).

gung, als soziale Signale, die im Rahmen der Kommunikation eine Funktion spielen, indem sie auf den Motivationszustand eines Tieres hinweisen und als Form der symbolischen Darstellung.

James-Lange: Gefühle als Handlungsfolge

Eine einflussreiche Theorie zur Entstehung der Gefühle entwickeln W. James und C. Lange in den 1880er Jahren unabhängig voneinander. Danach verursachen Gefühle nicht Handlungen, sondern sind umgekehrt die Wirkung bestimmter Handlungen. Erst durch die Unterschiede der körperlichen Reaktionen werden die Gefühle in ihrer spezifischen Qualität bestimmt. So weinen wir in dem berühmten Beispiel von James nicht, weil wir traurig sind, sondern wir sind trau-

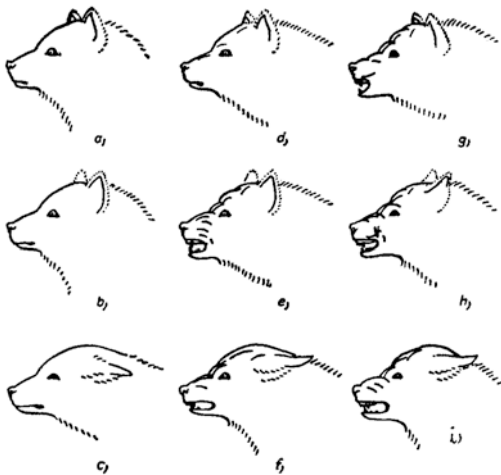


Abb. 178. Ausdrucksformen des Hundegesichts im Konflikt zwischen Angriff und Flucht. Überlagerung von »Kampfintention« und »Fluchtintention«: Zunahme der Aggression nach rechts und der Furcht nach unten (aus Lorenz, K. (1952). Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 36-58: 50)

rig, weil wir weinen (»we feel sorry because we cry, angry because we strike, afraid because we tremble, and not that we cry, strike, or tremble, because we are sorry, angry, or fearful«⁴⁹).

Kritisiert wird diese Auffassung in den 1920er Jahren vor physiologischem Hintergrund von W.B. Cannon: Weil körperliche Reaktionen durch das autonome Nervensystem vermittelt werden und dieses sehr unterschiedliche Reaktionen auf ähnliche Weise hervorruft und weil außerdem die Vermittlung über diesen Teil des Nervensystems zu langsam ist, erscheint eine Rückkopplung des autonomen Nervensystems auf die Erzeugung der Gefühle unwahrscheinlich. Cannon folgert daher, dass die Gefühle allein vom Gehirn erzeugt werden.⁵⁰

Kognitive Bewertungstheorien

Eine Verbindung zwischen den Hypothese der James-Lange-Theorie und den Ergebnissen Cannons schlagen S. Schachter und J. Singer in den 1960er Jahren vor: Sie argumentieren dafür, es seien Gedanken, die die Lücke zwischen der unspezifischen Rückmeldung aus dem autonomen Nervensystem und den spezifischen Gefühlen vermitteln würden. Für die kognitive Deutung der unspezifischen Erregung sei im Wesentlichen der Kontext der Situation entscheidend: Die zunächst unspezifische Erregung wird also erst in einem zweiten Schritt durch intellektuelle und bewertende Funktionen der Hirnrinde zu einem definierten Gefühl. Nach dieser *kognitiven Theorie der Emotion* kann ein und dieselbe körperliche Erregung je nach Bewertung mal als Freude, Ärger oder Scham erlebt werden.⁵¹ Eine empirische Stütze erfährt dieser Ansatz durch Experimente, in denen Versuchspersonen Adrenalin injiziert wird, und die resultierende Erregung im Anschluss daran kontextabhängig sehr unterschiedlich erlebt wird.

Viele Versuche belegen jedoch auch, dass die Bewertung der Erregung oft unbewusst erfolgt, also ohne kognitive Prozesse: Bestimmte Gefühle stellen sich z.B. auch als Folge unschwelliger, also nicht ins Bewusstsein dringender Wahrnehmung ein (Zajonc 1980: »Preferences need no inferences«).⁵² Die Tatsache, dass viele Menschen ihre Gefühle nicht als klar und begrifflich strukturiert erfahren, spricht für diese Hypothese einer unbewussten Verarbeitung von Gefühlen. Die Entwicklung der Theorien geht dahin, die enge Verbindung von emotionalen und kognitiven Komponenten herauszuarbeiten. Empirische Untersuchungen zeigen zwar eine enge Interaktion der verschiedenen Komponenten – so sind bereits viele Wahrnehmungen emotional gefärbt –, sie belegen aber auch eine getrennte Verarbeitung der Reprä-

sensation eines Objektes von seiner Bewertung (wie sich an spezifischen Läsionen zeigt, in denen die eine Funktion ohne die andere vorliegt).

Gefühle nur bei Tieren, denen sie nützen

Die Debatte, inwieweit auch den einfach gebauten Tieren Gefühle zugeschrieben werden müssen, entflammt zu Beginn des 20. Jahrhunderts unter einer selektionstheoretisch begründeten Nützlichkeitsperspektive und im Rahmen der Diskussion von psychischen Fähigkeiten bei Tieren (↑Lernen; Intelligenz; Bewusstsein). Experimentelle Befunde zeigen, wie ungerührt Insekten und »Würmer« selbst nach schweren Verletzungen ihre normalen Lebensfunktionen fortsetzen: Bei Regenwürmern, die quer in zwei Hälften geteilt werden, läuft der vordere Teil, der das Gehirn enthält, normal weiter, allein der hintere, der kein zentralisiertes Nervensystem hat, krümmt sich, als ob er Schmerzen hätte.⁵³ Ein ähnliches Verhalten wird bei marinen Würmern beobachtet.⁵⁴ Und von Ameisen wird berichtet, dass sie die Aufnahme von Nahrung ruhig fortsetzen, auch nachdem ihnen Fühler und Abdomen abgeschnitten wurden.⁵⁵ H.E. Ziegler schließt aus diesen Befunden 1904/20, »daß sich die Gefühle in der Tierreihe wahrscheinlich erst in Verbindung mit dem Assoziationsvermögen, dem Gedächtnis und der Intelligenz allmählich entwickelt haben«. Er gibt dafür folgende Erklärung: »Denn der Schmerz ist seinem biologischen Zweck nach ein Warnungssignal, welches auffordert, eine stattfindende Schädigung des Körpers aufzuheben oder in Zukunft zu vermeiden. Je mehr Verstand ein Tier hat, um so wichtiger wird diese Warnung sein, und um so nützlicher wird ihm diese Erfahrung werden. Aber bei niederen Tieren, deren Leben durch Reflexe und Instinkte in weitgehendem Maße determiniert ist, wäre diese Warnung zwecklos, da sie schon mechanisch auf gewisse schädliche Einwirkungen reagieren und nicht befähigt sind, Erfahrungen zu machen«. ⁵⁶ Das Argument lautet also: »Da demnach Lust- und Unlustgefühle bei den niederen Tieren keinen biologischen Sinn hätten, so bezweifle ich, daß solche bei ihnen vorhanden sind«. ⁵⁷ Die Gefühle, die nach Ziegler die Instinkte in biologischer Hinsicht »ergänzen«, werden erst dann von Bedeutung, wenn sie mit einer bestimmten Situation assoziiert und im Gedächtnis aufbewahrt werden können, so dass sie in zukünftigen Situationen eine funktionale Steuerung des Verhaltens übernehmen können.

Systematik der Gefühle

Seit der Antike werden unterschiedliche Typologisierungen und Klassifikationen der Gefühle vor-

geschlagen (vgl. Tab. 102). Weil die verschiedenen Einteilungskriterien aber zu unterschiedlichen Gliederungen kommen, wird bezweifelt, ob es überhaupt möglich ist, »Basisemotionen« zu identifizieren.⁵⁸ Angesichts der Heterogenität der mit dem Begriff des Gefühls zusammengefassten Phänomene ist es auch umstritten, ob Gefühle überhaupt eine einheitliche natürliche Klasse (»natural kind«) darstellen.⁵⁹ D. Perler diskutiert 2011 in historischer Perspektive fünf grundlegende Probleme des Gefühlsbegriffs, die mit der Systematik der Gefühle zusammenhängen: (1) das *Einheitsproblem*, d.h. die Frage, ob Gefühle eine klar umrissene natürliche Kategorie bilden; (2) das *Strukturproblem*, das die Frage nach dem Grund und Kriterium der Einheitlichkeit der emotionalen Phänomene betrifft; (3) das *Zuschreibungsproblem*, das sich besonders stellt, weil Gefühle sowohl körperliche als auch geistige Aspekte in sich vereinen; (4) das *Kategorienproblem*, das danach fragt, welcher Kategorie Gefühle angehören: Sind sie in ontologischer Hinsicht Zustände, Dispositionen oder Prozesse bzw. in mentaler Hinsicht Vorstellungen, Empfindungen oder Urteile?; und schließlich (5) das *Zurechnungsproblem*, das die Frage nach der Kontrollierbarkeit der Gefühle durch bewusste Entscheidungen betrifft.⁶⁰

Einige der bekanntesten Einteilungen haben folgende Grundlage: R. Descartes unterscheidet 1649 sechs Grundaffekte auf der Grundlage der »Leiden-

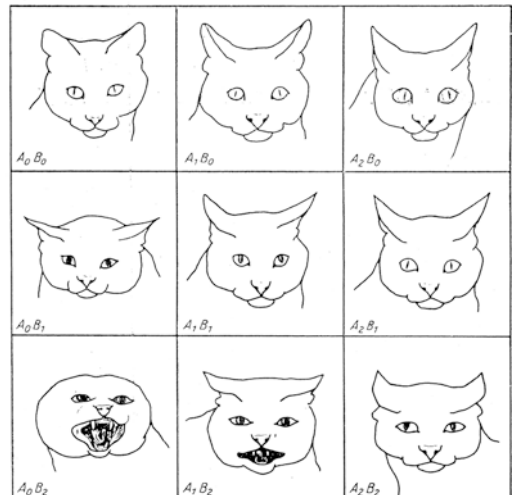


Abb. 179. Schematische Darstellung der Überlagerung von Angriffs- und Abwehrstimmung in der Mimik einer Katze; nach rechts zunehmende Angriffsstimmung, nach unten zunehmende Abwehrstimmung; ermittelt aus Foto- und Filmaufnahmen (aus Leyhausen, P. (1956). *Verhaltensstudien an Katzen*: 83).

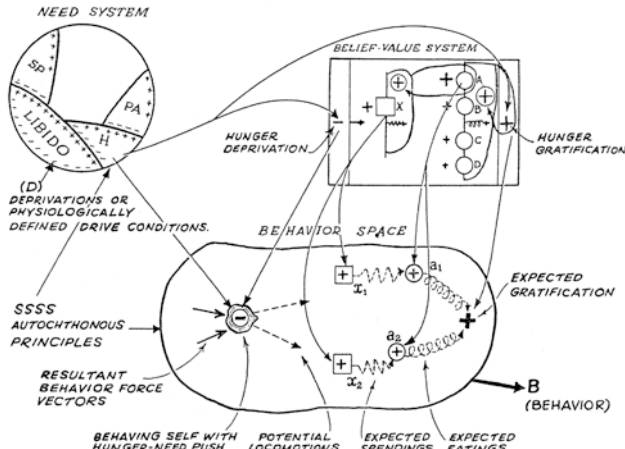


Abb. 180. Funktionales Modell zur Erklärung von Verhalten als Ergebnis der Interaktion von drei Subsystemen, einem Bedürfnissystem (»Need System«), einem Bewertungssystem (»Belief-Value System«) und dem Verhaltensraum (»Behavior Space«). In dem Bewertungssystem (auch »Erwartungs-Wert-System«), das zwischen Bedürfnissystem und Verhaltensraum vermittelt, werden die Gefühle verortet. Unabhängige Variable sind der Bedürfniszustand Hunger (»Deprivation«) und Umweltstimuli (»SSSS«). Die abhängige Variable des Modells ist das jeweils erfolgende Verhalten (aus Tolman, E.C. (1952). *A cognition motivation model*. Psychol. Rev. 59, 389-400: 395).

schaften der Seele.«⁶¹ Der Psychologe W. McDougall gibt 1908 sieben grundlegende Instinkte beim Menschen an, die nach seiner Auffassung jeweils mit einer charakteristischen Emotion einhergehen.⁶² Auf ethologischer Grundlage bestimmt J.A. Gray 1982 drei primäre Emotionssysteme bei Säugetieren, die in unterschiedlichen Reizsituationen gezeigt werden und mit einem Verhaltenstyp verbunden sind: *Annäherung*, *Verhaltenshemmung* und *Kampf-Flucht*.⁶³ Ausgehend von neurophysiologischen Untersuchungen am Gehirn von Ratten unterscheidet J. Panksepp vier elementare Reaktionsweisen: *Panik*, *Wut*, *Erwartung* und *Furcht*.⁶⁴ Anhand der kulturübergreifend konstanten Mimik des Menschen unterscheidet P. Ekman sechs elementare Emotionen.⁶⁵ R. Plutchik gibt eine Einteilung der Gefühle auf der Grundlage der Beziehung emotionaler Zustände zu adaptiven biologischen Prozessen.⁶⁶ Auf neuronaler Basis beruht schließlich die Einteilung von S.S. Tomkins (1984).⁶⁷

Vergleichende Verhaltensforschung der Gefühle

Im Anschluss an W. McDougall ist K. Lorenz 1935 der Auffassung, »daß bestimmten instinktiven Verhaltensweisen bestimmte Affekte als subjektive Korrelate zugeordnet« seien, d.h. »daß die Instinkthandlungen mit subjektiven Erscheinungen einhergehen,

die Gefühlen und Affekten entsprechen.«⁶⁸ Gefühle oder zumindest ihre Entsprechungen können damit auch weniger hoch organisierten Organismen zukommen. H. Hediger konstatiert 1967 allgemein eine ähnliche emotionale Grundausstattung bei Mensch und Tier und bezeichnet die Aussage, dass Tiere dem Menschen in affektiver Hinsicht näher stehen als in intellektueller in Erinnerung an den Psychologen D. Katz als *Katzsches Gesetz*.⁶⁹

Fundamentalität für Lebendigkeit

Im Rahmen einiger moderner Ansätze einer Philosophie des Lebens spielt das Konzept des Gefühls eine zentrale Rolle. So wehrt sich H. Jonas 1953 dagegen, das Verhalten der Tiere im kybernetischen Modell auf die zwei Faktoren *Wahrnehmung* und *Bewegung* zu reduzieren – der wesentliche dritte Faktor sei das *Gefühl*: Dieses sei der Ausdruck einer »fundamentalen Selbstbesorgtheit alles Lebens«; grundlegend für alles Leben sei das

Verlangen, sich zu erhalten, das eigene Dasein fortzusetzen. Weil die Lebewesen für ihre Erhaltung auf die Umwelt angewiesen sind, seien sie getrieben von einem grundlegenden organischen ↑Bedürfnis; dieses liege auch der Teleologie des Organischen zugrunde: »Die Pein des Hungers, die Leidenschaft der Jagd, die Wut des Kampfes, der Schrecken der Flucht, der Reiz der Liebe – diese und nicht die durch Rezeptoren übermittelten Daten begaben Gegenstände mit dem Charakter von Zielen.«⁷⁰ Gefühle werden hier als wirkungsvolle Motivatoren für Verhaltensweisen konzipiert, über die eine situationsangemessene Verhaltensauslösung bewirkt wird. Jonas wendet sich allerdings auch dagegen, die Gefühle rein funktionalistisch zu deuten und sieht mit ihnen die Möglichkeit einer Distanzierung von der biologischen Funktionalität gegeben. Den Raum für Gefühle verortet Jonas in der nicht unmittelbaren, sondern (räumlich) über Sinnesorgane und (zeitlich) über Triebstrukturen vermittelten Lebensweise der Tiere. Ihr Charakter als Vermittelndes bringt für die Gefühle die Möglichkeit der Verselbständigung mit sich, die Verselbständigung eines ursprünglichen biologischen Mittels der Selbsterhaltung zu eigenen Zwecken: »Es ist eines der Paradoxe des Lebens, daß es Mittel benutzt, die den Zweck modifizieren und selbst Teil desselben werden. Das fühlende Tier strebt danach, sich als

STIMULUS EVENT	INFERRED COGNITION	FEELING	BEHAVIOR	EFFECT
Threat	"Danger"	Fear, terror	Running, or flying, away	Protection
Obstacle	"Enemy"	Anger, rage	Biting, hitting	Destruction
Potential mate	"Possess"	Joy, ecstasy	Courting, mating	Reproduction
Loss of valued individual	"Abandonment"	Sadness, grief	Crying to be reunited	Reintegration
Group member	"Friend"	Acceptance, trust	Grooming, sharing	Affiliation
Gruesome object	"Poison"	Disgust, loathing	Vomiting, pushing away	Rejection
New territory	"What's out there?"	Anticipation	Examining, mapping, organizing	Exploration
Unexpected object	"What is it?"	Surprise	Stopping, alerting	Orientation

Abb. 181. Einfaches Modell für die komplexe, probabilistische Sequenz von Ereignissen, die von einem externen Stimulus über die Ausbildung eines Gefühls bis zu dessen Verhaltenskonsequenzen führt. Am Anfang der Sequenz steht ein typisches Ereignis in der Umwelt (»Stimulus Event«); dieses wird in einer ersten verarbeitenden Kognition kategorisiert (»Inferred Cognition«); aus der kognitiven Verarbeitung stellt sich unmittelbar ein Gefühl ein (»Feeling«); dieses motiviert zu einem Verhalten (»Behavior«); das Verhalten kann schließlich einem adaptiven Komplex zugeordnet werden (»Effect«). Die für jede Kategorie von Ereignissen postulierte enge Kopplung von Stimulus, Kognition, Gefühl, Verhalten und Anpassungskomplex ermöglicht die Beschreibung des gleichen Phänomens in verschiedenen Sprachen: einer subjektiven Sprache der Gefühle, einer objektiven Sprache des äußeren Verhaltens und einer funktionalen Sprache der Verhaltenseffekte (aus Plutchik, R. (1980). *Emotion. A Psychoevolutionary Synthesis*: 289; vgl. 154f.).

fühlendes, nicht bloß metabolisierendes Wesen zu erhalten, d.h. es strebt danach, diese Aktivität des Fühlens als solche fortzusetzen: das wahrnehmende Tier strebt danach, sich als wahrnehmendes Wesen zu erhalten – und so fort«. ⁷¹ Die traditionelle Auffassung besteht allerdings darin, Fühlen und Wahrnehmen als wirklichen Selbstzweck erst beim Menschen anzunehmen. Beim Tier werden sie dagegen funktional eingebunden in die Belange des organischen Lebens: »Die tierischen Instincte dienen nur zur Erhaltung der Arten, nicht zur Veredelung derselben« (von Baer 1860). ⁷²

Bereits für M. Scheler bildet »der bewußtlose, empfindungs- und vorstellungslose Gefühlsdrang« die »unterste Stufe des Psychischen«, die bereits den Pflanzen zukomme und sich bei ihnen als ein Drang zu Wachstum und Fortpflanzung manifestiere. ⁷³ In dieser Sicht ist das Gefühl gleichursprünglich mit der Lebendigkeit: Die basalen Lebensfunktionen sind mit einem Gefühl verbunden.

In ihrer biologischen Rolle kann das System der Gefühle als ein grundlegendes *Motivationssystem* (»primary motivational system«) für Verhalten gedeutet werden. ⁷⁴ Gefühle können eine schnelle Verhaltensbereitschaft in charakteristischen Situationen herstellen, etwa eine Fluchtbereitschaft in Situationen der Bedrohung oder eine Bereitschaft zur Integration von Gruppenmitgliedern angesichts von Kummer. Über das System der Gefühle kann sich ein Organismus komplexen Situationen flexibel anpassen. Die Gefühle fungieren dabei als zwischen Wahrnehmung und Verhalten geschaltete Bewertungsinstanz. In dieser evaluativen Funktion »entkoppeln« sie die unmittelbare Verbindung von Reiz und Reaktion (Scherer 1994: »Emotion serves to decouple stimu-

lus and response«). ⁷⁵ Die starke Bindung von spezifischen Gefühlen an bestimmte Umweltsituation und funktionale Kontexte zeigt sich an der Möglichkeit, das Grundinventar der Gefühle in drei verschiedenen Sprachen auszudrücken: einer subjektiven Sprache des Erlebens, einer auf das äußere Verhalten bezogenen Sprache für Bewegungsmuster und einer funktionalen Sprache der biologischen Funktionskontexte (die drei letzten Spalten in Abb. 181).

Gefühl und Stimmung

Eine wichtigere systematische Rolle als das Konzept des Gefühls spielt in der Frühphase der Ethologie der Begriff der *Stimmung*. Das Wort ist abgeleitet von »Stimme« und wird seit dem 16. Jahrhundert auf Musikinstrumente, seit dem 18. auch auf den Menschen im Sinne von »Gemütszustand« bezogen. Philosophisch bedeutsam wird der Begriff einerseits bei W. Dilthey, der 1883 alle Weltdeutungen auf eine »Grundstimmung« zurückführt ⁷⁶, und andererseits bei M. Heidegger, der darin eine Grundweise des Daseins sieht, die im Gegensatz zu den Gefühlen nicht auf einen bestimmten Gegenstand gerichtet ist. ⁷⁷ G. Ryle stellt in seinen Sprachanalysen fest, dass Stimmungen nicht nur in der ersten Person, sondern auch in der dritten Person zugeschrieben werden können ⁷⁸ – so dass der Begriff für Verhaltensbeschreibungen bedeutsam wird.

Auf basaler physiologischer Ebene erkennt schon G. Jaeger 1878 eine »Stimmungsfähigkeit« und »Stimmung des Protoplasmas«, insofern es, je nach Zelltyp, nur für bestimmte Sinnesarten reizbar ist. ⁷⁹ In einem ähnlichen Sinne wird das Konzept dann auch in der Ethologie verwendet. Nach K. Lorenz ordnet O. Heinroth bestimmten Erregungsarten eines

Tieres jeweils eine Stimmung zu, so spreche er von der »Flugstimmung« oder »Nestbaustimmung« bei Vögeln.⁸⁰ Lorenz selbst beschreibt die Stimmungen anfangs v.a. bei sozial lebenden Vögeln; diese Tiere teilen nach Lorenz über besondere »Ausdrucksbewegungen« ihre Stimmung ihren Artgenossen mit, und es komme so zu einem »Übertragen von Stimmungen« oder kurz zu einer *Stimmungsübertragung*.⁸¹ Für N. Tinbergen gehören die Stimmungen zu den »für »spontanes« Verhalten verantwortlichen Innenfaktoren«.⁸² Die Stimmungen leisten eine situationsangemessene Aktivierung von Instinkten. Eine Definition von »Stimmung« (engl. »mood«) wird 1949 von einem runden Tisch von Verhaltensforschern unter der Leitung von W.H. Thorpe erarbeitet: »Mood=The preliminary state of »charge« or »readiness for action« necessary to the performance of a given course of instinctive behaviour«.⁸³

Selbstgefühl

Ein besonderes Gefühl betrifft das eigene Selbst eines Organismus. Seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird dieses Gefühl – zunächst auf den Menschen beschränkt – mit dem inneren Sinn verbunden und als *Selbstgefühl* bezeichnet (Basedow 1764: »die Bewegung wird mit dem äusserlichen Sinne vernommen, das Denken und das Wollen aber durch das Selbstgefühl empfunden. Der Sinn und das Selbstgefühl sind zwey Verstandeskkräfte, welche weiter von einander unterschieden sind, als Gesicht und Gehör«⁸⁴; Eberhard 1767: »die äussere und innere Sinnen, und das Selbstgefühl können unterschieden werden«⁸⁵; Unzer 1771: »Die Seele hat ein eignes Gefühl ihres gegenwärtigen Zustandes, eine Empfindung ihrer eignen Vorstellungen, welche man den innerlichen Sinn (das eigentliche Bewußtseyn, innerliche Empfindung, das Gewissen, das Selbstgefühl) nennt«⁸⁶).⁸⁷

In anderer Bedeutung erscheint der Ausdruck auch bereits zuvor, so 1658 bei T. Hobbes (»sui aestimatio« im Sinne von »Selbstliebe«⁸⁸). J.G. Herder nennt das Selbstgefühl Ende des 18. Jahrhunderts ein »Prinzipium der Individuation«.⁸⁹ Für J.G. Fichte schafft das Selbstgefühl die Einheit und den Zusammenhalt des Lebewesens als »Ich«, und zwar durch eine »Begrenzung seiner selbst«; diese Selbstbegrenzung ist nach Fichte auch die Voraussetzung für eine Öffnung des Lebewesens zu einer »Außenwelt«; im »Ich« sieht Fichte die Beziehung zur Außenwelt als das »Sehnen« repräsentiert.⁹⁰ Zu Beginn des 19. Jahrhunderts hält D. Troxler das »Selbstgefühl« für »ein notwendiges Attribut alles Individuellen, Lebenden, oder vielmehr sein Wesen selbst«.⁹¹ Weiter heißt es bei Troxler: »Das Selbstgefühl ist die Seele und das

Leben aller Individualität«; es komme auch allen Pflanzen zu.⁹² Auch G.W.F. Hegel thematisiert dieses Gefühl in seiner Philosophie des Organischen.⁹³ Auch die frühen Verhaltensforscher des 19. Jahrhunderts bedienen sich dieses Wortes, um das Verhalten der Tiere zu erklären.⁹⁴ 1908 beschreibt der Zoologe K. Möbius das Selbstgefühl als das Verhältnis, das ein Organismus (besonders ein Tier) zu sich selbst einnimmt als eine »sich innerlich selbst führende Einheit«.⁹⁵ Die Einheitsempfindung im Selbstgefühl gilt auch anderen Autoren des 20. Jahrhunderts als ein Charakteristikum der Lebewesen im Vergleich zu anorganischen Körpern.⁹⁶ In modernen neurobiologischen Theorien bildet das Selbstgefühl einen integralen Bestandteil des Phänomens des ↑Bewusstseins.⁹⁷

Neurobiologie der Gefühle

Die neuronalen Grundlagen der Gefühle werden seit den 1920er Jahren intensiv untersucht. Ein früher experimenteller Befund stellt fest, dass die operative Entfernung der gesamten Großhirnrinde bei Katzen nicht zu einem Verschwinden der typischen emotionalen Verhaltensmuster dieser Tiere führte (z.B. Buckeln, Fauchen, Kratzen). Weil nach Entfernung des Hypothalamus diese Verhaltensweisen aber nicht mehr gezeigt werden, wird auf diese Hirnregion als Gefühlszentrum geschlossen.⁹⁸ Durch elektrische Stimulationen kann diese Hypothese seit den 1930er Jahren bestätigt werden.⁹⁹ In Experimenten mit Ratten zeigt sich außerdem, dass die Tiere bestimmte Bereiche dieser Gefühlszentren selbst bis zur Erschöpfung reizen, wenn ihnen dies in einer Apparatur mittels eines Schalters ermöglicht wird. Die Hypothese vom Hypothalamus als dem Gefühlszentrum wird 1937 von J. Papez zu einer Theorie erweitert, in der die Interaktion verschiedener Hirnregionen unter Einschluss von Teilen der Hirnrinde beschrieben wird.¹⁰⁰ Ende der 1940er Jahre wird diese Theorie von P. MacLean wiederum erweitert, wobei er postuliert, dass für die Entstehung von Gefühlen ein evolutionär alter Teil des medialen Kortex, der mit dem Hypothalamus in Verbindung steht, entscheidend ist.¹⁰¹ Zusammen mit anderen Strukturen bezeichnet MacLean diesen Komplex von Hirnregionen 1952 als *limbisches System* (»The limbic system is comprised of the cortex contained in the great limbic lobe of Broca [...] together with its subcortical cell stations«¹⁰²). Dieses System ist für MacLean das phylogenetisch alte Zentrum, in dem die für das Überleben relevanten Gefühle entstehen (die Antriebe für Hunger, Fortpflanzung, Flucht und Kampf). 1970 erweitert MacLean seine Theorie zur Hypothese des *dreieinigen Gehirns* (»triune brain«), der zufolge sich das Vorderhirn in drei Stufen

entwickelt hat: vom »Reptilienhirn« über das Gehirn der frühen Säugetiere mit dem limbischen System bis zu dem Gehirn der höher entwickelten Säugetiere mit dem Neokortex als wichtigem kognitiven Verarbeitungszentrum.¹⁰³

Neuere neuroanatomische Untersuchungen können diese Einteilung jedoch nicht bestätigen; auch das Konzept des limbischen Systems wird insgesamt hinterfragt.¹⁰⁴ – Die Untersuchungen weisen auf die wichtige Rolle des ventromedialen Frontallappens des Gehirns beim Menschen für die Erzeugung von Gefühlen hin; vor allem Erscheinungen bei Patienten mit Schädigungen dieses Hirnteils weisen auf bemerkenswerte Zusammenhänge: Die Beeinträchtigung in emotionaler Hinsicht bei diesen Patienten ist verbunden mit ihren Schwierigkeiten, Entscheidungen in komplexen Situationen zu fällen, nicht aber mit einer Minderung ihrer kognitiven Fähigkeiten (z.B. Intelligenz, Wortschatz, Rechnen) – was auf eine Beteiligung des Gefühls bei den ersten Leistungen, nicht aber bei den zweiten hindeutet.

Seit den 1930er Jahren wird der »zweite Schmerz«, der sich kurz nach einer Verletzung als anhaltendes Gefühl einstellt, mit einer besonderen Klasse von Nervenfasern in Verbindung gebracht, den so genannten *C-Fasern* (Zotterman 1933¹⁰⁵; Gasser 1943: »C fiber pain«¹⁰⁶). Die Bezeichnung ergibt sich aus einer Klassifikation von Nervenfasern nach ihrem Durchmesser und ihrer Erregungsleitungsgeschwindigkeit durch J. Erlanger und H.S. Gasser (1930).¹⁰⁷ C-Fasern, die im Zusammenhang mit Schmerzempfinden eine Rolle spielen (»Nozizeptoren«), werden bei zahlreichen Tierarten gefunden, u.a. bei Fischen.¹⁰⁸ V. Braithwaite schließt 2010 aus den physiologischen Befunden, dass Fische zumindest über die neuronalen Voraussetzungen zur Empfindung von Emotionen verfügen (»there is now sufficient scientific evidence for us to conclude that fish do have the cognitive capacity to experience emotion«).¹⁰⁹

Evolutionäre Erklärungen

In den letzten Jahren verbreiten sich evolutionäre Erklärungen des Gefühls bei Mensch und Tier. R.M. Nesse formuliert 1990: »Emotions can be explained as specialized states, shaped by natural selection, that increase fitness in specific situations«.¹¹⁰ In biologischer Perspektive erfolge über die Gefühle eine Anpassung des physiologischen und psychologischen Zustandes des Organismus an die Gegebenheiten einer Situation. Nach A. Damasio bilden die Emotionen keinen biologischen Luxus, sondern gehören zur »Logik des Überlebens«¹¹¹; die Aufgabe der Emotionen bestehe darin, »dem Organismus zu hel-



Abb. 182. Gestik und Mimik eines Schimpansen, der sich freut (aus Kohts, N. (1935). [Infant ape and human child]. *Trudy muzeja; Gosudarstvennyj Darvinovskij Muzej* (=Scientific Memoirs of the Museum Darwinianum in Moscow; russ.) 3, 1: Taf. XIII, Fig. 5).

fen, am Leben zu bleiben«¹¹²: »Emotionen sind eigenartige Anpassungsleistungen und gehören untrennbar zu dem Mechanismus, durch den der Organismus sein Überleben reguliert«¹¹³. Als die zwei wesentlichen Funktionen der Emotionen sieht Damasio einerseits das Hervorrufen einer spezifischen Reaktion in einer auslösenden Situation und andererseits die Regulation des inneren Zustandes eines Organismus; Emotionen seien damit »Teil homöostatischer Regulationen«¹¹⁴. Als integraler Teil der regulatorischen Mechanismen der Selbstwahrnehmung erzeugen die Emotionen nach Damasio einen *Selbst-Sinn*.¹¹⁵ Das durch die Emotionen gelieferte *Proto-Selbst* bilde die Summe der unbewussten Mechanismen, die für die physiologische Stabilität eines Körpers Sorge (seine Homöostase).¹¹⁶ Das Haben einer Emotion setzt also kein Bewusstsein voraus. Die Wirkung der Emotionen erfolgt in dem Modell von Damasio über »somatische Marker« von physiologischen Zuständen, die eine Repräsentation und Erinnerung dieser Zustände in Verbindung mit einer Bewertung ermöglichen. Unterschieden von den Emotionen sind bei Damasio die Gefühle: Während Emotionen Reaktionen darstellen, die äußerlich zu beobachten sind, seien die Gefühle die »private, mentale Erfahrung einer Emotion«¹¹⁷. Gefühle habe jeder für sich selbst, bei anderen zu erkennen seien allein die Emotionen.

Insgesamt erscheinen die Gefühle in den modernen Theorien damit als durchaus rationale Einrichtungen, denen als funktionale Bewertungs- und Mo-

tivationssysteme zur Steuerung und Auslösung von Verhalten ein adaptiver Wert zukommt (de Sousa 1987: »The Rationality of Emotion«¹¹⁸). Sie dienen darüber hinaus der Integration von subjektiven Erlebniszuständen, in der bestimmte Erlebnisse betont und andere ausgeblendet werden. Das jeweils individuelle Repertoire an Gefühlen ist damit auch ein zentraler Faktor der Identitätsstiftung eines Individuums, »die Fäden, die das mentale Geschehen zusammenhalten«, wie es J. LeDoux formuliert: »Sie legen fest, wer wir sind – in unseren eigenen Augen und in den Augen anderer«.¹¹⁹

Kulturalität menschlicher Gefühle

Bei aller Berechtigung der neurobiologischen und evolutionstheoretischen Analysen der Gefühle gilt doch für die Gefühle des Menschen, dass sie nicht nur eine biologische, sondern auch eine kognitiv-kulturelle Seite haben. Gefühle weisen eine starke kognitive Bewertungskomponente auf, die vom kulturellen Umfeld geprägt wird und sich im Laufe einer Lebensgeschichte als subjektive Einschätzungs- und Bewertungstendenz entwickelt. Reflexhaft vorhandene Kopplungen von Gefühlen an bestimmte Reize können somit durch kulturelle Einflüsse aufgehoben werden.¹²⁰ Sie erhalten den Status eines »komplexen Systems von Urteilen über die Welt«¹²¹, das aufgrund seiner Urteilsstruktur eine semantisch-sinnhafte Dimension aufweist.

Nachweise

- 1 Miller, E. (1808). On the phenomena, causes, and treatment of sea-sickness (concluded). *Medic. Physic. J.* 19, 422-426: 422.
- 2 Brown, T. (1820). *Lectures on the Philosophy of the Human Mind*, vol. 1: 373.
- 3 a.a.O.: 374; vgl. Dixon, T. (2003). From Passions to Emotions. The Creation of a Secular Psychological Category: 23; 112f.
- 4 James, W. (1884). What is an emotion? *Mind* 9, 185-205.
- 5 Schmitz, H. (1984). Gefühl. In: Gausebeck, H. & Risch, G. (Hg.) (1989). *Hermann Schmitz, Leib und Gefühl. Materialien zu einer philosophischen Therapie*, 19-26: 22f.
- 6 Platon, *Philebos* 35ef.
- 7 a.a.O.: 32a-b.
- 8 Platon, *Nomoi* 644c-d.
- 9 Vgl. Pohlenz, M. (1948/92). *Die Stoa*, Bd. 1: 148; Krajczynski, J. & Rapp, C. (2009). Emotionen in der antiken Philosophie. Definitionen und Kataloge. In: Harbsmeier, M. & Möckel, S. (Hg.). *Pathos, Affekt, Emotion. Transformationen der Antike*, 47-78: 60f.
- 10 Platon, *Philebos* 19b; vgl. Krajczynski & Rapp (2009): 73.
- 11 Platon, *Philebos*: 20b-c.
- 12 Platon, *Politeia* 603e-604b; *Nomoi* 644c-e.
- 13 Platon, *Timaos* 87a; vgl. auch Pseudoaristoteles, *Problemata physica* 954a30-b4; Krajczynski & Rapp (2009): 58.
- 14 Vgl. Rapp, C. (2005). *pathos*. In: Höffe, O. (Hg.). *Aristoteles-Lexikon*, 427-436: 430; Krajczynski & Rapp (2009): 64f.
- 15 Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1102b 14f.
- 16 Nach Diogenes Laertios, *Vitae philosophorum* 10, 117.
- 17 Nach Diogenes Laertios, *Vitae philosophorum* 7, 116; *Stoicorum veterum fragmenta* III, 431.
- 18 Pseudo-Andronikus, *De passionibus* 1, 2; 5; vgl. Krajczynski & Rapp (2009): 72; 77f.; 61.
- 19 Vgl. Aristoteles, *Physica* 252a.
- 20 Demokrit FVS 68 B 188; Antiphon FVS 87 B 44 (Fragm. A 4, 8ff.).
- 21 Xenophon, *Hieron* 7, 3.
- 22 Platon, *Politeia* 585aff.; *Philebos* 31bff.
- 23 Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1104b30ff.
- 24 a.a.O.: 1104b34f.
- 25 Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1116b32f.; *Hist. anim.* 588a22; *De part. anim.* 650b27; 667a7; 692a23.
- 26 Aristoteles, *Hist. anim.* 589a.
- 27 Xenophon, *Hieron* 7, 3.
- 28 Cicero, *De natura deorum* 122-130 (II, xlvii-lii).
- 29 Seneca, *Ad Lucilium epistulae morales* 121, 17.
- 30 Vgl. Annas, J. (1994). *Hellenistic Philosophy of Mind*: 108ff.; Knuuttila, S. (2004). *Emotions in Ancient and Medieval Philosophy*: 51.
- 31 Augustinus, *De genesi ad litteram* (Migne, *Patrologia Latina*, Bd. 34): 290 (3. Buch, Kap. 16).
- 32 Avicenna, *Liber de anima seu sextus de naturalibus*, 2 Bde., hg. v. S. van Riet, Leiden 1968-72: I, 86; vgl. Tellkamp, J.A. (2009). *Natur- und erkenntnisphilosophische Grundlagen der passiones animae bei Albert dem Großen*. In: Schäfer, C. & Thurner, M. (Hg.). »*Passiones animae*«. Die Leidenschaften der Seele in der mittelalterlichen Theologie und Philosophie, 133-150: 143.
- 33 Albertus Magnus, *De anima* (*Opera omnia*, Bd. 7, 1, Münster 1968): 102; vgl. Tellkamp (2009): 145.
- 34 Vgl. Tellkamp (2009): 150.
- 35 Albertus Magnus, *Quaestiones de animalibus* (*Opera omnia*, Bd. 12, Aschendorff 1955): 155 (5. Buch, 3. Frage).
- 36 Vgl. Schäfer, C. & Thurner, M. (Hg.) (2009). »*Passiones animae*«. Die Leidenschaften der Seele in der mittelalterlichen Theologie und Philosophie.
- 37 Vgl. Perler, D. (2011). Transformationen der Gefühle. Philosophische Emotionstheorien 1270-1670: 27.
- 38 Malebranche, N. (1674-75). *De la recherche de la vérité* (*Euvres*, Bd. 1-2, Paris 1962): I, 142 (I, Kap. 12, §V).
- 39 a.a.O.: II, 394 (VI, Teil 2, Kap. 7).
- 40 Schuyf, F. (1664). *Préface*. In: Clerselier, C. (ed.). *R. Descartes, L'homme*: 427; Rohault, J. (1671). *Entretiens sur la philosophie*: II, 157; Pardies, I.G. (1672). *Discours de la connoissance des bêtes*: 16f.
- 41 Descartes, R. (1649). [Brief an Morus vom 5. Feb. 1649].

(Euvres, Bd. V, Paris 1974, 267-279): 278.

42 Descartes, R. (1646). [Brief an Newcastle vom 23. Nov.1646]. (Euvres, Bd. IV, Paris 1974, 568-577): 574; vgl. Cottingham, J. (1978). 'A brute to the brutes?' Descartes' treatment of animals. *Philos.* 53, 551-559: 556f.

43 Descartes, R. (1640). Brief an Mersenne vom 11. Juni 1640 (Euvres, Bd. III, Paris 1975, 72-88): 85.

44 Descartes, R. (1641). *Meditationes de prima philosophia* (Euvres, Bd. VII, Paris 1983, 1-561): 81.

45 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 130 (II, 7).

46 Alberti, M. (1721). *Abhandlung von der Seele des Menschen, der Thiere und Pflanzten*, 2 Theile: II, 244.

47 Unzer, J.A. (1766). Vom Gefühle der Pflanzen. In: *Sammlung kleiner Schriften*, 242-255: 251.

48 Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*.

49 James, W. (1884). What is an emotion? *Mind* 9, 188-205: 190.

50 Cannon, W.B. (1929). *Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear, and Rage*, vol. 2.

51 Schachter, S. & Singer, J. (1962). Cognitive, social and physiological determinants of emotional state. *Psych. Rev.* 69, 379-407.

52 Zajonc, R. (1980). Feeling and thinking: preferences need no inferences. *Amer. Psychol.* 35, 151-175; ders. (1984). On the primacy of affect. *Amer. Psychol.* 39, 117-123; vgl. Arnold, M.B. (1960). *Emotion and Personality*.

53 Normann; nach Uexküll, J. von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 157.

54 Loeb, J. (1899). *Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie*: 49.

55 Forel, A. (1910). *Das Sinnenleben der Insekten*: 131.

56 Ziegler, H.E. (1904/20). *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt*: 118.

57 a.a.O.: 119.

58 Ortony, A. & Turner, T.J. (1990). What's basic about emotions? *Psychol. Rev.* 97, 315-331; Ulich, D. & Mayring, P. (1992). *Psychologie der Emotionen*: 132f.

59 Kritisch dazu: Oksenberg Rorty, A. (1978). Explaining emotions. *J. Philos.* 75, 139-161; Griffiths, P.E. (1997). *What Emotions Really Are*: 14.

60 Perler, D. (2011). Transformationen der Gefühle. *Philosophische Emotionstheorien 1270-1670*: 13-20.

61 Descartes, R. (1649). *Les passions de l'ame* (Euvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 380.

62 McDougall, W. (1908/50). *An Introduction to Social Psychology*: 39ff.

63 Gray, J.A. (1982). *The Neuropsychology of Anxiety*; vgl. ders. (1994). Three fundamental emotional systems. In Ekman, P. & Davidson, R.J. (eds.). *The Nature of Emotion: Fundamental Questions*, 243-247.

64 Panksepp, J. (1982). Toward a general psychobiological theory of emotions. *Behav. Brain Sci.*, 5, 407-467.

65 Ekman, P., Friesen, W.V. & Ellsworth, P.C. (1972). Emotion in the Human Face; dies. (1982). What emotion categories or dimensions can observers judge from facial behavior? In: Ekman, P. (ed.). *Emotion in the Human Face*, 39-55.

66 Plutchik, R. (1980). A general psychoevolutionary theory of emotion. In: Plutchik, R. & Kellerman, H. (eds.). *Theories of Emotion*, 3-33.

67 Tomkins, S.S. (1984). Affect theory. In: Scherer, K.R. & Ekman, P. (eds.). *Approaches to Emotion*, 163-195.

68 Lorenz, K. (1935). *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels* (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 115-282): 275.

69 Hediger, H. (1967). Verstehens- und Verständigungsmöglichkeiten zwischen Mensch und Tier. *Psychologie* 26, 234-255: 242; vgl. Katz, D. (1937). *Animals and Men*: 20.

70 Jonas, H. (1953/66). A critique of cybernetics (dt. Kybernetik und Zweck. Eine Kritik, in: ders., *Das Prinzip Leben*, Frankfurt/M. 1994, 195-220): 219.

71 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: ders., *Das Prinzip Leben*, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 193.

72 Baer, K.E. von (1860). Welche Auffassung der lebenden Natur ist die richtige? und wie ist diese Auffassung auf die Entomologie anzuwenden? (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil, St. Petersburg 1864, 237-288): 282.

73 Scheler, M. (1928). *Die Stellung des Menschen im Kosmos* (Bonn 1991): 12.

74 Tomkins, S.S. (1970). Affect as the primary motivational system. In: Arnold, M. (ed.). *Feelings and Emotions*, 101-111.

75 Scherer, K. R. (1994). Emotion serves to decouple stimulus and response. In: Ekman, P. & Davidson, R.J. (eds.). *The Nature of Emotion: Fundamental Questions*, 127-130; vgl. ders. (1984). On the nature and function of emotion: A component process approach. In: Scherer, K.R. & Ekman, P. (eds.). *Approaches to Emotion*, 293-317.

76 Dilthey, W. (1883). *Einleitung in die Geisteswissenschaften* (Gesammelte Schriften, Bd. 1, Stuttgart 1979): 150.

77 Heidegger, M. (1929-30). *Die Grundbegriffe der Metaphysik. Welt – Endlichkeit – Einsamkeit* (Gesamtausgabe, Bd. II, 29-30, Frankfurt/M. 1983): 96f.; 101; vgl. Wetz, F.J. (1998). *Stimmung*. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 10, 173-176.

78 Ryle, G. (1949). *The Concept of Mind* (dt. Stuttgart 1992): 128ff.

79 Jaeger, G. (1878). *Lehrbuch der allgemeinen Zoologie*, II. Abth. *Physiologie*: 108f.

80 Lorenz, K. (1937). *Über die Bildung des Instinkt begriffes* (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 283-342): 326.

81 Lorenz, K. (1935). *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels* (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 115-282): 242 und ff.; vgl. ders. (1931). *Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden* (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 13-69): 63.

82 Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct* (dt. *Instinkt lehre*, Berlin 1972): 52.

83 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40: 37.

- 84** Basedow, J.B. (1764). *Philalethie. Neue Aussichten in die Wahrheiten und Religion der Vernunft*, Bd. 2: 6.
- 85** Eberhard, J.A. (1767). *Grundriss der philosophischen Wissenschaften*: 53.
- 86** Unzer, J.A. (1771). *Erste Gründe einer Physiologie der eigentlichen thierischen Natur*: 88f.
- 87** Schmidt, M.I. (1772). *Die Geschichte des Selbstgefühls*; vgl. Drüe, H. (1994). *Die Entwicklung des Begriffs „Selbstgefühl“ in Philosophie und Psychologie*. *Arch. Begriffsgesch.* 37, 285-305.
- 88** Hobbes, T. (1658). *De homine* (*Opera Philosophica*, vol. II, London 1839, 1-132): 12,9.
- 89** Herder, J.G. (1787/1800). *Gott. Einige Gespräche über Spinoza's System nebst Shaftesbury's Naturhymnus* (Sämtliche Werke, hg. v. B. Suphan, Bd. 16, Berlin 1887, 401-580): 574.
- 90** Fichte, J.G. (1794). *Grundlage der gesammten Wissenschaftslehre* (AA, Bd. I, 2, 173-451): 433.
- 91** Troxler, D. (1804). *Über die Sinne, und die Elemente der Sensationen, besonders die zwei höchsten*. In: ders., *Versuche in der organischen Physik*, 5-114: 12.
- 92** ebd.
- 93** Hegel, G.W.F. (1812-16/31). *Wissenschaft der Logik* (Werke, Bd. 5-6, Frankfurt/M. 1986): II, 478; ders. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 412ff. (§347).
- 94** Scheitlin, P. (1840). *Versuch einer vollständigen Thierseelenkunde*, 2 Bde.: II, 417; Carus, C.G. (1846). *Psyche. Zur Entwicklungsgeschichte der Seele*: 146.
- 95** Möbius, K. (1908). *Ästhetik der Tierwelt*: 127.
- 96** Bloch, K.F. (1976). *Philosophie der Form des Organischen*: 28.
- 97** Damasio, A.R. (1999). *The Feeling of What Happens* (dt. *Ich fühle, also bin ich. Die Entschlüsselung des Bewusstseins*, München 2002).
- 98** Bard, P. (1929). *The central representation of the sympathetic system: As indicated by certain physiological observations*. *Arch. Neurol. Psychiat.* 22, 230-246; Cannon, W.B. (1929). *Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear, and Rage*, vol. 2.
- 99** Hess, W.R. (1932). *Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes*, I. *Die Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschnitte*; Olds, J. & Milner, P. (1954). *Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 47, 419-427.
- 100** Papez, J.W. (1937). *A proposed mechanism of emotion*. *Arch. Neurol. Psychiat.* 79, 217-224.
- 101** MacLean, P. (1949). *Psychosomatic disease and the "visceral brain". Recent developments bearing on the Papez theory of emotion*. *Psychosom. Med.* 11, 338-353; ders. (1952). *Some psychiatric implications of physiological studies on frontotemporal portion of limbic system (visceral brain)*. *Electroenceph. & Clin. Neurophysiol.* 4, 407-418.
- 102** MacLean (1952).
- 103** MacLean, P. D. (1970). *The triune brain, emotion, and scientific bias*. In: Schmitt, F.O. et al. (eds.). *The Neurosciences. Second Study Program*, 336-349.
- 104** Vgl. Rolls, E.T. (1999). *The Brain and Emotion*.
- 105** Zotterman, Y. (1933). *Studies in the peripheral mechanism of pain*. *Acta medica Scandinavica* 80, 185-242.
- 106** Gasser, H.S. (1943). *Pain producing impulses in peripheral nerves*. *Association for Research in Nervous and Mental Disease* 23, 44-62: 54; Jones, M.H. (1956). *Second pain: fact or artifact?* *Science* 124, 442-443: 442; Sinclair, D.C. & Stokes, B.A.R. (1964). *The production and characteristics of "second pain"*. *Brain* 87, 609-618.
- 107** Erlanger, J. & Gasser, H.S. (1930). *The action potential in fibers of slow conduction in spinal roots and somatic nerves*. *Amer. J. Physiol.* 92, 43-82: 55.
- 108** Sneddon, L.U., Braithwaite, V.A. & Gentle, M.J. (2003). *Do fish have nociceptors: evidence for the evolution of a vertebrate sensory system*. *Proc. Roy. Soc., Lond. B* 270, 1115-1121; Sneddon, L.U., Braithwaite, V.A. & Gentle, M.J. (2003). *Novel object test: examining nociception and fear in the rainbow trout*. *Journal of Pain* 4, 431-440.
- 109** Braithwaite, V.A. (2010). *Do Fish Feel Pain?*: 119.
- 110** Nesse, R.M. (1990). *Evolutionary explanations of emotions*. *Human Nature* 1, 261-289: 261.
- 111** Damasio, A.R. (1999). *The Feeling of What Happens* (dt. *Ich fühle, also bin ich. Die Entschlüsselung des Bewusstseins*, München 2002): 57.
- 112** a.a.O.: 68.
- 113** a.a.O.: 72.
- 114** a.a.O.: 71f.
- 115** a.a.O.: 21.
- 116** a.a.O.: 36.
- 117** a.a.O.: 57.
- 118** De Sousa, R. (1987). *The Rationality of Emotion* (dt. *Die Rationalität des Gefühls*, Frankfurt/M. 1997).
- 119** LeDoux, J. (1996). *The Emotional Brain* (dt. *Das Netz der Gefühle*, München 1998): 13.
- 120** Lazarus, R. (1982). *Thoughts on the relations between emotion and cognition*. *Amer. Psychol.* 37, 1019-1024; vgl. Ulich & Mayring (1992): 43.
- 121** Solomon, R.C. (1981). *Emotionen und Anthropologie: Die Logik emotionaler Weltbilder*. In: Kahle, G. (Hg.). *Logik des Herzens*, 233-253: 239.

Literatur

- Dixon, T. (2003). *From Passions to Emotions. The Creation of a Secular Psychological Category*.
- Perler, D. (2011). *Transformationen der Gefühle. Philosophische Emotionstheorien 1270-1670*.

Gen

Der dänische Genetiker W. Johannsen führt das Wort »Gen« in Abwandlung des Ausdrucks »Pangen« von H. de Vries und im Anschluss an C. Darwins Ausdruck »Pangenesi« 1909 ein. Das Wort soll nach Johannsen die »sichergestellte Tatsache« ausdrücken, »daß jedenfalls viele Eigenschaften des Organismus durch in den Gameten vorkommende besondere, trennbare und somit selbständige »Zustände«, »Grundlagen«, »Anlagen« [...] bedingt sind.«¹ Johannsen will – im Gegensatz zu Darwin und de Vries – mit dem Wort keinen besonderen Mechanismus der Vererbung postulieren, sondern allein die »Tatsache« der Bedingung von Eigenschaften eines Organismus durch »etwas« in seinen Keimzellen, aus denen er geworden ist, auf den Begriff bringen. Gene bilden in der Darstellung Johannsens die nicht direkt beobachtbaren kausalen Faktoren, die vererbt werden und die Bildung der Merkmale eines Organismus bedingen. Johannsen verbindet mit dem Begriff nicht die Vorstellung einer morphologischen Einheit, sondern betrachtet ein Gen eher als eine Rechnungseinheit, die in populationsgenetischen Untersuchungen zugrunde gelegt wird.

Ideengeschichtliche Vorläufer

Als ideengeschichtliche Vorläufer des modernen Genbegriffs können alle Vorstellungen gelten, die von einer Kontinuität spezifischer partikulärer Substanzen ausgehen, welche im Prozess der Vererbung für die Kontinuität der Merkmale von den Eltern zu ihren Nachkommen verantwortlich sind. Als explizite Vererbungstheorien werden diese Vorstellungen erst seit Ende des 19. Jahrhunderts formuliert; in diese Richtung weisende Spekulationen sind aber sehr viel älter. So geht beispielsweise R. Descartes Mitte des 17. Jahrhunderts von einer direkten Entsprechung von Keim und entwickeltem Körper aus: Aus der genauen Kenntnis der Struktur des Keims könne die Gestalt des entwickelten Körpers »deduziert« und mit mathematischer Sicherheit berechnet wer-

Ein Gen ist zugleich eine Einheit der Vererbung und der Entwicklung, d.h. eine Einheit, die erbt wurde oder vererbt werden kann und die an der Ausbildung (»Codierung«) eines Merkmals maßgeblich beteiligt ist. Es besteht in spezifischen molekularen Strukturen, die aber nicht notwendig als diskrete Einheit vorliegen. Die (entwicklungsbiologische) Einheit eines Gens ergibt sich in manchen Fällen erst aus einer funktionalen Perspektive, nämlich als die Summe derjenigen Strukturen, die an der Bildung eines bestimmten funktionalen Produkts (auf molekularer Ebene: einer mRNA oder eines Proteins) beteiligt sind.

dominant (Gallesio 1816) 38
 physiologische Einheit (Spencer 1864) 18
 rezessiv (Mendel 1866) 38
 Gemmule (Darwin 1868) 18
 Nuklein (Miescher 1871) 40
 Plastidule (Elsberg 1872) 18
 Idioplasma (von Nägeli 1879) 18
 Keimplasma (Weismann 1883) 19
 Nukleinsäuren (Altmann 1889) 40
 Bioblast (Altmann 1890) 20
 Homöose (Bateson 1894) 24
 Biogen (Verworn 1895) 20
 Idioblast (O. Hertwig 1897) 20
 Pangen (de Vries 1899) 20
 Wildtyp (Cook 1901) 38
 Allelomorph (Bateson 1902) 37
 heterozygot (Bateson 1902) 38
 homozygot (Bateson 1902) 37
 epistatisch (Bateson 1907) 38
 Gen (Johannsen 1909) 15
 Pleiotropie (Plate 1910) 38
 autokatalytische Substanz (Hagedoorn 1911) 26
 Epistasis (Baur 1911; Shull 1911) 38
 Kopplung (Morgan & Lynch 1912) 20
 Locus (Genort) (Bridges 1913) 38
 Polygenie (Plate 1913) 38
 Genom (Winkler 1920) 39
 Positionseffekt (Surtevant 1925) 23
 Allel (Johannsen 1926) 37
 Expressivität (Vogt 1926) 27
 Penetranz (Vogt 1926) 27
 Expression (Schultz 1930) 27
 DNA (Levene & Bass 1931) 40
 Genkarten (Cleland 1931) 20
 Plasmagen (Darlington 1939) 21
 Genpool (Pearl 1941) 40
 homöotische Gene (Villee 1942) 24
 Ein-Gen-ein-Enzym-Konzept (Beadle 1945) 26
 genetische Relativitätstheorie (Mayr 1955) 24
 Cistron (Benzer 1957) 27
 Muton (Benzer 1957) 27
 Recon (Benzer 1957) 27
 Bohnenkorbgenetik (Mayr 1959) 24
 Regulatorgen (Jacob & Monod 1959) 28
 Strukturgen (Jacob & Monod 1959) 28
 transfer RNA (Yarmolinsky & De La Haba 1959) 29
 messenger RNA (Brenner, Jacob & Meselson 1961) 28
 Integron (Jacob 1970) 28
 Splicing (Kabat 1972) 28
 Exon (Gilbert 1978) 28
 Intron (Gilbert 1978) 28
 Selektion (Mayr ca. 1982) 28
 Genomik (Roderick 1987) 39
 Aptonuon (Brosius & Gould 1992) 35
 Naptonuon (Brosius & Gould 1992) 35
 Nuon (Brosius & Gould 1992) 35
 Potonuon (Brosius & Gould 1992) 35
 Xaptonuon (Brosius & Gould 1992) 35
 Postgenomik (Gershon 1997) 25



Abb. 183. Schematisches Modell der »Doppelhelix« der DNA. Das Molekül, aus dem die Gene sind, ist ein natürliches Polymer, dessen langgestrecktes Gerüst aus alternierend angeordneten Zucker- und Phosphorsäuremolekülen besteht. Den eigentlichen Träger der genetischen Information bildet die Sequenz der mit den Zuckermolekülen verbundenen und quer zur Längsachse angeordneten vier verschiedenen Purin- oder Pyrimidinbasen (Adenin, Thymin, Guanin und Cytosin). Die Basen zwischen den beiden Längsketten verbinden sich jeweils zu einem Paar, wobei die Paarung so spezifisch ist, dass die Basensequenz des einen Strangs die des anderen festlegt. Mit diesem Modell ist daher, wie Watson und Crick bemerken, unmittelbar ein Mechanismus der Vererbung auf molekularer Ebene formuliert: die Trennung eines Doppelstrangs und die Reduplikation der zwei Teile zu jeweils einem neuen Doppelstrang (Zeichnung von Odile Crick aus Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953). *Molecular structure for deoxyribonucleic acids. Nature* 171, 737-738: 737).

den (»si on connoissoit bien quelles sont toutes les parties de la semences de quelque espece d'animal [...] on pourroit deduire de cela seul, par des raisons entierement mathematiques & certaines, toute la figure & conformation de chacun des ses membres«²). Aufgrund des deterministischen Verhältnisses ist für Descartes auch der umgekehrte Schluss möglich: Aus der genauen Kenntnis der Konformation könne die Struktur des Keims deduziert werden. Es liegt also eine direkte Verkörperung oder zumindest Repräsentation der Strukturen und der Gestalt des Körpers im Keim vor.

In der Identifizierung von Genen als den Trägern von Merkmalen, die über Generationen weitergegeben werden und in der individuellen Entwicklung wirksam werden, liegt eine atomisierende Sicht des Organismus: Der Organismus wird zerlegt in einzelne Teile und Merkmale, die jeweils durch einen einzelnen Faktor determiniert werden. Dieses Bild des Organismus als eines Aggregats aus diskreten Tei-

len und Merkmalen steht in einer Spannung zu der Konzipierung des Organismus als einer holistischen Einheit, in der jeder Teil von jedem anderen abhängt und allein in Relation zu den anderen bestimmt werden kann. Im 18. Jahrhundert treten Vorläufer des modernen Genbegriffs in erster Linie ausgehend von epigenetischen Vorstellungen der ↑Entwicklung auf. Die Vererbung von Merkmalen beruht danach nicht auf der bloßen Entfaltung eines im Mutterleib enthaltenen und präformierten ganzen Organismus (Präformationstheorie), sondern in der tatsächlichen Neubildung von Strukturen ausgehend von einzelnen Elementen während der individuellen Entwicklung. Ein Anhänger einer solchen Epigenesis ist – trotz seines holistischen Organismusmodells (↑Organismus) – I. Kant. Kant identifiziert besondere Elemente, die für die Entwicklung der Formen in einem Organismus verantwortlich sind, und bezeichnet sie als *Keime* und *Anlagen*. Sie bildeten die »in der Natur eines organischen Körpers (Gewächses oder Thieres) liegenden Gründe einer bestimmten Auswicklung«.³ Sie seien für eine jeweilige Gattung typisch und gewährleisteten ihre Anpassung an die Umwelt. Als »versteckte innere Vorkehrungen« einer fürsorglichen Natur könnten sie lange Zeit verborgen sein und unter entsprechenden Umweltbedingungen zur Entfaltung kommen, wie z.B. die dickere Haut- oder Federschicht von Organismen, die in kalte Klimate gebracht wurden.

Mendel: Elemente und Faktoren

Verbreitet ist bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts die Vorstellung, die Struktur eines Organismus würde als eine Einheit weitergegeben werden und sich nicht in einzelne Merkmalsatome aufspalten, die dann frei miteinander kombiniert werden können. Einer der ersten, der mit dieser Vorstellung konsequent bricht, ist G. Mendel. Mendel geht konsequent von der Auffassung aus, die Anlagen für einzelne Merkmale könnten voneinander getrennt von einem Organismus an seine Nachkommen weitergegeben und frei miteinander kombiniert werden. Mendel nennt diese Anlagen *Elemente*⁴, an einer Stelle verwendet er den Ausdruck *Faktor*⁵.

Das Wort »Element« übernimmt Mendel möglicherweise aus der zeitgenössischen Diskussion der Züchtungsforschung, in der z.B. von »Keim- und Befruchtungs-Elementen« die Rede ist.⁶ Von »Faktoren« in der Züchtungsforschung spricht auch bereits C.F. Gärtner 1849: So hält er fest: »Dass die Typen der Bastarde im Allgemeinen nicht vag und zufällig sind [...], sondern constant und gesetzmässig aus den gleichen Faktoren immer wieder ebenso gebildet

werden, kann man auch noch ganz deutlich aus der vollkommenen Gleichheit der Produkte der Kreuzung der Arten abnehmen.⁷ Allerdings bezieht sich bei Gärtner der Ausdruck nicht auf Einheiten oder Dispositionen der Vererbung, sondern einfach auf die in einem Kreuzungsversuch miteinander hybridisierten Arten.⁸ Erst Mendel nimmt den entscheidenden Schritt, nicht die Individuen verschiedener Arten zu betrachten, sondern die *Merkmale* von Individuen und die für die Vererbung relevanten Dispositionen zur Ausbildung dieser Merkmale. So wechselt er in seinem berühmten Aufsatz von 1865 fast unmerklich von der Rede von *Stammarten* zu dem Ausdruck *Stammmerkmale*.⁹ Durch den Wechsel dieser Betrachtung löst sich Mendel von der älteren Tradition der Hybridisierungsversuche und gibt der Züchtungsforschung eine theoretische Dimension, in der es um die Weitergabe und Kombination von »Faktoren« als den Determinanten für Merkmale geht. Die Merkmale (↑Form) rücken damit an die zentrale Stelle der Theorie und erscheinen bei Mendel (und manchen seiner Nachfolger im 20. Jahrhundert) als die entscheidenden Agenten in der Vererbung: »Mendel is talking as if it were not the concrete plant forms, but the characters themselves that either reproduce constantly or form hybrids« (Müller-Wille & Orel 2007).¹⁰

Mendels Versuche zeigen, dass die von ihm untersuchten Merkmale durch zwei Elemente, die jeweils von einem der beiden Elternteile stammen, repräsentiert sind und dass diese Elemente einander zwar in einer Generation überlagern können (durch Dominanz eines Elements), sie aber trotzdem unvermischt und nach Gesetzen des Zufalls neu kombiniert mit den entsprechenden Elementen anderer Individuen in die nächste Generation weitergegeben werden. Eine klare Theorie des Gens findet sich bei Mendel jedoch ebenso wenig wie die Konzepte von Allelen und Genorten (Genloki), die seinen Ergebnissen erst die eindeutige Interpretation geben, welche sie später erfahren haben.¹¹ Trotz dieses Mangels belegen die Versuche Mendels aber, dass es zu keiner dauerhaften Vermischung der Anlagen beider Elternteile kommt, dass also keine mischende Vererbung (»blending inheritance«) vorliegt. Das von Mendel immer wieder gefundene Verhältnis von 3:1 in der Verteilung von Merkmalen ist ein klarer Beleg für die Bestimmung der Merkmale durch die Kombination von nur zwei separaten Elementen (von denen eines über das andere dominiert). Mendels Ergebnisse liefern damit starke Evidenzen für die Annahme, dass es bestimmte von den Eltern weitergegebene Teilchen sind, die für die Gesetze der Vererbung verantwortlich sind (»Teilchentheorie der Vererbung«).

Gene zwischen Vererbung und Entwicklung

Die Annahme von Genen als den »Merkmalsträgern« eines Organismus enthält eine doppelte Konzipierung der Merkmale: einerseits in latenter Form gebunden an besondere Teile des Organismus, die vererbt werden, eben die Gene, andererseits in exprimierter Form am entwickelten Organismus (↑Genotyp/Phänotyp). Diese Unterscheidung beginnt sich mit der empirischen Züchtungsforschung im Laufe des 19. Jahrhunderts ausgehend von den Phänomenen der unabhängig voneinander erfolgenden Weitergabe der Merkmale und der *Dominanz* zu entwickeln (s.u.). Die Trennung der beiden Aspekte der Weitergabe der Merkmale von der Exprimierung dieser Merkmale enthält außerdem die Differenzierung zwischen Genetik und Entwicklungsbiologie, die um die Jahrhundertwende vollzogen wird (↑Genetik).

In einer später bekannten und vielfach variierten Darstellung von E.B. Wilson aus dem Jahr 1896 (↑Genotyp: Abb. 188) stehen die Gene (und die Gesamtheit der Gene eines Organismus) am kausalen Gabelpunkt von Vererbung und Entwicklung, insofern sie der Ausgangspunkt von zwei verschiedenen Prozessen sind: Sie werden kopiert und bilden damit das Vorbild der Gene der Nachkommen (Gene als Transmissionselemente), und sie sind in der Entwicklung für die Herausbildung der (phänotypischen) Merkmale des Organismus (mit-)verantwortlich (Gene als Entwicklungsdeterminatoren). In dieser Perspektive einer doppelten Einbindung ist der Genbegriff also nicht nur ein vererbungstheoretisches, sondern immer auch ein entwicklungsbiologisches Konzept.¹²

Dementsprechend kann in Definitionen des Genbegriffs einer der beiden Kontexte hervorgehoben werden. In der Betonung des Vererbungskontextes bildet ein Gen eine Replikationseinheit, die für die eigene Verbreitung sorgt (*Replikationsbegriff des Gens*); als Entwicklungsressource stellt es eine Komponente in der Ausprägung von Merkmalen dar (*Determinationsbegriff des Gens*). Ein Gen ist dabei immer beides, Element der Replikation und der Merkmalsdetermination.

Gene als Atome der Vererbung und Entwicklung

In beiden Bereichen, der Vererbung und der Entwicklung, wird über die Perspektive der Gene ein Bild vom Organismus als eines Aggregats aus einzelnen isolierbaren und neu kombinierbaren Teilen erzeugt. Der Fokus liegt nicht auf der Integration des Organismus zu einem einheitlichen System, sondern seiner Zergliederung in einzelne Teile und Teilprozesse. Der Organismus wird entworfen nach dem Baukas-

tenprinzip und damit so gedacht, wie der Mensch eine Maschine entwerfen würde: Jede strukturelle Komponente hat ihre eigene Funktion und dementsprechend ihr eigenes spezifisches Design. Unmittelbar anschlussfähig ist dieses Verständnis an das Anpassungsdenken der Evolutionstheorie, das ebenfalls von isolierten Merkmalen ausgeht und den Organismus zu einem »Eigenschaftsaggregat« (J. Schaxel) macht (↑Anpassung; Evolution).¹³ Weitgehend vernachlässigt sind damit Aspekte der Selbstorganisation, d.h. der Wechselwirkung der Komponenten in ihrer gegenseitigen Hervorbringung und Wirkung aufeinander. In einer Merkmals- und Gen-zentrierten Sicht führt dieser Struktur- und Funktions-Atomismus in Verbindung mit der Fokussierung auf die Fortpflanzung zu einem Gegenentwurf zu dem durch Selbstorganisation und Selbstregulation als Einheit stabilisierten Organismus.

Alternative Bezeichnungen

Ende des 19. Jahrhunderts sind eine ganze Reihe von Bezeichnungen für die organischen Bestandteile im Umlauf, die als die Einheiten des Protoplasmas gelten und die Vererbung der Eigenschaften eines Organismus an seine Nachkommen bedingen sollen.¹⁴ In diesen terminologischen Vorschlägen manifestieren sich die ersten Ansätze einer Abgrenzung der Genetik von der Entwicklungsbiologie, insofern die Genetik allein die Frage der Transmission der von einer Generation zur nächsten weitergegebenen Stoffe thematisiert.

Einige dieser terminologischen Vorschläge sind folgende: H. Spencer führt 1864 die Bezeichnung **physiologische Einheiten** (»physiological units«) als Grundelemente unter anderem der Vererbung ein.¹⁵ Bereits der Ausdruck macht aber deutlich, dass diese Strukturen nicht allein als Einheiten der Vererbung konzipiert sind. Vor dem Hintergrund einer dezidierten Vererbungstheorie, nämlich seiner Theorie der *Pangenesis*, postuliert C. Darwin 1868 die Existenz von *kleinen Keimen* oder **Gemmulen** (engl. »gemmules«) als Erbträger, die er sich als intrazelluläre Teilchen vorstellt und von denen jeder für die Ausbildung eines bestimmten Merkmals verantwortlich sein soll.¹⁶ Nach Darwins Hypothese enthalten auch die Körperzellen diese Keime; sie zirkulieren frei im Körper und finden sich auch in den Keimzellen. Einflüsse der Umwelt verändern nach Darwins Vorstellungen die Keime; diese Veränderungen werden über die Keimzellen an die Nachkommen des Organismus weitergegeben (↑Genetik; Lamarckismus). E. Haeckel nennt 1876 im Anschluss an L. Elsberg¹⁷ die elementaren Zellbestandteile **Plastidulen**.¹⁸ Die Theorie

der Vererbung, die Haeckel daran knüpft, geht nicht von einer Übertragung der Plastidulen als materielle Einheiten aus, sondern allein von der Bewegung der Plastidulen. Nachdem in den 1860er Jahren Versuche zeigen, dass nur Zellfragmente mit einem Zellkern zu Wachstum und Regeneration befähigt sind, vermutet Haeckel bereits 1866, dass der Zellkern das Medium für die Weitergabe der vererbten Eigenschaften ist (↑Zelle).¹⁹ Einen eigenen Ausdruck für vererbte individuelle Merkmalsträger verwendet 1876 auch F. Galton, einer der Vorläufer der Populationsgenetik: Galton spricht von *stirps* (abgeleitet von lat. »stirpes« »Wurzel«) und definiert sie als Gesamtheit der Keime (»sum-total of the germs«).²⁰ Bereits 1865 entwirft Galton die Erbsubstanz als etwas, das von Individuum zu Individuum weitgehend unverändert weitergereicht wird, so dass die Individuen zu »passiven Überträgern« werden (»are we no more than passive transmitters of a nature we have received, and which we have no power to modify?«).²¹

Nachhaltige terminologische Unterscheidungen zwischen Substanzen, die den Körper der Organismen bilden, und solchen, die wesentlich von Generation zu Generation weitergegeben werden und insofern die Grundlage der Vererbung bilden, etablieren sich seit den 1870er Jahren. So unterscheidet C. von Nägeli 1879 zwischen *Trophoplasma* und **Idioplasmata**.²² Später modifiziert Nägeli seinen Vorschlag und differenziert zwischen *Stereoplasma* und *Idioplasmata*: Das Idioplasma enthält nach den Vorstellungen Nägelis jede wahrnehmbare Eigenschaft eines Organismus als »Anlage«: »es gibt daher ebenso viele Arten von Idioplasma als es Combinationen von Eigenschaften gibt«.²³ »Das Idioplasma des Keimes wäre somit gleichsam das mikrokosmische Abbild des makrokosmischen (ausgewachsenen) Individuums; es wäre nach Maassgabe, als dieses aus Organen, Gewebssystemen und Zellen aufgebaut ist, aus Schaaren von Micellen zusammengesetzt«.²⁴ Die besondere Struktur des Idioplasmas wird nach Nägeli bei der Fortpflanzung weitergegeben und ist somit für die Vererbung der Eigenschaften verantwortlich. Die Differenzierung der Zellen im Laufe der Individualentwicklung erklärt Nägeli sich mit einer Änderung der Eigenschaften des Idioplasmas²⁵, »der Configuration des idioplasmatischen Systems«²⁶. Wie bei anderen Autoren der Zeit erscheint auch bei Nägeli das genetische Material in der Rolle eines Akteurs, die Organismen dagegen lediglich als dessen zeitweilige Manifestationen: »[S]tatt dass die Eltern einen Theil ihrer Eigenschaften auf die Kinder vererben, ist es vielmehr das nämliche Idioplasma, welches zuerst den seinem Wesen entsprechenden elterlichen Leib

und eine Generation nachher dem seinen Wesen entsprechenden und daher ganz ähnlichen kindlichen Leib bildet«. ²⁷

C.S. Minot und E. Maupas schlagen wenig später vor, dass Nägelis hypothetische Idioplasma dem mikroskopisch sichtbaren Chromatin der Zellkerne entsprechen könnte. ²⁸

Weismann: Keimplasma mit »spezifischer« Struktur
Ähnlich wie die Unterscheidung Nägelis ist ein Vorschlag G. Jaegers aus dem Jahr 1876: Jaeger schlägt eine Trennung zwischen dem Plasma der Keimzellen in zwei Teile vor, von denen der eine für die Individualentwicklung zuständig ist, und der andere über die Generationen unverändert weitergegeben wird. Er spricht in diesem Zusammenhang von der »Continuität des Keimprotoplasmas« ²⁹ (↑Genotyp/Phänotyp) und schreibt dem Keimprotoplasma eine »spezifische Beschaffenheit« ³⁰ zu, die für die Morphogenese einflussreich ist (↑Information). Sachlich und terminologisch wird dieser Ansatz von A. Weismann ausgebaut. Weismann wendet sich gegen die zu seiner Zeit verbreitete Auffassung einer Vererbung erworbener Eigenschaften und postuliert eine strikte Trennung von Körper- und Fortpflanzungszellen. Die Fortpflanzungszellen enthalten nach Weismann die Erbeigenschaften in ihrem *Keimplasma* ³¹. Für Weismann ist es die *spezifische* Struktur des Keimplasmas, die für die Vererbung verantwortlich ist: »Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von spezifischer Molekularstruktur«, formuliert er 1885. ³² Die »organisierte Kernsubstanz« bildet für Weismann »den Träger der Vererbungsercheinungen«. ³³ Er spricht in diesem Zusammenhang auch von dem *Nucleoplasma*. ³⁴ Eine Trennung der Keimzellen von den Körperzellen erfolgt nach Weismann bereits früh in der Embryogenese (↑Genotyp/Phänotyp). ³⁵

Der Aufbau des Keimplasmas weist nach Weismann eine hierarchische Struktur auf: Die kleinsten Einheiten bilden die *Biophoren*, »die Träger der Zeileigenschaften« ³⁶, sie schließen sich zu *Determinanten* ³⁷ zusammen, von denen mehrere sich zu einem *Id* zusammenfügen, die wiederum auf höchster Ebene einen *Idant* bilden (einem Chromosomen entsprechend). Den Determinanten korrespondieren auf der Seite des Körpers (modern gesprochen: im Phänotyp) die *Determinaten*. ³⁸ Jedes Biophor soll nach Weismann ein Aggregat aus mehreren Molekülen darstellen, das über die Fähigkeiten des Wachstums und der Vermehrung verfügt.

Sehr nahe kommt Weismann modernen Vorstellungen, wenn er behauptet, dass »die Kernsubstanz

[d.h. die Substanz des Zellkerns] gewissermaßen ein Magazin von den verschiedenen Biophoren-Arten« sei. ³⁹ Weil einzelne Merkmale von Körperteilen unabhängig von anderen vererbt werden, hält Weismann die Annahme für notwendig, »dass im Keimplasma ebenso viel selbstständig veränderliche Theile enthalten sind, als solcher am ausgebildeten Organismus vorkommen. Es ist unmöglich, dass ein Theil des Körpers selbstständig und übertragbar variere, wenn er nicht auch im Keimplasma schon durch ein besonderes Theilchen vertreten ist, dessen Variieren sein Variieren nach sich zieht. Wäre er mit anderen Körperteilen zusammen durch ein Theilchen des Keimplasma's vertreten, so würde eine Veränderung dieses Letzteren, ein Variieren aller von ihm aus bestimmten Körperteile nach sich ziehen. Wir haben also in den selbstständig und erblich veränderlichen Theilen des Körpers ein genaues Maass für die Zahl der kleinsten Lebens-Theilchen, welche das Keimplasma zusammensetzen müssen; weniger können es nicht sein«. ⁴⁰

Die engste Korrespondenz zu dem späteren Begriff des Gens weist Weismanns Konzept der »Determinanten« auf. Er erläutert sie 1896 wie folgt: »sie sind einfach diejenigen lebendigen [!] Theile des Keimes, deren Anwesenheit es bedingt, dass im Laufe der normalen Entwicklung ein bestimmtes Organ von bestimmter Beschaffenheit auftritt«. ⁴¹ Weismann stellt sich die Determinanten bereits als vereinzelt und unabhängig voneinander vererbt vor. Sie bilden die Teile des Keims, die den Teilen des fertigen Organismus entsprechen. Allerdings unterscheidet Weismanns Bild der Determinanten sich von dem der heutigen Gene dadurch, dass er sie quasi wie kleine Organismen konzipiert, die *im Organismus* wachsen und sich vermehren. ⁴² Nach Weismann liegt eine Konkurrenz zwischen den Determinanten im Organismus vor (nach dem Modell von Roux' »Kampf der Theile im Organismus«), so dass es zu einer innerorganismischen Selektion von Determinanten kommt, die – nach lamarckistischem Muster – eine »Selbststeuerung der Variation durch das Bedürfnis« ⁴³ oder ein »Zusammenstimmen der Variationsrichtung mit den Ansprüchen der Lebensbedingungen« ⁴⁴ herstellt: »Der Grad der Zweckmäßigkeit selbst, den ein Theil besitzt, ruft dessen Variationsrichtung hervor« ⁴⁵. Weismann nennt diesen Mechanismus, der der Variation (Mutation) von Merkmalen ihre Zufälligkeit nimmt und damit die Transformation von Organismen glaubwürdiger macht, »Germinal-Selection«. Weil es sich dabei um einen innerorganismischen Vorgang handelt (Weismann: »Intraselektion«), ist er genau zu unterscheiden von dem später so genannten

Mechanismus der »Genselektion« (↑Selektion), der demgegenüber allein eine besondere Perspektivierung des generationenübergreifenden Mechanismus der Individualsektion (Weismann: »Personen-Selektion«⁴⁶) darstellt.

Fälschlicherweise ist Weismann außerdem der Auffassung, dass die Differenzierung der Zellen sich aus der unterschiedlichen Verteilung der Biophoren über die Zellen ergibt – und nicht alle Anlagen in jeder Zelle vorhanden sind und die Zelldifferenzierung allein durch differenzielle Genaktivität zu Stande kommt, wie es später erkannt wird. Nach Weismann kommt es im Laufe der Entwicklung zu einer »Zerlegung des Keimplasmas«⁴⁷, indem die in der Eizelle vollständig vorhandenen Anlagen in immer kleinere Gruppen gespalten werden und durch ihre ungleiche Verteilung eine Differenzierung der Zellen bewirken. In dieser Differenzierung wandern nach den Anschauungen Weismanns die kleinsten Erbinheiten, die »Biophoren«, von dem Kern in den Körper der Zellen, wo sie um Nahrung und Raum konkurrieren.⁴⁸

In ähnlicher Weise wie Weismann spekuliert später auch E.B. Wilson darüber, dass es »Faktoren« in den Keimzellen gibt, die eine bestimmte Organisation aufweisen und für die organische Differenzierung des Embryos verantwortlich sind. Er stellt sie sich vor als eine Form von materiellen Konfigurationen im Ei (»some kind of material configuration in the substance of the egg«).⁴⁹

»Bioblast«, »Idioblast«, »Biogene«, »Pangene«

Auch in den 1890er Jahren ist noch keine terminologische Einheitlichkeit über die kleinsten Träger der Vererbung erlangt. Es werden verschiedene Ausdrücke vorgeschlagen, die aber alle das Schicksal der Kurzlebigkeit erleiden. Unter ihnen sind R. Altmanns Konzept des **Bioblast**⁵⁰, O. Hertwigs Ausdruck **Idioblast** für Bestandteile der Zellen, die für sich die Fähigkeit des Wachstums und der Fortpflanzung haben⁵¹, und M. Verworns Begriff des **Biogens**. Der letztere Vorschlag, den Verworn 1895 macht, bezieht sich allerdings nicht auf eine Einheit der Vererbung, sondern soll eine elementare physiologische Einheit bezeichnen, ein »lebendiges Eiweiß«, das im Gegensatz zum toten Eiweißmolekül eine »labile Constitution« besitzt und die Fähigkeit der Fortpflanzung und der Beeinflussung anderer Eiweiße aufweist.⁵² (G. Desor gebraucht den Ausdruck »Biogen« bereits 1851 für eine das Eidotter umgebende eiweißhaltige Flüssigkeit.⁵³) Die größte Aufmerksamkeit unter den zahlreichen terminologischen Vorschlägen findet H. de Vries' Ter-

minus des **Pangens**. De Vries bezeichnet damit die materiellen Träger von Merkmalen, bei denen er in Züchtungsversuchen an Pflanzen eine unabhängige Weitergabe beobachtet. Er postuliert, dass jede Zelle aus einer Vielzahl von Pangenen zusammengesetzt ist.⁵⁴ Die Wortwahl stellt eine Referenz zu Darwins Theorie der Pangenesis dar (s.o.). Die Vererbung erklärt de Vries aus der physischen Weitergabe der Pangene von einer Generation zur nächsten. In den Kernen der Keimzellen, die den neuen Organismus bilden, befinden sich die Pangene nach de Vries in einem physiologisch inaktiven Zustand, erst in der Entwicklung des Organismus entfalten sie ihre spezifische Aktivität. In der Theorie von de Vries sind damit die Vorgänge der Vererbung und Entwicklung weitgehend voneinander getrennt.

Morgan: Gene als materielle Einheiten

Für die weitere Entwicklung des Genbegriffs und die Verfestigung der Annahme, dass es sich bei den Genen um materielle Strukturen handelt, liefert die Forschergruppe um T.H. Morgan mit der detaillierten Untersuchung der Vererbung bei der Taufliege *Drosophila* entscheidende Impulse. Die Annahme, dass die Gene auf den Chromosomen liegen, und die Beobachtung, dass die Merkmale nicht vollständig unabhängig voneinander weitergegeben werden – Morgan spricht seit 1912 von **Kopplung** (engl. »linkage«⁵⁵) – ermöglicht es, die Gene auf den Chromosomen zu lokalisieren, wenn vorausgesetzt wird, dass auf dem gleichen Chromosomen liegende Gene fester miteinander verbunden sind, also häufig gemeinsam auftretende Merkmale betreffen. Der Arbeitsgruppe von Morgan gelingt es darüber hinaus, **Genkarten** (Cleveland 1931: »gene maps«⁵⁶) mit der relativen Lage der Gene zueinander auf den Chromosomen zu erstellen, indem sie annehmen, dass ein Austausch von Genen durch Kopplungsbruch (»Crossing-over«; ↑Zelle) umso häufiger auftritt, je weiter die Gene auf dem Chromosomen voneinander entfernt liegen. Die erste Genkarte wird 1913 für das Geschlechtschromosomen von *Drosophila* erstellt.⁵⁷ Der Erfolg dieser Methode sichert endgültig die Annahme des materiellen Charakters der Gene.⁵⁸ Gene werden als physische Entitäten identifiziert, die in linearer Ordnung auf den Chromosomen liegen. Ihre genaue chemische Natur bleibt aber noch bis zur Mitte des Jahrhunderts ungeklärt.

Das für die Erstellung der Genkarten entscheidende Phänomen der Kopplung von Merkmalen bei der Vererbung ist schon vor den Untersuchungen Morgans bekannt. So stellt C. Correns im Jahr 1900 fest, dass es entgegen dem von ihm so genannten »Gesetz der

Differenzielles Genkonzept

Bereits in den frühen Ansätzen der Konzipierung von »Determinanten« für die Entwicklung der Organismen formiert sich Widerstand gegen eine solche atomistische Sicht, die die Entwicklung der Organismen nach dem Bild einer »Mosaikarbeit« (Roux; ↑Entwicklung) entwirft. So wendet O. Hertwig gegen die Mosaikvorstellung ein, der Organismus sei ein interaktives Gefüge aus voneinander abhängigen Teilen, bei dem nicht allein die innere Anlage, sondern auch die äußeren Bedingungen für die Differenzierung der Teile verantwortlich seien. Die Entwicklung jedes Teils hängt nach Hertwig von der Beziehung zum Ganzen ab: Es könnten »durch correlative Entwicklung der einzelnen Theile sehr verschiedenartig geformte Endproducte aus einer und derselben Anlage-substanz entstehen«.⁷¹ Aus der gleichen Anlage einer Knospe könne z.B. ein Laub- oder Blütenspross, ein Dorn oder eine Ranke gebildet werden.

Angesichts des notwendigen Zusammenwirkens aller Teile bei der Ausbildung von Merkmalen wird die Identifizierung von Genen als isolierte Einheiten problematisch. In diesem Sinne hält W. Johannsen 1911 fest, dass ein Gen das gesamte Erscheinungsbild eines Organismus verändern kann, die Rede von Genen für bestimmte Eigenschaften also problematisch ist (»The segregation of one sort of »gene« may have influence upon the whole organization. Hence the talk of »genes for any particular character« ought to be omitted«⁷²). In eine ähnliche Richtung weisend betont E.B. Wilson 1912, dass nicht ein einzelnes Gen, sondern nur die Gesamtheit der Gene (zusammen mit anderen Faktoren) in einem Organismus Merkmale bilden: »the entire germinal complex [...] is directly or indirectly involved in the production of every character«⁷³. Wilson schlägt vor, die Determinanten der Merkmalsausbildung (»determiners«) nicht als Einheitscharaktere (»unit-characters«), sondern als *Einheitsfaktoren* (»unit-factors«) zu bezeichnen, weil sie eben nur in der Kooperation mit anderen Faktoren ihre spezifische Wirkung entfalten.⁷⁴

A.H. Sturtevant, der demgegenüber erfolgreich das Projekt verfolgt, Gene als physische Einheiten auf den Chromosomen von *Drosophila* zu beschreiben, sieht in dem Kommentar Wilsons eine Vermengung der Konzepte »Merkmal« und »Gen«. Das notwendige Zusammenwirken der Gene bei der Bildung von Merkmalen ist nach Sturtevant kein Hindernis für die Identifizierung der Gene als unabhängige Einheiten, die sich physisch lokalisieren lassen. Ein Gen ist für Sturtevant damit dasjenige physische Element auf den Chromosomen, das einen Unterschied zwischen zwei Organismen bedingt: »All what we mean when

we speak of a gene for pink eye is, a gene which differentiates a pink eyed fly from a normal one – not a gene which produces pink eyes per se, for the character pink eye is dependent upon the action of many other genes«⁷⁵. Vereinbar ist mit einem solchen *differenziellen Genkonzept* (»differential concept of the gene«⁷⁶) nicht nur ein deterministisches Verhältnis von Gen und Merkmal, sondern auch ein mehrdeutiges Verhältnis im Sinne von Polygenie und Polyphänie (s.u.): Ein Gen kann auf mehrere Merkmale wirken, die ihrerseits von mehreren Genen beeinflusst werden – relevant für die Bestimmung einer Einheit als Gen ist allein die Tatsache, dass ihre Veränderung einen Unterschied bewirkt. Auch wenn die Schule von Morgan sich also um eine Zuordnung von Genen zu Merkmalen bemüht, wird die Interaktion der Gene nicht aus den Augen verloren. Auch Morgan betont später, dass jedes Gen jedes Merkmal beeinflussen kann und damit eigentlich das gesamte Genom für die Ausbildung von Merkmalen verantwortlich ist (Morgan 1917: »It may perhaps not be a very great exaggeration to say that every gene in the germ plasm affects every part of the body, or, in other words, that the whole germ plasm is instrumental in producing each and every part of the body«⁷⁷).

Diese Kritik am atomisierenden Genbegriff, nach dem die Vererbung von Merkmalen auf isolierbare Faktoren zurückgeführt werden kann, durchzieht das ganze 20. Jahrhundert. Vor dem Hintergrund eines holistischen Verständnisses des Organismus (↑Ganzheit) schreibt A. Meyer 1937: »Nicht die Gene determinieren den ganzen Organismus, sondern dieser determiniert auf seinen verschiedenen polymorphen ontogenetischen Phasen, was die Gene oder ihre biologischen Rechtsnachfolger jeweils zu leisten haben«.⁷⁸ Die Gene seien einbezogen in den »holistischen Kausalnexus«, der den Organismus ausmacht.⁷⁹ Sie entfalten ihre Dynamik nicht wie ein stereotyp ablaufendes Programm, sondern sie werden von den anderen Teilen des Organismus in ihrer Aktivität gesteuert, ebenso wie sie auf andere Teile einwirken. Bei dem Systemtheoretiker L. von Bertalanffy heißt es 1949: »Was wir [...] als »Gene« feststellen, sind nicht Einheiten oder Anlagen, die für sich ein bestimmtes Merkmal oder Organ, etwa so oder so gefärbte oder gestaltete Augen, Flügel, Borsten u. dgl. hervorbringen; sie sind vielmehr Ausdruck von Verschiedenheiten im Ganzen übereinstimmender Genome. Der ganze Organismus wird vom ganzen Genom hervorgebracht, freilich in etwas verschiedener Weise, je nachdem ein Makromolekül an einem bestimmten Chromosomenort, ein sogenanntes Gen, beschaffen ist«⁸⁰. Kritisch wird gegen

die genzentrierten Lebensdefinitionen eingewandt, dass die Gene ihre Funktion der Weitergabe von Information allein innerhalb eines komplexen Systems wahrnehmen können.

Interaktion von Genen

Eine beständige Herausforderung an den Genbegriff bildet also die Einsicht in das systemische Zusammenwirken der Gene in der Herausbildung von phänotypischen Merkmalen eines Organismus. Gene verursachen oft nicht als isolierbare Einheiten und kontextunabhängig die Ausbildung genau eines Merkmals. Gene wirken vielmehr nicht einzeln für sich, sondern allein im Zusammenhang mit anderen Genen und mit anderen Bestandteilen des Körpers. Das Bild einer »Kontrolle« der organischen Merkmale durch die Gene muss also dem Modell eines interaktiven Netzwerkes von Entwicklungsprozessen weichen, in dem die Gene nur eine, wenn auch wichtige Rolle einnehmen.

Zu unterscheiden sind hier die Effekte, die durch die Interaktion der Gene untereinander und durch den Einfluss nicht-genetischer Faktoren entstehen. Der russische Populationsgenetiker S.S. Četverikov spricht schon 1926 von dem *genotypischen Milieu* eines Gens, das seine phänotypische Manifestation bestimme. Jedes vererbte Merkmal sei nicht durch ein einzelnes Gen, sondern die Interaktion mehrerer Gene, also ein Aggregat von Genen bestimmt. Jedes Gen entfalte also umgekehrt seine Wirksamkeit nur im Zusammenspiel mit den anderen Genen des Genotyps.⁸¹ Einzelne Gene verfügen demnach über keine konstante Wirkung auf den Organismus (und damit auch über keinen konstanten Fitnesswert), denn: »Each gene does not act isolatedly from the whole genotype, is not independent of it, but acts, manifests itself, within it, in relation to it. The very same gene will manifest itself differently, depending on the complex of the other genes in which it finds itself.«⁸²

Von Seiten der Genetiker wird auf die Interaktion der Gene in der Verursachung von Merkmalen seit Beginn des 20. Jahrhunderts immer wieder hingewiesen (»Epistasie«; s.u.). Ein gut untersuchter Fall der Abhängigkeit der Wirkung eines Gens von seiner Nachbarschaft betrifft das *bar*-Gen bei *Drosophila*, das A.H. Sturtevant in den frühen 1920er Jahren untersucht. Wegen der Umgebungsabhängigkeit der Genwirkung spricht Sturtevant vom **Positionseffekt** (»effect of position«⁸³; später auch: »position effect«⁸⁴). Sturtevant versteht diesen Effekt allerdings nicht im Sinne eines regelmäßigen Regulationsprozesses, sondern erklärt ihn als eine Störung, die

durch Crossing-over entstanden ist. R. Goldschmidt wendet das damit bezeichnete Phänomen als Argument gegen die Theorie der Gene insgesamt: Wenn die Wirkung der Gene wechselseitig voneinander abhängt, dann können sie nicht die isolierten Determinationsfaktoren sein, als die sie angesehen werden. Das Chromosom als Ganzes hält Goldschmidt für die entscheidende integrierte Größe, die die Entwicklung steuert. 1937 behauptet Goldschmidt deziert, es gebe keine Gene: »there is no such a thing as a gene«.⁸⁵ Goldschmidt stellt sich die genetisch wirksamen Faktoren weniger als statische materielle Körper (eben als »Gene«) vor, sondern vielmehr als dynamische physiologische Einheiten, die in ihrer Wirkung wechselseitig voneinander abhängen und auch ihre Position auf einem Chromosomen während der Zellteilung verändern.

Dass nicht allein andere Gene, sondern auch außer-genetische Faktoren an der Wirksamkeit der Gene beteiligt sind, betont der Genetiker A. Kühn bereits 1936. Er ist der Auffassung, dass das Gen zwar in der Verteilung der Erbanlagen eine »selbständige Erbeinheit« sei, als »entwicklungsphysiologischer Faktor« sei es aber unselbständig: »Dem Mosaik der Einzelanlagen im Kern der Fortpflanzungszellen entspricht nicht ein Merkmalsmosaik des fertigen Organismus. Die Ausbildung des Einzelwesens ist die Gesamtreaktion eines Systems, in welchem ein Gen nur eine von sehr vielen Systembedingungen darstellt.«⁸⁶

Diese Vorstellungen von der Interaktion der Gene bei der Bildung organischer Strukturen nähern den Genbegriff dem entwicklungsbiologischen Begriff des ↑Feldes an. Schon 1923 bezeichnet der Entwicklungsbiologe A. Gurwitsch Gene als »bestimmt konfigurierte Bahnen, d.h. kleine dynamische Felder, deren Dasein ununterbrochen und beharrend ist, und die von einer Generation zur nächsten übertragen werden.«⁸⁷ Ein einzelnes Gen ist damit nicht mehr die autonome Determinante für ein Merkmal; es verliert seine »Kommandoposition« (Roth 1986⁸⁸). Ein Gen gewinnt seine Wirksamkeit nur im Zusammenspiel mit anderen Genen und mit anderen Komponenten einer Zelle.

Gene in der Entwicklungsgenetik

Besonders herausgestellt wird die Interaktion von Genen im Rahmen eines Ansatzes, der sich selbst *Entwicklungsgenetik* nennt (↑Genetik). Bei der Analyse der Morphogenese von *Drosophila* kann die Entwicklungsgenetik zeigen, dass der Bauplan der Fliege durch eine Hierarchie von Genen festgelegt wird: angefangen mit Genen für die Eipolarität (»maternale Gene«) über Gene für die Anzahl und Polari-

tät der Körpersegmente (»Segmentierungsgene«) bis zu den Genen für die Identität und Reihenfolge der Segmente (**homöotische Gene**: engl.: Vilee 1942: »homoeotic genes«⁸⁹).⁹⁰ Die homöotischen Gene zeigen dabei eine über viele Tierstämme konstante Nukleotidsequenz, die seit 1984 so genannte *Homöobox*. (engl. »homoeobox«).⁹¹

Die Begriffsbildung in diesem Feld basiert insgesamt auf W. Batesons Konzept der **Homöose** (»homœosis«) als der Veränderung eines Körperteils auf eine solche Weise, dass es einem anderen Körperteil ähnelt (»something has been changed into the likeness of something else«).⁹² Im Gegensatz zu einer *meristischen Variation* (»Meristic Variation«), die in der Veränderung der Anzahl einer Struktur in einem Organismus besteht (z.B. der Anzahl der Beinpaare bei einem Arthropoden), liegt das Wesen der homöotischen Variation (»Homœotic Variation«) nach Bateson in der substanziellen Veränderung (»Substantive Variation«) eines Körperteils in einen anderen (z.B. »the antenna of an insect into a foot«).⁹³

Gene, Organismen und »Bohnenkorbgenetik«

Besondere Relevanz hat die Unselbstständigkeit der Gene für die Formulierung der Evolutionstheorie auf populationsgenetischer Grundlage. Bereits Anfang der 1930er Jahre betont S. Wright im Anschluss an seine Formulierung populationsgenetischer Selektionsmodelle die Bedeutung der Interaktion von Genen und ihrer Abhängigkeit vom jeweiligen Kontext: Ein Gen, das vor einem genetischen Hintergrund positive Effekte hat, könne sich vor dem genetischen Hintergrund eines anderen Individuums negativ auswirken (»Genes favorable in one combination, are [...] extremely likely to be unfavorable in another«)⁹⁴; deshalb beziehe sich die Selektion auf ganze Organismen und deren Umwelt und nicht auf ihre Gene (»Selection relates to the organism as a whole and its environment and not to genes as such«)⁹⁵. Der Effekt von Genen auf die Fitness kann nach Wright daher nicht auf die additive Komponente der Variation reduziert werden (»the inadequacy of the simple additive concept of gene effect«⁹⁶) und muss die Interaktion von Genen berücksichtigen. Der Fitness- oder Selektionswert bildet in der Auffassung Wrights eine Funktion des gesamten genetischen Systems und könne daher nicht einem einzelnen Gen zugeschrieben werden (»natural selective value is a function of the system of genes as a whole rather than something that can be assigned to individual genes«⁹⁷). Weil die Evolution in der Auffassung Wrights dann am schnellsten verläuft, wenn sie durch Inzucht oder andere Mechanismen zur Bildung neuer genetischer Interaktions-

systeme führt, ist er von der Bedeutung kleiner Populationen für die Evolution überzeugt (↑Evolution/Drift; Selektion).

Auch R.A. Fisher stellt zwar fest, dass Gene nicht isoliert stehen, sondern phänotypische Merkmale allein in der Interaktion mit anderen Genen ausprägen (Fisher 1930: »the visible effect of a gene substitution depends both on the gene substitution itself and on the genetic complex, or organism, in which this gene substitution is made«⁹⁸). Andererseits geht er in seiner Analyse aber von der Additivität der genetischen Effekte aus und kann so einem Gen einen inhärenten, weitgehend kontextfreien Wert zuschreiben.⁹⁹ Später wird dieser Ansatz von der Soziobiologie aufgegriffen und findet sich u.a. in G.C. Williams' Zuschreibung von Selektionskoeffizienten zu Genen¹⁰⁰ und R. Dawkins' Formel des Egoismus der Gene¹⁰¹ (s.u.).

In einer Wiederaufnahme der interaktionistischen Betrachtung der Gene (und in völliger Verkenntung der differenzierten Behandlung dieser Frage durch die frühen Populationsgenetiker¹⁰²) wirft E. Mayr in den 1950er Jahren der atomistischen Zerlegung des Organismus in einzelne, isoliert voneinander weitergegebene Merkmale vor, sie stelle eine unrealistische Abstraktion dar. In einem Bild vergleicht Mayr die Behandlung des Organismus als eines Aggregats von Genen mit der Ansammlung von Bohnen in einem Bohnenkorb: »Each gene was essentially treated as an independent unit favored or discriminated against by various causal factors [...] Evolutionary change was essentially presented as an input or output of genes, as the adding of certain beans to a beanbag and the withdrawing of others«.¹⁰³ Mayr spricht in diesem Zusammenhang von der Phase der **Bohnenkorbgenetik** (»period of »beanbag genetics««).¹⁰⁴ Sich gegen diese Betrachtung wendend, hält Mayr die Behandlung von Genen im Genotyp eines Organismus als isolierbare und beliebig miteinander kombinierbare Einheiten für nicht tragbar. Der Genotyp ist für ihn eine integrierte Ganzheit, in der jedem Gen seine Bedeutung und sein Wert nur relativ zu den anderen Genen zukomme. Diese Sicht nennt Mayr eine **Relativitätstheorie im Bereich der Populationsgenetik** (»a theory of relativity in the field of population genetics«¹⁰⁵). Bestimmt ist diese Theorie wesentlich dadurch, dass den Genen konstante Fitnesswerte abgesprochen werden (»A gene is no longer considered as having a fixed, absolute selective value. Rather its contribution to fitness is relative and may change. It depends on the nature of the genotype of which it is a component«¹⁰⁶). Das gleiche Gen könne einen hohen selektiven Wert in der genetischen Umgebung des einen Genotyps haben, während es in einem anderen

Genotyp eher schädlich wirke. Selbst R.A. Fisher, gegen den sich Mayrs Kritik in erster Linie richtet, würde diese These der genetischen Interaktion aber nicht bestreiten (s.o.). »Atomistisch« ist Fishers Theorie nur im Hinblick auf die Annahme von gegeneinander abgrenzbaren Einheiten der Vererbung, nicht im Hinblick auf deren funktionale Wirksamkeit.¹⁰⁷ Auch Fisher erkennt also an, dass Gene für ihre Wirksamkeit auf die Interaktion mit anderen Genen angewiesen sind und dass ein Gen in verschiedenen genetischen Kontexten unterschiedliche Fitnesswerte haben kann, im Extremfall einen positiven Fitnesswert in einem Individuum und einen negativen in einem anderen. Diese genetische Relativität ändert aber nichts daran, dass es ein sinnvolles Analyseverfahren sein kann, Genen einen mittleren Fitnesswert über alle Kontexte zuzuschreiben (Fisher spricht von dem »average excess«¹⁰⁸) und darüber die Veränderung ihrer Häufigkeit in Populationen zu erklären.

Insgesamt bedeutet die Betonung der Interaktion der Gene und der außergenetischen Faktoren bei der organischen Gestaltbildung eine Absage an den atomistischen Ansatz der klassischen Populationsgenetik. Viele Autoren plädieren daher dafür, statt der Gene wieder den Organismus als Einheit der Entwicklung und Evolution zu betrachten.¹⁰⁹ Seit Mitte der 1990er Jahre erscheint dieses Plädoyer insbesondere als Reaktion auf überzogene Erwartungen, die an die Entschlüsselung des Genoms von Organismen geknüpft wurden. In diesem Zusammenhang ist von der *Postgenomik*¹¹⁰ und der Wiederkehr einer *holistischen Biologie*¹¹¹ (↑Ganzheit) die Rede.

Konstante Fitnesswerte von Genen

Von anderer Seite wird allerdings darauf hingewiesen, dass es eine Evolution auf populationsgenetischer, neodarwinistischer Grundlage nicht geben könnte, wenn vollkommene genetische Relativität herrschen würde. Denn hängt die Bedeutung eines Gens von den anderen Genen ab, mit denen zusammen es das Genom eines Organismus bildet, so dass es in verschiedenen Organismen einen stark variablen Beitrags zur Fitness leistet, dann kann es selbst nicht als Einheit der Selektion fungieren. Damit eine Evolution auf genetischer Ebene erfolgen kann, ist es also notwendig, dass der adaptive Wert, den ein Gen in einem Organismus hat, in etwa dem entspricht, den es in einem anderen hat, in dem das Gen in einem anderen genetischen Kontext steht. Erfüllt ist diese Bedingung in Populationen von hinreichend ähnlichen Organismen, so dass hier den Genen ein konsistenter Fitnesswert zugeschrieben werden kann. In diesem Sinne kann es eine Evolution auf genetischer

Ebene nur in dem Bohnenkorbansatz geben (Haldane 1964: »bean bag genetics, so far from being obsolete, has hardly begun its triumphant career«¹¹²; Maynard Smith 1982: »There is only bean-bag genetics«¹¹³).¹¹⁴ Populationsgenetiker weisen daher auf die Notwendigkeit relativ konstanter Fitnesswerte von Genen hin.¹¹⁵

Replikation der Gene

Die nachhaltigste Schärfung erhält der Genbegriff in der Mitte des 20. Jahrhunderts allerdings nicht von populationsgenetischer oder evolutionstheoretischer Seite, sondern von Seiten der Molekularbiologie. Im Prozess der molekularbiologischen Untersuchung gewinnen Gene eine geradezu handgreifliche Konkretheit, die dem Konzept eine umfassende Anerkennung sichert. Ein wichtiger Schritt im Rahmen der molekularbiologischen Annäherung an die Gene betrifft die Klärung des Mechanismus ihrer Vervielfältigung, die Replikation.

Der genaue Mechanismus der Teilung der Gene im Rahmen der Zellteilung und Fortpflanzung wird seit Beginn der 1940er Jahre aufgeklärt. Die sich später als im Ansatz richtig erweisende Idee des Kopierens eines Gens über ein Komplement, d.h. ein »Negativ« des ursprünglichen Gens, schlägt J.B.S. Haldane bereits 1937 vor.¹¹⁶ Haldanes Überlegungen sind von immunologischen Vorstellungen über die Komplementarität von Antikörper und Antigen geleitet. Auf die molekulare Struktur der Gene bezogene Vorschläge für einen Kopiermechanismus machen L. Pauling und M. Delbrück 1940.¹¹⁷ Das Kopieren der Gene baut nach ihren Vorstellungen auf der autokatalytischen Synthese von Peptidbindungen auf.¹¹⁸ Das im Kern richtige Modell, dem zufolge das Kopieren von einer paarigen Struktur ausgeht, die zur ihrer Verdopplung geteilt wird und die beiden paarigen Elemente als Vorlage zur Nachbildung des jeweils fehlenden Elements dienen, wird von Pauling 1948 entwickelt: »If the structure that serves as a template (the gene or virus molecule) consists of, say, two parts, which are themselves complementary in structure, then each of these parts can serve as the mould for the production of a replica of the other part, and the complex of two complementary parts thus can serve as the mould for the production of duplicates of itself«.¹¹⁹ Auf diesem Modell baut dann die von J. Watson und F. Crick gegebene richtige Annahme eines Kopiermechanismus durch Trennung und anschließende beidseitige Komplettierung der komplementären Stränge der Doppelhelix auf.¹²⁰ Auf der Ebene der Chromosomen wird die Vermehrung, die vor der Teilung einer Zelle stattfindet und mit dem Kopieren der Gene auf der

Ebene der DNA einhergeht, von K. Mather 1948 *Replikation* genannt (↑Fortpflanzung).¹²¹

Doppelhelixmodell der DNA

Als entscheidender Durchbruch in der Strukturaufklärung der Träger der Erbinformation gilt das Doppelhelixmodell der DNA, das von Watson und Crick 1953 vorgeschlagen wird (vgl. Abb. 183). Allgemein gilt die Aufdeckung der Struktur des für die Vererbung verantwortlichen Moleküls als eine der wichtigsten Entdeckungen der Biologie: »There has hardly been a more decisive breakthrough in the whole history of biology than the discovery of the double helix« (E. Mayr 1982).¹²² Dieses Modell baut auf verschiedenen Vorkenntnissen auf, insbesondere den Röntgenstrukturanalysen durch R. Franklin und M. Wilkins und der Feststellung E. Chargaffs, dass die Basen Adenin und Thymin sowie Cytosin und Guanin in der DNA jeweils im Verhältnis eins zu eins vorkommen.

M. Meselson und F.W. Stahl weisen in einem 1958 veröffentlichten Experiment den semikonservativen Mechanismus der Replikation der DNA nach. Der diesem Ergebnis zugrundeliegende Versuch, der auf der Zucht von Bakterien (*E. coli*) auf nacheinander zwei Nährmedien mit unterschiedlichen Stickstoffisotopen beruht, ist als »das schönste Experiment der Biologie« beschrieben worden.¹²³

Ein-Gen-ein-Enzym-Konzept und Kolinearität

Die Wirkungsweise der Gene wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts in einer besonderen Beziehung zu Enzymen (↑Molekularbiologie) gesehen, ja die Gene werden z.T. selbst als Enzyme verstanden.¹²⁴ Ebenso wie den Enzymen wird auch den Genen eine katalytische Wirkung zugeschrieben. Weil sie ihre eigene Erzeugung katalysieren, werden die Gene von A.L. Hagedoorn 1911 als **autokatalytische Substanzen** (»autocatalytic substances«) bezeichnet¹²⁵ – eine Benennung, die die Genetiker L. Troland 1917 und H.J. Muller 1922 übernehmen und allgemein bekannt machen.¹²⁶ Troland stellt 1917 neben die autokatalytische Aktivität der Vererbungssubstanzen ihre heterokatalytische Aktivität, die zur Bildung anderer spezifischer Moleküle beiträgt (»Although the fundamental life-property of the chromatin units is that of autocatalysis, it is necessary and legitimate to suppose that the majority of them sustain specific heterocatalytic relationships to reactions occurring in living matter«¹²⁷). Muller hält die Beschreibung des Kopierens von Genen als »Autokatalyse« später allerdings für wenig hilfreich (1947: »It has been misleading and unhelpful to refer to the self-duplication

of the gene as »autocatalytic«¹²⁸). Denn es gebe sehr unterschiedliche Formen der Autokatalyse, die nicht durch einen einheitlichen Mechanismus charakterisiert werden könnten.¹²⁹

1929 sieht Muller in den Genen insgesamt die materielle Grundlage des Lebens (»the gene as the basis of life«).¹³⁰ Er ist der Meinung, die Gene seien die letzten Lebenseinheiten, weil nur ihnen die Fähigkeit einer »spezifischen Autokatalyse« zukomme. Die Spezifität der Autokatalyse der Gene liegt nach Muller darin, dass sie nicht nur eine Beihilfe zur Erzeugung eines ihnen selbst ähnlichen Körpers leisten, sondern darüber hinaus auch Variationen von ihnen an ihre Nachkommen weitergegeben werden können. Die spezifische Autokatalyse der Gene schließt also neben ihrer Reproduktion auch die Vererbung von Veränderungen (Mutationen) ein. Mit dieser Leistung ist die Möglichkeit von darwinscher Evolution gegeben.

Mit genaueren Vorstellungen zum chemischen Unterschied zwischen Genen und Enzymen (↑Vererbung) entstehen in der Mitte des Jahrhunderts Theorien zur Wirkung von Genen, die über Enzyme vermittelt wird. Die Spezifität der Gene soll darüber erfolgen, dass ein Gen die Hervorbringung genau eines Enzyms bewirkt und damit jeweils einen Schritt in einer Folge biochemischer Reaktionsketten kontrolliert. Diese Vorstellung legen vor allem die 1941 veröffentlichten Untersuchungen von G.W. Beadle und E. Tatum zu spezifischen Veränderungen des Stoffwechsels bei Pilzen (*Neurospora*) nach deren Beschuss mit Röntgenstrahlen nahe.¹³¹ Beadle nennt diese Hypothese 1945 das **Ein-Gen-ein-Enzym-Konzept** (»one-gene-one-enzyme concept«¹³²; 1951: »one gene-one enzyme hypothesis«¹³³). A. Kühn bringt 1941 verwandte Vorstellungen mit seinem Konzept der *Genwirkkette* auf den Begriff.¹³⁴ Er entwickelt dieses Konzept anhand einer Sequenz von Genen, die an der Bildung der Pigmente bei Insekten beteiligt sind.

Bereits Anfang der 1950er Jahre wird vermutet, dass im Verhältnis der Gene zu den Enzymen die Sequenz der Basen der DNA genau der Sequenz der Aminosäuren der Proteine entspricht (*Kolinearitätshypothese*).¹³⁵ Der experimentelle Beweis für diese Kolinearität wird jedoch erst 1964 geführt.¹³⁶ Die genauen Mechanismen der Bildung der Enzyme unter dem Einfluss der DNA werden nach 1953 bekannt. Crick formuliert 1958 als *Sequenzhypothese* die Annahme, dass die genetische ↑»Information« allein in der Reihenfolge der Basen auf der DNA besteht, die die Reihenfolge der Aminosäuren der Proteine determiniert. Den einseitigen Informationsfluss von

den Nukleinsäuren zu den Aminosäuren bezeichnet Crick 1958 als das *zentrale Dogma* der ↑Molekularbiologie. Die Kolinearitätshypothese bildet die Basis für die bis 1966 erfolgte Aufklärung des *genetischen Codes* (↑Information), d.h. der Übersetzungsregeln der Basensequenz der DNA in die Aminosäuresequenz der Proteine.

Expression, Expressivität und Penetranz

Der Vorgang der Wirksamkeit der Gene in der Ausbildung von körperlichen Merkmalen, insbesondere auf molekularer Ebene, wird seit den frühen 1930er Jahren **Expression** genannt (Schultz 1930: »the physiology of gene expression«).¹³⁷ Bereits einige Jahre zuvor bestimmt O. Vogt die **Expressivität** als ein graduierbares Maß für die Ausprägung eines genetisch bedingten Merkmals bei einem Organismus: Tritt ein Merkmal in schwacher Form auf, liegt eine nur geringe Expressivität vor; bei starker Ausprägung ist die Expressivität groß.¹³⁸ Vogt unterscheidet diese Größe von einer anderen, die er als **Penetranz** bezeichnet und als »Tendenz zum Sichdurchsetzen« von Genen »unter den verschiedensten Bedingungen« bestimmt.¹³⁹ Hohe Penetranz eines Gens liegt demnach dann vor, wenn seine Expression weitgehend unabhängig von den Umweltbedingungen erfolgt. Die terminologische Unterscheidung von Expressivität und Penetranz baut auf einer sachlichen Differenzierung auf, die N.W. Timoféeff-Ressowsky 1925 trifft: Der »phänotypischen Manifestierung an sich« (Penetranz) wird die »Stärke und Form« der »phänotypischen Manifestierung« eines Gens (Expressivität) gegenübergestellt.¹⁴⁰

Klassische, molekulare und andere Genbegriffe

Die Fortschritte im Verständnis der Gene seit Mitte des 20. Jahrhunderts verdanken sich in erster Linie technischen Innovationen in der Kultivierung von Bakterien und anderen Mikroorganismen. Die Einführung standardisierter Techniken ermöglicht die Etablierung routinierter Untersuchungen und die rasche Gewinnung großer Datenmengen. Neben den Untersuchungen von Beadle und Tatum an *Neurospora* bilden die Studien von F. Moewus und A. Kühn an der einzelligen Grünalge *Chlamydomonas* die ersten Schritte in Richtung einer biochemischen Genetik¹⁴¹.

Mit der Aufklärung der Struktur der Gene und des Mechanismus ihrer Übersetzung in die Struktur der Genprodukte scheint sich das Programm der Genetik Mitte der 1960er Jahre erfüllt zu haben. Gene können als Abschnitte der DNA bestimmt werden, die in der Sequenz ihrer Bestandteile die Träger der ver-

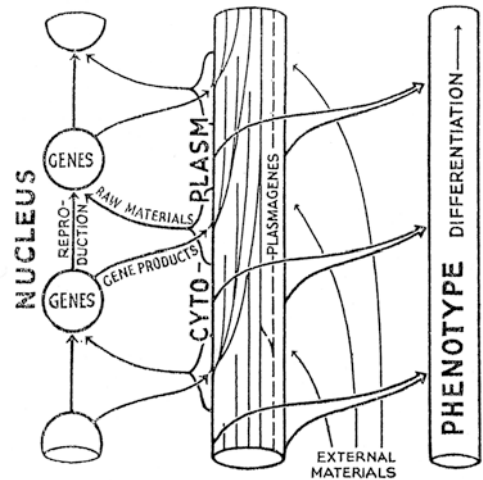


Abb. 185. Der Weg von den Genen im Zellkern über das Zytoplasma zu den phänotypischen Merkmalen. Im Zellkern (»Nucleus«, links) befinden sich die Gene, die einerseits in der Generationsfolge sich selbst fortpflanzen (»Reproduction«), andererseits auf das Zytoplasma wirken (»Gene Products«) und vom Zytoplasma beeinflusst werden (u.a. durch die Lieferung von »Raw Materials«). Aus der Interaktion der Genprodukte im Zytoplasma bildet sich der Phänotyp; die zentrale Schaltstelle für die Aktivität der Gene ist also das Zytoplasma: »the cytoplasm is the agent of the nucleus in action« (aus Darlington, C.D. & Mather, K. (1949). *The Elements of Genetics*: 204).

erben »Information« bilden. Dass dieses Bild aber zu einfach ist und nicht jede Basensequenz der DNA als einfache Anleitung zur Herstellung eines Proteins fungiert, ist in den folgenden Jahren deutlich geworden. Ein erster Hinweis auf die Komplexität der Verhältnisse liegt schon in der Unmöglichkeit, eine einfache Beziehung zwischen klassischem und molekularbiologischem Genbegriff herzustellen. Die molekulargenetischen Methoden zur Abgrenzung von Genen sind inkongruent mit den klassischen Züchtungsverfahren, d.h. beide liefern unterschiedlich bestimmte Genbegriffe, die in keinem einfachen Abbildungsverhältnis zueinander stehen.¹⁴²

Die Versuche der Herstellung einer Korrespondenz zwischen klassischem und molekularem Genbegriff finden seit den 1950er Jahren statt. S. Benzer differenziert 1957 innerhalb des einheitlichen Begriffs des Gens der klassischen Genetik drei Aspekte, die jeweils in einem Testverfahren die Identifizierung von Einheiten ermöglichen: das **Muton** als kleinste genetische Einheit, die eine Veränderung eines Organismus bewirkt (»mutant form of the organism«), das **Recon** als kleinste Einheit der Rekombination und das **Cistron**, das über ein molekulargenetisches Testverfahren, den

sogenannten Komplementationstest, als Einheit identifiziert wird.¹⁴³ Später werden zu dieser Dreiteilung andere Termini hinzugefügt, insbesondere die Einheit der Selektion wird wiederholt abgegrenzt und mit einem Terminus belegt. R. Dawkins nennt eine Einheit der Selektion 1978 *Optimon*¹⁴⁴, Mayr verwendet unabhängig davon bereits in den frühen 1980er Jahren den Ausdruck **Selektion** (engl. »selecton«)¹⁴⁵. Später definiert Mayr ein Selektion als jede Einheit, die einer Selektion unterliegt: »A selecton is a discrete entity and a cohesive whole, an individual or a social group, the survival and successful reproduction of which is favored by selection owing to its possession of certain properties. The selecton is the answer to Sober's question »selection of?«¹⁴⁶. Nach diesem Muster ließen sich weitere Genbegriffe ausgehend von einzelnen biologischen Subdisziplinen bilden, z.B. *Genon* für die Entwicklungsbiologie (abgeleitet von griech. γένεσις: »Entwicklung«) und *Allelon* für die ↑Physiologie im Sinne einer kleinsten Einheit der wechselseitigen Herstellung oder Abhängigkeit von Teilen in einem System (griech. ἀλλήλων: »gegenseitig, wechselseitig«).

Probleme der Korrespondenz

Eine weitere Komplizierung der Verhältnisse liegt darin, dass nicht alle funktionalen Abschnitte der DNA eines Organismus als Matrizen zur Herstellung von Proteinen dienen. Einigen »Genen« kommt statt einer direkten Übersetzung in Proteine vielmehr eine Funktion im Rahmen der Regulation der genetischen Transkription zu. F. Jacob und J. Monod unterscheiden 1959 in diesem Zusammenhang zwischen einem **Strukturgen** (»gène de structure«) – »responsable de la structure de la molécule« (d.h. des Proteins) – und einem **Regulatorgen** (»gène régulateur«) – »gouvernant l'expression du premier par l'intermédiaire d'un répresseur«.¹⁴⁷ Die Mechanismen der Regulation auf genetischer Ebene werden in den 1960er Jahren von Jacob und seinen Mitarbeitern bei Bakterien untersucht und in einem Modell, dem *Operon-Modell*, beschrieben (↑Regulation). Weil es Regulationsprozesse einschließt, kann mit diesem Modell keine einfache Entsprechung zwischen genetischer »Anlage« und phänotypischem Merkmal mehr hergestellt werden (↑Genotyp/Phänotyp). Rückblickend erscheint die Beschreibung der Regulationsmechanismen auf genetischer Ebene im Rahmen des Operon-Modells daher als »Beginn der Demission des simplen Genbegriffs der frühen molekularen Genetik« (Müller-Wille & Rheinberger 2009).¹⁴⁸

Weil es nicht nur DNA-Strukturen sind, die zusammen eine Vererbungseinheit bilden, kann an Stelle

des alten Ausdrucks »Gen« auch der Terminus **Integron** verwendet werden. Jacob versteht darunter 1970 eine Integrationseinheit von Elementen innerhalb eines hierarchisch geordneten Systems, die zusammen wirken. In Bezug auf die Gene können diese sowohl DNA-Abschnitte als auch Enzyme, die für deren Wirksamkeit von Bedeutung sind, umfassen.¹⁴⁹

Strittig ist bis in die Gegenwart, ob die als Regulator fungierenden DNA-Sequenzen selbst als »Gene« bezeichnet werden sollten oder ob sie Bestandteile der Gene sind, die sie regulieren. Funktional verbundene Gene werden von E.B. Lewis 1967 als *pseudo-allelische Reihe* oder mit einem knapperen Terminus als *Genkomplex* (»gene complex«¹⁵⁰) bezeichnet. Der Ausdruck »Genkomplex« erscheint bereits in den 1920er Jahren (z.B. Emerson 1924: »gene complex«).¹⁵¹

Eine weitere Komplikation bei der Identifizierung von Genen auf der Ebene der DNA besteht in dem Mitte der 1970er Jahre entdeckten »Überlappen« von Protein-kodierenden DNA-Abschnitten, die *überlappende Gene* genannt werden (Barell et al. 1976: »overlapping genes«)¹⁵²: Der hintere Teil einer proteinkodierenden Sequenz kann gleichzeitig den vorderen Teil einer Sequenz bilden, die ein anderes Protein kodiert. Die gleiche DNA-Sequenz ist damit Bestandteil verschiedener Gene, wenn ein Gen funktional ausgehend von dem Proteinprodukt definiert wird. Ein verwandtes Phänomen sind die sogenannten *eingenisteten Gene* (»nested genes«), die aus DNA-Abschnitten innerhalb eines Gens bestehen und in der gleichen oder entgegengesetzten Richtung wie das sie umfassende Gen abgelesen werden.¹⁵³

Aber nicht nur auf der Ebene der DNA ergeben sich Probleme in der Abgrenzung des Anfangs und Endes eines Gens. Auch die Herstellung des ersten Genprodukts, der so genannten *Boten- oder messenger RNA* (Brenner, Jacob & Meselson 1961: »a special type of RNA molecule, or »messenger RNA«, [...] which brings genetic information from genes to non-specialized ribosomes«¹⁵⁴; vgl. Pardee, Jacob & Monod 1959: »specific cytoplasmic messenger«¹⁵⁵), erfolgt (bei höheren Organismen) nicht durch einfache Aneinanderreihung von Basen, so wie sie auf der DNA vorhanden sind, sondern es liegt eine Auswahl von bestimmten Abschnitten und eine Vernachlässigung anderer vor (»editing of the messenger-RNA«). Die Basensequenz der DNA wird also nicht eins zu eins in eine Aminosäuresequenz übersetzt, sondern es existiert ein komplizierter Mechanismus des Herausschneidens (*Splicing*¹⁵⁶) von einzelnen Stücken (*Introns*), der erst die Protein-codierende Sequenz (*Exon*) herstellt (die Unterscheidung von Intron und

Exon führt Gilbert 1978 ein¹⁵⁷). Der erste Hinweis auf *gespaltene Gene* (»split genes«) dieser Art findet sich Ende der 1970er Jahre bei Viren¹⁵⁸; später werden sie auch bei Eukaryoten nachgewiesen¹⁵⁹. (Die Übersetzung der Basensequenz der RNA in die Sequenz der Aminosäuren der Proteine erfolgt an den *Ribosomen* (†Zelle) unter Vermittlung der *transfer RNA*¹⁶⁰).

Schließlich kann es auch nach der Translation noch Veränderungen von Proteinen, z.B. durch Austausch einzelner Aminosäuren geben. Alle diese Mechanismen haben zur Folge, dass es eine einfache Entsprechung und Kolinearität der Strukturen auf der Ebene der DNA und der Proteine in vielen Fällen nicht gibt.

Diese Verhältnisse machen die genaue Bestimmung des Genbegriffs schwierig: Soll ein Gen als ein Abschnitt auf der DNA vor seiner Aufbereitung durch das Splicing oder erst als die proteinkodierende Sequenz gesehen werden? Verbreitet ist es, ein Gen funktional zu definieren (s.u.) und damit nicht einfach als einen Abschnitt auf der DNA zu bestimmen, sondern erst die Kombination verschiedener DNA-Stücke nach dem Splicing als ein Gen im Sinne einer funktionalen Einheit anzusehen. Die Praxis der Biologie verfährt hier aber pragmatisch und legt den Begriff nicht eindeutig fest, sondern verwendet ihn in verschiedenen Kontexten mit anderen Bedeutungen. Damit hat er aber seine Eindeutigkeit verloren. Weil ein (funktionales) Gen jedenfalls nicht als physische Einheit im Genom vorliegt, wird der Begriff des *informationalen Gens* (»informational gene«) vorgeschlagen.¹⁶¹ Liegt ein so genanntes *alternatives Splicing* vor, bei dem eine DNA-Sequenz in verschiedenen Zusammensetzungen mit anderen Sequenzen funktional wirksam wird – wie dies ebenfalls seit Ende der 1970er Jahre bekannt ist¹⁶² und z.B. in Abhängigkeit von einem jeweiligen Gewebe auftritt¹⁶³ –, dann werden die Verhältnisse noch komplizierter. Streng genommen bildet dann nicht die einzelne DNA-Sequenz, sondern der ganze Apparat des Splicing eine funktionale Einheit der Information.¹⁶⁴ Welche Abschnitte der DNA Intron und welche Exon werden, wird durch Enzyme entschieden, die wiederum von anderen Genen reguliert werden. Insgesamt liegt hier also eine Selbstregulation der Genexpression vor, die auch als *natürliches genetisches Engineering* (»natural genetic engineering«) bezeichnet wird.¹⁶⁵

Mit diesen detaillierten Kenntnissen zur Aufbereitung von Genen auf molekularer Ebene führt ironischerweise gerade die Entwicklung der Molekularbiologie zur »Auflösung« oder »Dekonstruktion« (Müller-Wille & Rheinberger 2009) eines scharf geschnittenen Genbegriffs.¹⁶⁶ Also gerade die Disziplin,

Keine materielle Spezifizierung

Ein Gen ist eine abstrakte mathematische Rechenseinheit, deren materielle Realisierung nicht spezifiziert wird.

Funktionale Definition

Bestimmt ist ein Gen durch seine phänotypische Manifestation in einem Merkmal, das einen Unterschied für Selektionsprozesse gegenüber alternativen Merkmalen macht.

Erklärung von Fitnessdifferenzen

Als eine von einem Individuum auf seine Nachkommen weitergegebene Einheit bleibt ein Gen über die Generationen hinweg erhalten und kann die Fitnessdifferenzen von Individuen verschiedener Typen erklären.

Koordinierte Einheit

Ein Gen besteht nebengeordnet neben anderen Genen; Interaktionen und Regulationen von Genen werden vernachlässigt.

Determination des adulten Phänotyps

Gene bestimmen die Merkmale von adulten, fortpflanzungsfähigen Organismen und sind wesentliche Determinationsfaktoren des reproduktiven Erfolgs.

Autonomie

Ein Gen besteht als selbständige Einheit unabhängig von anderen Genen.

Tab. 103. *Sechs Aspekte des populationsgenetischen Genbegriffs, der für die Synthetische Theorie der Evolution zentral ist. In diesem Aspekten unterscheidet sich der populationsgenetische von dem entwicklungsbiologischen Genbegriff (nach Gilbert, S.F. (2000). Genes classical and genes developmental. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 178-192: 179-181).*

durch deren Fortschritt die Gene immer konkreter und handgreiflicher zu werden schienen und die zu dem einfachen Bild der Gene als Nukleotidsequenz führte, macht schließlich eine einfache Definition der Gene unmöglich. Sie führt letztlich zur Aufgabe der Vorstellung von Genen als abgrenzbaren Erbeinheiten und befördert stattdessen das Bild einer umfassenden wechselwirkenden Beziehung zwischen verschiedenen Abschnitten des Genoms, anderen Komponenten der Zelle und den Umweltbedingungen.

Funktionaler Genbegriff

Wenn heute überhaupt am Begriff des Gens festgehalten wird (s.u.), dann nicht in der ursprünglich intendierten materialistisch-substantialistischen Version im Sinne einer bestimmten Struktur eines Körpers. Ein Gen ist nicht einfach eine körperliche Einheit

»Das Wort *Gen* ist völlig frei von jeder Hypothese; es drückt nur die sichergestellte Tatsache aus, daß jedenfalls viele Eigenschaften des Organismus durch in den Gameten vorkommende besondere, trennbare und somit selbständige ›Zustände‹, ›Grundlagen‹, ›Anlagen‹ – kurz, was wir eben *Gene* nennen wollen – bedingt sind« (Johannsen 1909, 124).

»[G]ene« material is any substance which, in given surroundings – protoplasmic or otherwise – is capable of causing the reproduction of its own specific composition, but which can nevertheless change repeatedly – ›mutate‹ – and yet retain the property of reproducing itself in its various new forms« (Muller 1929, 897).

»[S]tellen wir uns das Gen als einen Atomverband vor, innerhalb dessen die Mutation, als Atomumlagerung oder Bindungsdissoziation (ausgelöst durch Schwankung der Temperaturrenergie oder durch Energiezufuhr von außen) ablaufen kann und der in seinen Wirkungen und den Beziehungen zu anderen Genen weitgehend autonom ablaufen kann« (Timofëeff-Ressovsky, Zimmer und Delbrück 1935, 238).

»Each of the [...] thousands of gene types has, in general, a unique specificity. This means that a given enzyme will usually have its final specificity set by one and only one gene« (Beadle 1945, 19).

»[I]n a long molecule many different permutations are possible, and it therefore seems likely that the precise sequence of the bases is the code which carries the genetical information« (Watson & Crick 1953, 965).

»In evolutionary theory, a gene could be defined as any hereditary information for which there is a favorable or unfavorable selection bias equal to several or many times its rate of endogenous change« (Williams 1966, 25).

»Instead of saying ›one gene-one polypeptide‹, we may describe the relationship as ›one polypeptide-one gene‹. Thus we may regard the sequence actually responsible for production of the polypeptide (including introns as well as exons) as the gene, while recognizing that from the perspective of another protein, part of this same sequence may also belong to *its* gene« (Lewin 1983, 61).

»[A] gene *g* for linear sequence *l* in product *p* synthesized in cellular context *c* is a potentially replicating nucleotide sequence, *n*, usually contained in DNA, that determines the linear sequence *l* in product *p* at some stage of DNA expression. When I say that a nucleotide sequence, *n*, is a gene I mean that the sequence is a gene for *l* in *p* synthesized in *c*« (Waters 2000, 544).

»[T]he genetic underpinning of the smallest possible difference in adaptation that may be detected by natural selection« (Beurton 2000, 286).

»Gene« is the process (i.e., the course of events) that binds together DNA and all other relevant non-DNA entities in the production of a particular polypeptide. The term *gene* in this sense stands for processes which are specified by (1) specific interactions between specific DNA segments and specific non-DNA located entities, (2) specific processing mechanisms of resulting mRNA's in interactions with additional non-DNA located entities. These processes, in their specific temporal order, result (3) in the synthesis of a specific polypeptide. This gene concept is relational, and it always includes interactions between DNA and its (developmental) environment« (Neumann-Held 2001, 74).

»[A] sequence encoding a functional product« (Snyder & Gerstein 2003, 260).

»A gene is a genome's way of making a trait (or function)« (Falk 2004, 108).

»A locatable region of genomic sequence, corresponding to a unit of inheritance, which is associated with regulatory regions, transcribed regions and/or other functional sequence regions« (Eilbeck et al., in Pearson 2006, 401).

»The gene is a union of genomic sequences encoding a coherent set of potentially overlapping functional products« (Gerstein et al. 2007).

»[T]he uninterrupted nucleic acid stretch of the coding sequence in the mRNA that corresponds to a polypeptide or another functional product; thus, in eukaryotes typically not yet present at DNA level, but assembled from gene fragments (exons) in course of RNA processing« (Scherer & Jost 2007, 106).

Tab. 104. Definitionen des Genbegriffs.

innerhalb eines Organismus, sondern ein Element innerhalb des komplexen Geschehens der Gestaltbildung und Vererbung von organischen Merkmalen. Weil es hier auf die Einbettung des Gens in den Prozess der Bildung von Strukturen ankommt, erscheint eine Bestimmung des Genbegriffs ausgehend von den *Produkten* dieses Prozesses einzig sinnvoll, d.h. eine *funktionale* Definition.¹⁶⁷

Eine solche Definition liefert B. Lewin 1983, indem er ein Gen ausgehend von seinem Produkt, dem

Polypeptid definiert: »Instead of saying ›one gene-one polypeptide‹, we may describe the relationship as ›one polypeptide-one gene‹« (vgl. Tab. 104).¹⁶⁸ Über das Polypeptid hinaus könnten auch ausgehend von phänotypischen Merkmalen Gene definiert werden, z.B. ein Gen für blaue Augenfarbe oder für grüne Erbsenfarbe (vgl. Rosenberg 1985: »Mendelian genes are *identified* by identifying their effects: the phenotypes observationally identified in the breeding experiments«¹⁶⁹). Allgemein wäre ein Gen damit zu

bestimmen als vererbte Ausgangsstruktur zur Bildung einer bestimmten körperlichen Gestalt, im einfachsten Fall eines Proteins. Aufgrund der komplexen Verhältnisse bildet dieser Ausgangspunkt aber häufig keine materiell zusammenhängende Einheit, sondern kann diskontinuierlich im Körper verteilt sein (und kann auch andere Elemente umfassen als DNA-Moleküle).

Ein Gen wird durch diese funktionale Definition quasi zu einem *Organ* eines Organismus: ein integraler Bestandteil seiner Organisations- und Regulationseinheit. Funktional bestimmt ist ein Gen in dieser Perspektive nicht nur, weil seine Einheit ausgehend von einem spezifischen Endprodukt determiniert wird, sondern auch, weil dieses Endprodukt wiederum funktional für die Arbeitsweise des Organismus ist. Ebenso wie andere Organe können die Gene in dieser Sicht als Strukturen (oder Prozesse; s.u.) eines Organismus verstanden werden, die aufgrund ihrer Aktivität zur Entwicklung und Aufrechterhaltung der Organisation des Organismus und damit auch zur Erhaltung und Reproduktion ihrer selbst beitragen. Ebenso wie andere Organe müssen Gene daher auch nicht als diskrete materielle Körper vorliegen, sondern können räumlich disparat existieren; ihre Einheit besteht allein im funktionalen Zusammenwirken der Teile.

Molekularbiologische Definitionen des Genbegriffs weisen in der Regel diese funktionale Komponente auf, insofern sie ein Gen über sein funktionales Produkt definieren. Ausdrücklich gilt dies für C.K. Waters *molekulares Genkonzept* (»molecular gene concept«), das er im Jahr 2000 vorschlägt (vgl. Tab. 104).¹⁷⁰ Waters beschreibt dieses Genkonzept als *gemischt funktional* (»mixed functional«), weil es Gene bestimmt einerseits als strukturelle Entitäten (nämlich als Abschnitte der DNA) und andererseits als funktionale Einheiten (weil sie über ihre kausale Rolle innerhalb eines biologischen Systems definiert werden).¹⁷¹ In diese Richtung weist auch R. Falks Definition eines Gens als die Art und Weise eines Genoms, eine Funktion zu erzeugen (vgl. Tab. 104).

Eine ausgearbeitete funktionale Definition des Genbegriffs, die von den molekularbiologischen Schritten der Expression der Nukleotidsequenz der DNA ausgeht, formulieren K. Scherrer und J. Jost 2007. Sie definieren ein Gen als die ununterbrochene Folge von Nukleinsäuren in der kodierenden Sequenz der mRNA, die einem Polypeptid oder einem anderen funktionalen Produkt entspricht (vgl. Tab. 104). Bei eukaryotischen Organismen ist ein Gen damit noch nicht auf der Ebene der DNA vorhanden, sondern entsteht erst im Rahmen der Transkripti-

Transmissionsfaktor (Mendel)

Gene bilden die Grundlage für die Weitergabe von Merkmalen eines Organismus an seine Nachkommen (Vererbung).

Merkmalsdeterminante (Weismann)

Gene sind Elemente eines Organismus, die in dessen Entwicklung die Ausbildung spezifischer Merkmale determinieren, also für die individuelle Eigenart und Unterschiedenheit von Organismen verantwortlich sind.

Populationstheoretische Rechnungseinheit (Johannsen)

Gene sind theoretisch postulierte, nicht direkt beobachtbare kausale Faktoren, die für die Vererbung von Merkmalen und ihre populationsgenetische Verteilung verantwortlich sind.

Organisationseinheit (Morgan)

Gene nehmen einen konstanten spezifischen Ort innerhalb der materiellen und funktionalen Organisation eines Organismus ein (eine Position auf den Chromosomen).

Mutationseinheit (Muller)

Gene bilden materielle Struktureinheiten eines Organismus, die sich (durch Mutation) einzeln verändern können.

Selektionseinheit (Wright, Fisher)

Gene stellen Elemente eines Organismus dar, die bei jeder Zellteilung und Fortpflanzung weitgehend konstant kopiert werden (sie sind Replikatoren); weil sie die Ausbildung alternativer Formen eines Merkmals determinieren, stehen sie in dem Genpool einer Population in Konkurrenz zu einander und bilden eine Ebene der Selektion.

Tab. 105. Anforderungen und Dimensionen eines vererbungs- und evolutionstheoretisch eingebundenen Genbegriffs. Hinter dem Schlagwort zur Beschreibung der Dimension steht der Name eines Genetikers, mit dem diese Dimension in besonderer Weise verbunden ist.

on.¹⁷² Eine Konsequenz dieser Definition ist, dass es sehr viel mehr Gene in einem Organismus gibt als kodierende Domänen auf der DNA (beim Menschen gehen die Autoren von 30.000 Genomdomänen und 500.000 Genen aus). Dieser Genbegriff ist ausgehend von dem Prozess der Kodierung für die funktional wirksamen Proteine entwickelt; von diesem Prozess unterschieden werden die Regulationsvorgänge, die zur Bildung der Gene auf Ebene der mRNA führen. Alle an diesen Regulationsvorgängen beteiligten Einheiten fassen die Autoren als *Genon* zusammen (»program controlling the expression of a gene, superimposed onto and added to the coding sequence in *cis*«).¹⁷³

»Gene-P is defined by its relationship to a phenotype, albeit with no requirements as regards specific molecular sequence nor with respect to the biology involved in producing the phenotype. Gene-P is the expression of a kind of instrumental preformationism (thus the »P«). When one speaks of a gene in the sense of Gene-P, one simply speaks as if it causes the phenotype. A gene for blue eyes is a Gene-P. [...] Gene-D is defined by its molecular sequence. A Gene-D is a developmental resource (hence the »D«) which in itself is indeterminate with respect to phenotype. To be a Gene-D is to be a transcriptional unit (extending from start to stop codon) within which are contained molecular template resources.«

Tab. 106. *Gen-P und Gen-D: der funktionale, auf einen Phänotyp bezogene und der strukturelle, entwicklungsbiologische Genbegriff. Die beiden Konzepte sind sachlich unterschieden, werden häufig aber zusammengezogen, so dass für ein genetisch bedingtes phänotypisches Merkmal (wie blaue Augenfarbe) ein einziges entwicklungsbiologisch verstandenes Gen postuliert wird – eine empirisch häufig falsche Annahme (aus Moss, L. (2001). Deconstructing the gene and reconstructing molecular developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution, 85-97: 87f).*

Evolutionstheoretischer Genbegriff

Ein weiter, nicht an die DNA gekoppelter Genbegriff ist v.a. im Rahmen von evolutionstheoretischen Überlegungen verbreitet. G.C. Williams definiert ein Gen 1966 als jede erbliche Information, die einer Selektion unterliegt (»any hereditary information for which there is a favorable or unfavorable selection«).¹⁷⁴ Ein Gen stellt für Williams ausdrücklich keine chemische Einheit, sondern ein systemtheoretisches Element oder eine »kybernetische Abstraktion« dar.¹⁷⁵ Nicht die physische Struktur, sondern die Einheitlichkeit in selektionstheoretischer Perspektive begründet für Williams die Einheit eines Gens.

Aus evolutionstheoretischer Perspektive wird auch der Versuch unternommen, die »Realität« von Genen zu begründen. Mit diesem Anspruch entwickelt P. Beurton 1998 ausgehend von der Evolutionstheorie einen Genbegriff und unternimmt es, den Prozess der Entstehung von Genen in einem Evolutionsszenario entwicklungsgeschichtlich nachzuzeichnen. Gene werden damit zu Entitäten, die selbst in der Evolution entstehen und vergehen können. Beurton ist der Auffassung, dass ein einheitlicher Genbegriff allein auf dieser Grundlage entwickelt werden kann. Den Ausgangspunkt von Beurtons Szenario der Genentstehung bildet eine Population von sich fortpflanzenden Organismen, die regelmäßige Unterschiede in

ihren Reproduktionsraten aufweisen. Die Ursachen für diese Unterschiede bilden Differenzen des von den Vorfahren ererbten und an die Nachkommen vererbten genetischen Materials insgesamt, d.h. des gesamten Genoms, das noch nicht in Gene unterteilt ist. Eine Gliederung des Genoms in Gene erfolgt nach Beurton dadurch, dass genetische Variationen an verschiedenen Orten des Genoms unter ein gemeinsames Selektionsregime geraten, weil sie alle an der Ausbildung eines Merkmals beteiligt sind, das die gleiche adaptive Differenz unter den Organismen betrifft. Die Zusammenführung der Fragmente eines Gens an einem Chromosomen-Abschnitt erfolgt in einem nächsten Schritt, weil dadurch die Wahrscheinlichkeit ihrer Trennung durch Crossing-over und damit die Gefahr des vollständigen Verlusts einer Genkomponente durch Übergang an das homologe Chromosom gemindert wird. Erst die differenzielle Reproduktion, d.h. die Selektion von Organismen mit verschiedenartigem Genom, bewirkt also die Fragmentierung des Genoms in Gene. Die Gene werden damit selbst zu Produkten des Evolutionsprozesses. Entscheidend für diese Interpretation von Genen ist also ihre Eigenschaft, als Einheit der Selektion fungieren zu können. Diese Eigenschaft geht im Selektionsszenario der physischen Einheit des Gens zeitlich voraus. Das Gen gewinnt damit erst allmählich über die Generationenfolge seine Realität.¹⁷⁶ Offen ist Beurtons Ansatz dafür, neben der DNA auch andere Entwicklungsressourcen in den Genbegriff zu integrieren.¹⁷⁷

Gene in Entwicklungssystemen

Eine heute verbreitete Sicht sieht Gene als Teil eines »Entwicklungssystems« (↑Entwicklung): Um den dynamischen Charakter der so verstandenen Gene als Entwicklungsressourcen zu betonen, spricht E. Neumann-Held von dem *molekularen Prozessgen* (»process molecular gene«; vgl. Tab. 104).¹⁷⁸ Gene werden in dieser Sicht als *Prozesse* (oder genauer Typen von Prozessen) im ontologischen Sinn verstanden: Sie existieren nicht als materielle Entitäten im Sinne eines Körpers oder als Struktur der DNA, sondern sind vielmehr diejenigen Prozesse der Entwicklung, die die DNA-Struktur zu Einheiten der Funktion gliedern.¹⁷⁹ Einen molekularen Bezug hat dieser Genbegriff, insofern er auf die Bildung von Proteinen bezogen ist; er ist aber nicht chemisch orientiert an der DNA, sondern bezieht jede am Prozess der Herstellung eines Proteins beteiligte Einheit mit ein – sei sie Teil des Organismus oder seiner Umwelt. Selbst Eigenschaften der Umwelt können danach also als »Gen« betrachtet werden. Gene werden

auf diese Weise nicht als vererbungs-, sondern als entwicklungsbiologische Einheiten oder »Ressourcen« entworfen (vgl. Tab. 104).¹⁸⁰ Ausdrücklich beschreibt Neumann-Held Gene nicht rein molekular als DNA-Abschnitte, sondern »als Konstrukte eines Zusammenspiels zwischen DNA-Sequenz und Umweltbedingungen«.¹⁸¹ Der Komplex der DNA zusammen mit den an der Vererbung beteiligten nicht-DNA-Komponenten wird als der *Erweiterte Genotyp* (»Extended Genotype«) eines Organismus bezeichnet (↑Genotyp/Phänotyp).

Deutlich wird durch die Prozessperspektive auch, dass die Basensequenz der DNA nicht einfach als ↑»Information« zu verstehen ist, die darauf wartet, »abgelesen« zu werden – vielmehr hängt es von einem jeweiligen Kontext ab, welche Sequenzen der DNA als Gen fungieren. Ein Gen wird also erst in einem bestimmten zellulären Kontext konstituiert; nicht das Gen ist der Akteur, sondern die Zelle oder der Organismus, der seine DNA nutzt und damit zu Genen macht (Neumann Held 1999: »A gene can be functionally defined only in a specific developmental context, a gene as such does not contain any information, genes are not autonomous«¹⁸²; Griffiths & Stotz 2006: »genes are »things an organism can do with its genome«: they are ways in which cells utilize available template resources to create biomolecules that are needed in a specific place at a specific time. [...] Hence the information for a product is not simply encoded in the DNA sequence but has to be read into that sequence by mechanisms that go beyond the sequence itself«¹⁸³).

Näher analysiert werden kann die Interaktion zwischen den Genen und den zellulären und extrazellulären Faktoren, die Gene erst zu ihrer Konstitution und Wirksamkeit verhelfen, indem für jeden einzelnen Fall zwischen permissiven und instruktiven Faktoren unterschieden wird: Die *permissiven* Faktoren stellen die Randbedingungen dar, die notwendig sind, damit die anderen Faktoren wirksam werden; die *instruktiven* Faktoren, d.h. die Gene, bewirken dagegen die Spezifität von phänotypischen Strukturen. (Die Unterscheidung von permissiven und instruktiven Faktoren wird ursprünglich im Kontext der Interaktion von Geweben verwendet: Bei der instruktiven Interaktion ist ein spezielles induzierendes Signal eines Nachbargewebes für die Entwicklung eines anderen Gewebes notwendig; bei der permissiven Interaktion ist dieses Signal nicht notwendig, aber die Gewebsbildung wird von den Nachbargeweben toleriert.¹⁸⁴) Allgemeine Regeln, welche Faktoren, instruktiv und welche permissiv sind, lassen sich kaum aufstellen. Auch die Umwelt ist z.B. manchmal instruktiv

wirksam und die Gene allein permissiv (so etwa in der temperaturabhängigen Geschlechtsbestimmung mancher Schildkröten). Weil es aber in vielen Fällen die Gene sind, die die Spezifität einer Struktur bedingen, kann es in der kausalen Analyse der Entwicklung gerechtfertigt sein, sie als die zentralen Faktoren der Determination zu privilegieren.

Um die Beteiligung des ganzen Organismus an der Konstitution und Wirksamkeit von Genen hervorzuheben, schlagen E.F. Keller und D. Harel 2007 eine neue Terminologie vor: Sie definieren einen *genetischen Faktor* oder *Genitor* als eine Funktion, die von drei Einflussgrößen abhängt: dem Organismus, der DNA-Sequenz seines Genoms und seinem Verhalten.¹⁸⁵

Digitalität der Gene

Herausgehoben aus dem Netzwerk der Wechselwirkung der Teile eines Organismus sind die Gene auch insofern, als sie durch die Dynamik dieser Prozesse nur wenig verändert werden. In ihrer festen »digitalen« Struktur, zusammengesetzt aus einer Sequenz diskreter Einheiten (der organischen Basen), sind die Gene geschützt vor den Veränderungen, die ein Organismus im Laufe seines Lebens durchmacht, und können deshalb die Weitergabe des »Bauplans« der Organisation in die nächste Generation sicherstellen (↑Information; Genotyp/Phänotyp). Im Vergleich zur Dynamik der Organisation eines Lebewesens stehen die Gene daher primär im Kontext der Konservierung der Struktur. Sie bilden quasi einen »unbewegten Beweger«, wie es M. Delbrück 1971 formuliert.¹⁸⁶

Unter maßgeblicher Beteiligung der digitalen Struktur des Genoms (des Genotyps) entstehen in der Individualentwicklung eines Organismus komplexe Strukturen, die kontinuierlich variieren (der Phänotyp), die also keine Digitalität aufweisen, sondern analoge Strukturen darstellen. In der Gestaltbildung des Organismus findet also zumindest teilweise eine Digital-Analog-Umwandlung statt.

Der große Vorteil der Digitalität von Strukturen wird in der Möglichkeit des verlässlicheren Kopierens im Vergleich zu analogen Strukturen gesehen. Über die digitale Kodierung kann eine genaue Konservierung von komplexen Strukturen erreicht werden. Besonders Evolutionstheoretiker wie J. Maynard Smith weisen darauf hin, dass allein die digitale Form der Speicherung von strukturellen Informationen eine über Tausende und Millionen von Generationen erfolgende sichere Replikation ermöglicht habe (»The need for a digital system arises from the familiar difficulty of maintaining information in a system able to vary continuously«).¹⁸⁷ Weil die Evolution sich über

Hierarchische Organisation des Genoms

Nicht alle funktionalen Gene kodieren unmittelbar für ein Merkmal; es gibt vielmehr *Regulatorgene*, die den *Strukturgenen* funktional übergeordnet sind.

Fehlende räumliche Kontinuität der Gene

Die funktionalen Transkriptionsprodukte der DNA, die Boten-RNA, setzt sich bei vielen Genen aus Abschnitten von räumlich nicht zusammenhängenden DNA-Regionen (Exons) zusammen.

Molekulare Pleiotropie

Von einem Abschnitt auf der DNA können verschiedene Gene gebildet werden, u.a. durch überlappende Transkriptionsbereiche, Leserasterverschiebungen bei verschiedenen funktionalen Produkten oder kontextabhängige posttranslationale Veränderungen, wie der Austausch von Aminosäuren in einem Protein.

Tab. 107. Molekularbiologische Mechanismen und Eigenschaften des genetischen Materials, die im Sinne einer Auflösung des klassischen Genbegriffs wirksam sind.

sehr lange Zeiträume erstreckt und auf der kumulativen Selektion kleiner Veränderungen beruht, sei sie nur vorstellbar bei Organismen, die ihre vererbten Strukturen in einer digitalen Form speichern.

Verwandt ist der Code der Gene in dieser Hinsicht mit der Sprache des Menschen, insofern auch die Sprache eine Digitalität durch die Verwendung eines begrenzten Repertoires an diskreten Zeichen (Buchstaben und Wörter) verfügt, mit denen eine unbegrenzte Vielfalt von Aussagen formuliert werden kann und gleichzeitig durch die Möglichkeit des zuverlässigen Kopierens ein in dieser Hinsicht zuverlässiges kollektives Gedächtnis erzeugt wird.¹⁸⁸

Gene als Agenten: egoistische Gene?

In einer metaphernreichen Sprache werden die Gene vielfach als die materiellen Einheiten konzipiert, in denen der Organismus als »Entwurf« enthalten sei oder die ihn »konstruieren« oder »bauen«. Die Gene werden als der zentrale Faktor verstanden, der das »Wesen« des Organismus bestimmt. Auch wenn sie von analytisch arbeitender und mit mechanistischen Modellen operierender Seite vorgebracht wird, ist diese Sicht in ihrer Grundstruktur vitalistisch. Denn wie in den älteren vitalistischen Theorien wird ein Faktor oder eine Kraft (die »Lebenskraft«) aus dem ganzheitlichen, auf Wechselseitigkeit der Teile beruhenden Gefüge des Organismus herausgegriffen und für seine Organisation und Selbstorganisation verantwortlich gemacht.

Die den Genen zugeschriebene zentrale Stellung findet auch in der Rede von einem »Diktat der Gene«

ihren Ausdruck. Die Gene werden dabei als externe Agenten angenommen, denen der Organismus unterliegt. Sie sind aber tatsächlich doch selbst ein Teil des Organismus, und es macht wenig Sinn zu sagen, ein Organismus würde sich selbst einem Diktat unterwerfen. Im Vergleich zur Vorstellung der äußeren Determination durch die Umwelt kann die Determination von Innen durch die Gene sogar als eine Form der Autonomie verstanden werden.

Sinnvoll ist die Rede vom Diktat der Gene allerdings dann, wenn die Gene als eigene Agenten konzipiert werden, die sich des Organismus nur als eines Mediums ihrer Verbreitung bedienen. Die Gene haben in dieser Sicht eine von ihrem jeweiligen Trägerorganismus unabhängige Existenzform, die sich über viele Generationen von Organismen erstreckt. Eine solche isolierende Betrachtung der Gene steckt im Prinzip bereits in den mathematischen Theorien zur Populationsgenetik, die von R.A. Fisher und anderen seit den 1920er Jahren entwickelt werden (↑Population; Evolution). Den Genen selbst und nicht nur den Organismen werden in den populationsgenetischen Modellen Fitnesswerte zugeschrieben. Herausgearbeitet und besonders populär wird diese Sichtweise durch die Soziobiologie und ihr Verständnis von Genen als »Replikatoren« auf der untersten Ebene der ↑Selektion. Neben G.C. Williams Mitte der 1960er Jahre verbreitet besonders R. Dawkins mit seiner Rede von dem *egoistischen Gen* (»selfish gene«) diese Perspektive.¹⁸⁹ Noch darüber hinaus werden auf molekularer Ebene Gene als *egoistische DNA* (»selfish DNA«) identifiziert, nachdem bereits in den 1960er Jahre gefunden wird, dass weite Teile des Genoms von höheren Organismen aus hoch repetitiven Sequenzen bestehen, denen zunächst keine Funktion für den Organismus zugeschrieben wird und die allein ihre eigene Reproduktion bewirken.¹⁹⁰

Erfolgreiche Anwendungen von Modellen zur Selektion auf der Ebene der Gene belegen die Fruchtbarkeit der Betrachtung von Genen als selektierten Entitäten. In dieser Bedeutung einer generationenübergreifenden Selektionseinheit macht es offenbar Sinn, sie als Agenten zu betrachten. Daneben ist ein Gen aber immer auch in unmittelbarer Weise ein erst in einem Organismus wirksames Element seiner Organisation: Ein Gen ist direkt an der Determination der Eigenschaften eines Organismus beteiligt; es ist aber nur indirekt, nämlich über die längere kausale Kette des Phänotyps des Organismus, an seiner eigenen Verbreitung beteiligt. Gegen Dawkins und die Hypostasierung von Genen als Agenten kann daher dafür argumentiert werden, die funktionale Relation zwischen Gen und Merkmal nicht primär an die

Replikationsleistung des Gens zu knüpfen: Die Formulierung »Die Funktion der Gene ist die Produktion des Phänotyps« wäre daher gegenüber Dawkins' Formulierung vorzuziehen, der zufolge die Funktion des Phänotyps die Produktion von mehr Genen ist (»Wir sind alle Überlebensmaschinen für dieselbe Art von Replikator – für Moleküle mit dem Namen DNS«¹⁹¹).¹⁹² Vor diesem Hintergrund von sowohl Genen als auch Organismen als Selektionseinheiten haben allerdings beide Perspektiven ihre Berechtigung. Auch wenn Gene damit nicht unbedingt als Agenten oder gar Lebewesen (s.u.) anzusehen sind, kann es für Biologen heuristisch wertvoll sein, ihnen quasipsychologische Qualitäten (wie Egoismus oder Altruismus) zuzuschreiben.

Ontologie der Gene

Die Ontologie von Genen ist überraschend unklar. In verschiedenen Kontexten fallen Gene in die unterschiedlichsten ontologischen Kategorien: Sie können konkrete Dinge (»tokens«), abstrakte Gegenstände (»types«), Prozesse (vgl. das »molekulare Prozessgen«), Eigenschaften oder Dispositionen sein. Einige Philosophen der Biologie äußern sich (meist beiläufig) entschieden zugunsten einer dieser Möglichkeiten. So urteilt E. Sober 1981 eindeutig für die Konzipierung von Genen als konkreten Körpern (»Genes are physical objects; phenotypic traits are not«¹⁹³). Unter Biologen ist es dagegen verbreitet, Gene weder für Materie noch für Energie, sondern für ↑»Information« zu halten. So bezeichnet G.C. Williams Gene 1986 als eine »gewichtlose Informationspackung«: »a gene is neither an object nor a property but a weightless package of information that plays an instructional role in development«¹⁹⁴ (vgl. auch seine Definition in Tab. 104).

Die verbreitete Rede davon, dass zwei physisch getrennte Organismen die gleichen Gene haben (so wie die gleiche Größe oder die gleiche Haarfarbe) spricht dagegen, Gene als konkrete Körper anzusehen. Der generationenübergreifende Erhalt der Gene erfolgt über einen hinsichtlich der Materie »semikonservativen« Kopierprozess (↑Fortpflanzung: Replikation). Weil sie ihre Materie wechseln, stellen die Gene also keine konkreten physischen Körper dar, die in ihrer materiellen Identität erhalten bleiben. Naheliegender ist es, sie als abstrakte Gegenstände anzusehen, die über ihre Konfiguration bestimmt sind. In den Augen der meisten Biologen sind die Identitätsbedingungen eines Gens primär durch seine Basensequenz (also seine interne Struktur) gegeben. Weil die Wirksamkeit einer Basensequenz aber vom genetischen und zellulären Kontext des Gens abhängt, ist im Rahmen

von funktionalen Definitionen des Genbegriffs (s.o.) auch dieser Kontext zu berücksichtigen. In funktionaler Hinsicht bestehen die Identitätsbedingungen eines Gens in seiner funktionalen Wirkung, nicht in seiner Struktur. Auch in funktionaler Perspektive werden Gene aber nicht als individuelle Gegenstände, sondern als kausale Rollen innerhalb eines Systems identifiziert.

Neue Terminologie?

Weil der Begriff des Gens bis in die Gegenwart vieldeutig ist, schlagen J. Brosius und S.J. Gould 1992 eine ganze Serie neuer Begriffe vor, die die alte Terminologie ersetzen soll.¹⁹⁵ Ausgangspunkt der neuen Begrifflichkeit ist eine Nukleotidsequenz einer DNA oder RNA, die **Nuon** genannt wird. Diese Bestimmung ist noch frei von jeglicher funktionalen Betrachtung; ein Intron, Exon oder jedes andere Polynukleotid kann ein Nuon sein. Je nach Funktionalität werden dann verschiedene Typen des Nuons unterschieden: Die Veränderung eines Nuons, die ein potenzieller Funktionsträger ist, wird **Potonuon** genannt; liegt erwiesenermaßen eine Anpassung durch Selektion vor, sprechen die Autoren von einem **Aptonuon**; ist keine Anpassung vorhanden, heißt die Struktur **Naptonuon**; ist die Struktur schließlich für eine neue Funktion angepasst worden – stellt sie also eine Exaptation dar (↑Anpassung) –, dann wird sie **Xaptonuon** genannt. – Trotz ihrer intuitiven Eingängigkeit hat sich diese Terminologie bisher noch wenig verbreitet, und ihre Vorteile sind umstritten.

Unbekümmert von allen terminologischen Problemen vollzieht sich der rasante empirische Fortschritt in der Erforschung der Wege und Mechanismen genetischer Prozesse. Einer der vielen Meilensteine ist 1972 mit der Herstellung des ersten künstlichen Gens durch H.G. Khorana und Mitarbeiter erreicht; die künstliche Synthese basiert auf dem Modell eines komplementären tRNA-Moleküls der Hefe.¹⁹⁶

Der Genbegriff vor seinem Ende?

Der Genbegriff ist heute wissenschaftlich und außerwissenschaftlich allgemein verbreitet. Denkbar ist aber auch eine Biologie, in der auf diesen Begriff verzichtet wird und statt dessen die Interaktion der Komponenten mit der Unmöglichkeit eines atomisierend-isolierenden Ansatzes nicht nur auf phänotypischer, sondern auch auf genetischer Ebene voll anerkannt wird. Auf diese Möglichkeit weist seit den frühen 1980er Jahren P. Kitcher hin: »Much of biology can be done without adopting any principle of segmentation at all«.¹⁹⁷ Aufgrund der starken Vernetzung der Prozesse erscheint es Kitcher angemessen, den

Begriff des Gens aufzugeben und besser allgemein von dem *genetischen Material* zu sprechen (»There is no molecular biology of the gene. There is only molecular biology of the genetic material«).¹⁹⁸ »Gen« erscheint in dieser Sicht als ein überholtes Konstrukt, das den gegenwärtigen Einsichten in die Vernetzung der Entwicklungs- und Vererbungsprozesse nicht mehr gerecht wird.

In der gegenwärtigen Biologie wird die Bedeutung des Genbegriffs nicht in einer einheitlichen Theorie geregelt, sondern in verschiedenen Kontexten neu bestimmt. Nicht allein *eine* Definition wird der gegenwärtigen Verwendung des Begriffs daher gerecht; seine Fruchtbarkeit liegt gerade in seiner relativen Unschärfe.¹⁹⁹ Aufgrund seiner Verwendung in verschiedenen, sehr heterogenen Kontexten und den komplexen Prozessen in der Aufbereitung des genetischen Materials auf dem Weg zum phänotypischen Merkmal bestreiten einige Wissenschaftsphilosophen, dass der Genbegriff überhaupt noch einheitlich definiert werden kann.²⁰⁰ Gene sind damit »unscharfe Objekte par excellence, die mehr als jeder Theorie den Praktiken und Instrumenten verdanken, welche die neue Biologie begründet haben«, wie es H.-J. Rheinberger 1999 formuliert.²⁰¹ Verbunden ist damit die Vorstellung der Gene weniger als ontologische, denn als epistemologische Entität: Mehr als ein klar definierter biologischer Gegenstand erscheint »Gen« als ein sehr erfolgreicher Einstiegspunkt in die wissenschaftliche Konzeptualisierung von Prozessen der Vererbung.²⁰²

Mit der systemtheoretischen Perspektive auf die Vernetzung biologischer Prozesse im Zeitalter der »Postgenomik« verliert das Gen zunehmend seine Funktion als Ankerpunkt der Forschung. An die Stelle einzelner materieller Körper als elementare determinierende Faktoren der Vererbung und Entwicklung treten Netzwerke der Interaktion, die in das Zentrum der Aufmerksamkeit rücken und die Forschung organisieren. Das »Jahrhundert des Gens« (Keller 2000²⁰³) könnte damit an sein Ende kommen: Das Gen, verstanden als eine atomare Einheit der Information und Vererbung, ist entstanden im »epistemischen Raum« der genetischen Forschung, die »sich im 20. Jahrhundert zu epistemischen Objekten kondensierte.«²⁰⁴ In dieser Zeit erwiesen sich die Gene als »höchst erfolgreiche Ansatzpunkte für die Erforschung und Manipulation« der Lebensprozesse.²⁰⁵ Mit Veränderungen des epistemischen Raums der Genetik, in dem die Gene eine Zeit lang epistemologisch und pragmatisch nützliche Instrumente der Forschung waren, könnte auch die Zeit der Gene im Sinne von ontologisch selbständigen Einheiten zu Ende gehen. An-

zeichen einer solchen Veränderung finden sich in der bildlichen Darstellung der entscheidenden Entitäten biologischer Prozesse: Im Zeitalter der Genomik sind es Basensequenzen und Chromosomenkarten, die das Bild bestimmen, unter dem Zeichen der Postgenomik dagegen Prozessketten und Netzwerke. Vielleicht wird also die zukünftige Biologie in Gestalt der »Genomforschung« die Zentrierung der Analyse auf einzelne Gene ganz »hinter sich lassen«, um statt einzelner Bäume, »wieder den ganzen Wald zu sehen – auf der Suche nach dem Verständnis des Ganzen«, wie es E.L. Winnacker 1997 formuliert.²⁰⁶

Gene als Lebewesen

Die Auffassung von Genen als Lebewesen, als kleinste lebendige Einheiten reicht bis ins 19. Jahrhundert zurück. Für A. Weismann gilt 1884 das »Keimplasma« der Fortpflanzungszellen (Keimzellen) in den mehrzelligen Organismen sogar als das eigentlich Lebendige, weil diesem eine potenzielle Unsterblichkeit zukomme, insofern die Keimzellen über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen: »Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaßen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen.«²⁰⁷ 1896 bezeichnet Weismann die im Keimplasma vorhandenen partikulären Anlagen, die von ihm so genannten »Determinanten« (s.o.), als die »lebendigen Teile des Keimes«.²⁰⁸ Insbesondere die über das Leben eines individuellen Organismus hinausreichende Existenzdauer der Gene im ewigen »Strom des Lebens« legt für Weismann offenbar die Vorstellung von Genen als Lebewesen nahe.

Auch in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts ist es ausgehend von Annahmen zur Replikationsfähigkeit von Genen und der Einschätzung der Fortpflanzungsfähigkeit als eines zentralen Definitionsmerkmals von Lebewesen verbreitet, Gene als Lebewesen anzusehen. Insofern die Gene sich selbst reproduzieren, werden sie nicht mehr als bloße Teile oder Organe eines Organismus verstanden, sondern selbst als Lebewesen. Einen solchen Standpunkt vertritt insbesondere H.J. Muller, der 1922 die definierende Eigenschaft der Gene in ihrer Selbstvermehrung sieht, die er im Anschluss an L.T. Troland in chemischer Terminologie als *Autokatalyse* charakterisiert (s.o.).²⁰⁹ Zu der Selbstvermehrung kommt noch die Variation der weitergegebenen Eigenschaften hinzu – zusammen bilden diese Prozesse das Grundgeschehen der Vererbung. Als autokatalytisch sich selbst vermehrende körperliche Einheiten, die

individuelle Veränderungen im Sinne einer Vererbung an ihre Nachkommen weiter geben können, unterliegen die Gene in der Betrachtung Mullers einer Evolution und entsprechen damit dem traditionellen Bild eines Organismus. Die Konzipierung der Gene als die ersten Lebewesen wird später von anderen prominenten Evolutionsbiologen übernommen, so 1929 von J.B.S. Haldane (»we may regard the gene [...] as a tiny organism which can divide in the environment provided by the rest of the cell«).²¹⁰ Für S. Wright bilden die Gene 1941 die letzte Lebeenseinheit: »The ultimate unit of life [...] is not the cell but the gene«.²¹¹ Weil die Umwelt nicht die Struktur der Gene determiniert, spricht Wright von der »Autonomie der Gene«. Vor allem im Kontext zu Überlegungen über die ersten Lebewesen in der Evolution des Lebens ist es in der Mitte des 20. Jahrhunderts verbreitet, Gene oder sogar einen Strang DNA als Lebewesen anzusehen. So fragt sich N. Horowitz 1959, ob nicht ein Nukleinsäuremolekül als die elementare sich replizierende Struktur das erste lebendige Ding auf der Erde gewesen sein könnte (»whether a molecule of nucleic acid could have been the first living thing on the Earth«).²¹²

Kritisch wird gegen diese reproduktions- und genzentrierten Lebensdefinitionen eingewandt, dass die Gene ihre Funktion der Weitergabe von Information allein innerhalb eines komplexen Systems wahrnehmen können. Als unmittelbare Reaktion auf Horowitz stellt N.W. Pirie 1959 fest, das ganze System eines Organismus sei für die Reproduktion eines Gens verantwortlich und nicht ein Gen alleine: »it is probably the system that makes another gene rather than the gene that makes a copy of itself«.²¹³ Eine Lebensbestimmung könne daher nicht von dem isolierten Phänomen der Reproduktion ausgehen, sondern müsse an dem System ansetzen, dass diese Reproduktion ermöglicht.

Schon 1947 streicht Bünning in die gleiche Richtung weisend heraus, das Gen, der Erbfaktor im Chromosomen, sei »genau so wenig lebend wie ein anderes Eiweißmolekül, wie ein Zuckermolekül, wie der Sauerstoff oder das Wasser«.²¹⁴ Alle diese Stoffe seien Bestandteile des Organismus, die in ihrem Zusammenwirken den Organismus ausmachen. Ein Organismus besteht nach Bünning aus Teilen, »von denen jedes für sich gleich wenig lebt, aber alle zusammen durch ihre Wechselwirkung das Leben ermöglichen«.²¹⁵

Viele Autoren plädieren daher dafür, die Gene als Teile von Prozessen einer lokalen Selbstorganisation anzusehen, statt sie an die Spitze einer zentralen Koordination zu stellen. Als Elemente von Organismen

kommt den Genen nicht selbst ein Leben zu, sondern sie nehmen spezifische Funktionen innerhalb eines Lebewesens wahr; sie können verstanden werden als lokale Stabilisatoren, die an kritischen Bifurkationspunkten von Entwicklungstrajektorien eingreifen.²¹⁶

Allele

Ein »Allele« (abgeleitet von griech. »ἀλλήλων« »einander, gegenseitig«) ist eine Variante eines Gens, die neben alternativen Varianten steht, welche alle den gleichen Genort, d.h. die gleiche relative Position auf homologen Chromosomen einnehmen. Diploide Organismen weisen für jeden Genort zwei Allele auf. Der Ausdruck wird 1926 von W. Johannsen vorgeschlagen, zunächst in der Form des Adjektivs: »Zwei als zusammenhängendes Paar auftretende Gene könnte man vielleicht als »allele« Gene bezeichnen«²¹⁷ (vgl. auch: »das dominante allele Gen«²¹⁸); daneben vereinzelt aber auch bereits als Substantiv (»dominante Allele«²¹⁹). Regelmäßig verwendet wird der Ausdruck auf dem 5. Internationalen Kongress für Vererbungswissenschaft im September 1927 in Berlin.²²⁰ Gedruckt erscheint er ebenfalls im September 1927, und zwar in zwei Aufsätzen der Zeitschrift »Die Naturwissenschaften«: einem Beitrag von F. Brieger zur Selbststerilität bei Pflanzen und einem anderen von C. Stern zur Genetik der Taufiege (*Drosophila*); beide Autoren berufen sich in Bezug auf die Einführung des Terminus auf W. Johannsen.²²¹ Im Englischen findet sich der Ausdruck 1928 bei G.H. Shull.²²² In den 1930er Jahren wird das Wort v.a. von deutschsprachigen Genetikern verwendet (u.a. 1933 von N.W. Timofëeff-Ressovsky²²³ und 1935 von V. Hammerschlag²²⁴); es besteht zu dieser Zeit parallel zu dem in der englischsprachigen Literatur verbreiteten älteren Ausdruck *Allelomorph*. Seit den 1930er Jahren verdrängt der kürzere Ausdruck aber allmählich den älteren.²²⁵

Das Wort *Allelomorph* (engl. »allelomorph«) geht zurück auf W. Bateson, der es 1902 einführt. Ein Allelomorph bestimmt Bateson als eine *Merkmalseinheit* (»unit-character«), die bei der Vererbung durch andere ersetzt werden kann (»capable of independently displacing or being displaced by one or more alternative characters taken singly«).²²⁶ Bateson stellt fest, dass die Vererbungseinheiten bei den höheren Organismen jeweils paarweise vorkommen (»unit characters existing in antagonistic pairs«).²²⁷

Die Zygote bilde sich aus der Vereinigung von zwei Gameten, die jeweils ein Allelomorph tragen. Sind die Allelomorphen einander ähnlich, spricht Bateson von einem *homozygoten* Vereinigungsprodukt,

sind sie dagegen verschieden, liegt ein *heterozygotes* Produkt vor (Bateson 1902: »the zygote formed by the union of a pair of opposite allelomorphic gametes, we shall call heterozygote«²²⁸).

Die Bezeichnung **Lokus** für einen Genort auf einem Chromosomen wird seit 1913 verwendet (Bridges 1913: »White and eosin are allelomorphic to each other, that is, they occupy the same locus in the sex chromosome«²²⁹; Morgan et al. 1915: »its normal allelomorph is supposed to occupy a corresponding position (locus) in the homologous chromosome«²³⁰).

Wildtyp

Der Ausdruck »Wildtyp« wird zuerst zur Bezeichnung von Varietäten oder Rassen bei Kulturpflanzen oder Haustieren verwendet. In dieser Bedeutung ist das Wort seit Ende des 18. Jahrhunderts im Französischen in Gebrauch, zuerst in Bezug auf Karotten (Reynier 1791 »type sauvage«²³¹; dann für die Wildform des Hausrindes (Tessier 1809)²³² und des Hausschweins (Bosc 1809)²³³. Seit den 1820er Jahren erscheint der Ausdruck auch im Englischen, zunächst als direkte Übersetzung aus dem Französischen (Candolle 1823: »wild type«).²³⁴

In genetischer Bedeutung wird der Ausdruck erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet (Cook 1901).²³⁵ Bezeichnet werden mit dem Wort die in der Natur am häufigsten anzutreffenden Phäno- oder Genotypen in einer Population, besonders im Unterschied zu im Labor erzeugten Mutanten. Im Deutschen erscheint das Wort zuerst in der genetischen Bedeutung, und zwar seit Mitte der 1920er Jahre.²³⁶

Pleiotropie

Pleiotropie liegt vor, wenn ein Gen verschiedene Merkmale beeinflusst. Der Ausdruck wird 1910 von L. Plate geprägt.²³⁷ Pleiotropie liegt nach Plate vor, wenn ein Gen »gleichzeitig mehrere Merkmale, die ganz verschiedenen Organen gehören können, beeinflusst«. ²³⁸ Das Vorkommen von Pleiotropie bei *Drosophila* wird von T.H. Morgan 1919 nahegelegt²³⁹ und später durch die künstlich ausgelösten Mutationen von H.J. Muller bestätigt, weil bestimmte phänotypische Veränderungen immer gemeinsam auftreten.²⁴⁰

Das Vorliegen von Pleiotropie ist als Argument gegen die universale Anwendbarkeit von Genen als Einheiten der Selektion gewertet worden. Die Wirksamkeit eines Gens in verschiedenen Kontexten verhindert die Zuschreibung einer konstanten kausalen Rolle und damit eines konstanten Fitnesswerts (So-

ber 1984: »If a gene raises the probability of a given phenotype in one context and lowers it in another, there is no such thing as the causal role that the gene has in general«²⁴¹).

Polygenie

Parallel zur Pleiotropie bestimmt Plate den Begriff der Polygenie. Er schreibt: »Wir nennen alle diejenigen Merkmale, welche durch mehrere gleichzeitig wirkende Faktoren [»mehrere Erbeinheiten«] erzeugt werden, polygene.«²⁴²

Offensichtlich bestehen auch für polygene Merkmale besondere Selektionsbedingungen, weil von der Selektion eines Merkmals gleichzeitig verschiedene Gene betroffen sind.²⁴³

»dominant« und »rezessiv«

»Dominanz« ist ein Ausdruck, der zuerst in der angewandten Züchtungsforschung auftritt. Er wird 1816 von dem Italiener G. Gallesio geprägt, der bei seinen Versuchen zur Bastardisierung von Zitrusgewächsen und Nelken feststellt, dass einige Merkmale die Ausprägung anderer überdecken, obwohl diese der Anlage nach vorhanden sind – und diese nennt er *dominant*.²⁴⁴ Das Phänomen wird zuvor bereits von T.A. Knight 1799 an Erbsen beschrieben.²⁴⁵ Von »Dominanz« spricht 1826 auch der französische Pionier der Genetik M. Sageret, der Melonenrassen miteinander kreuzt und dabei bemerkt, dass sich die von den Eltern geerbten Merkmale nicht miteinander vermischen und gesondert weitergegeben werden (»la forme du melon dominait«).²⁴⁶ In den 1820er Jahren wird das Phänomen der Dominanz daneben von anderen Autoren beschrieben, so von J. Goss und A. Seton.²⁴⁷ Die experimentellen Befunde werden in den 1860er Jahren von G. Mendel bestätigt.²⁴⁸ Mendel ist es auch, der den zu »dominant« (bei ihm »dominierend«) komplementären Ausdruck *rezessiv* prägt (für Merkmale, welche »in der Verbindung latent werden«).²⁴⁹

Epistasis

Das Wort »Epistasis« (von griech. »ἐπί« »darauf, über« und »στάσις« »Stellung, Position«) ist eine spätere Bildung zu dem Adjektiv *epistatisch* (engl. »epistatic«), das 1907 von W. Bateson geprägt wird (»relation between dominant factors belonging to distinct pairs of allelomorphs«).²⁵⁰ Das Substantiv taucht wenige Jahre später im Englischen (Shull 1911: »epistasis«²⁵¹) und im Deutschen auf – E. Baur spricht 1911

von »Epistasie«²⁵², L. Plate 1913 von »Epistase«²⁵³. In anderer Bedeutung verwendet T. Eimer das Wort bereits 1897 (»Stehenbleiben [eines Merkmals] auf bestimmten [phylogenetischen] Stufen der Umbildung: Epistase, Genepistase«²⁵⁴).

Ein epistatisches Merkmal (»epistatic character«) ist für Bateson allgemein ein Merkmal, das die Ausprägung eines anderen hypostatischen (»hypostatic«) Merkmals unterdrückt und das daher aufgehoben (»lifted-off«) werden muss, um das verdeckte Merkmal sichtbar zu machen; das epistatische Merkmal ist aber, im Gegensatz zu einem dominanten Merkmal, kein Allel (»allelomorph«) zu dem betreffenden Merkmal, sondern liegt an einem anderen Genort. Das Verhältnis der Epistasis ist also ein Dominanzverhältnis zwischen Allelen verschiedener Genorte (»the relation between dominant factors belonging to distinct pairs of allelomorphs«).²⁵⁵ In einem Lehrbuch heißt es 1925/32: »Epistasis [...] is similar to dominance except it occurs between different factors instead of between the two members of an allelomorphic pair«.²⁵⁶ Später werden alle Wechselwirkungen zwischen Allelen verschiedener Genorte als »Epistasis« bezeichnet, unabhängig davon, ob sie einen verstärkenden oder unterdrückenden Einfluss aufeinander ausüben.²⁵⁷

Der Pionier der mathematischen Populationsgenetik, R.A. Fisher, rechnet die epistatischen Effekte zu dem »nicht-additiven« Anteil der Variation von Genen und stellt diesem den additiven Anteil der Variation aufgrund der Wechselwirkung von Allelen und Genen gegenüber (↑Vererbung/Erblichkeit: Tab. 294). In seiner mathematischen Behandlung neigt Fisher zur Vernachlässigung des nicht-additiven Anteils der Variation von Genen, weil allein der additive Anteil für die Selektion von Bedeutung ist.²⁵⁸ Der additive Anteil der Variation hat allerdings nichts mit der additiven Wirkung von Genen zu tun, sondern ergibt sich aus der varianzanalytischen Betrachtung genetischer Variation.²⁵⁹

Neben diesem populationsgenetischen Begriff der Epistasis ist eine zweite Bedeutung in der Molekularbiologie verbreitet, der zufolge der Begriff das Verhältnis von Genen bezeichnet, deren Produkte nacheinander als Substrate oder Katalysatoren in einem biochemischen Stoffwechselweg wirksam sind.²⁶⁰

Die Bedeutung der Wechselwirkung von Genen erschwert die Zuordnung einzelner Gene zu bestimmten Merkmalen und führt zu Kontroversen über die von Mayr so genannte »Bohnenkorbgenetik« (s.o.). Sie wird auch als Argument gegen die Genselektion gewertet, insofern die Interaktion der Gene es unmöglich macht, die Fitness von Genen kontextübergreifend festzulegen.²⁶¹

Genom

Die Gesamtheit der Gene eines Organismus wird nach H. Winklers Begriffsprägung von 1920 »Genom« genannt.²⁶² Weil Winkler von Untersuchungen an Pflanzen ausgeht, die den mehrfachen Chromosomensatz zu nahen Verwandten aufweisen (Polyploidie), schränkt er seinen Begriff des Genoms auf den einfachen (haploiden) Chromosomensatz ein und definiert das Genom als den »haploiden Chromosomensatz, der im Verein mit dem zugehörigen Protoplasma die materielle Grundlage der systematischen Einheit darstellt«.²⁶³ Der Ausdruck »Genom« wird in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts nur wenig verwendet²⁶⁴; große Verbreitung erlangt er erst seit den 1980er Jahren. Heute wird meist die Ergänzung Winklers, nach der auch das Protoplasma zum Genom zu rechnen ist, fallen gelassen: Nur die Erbfaktoren eines Organismus, die auf den Chromosomen liegen, bilden sein Genom.

Abgeleitet vom Begriff des Genoms ist der Ausdruck **Genomik** (engl. »genomics«) für eine biologische Teildisziplin, den V.A. McKusick und F.H. Ruddle 1987 in die Literatur einführen (nachdem T.H. Roderick das Wort im Gespräch mit ihnen geprägt hat). Sie verstehen darunter eine Verbindung der Molekular- und Zellbiologie mit der klassischen Genetik unter starker Beteiligung moderner Verfahren der Datenverarbeitung: »the newly developing discipline of mapping/sequencing (including analysis of the information). [...] The new discipline is born from a marriage of molecular and cell biology with classical genetics and is fostered by computational science«.²⁶⁵ Analog zu »Genom« und »Genomik« werden die Termini »Proteom« und »Proteomik« gebildet (↑Molekularbiologie).

Nematode (<i>Caenorhabditis elegans</i>)	100
Acker-Schmalwand (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	160
Fruchtfliege (<i>Drosophila melanogaster</i>)	180
Kugelfisch (<i>Takifugu rubripes</i>)	400
Reis (<i>Oryza sativa</i>)	490
Mensch (<i>Homo sapiens</i>)	3.500
Leopardfrosch (<i>Rana pipiens</i>)	6.500
Küchenzwiebel (<i>Allium cepa</i>)	16.400
Gewöhl. Gebirgsschrecke (<i>Podisma pedestris</i>)	16.500
Tigersalamander (<i>Ambystoma tigrinum</i>)	31.000
Oster-Lilie (<i>Lilium longiflorum</i>)	34.000
Äthiop. Lungenfisch (<i>Protopterus aethiopicus</i>)	130.000

Tab. 108. Die Größe des Genoms von Organismen verschiedener Arten (in Millionen Basenpaaren der DNA des haploiden Chromosomensatzes) (nach Zimmer, C. (2007). *Jurassic genome. Science* 315, 1358-1359: 1358).

Seitdem die chemische Natur der Gene geklärt werden konnte und molekularbiologische Verfahren der routinierten Sequenzierung der Nukleotide der DNA entwickelt wurden, lässt sich die Größe des Genoms der verschiedensten Organismen ermitteln. Die Größe des haploiden Genoms (des einfachen Chromosomensatzes) schwankt zwischen 10^5 und 10^{12} Nukleotidpaaren. Eine enge Korrelation zwischen der Größe des Genoms und der Komplexität eines Organismus (gemessen z.B. in der Anzahl verschiedener Zelltypen) besteht nicht (»C-Wert-Paradox«; vgl. Tab. 108; ↑Fortschritt: Abb. 151). Einfache Algen können ein um mehrere Größenordnungen umfangreicheres Genom haben als Säugetiere.²⁶⁶ Die kleinsten Genome finden sich bei Bakterien (↑Organismus/Minimalorganismus). Besonders bei symbiontischen Bakterien umfassen die Genome manchmal nur einige Hunderttausend Basenpaare (422.000 bp bei Bakterien der Art *Buchnera aphidicola*, die mit Blattläusen in Symbiose leben²⁶⁷; nur 160.000 bp bei Endosymbionten von Blattflöhen der Art *Carsonella ruddii*²⁶⁸, diese Bakterien verlieren offenbar zunehmend den Charakter selbständiger Lebewesen und werden zu Organellen der Insektenzellen).

Genpool

Der Genpool bildet die Gesamtheit von Allelen, die in einer Population von Organismen vorhanden ist. Überraschenderweise findet sich der heute verbreitete Ausdruck nicht in den frühen Werken von R.A. Fisher, S. Wright oder J.B.S. Haldane, also den Begründern der Populationsgenetik. Der Ausdruck erscheint vereinzelt in den frühen 1940er Jahren, so bei dem Begründer der biometrischen Schule der Populationsgenetik, R. Pearl (»gene pool of a population«).²⁶⁹ Der erste, der das Wort regelmäßig verwendet, ist T. Dobzhansky. Dobzhansky führt den Begriff im Zusammenhang mit einer Diskussion zur Bedeutung der Sexualität ein. Er erläutert: »Every sexual species [...] possesses a gene pool, in which each gene may be represented by a certain number of alleles, and each chromosome by one or more structural variants«.²⁷⁰ Ein Vorgängerkonzept zu »Genpool« ist der Begriff des *Genfundus*, den A.S. Serebrovski 1926 prägt und der v.a. in der russischen Genetik verbreitet ist.²⁷¹

DNA

Die Aufklärung der chemischen Natur des genetischen Materials gelingt seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts.²⁷² Die Nukleinsäuren werden zuerst Ende der 1860er Jahre von J. Miescher aus Zellkernen ext-

rahiert und als **Nuklein** (»Nuclein«) bezeichnet (ohne dass Miescher sie in Zusammenhang mit Prozessen der Vererbung bringt).²⁷³ Nachdem E. Zacharias die chemisch ähnlichen Eigenschaften des Nukleins und des Chromatins (aus dem die Chromosomen bestehen) festgestellt hat²⁷⁴, vermutet W. Flemming 1882, dass beide identisch sind oder das eine das andere trage.²⁷⁵ Weil der Zellkern (↑Zelle) schon vorher als wahrscheinlicher Ort der Aufbewahrung des genetischen Materials identifiziert wurde, hält O. Hertwig, das Nuklein für einen entscheidenden Faktor im Prozess der Vererbung, den er als einen chemischen (und keinen vitalistischen) Vorgang ansieht. Ebenso macht M.A. Menzbir 1893 das Chromatin für die Vererbung verantwortlich.²⁷⁶ R. Altmann gelingt es, das Nuklein von allen Proteinen zu reinigen, und er nennt die resultierende Substanz 1889 **Nukleinsäuren** (»Nucleinsäuren«).²⁷⁷ E.B. Wilson behauptet 1896, das Nuklein sei chemisch gesehen das Bildungszentrum der Zelle (»in a chemical sense the formative centre of the cell«).²⁷⁸ Nach Wilson fungiert das Nuklein wegen seiner gestaltbildenden Fähigkeiten als chemischer Mittler bei der Vererbung.²⁷⁹

Die nähere chemische Charakterisierung der Nukleinsäuren erfolgt im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts. A. Kossel beschreibt zwischen 1893 und 1903 die Purinbasen *Adenin* und *Guanin* und die Pyrimidinbasen *Cytosin* und *Thymin* (und *Uracil*), wobei er aufgrund verschiedener Versuche bereits 1893 der Überzeugung ist, es gebe nur vier verschiedene Basen in den Nukleinsäuren.²⁸⁰ Ende der 1920er Jahre geben P.A. Levene und L.W. Bass den Nukleinsäuren der höheren Organismen den Namen *Desoxyribonukleinsäure* (DNS; englisch »desoxyribonucleic acid«, DNA).²⁸¹ Von den meisten Genetikern werden nach 1900 und bis in die 1940er Jahre allerdings die Proteine als die entscheidenden Träger der genetischen Information angesehen. Die Nukleinsäuren galten als zu unspezifisch, weil sie für lange Ketten von sich monoton wiederholenden Basen gehalten wurden (»Tetranukleotid-Hypothese«).

In den 1920er, 30er und 40er Jahren wird über die chemische Natur des Erbmaterials viel spekuliert; besonders bekannt ist die Vermutung von N.K. Kol'tsov und E. Schrödinger, es handle sich bei den Genen um (aperiodische) Kristalle.²⁸² Nachdem aber F. Griffiths 1928 nachweist, dass die erblichen Eigenschaften der Bakterien eines Stammes auf einen anderen übertragen werden können (*Transformation*)²⁸³, und O.T. Avery 1944 zeigt, dass die stoffliche Grundlage der Transformation aus Molekülen der DNA besteht, war bewiesen, dass die Vererbung wesentlich über die DNA vermittelt wird.²⁸⁴ Chromatografische Unter-

suchungen von E. Chargaff zeigen außerdem, dass die vier Basen, die in den organischen Nukleinsäuren enthalten sind, in konstanten Zahlenverhältnissen vorkommen: Die Menge von Guanin ist der von Cytosin gleich, und die Mengen von Adenin und Thymin entsprechen einander (»Chargaff-Regeln«).²⁸⁵

Diese Information und die Röntgenstrukturbilder, die R. Gosling, R. Franklin und M. Wilkins von der DNA erstellen, ermöglichen es J. Watson und F. Crick 1953, das bis heute gültige Modell für die Struktur der DNA aufzustellen: die Doppelhelix.²⁸⁶ Überraschend angesichts des späteren Siegeszugs, findet das Modell anfangs nur eine zögerliche Aufnahme.²⁸⁷ Mit Watsons und Cricks Strukturmodell können nicht nur die Daten zur Struktur des Moleküls in einheitlicher Weise erklärt werden; auch die Ergebnisse der klassischen Genetik und die dem Erbmaterial zugeschriebenen Funktionen ergeben sich fast unmittelbar aus der Struktur des Moleküls – so z.B. die lineare Anordnung der Gene in den Chromosomen, das Kopieren des Moleküls durch Trennung und Ergänzung der komplementären Stränge, die Mutationen als Veränderung der Basensequenz und die Rekombination durch Austausch homologer Abschnitte verschiedener Moleküle.

Untersuchungen zum Wiederezusammenschluss von künstlich getrennten Strängen der DNA (Reassoziationskinetik) zeigen, dass bei Wirbeltieren ein Großteil der DNA ihres Genoms aus kurzen, vielfach wiederholten Sequenzen bestehen.²⁸⁸ Diesen *repetitiven DNA-Sequenzen* wird keine Funktion für den Organismus, in dem sie sich befinden, zugeschrieben.

Nachweise

- 1 Johannsen, W. (1909). Elemente der exakten Erblichkeitslehre: 124.
- 2 Descartes, R. (1648). Description du corps humain (Euvres, Bd. 11, 223-286): 277.
- 3 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. II, 427-443): 434.
- 4 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturf. Vereins Brünn 4, 3-47: 41ff.
- 5 a.a.O.: 24.
- 6 Stieber, F. (1862). Mittheilungen der k.k. Mähr.-Schlesischen Gesellschaft zur Beförderung des Ackerbaues, der Natur- und Landeskunde, Brünn, S. 50-53; vgl. Weiling, F. (1969). Über die Verwendung des Begriffes „genetisch“ vor und zur Zeit Mendels sowie über die mögliche Herkunft des von Mendel im Sinne des heute üblichen Begriffes „Gen“ benutzten Terminus „Element“. Sudhoffs Arch. 52, 394-395.
- 7 Gärtner, C.F. (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich: 235.
- 8 Vgl. Olby, R.C. (1966/85). Origins of Mendelism: 33; Müller-Wille, S. & Orel, V. (2007). From Linnaean species to Mendelian factors: elements of hybridism, 1751-1870. Ann. Sci. 64, 171-215: 191.
- 9 Mendel (1866): 10; vgl. Müller-Wille & Orel (2007): 194.
- 10 Müller-Wille & Orel (2007): 194.
- 11 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 717.
- 12 Vgl. Griesemer, J. (2000). Reproduction and the reduction of genetics. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 240-285: 264f.
- 13 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 12ff.; vgl. McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. Dialektik 5, 27-43: 30; dies. (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: Bayertz, K. (Hg.). Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie. Kramer, Frankfurt/M. (=Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 35), 7-22.
- 14 Vgl. Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter, 2 vols.: II, 316ff.; Rheinberger, H.-J. (2008). Heredity and its entities around 1900. Stud. Hist. Philos. Sci. 39, 370-374.
- 15 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology. 2 vols.: I, 226 (II, 4); I, 315ff. (II, 8).
- 16 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 374.
- 17 Elsberg, L. (1872). On the regeneration hypothesis. Monthly Microscop. J. 8, 182-185: 182; ders. (1875). Regeneration, or the preservation of organic molecules: a contribution to the doctrine of evolution. Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci. 23, 87-103; ders. (1875). On the plastidule hypothesis. Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci. 25, 178-186.
- 18 Haeckel, E. (1876). Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen; ders. (1874/77). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Men-

schen: 149.

- 19 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 288; vgl. Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). A Century of DNA: 32.
- 20 Galton, F. (1876). A theory of heredity. J. Anthropol. Inst. Great Brit. Ireland 5, 329-348: 330.
- 21 Galton, F. (1865). Hereditary talent and character. Macmillan's Magazine, 157-166; 318-327: 322.
- 22 Nägeli, C. von (1879). Theorie der Gärung: 125ff.
- 23 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 23.
- 24 a.a.O.: 26.
- 25 a.a.O.: 24.
- 26 a.a.O.: 38.
- 27 a.a.O.: 275.
- 28 Minot, C.S. (1886). The physical basis of heredity. Science 8, 125-130: 129; Maupas, E. (1889). Sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. Zool. expérim. Sér. 2, 6, 165-273.
- 29 Jaeger, G. (1876). Zoologische Briefe: 326.
- 30 a.a.O.: 328.
- 31 Weismann, A. (1883). Ueber die Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 73-121): 88.
- 32 Weismann, A. (1885). Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 191-302): 215; vgl. ders. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung.
- 33 Weismann (1885): 208.
- 34 a.a.O.: 215.
- 35 a.a.O.: 243.
- 36 Weismann (1892): 57.
- 37 a.a.O.: 76.
- 38 ebd.
- 39 a.a.O.: 65.
- 40 a.a.O.: 72f.
- 41 Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 48.
- 42 a.a.O.: 30.
- 43 a.a.O.: 36.
- 44 a.a.O.: 54.
- 45 ebd.
- 46 a.a.O.: 34.
- 47 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 311.
- 48 ebd.
- 49 Wilson, E.B. (1896/1925). The Cell in Development and Heredity: 1005.
- 50 Altmann, R. (1890). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 132.
- 51 Hertwig, O. (1897). Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungs-Theorie der Organismen. Zeit- und Streitfragen der Biologie H. 2: 30f.
- 52 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 468.
- 53 Desor, G. (1851). Über das Biogen oder das sogenannte Eiweiß des noch im Ovarium befindlichen Eies. Aus einem Briefe des Hrn. G. Desor an Prof. Vogt. Tagsberichte über die Fortschritte der Natur- und Heilkunde (hg. v. R. Froriep, Bd. 1, Weimar 1852, 121-125): 122f.
- 54 de Vries, H. (1889). Intracellular Pangenesis; vgl. Lenay, C. (1995). Hugo de Vries et l'idée d'indépendance des caractères. In: Blanckaert, C., Fischer, J. & Rey, R. (eds.). Nature, histoire, société.
- 55 Morgan, T.H. & Lynch, C.J. (1912). The linkage of two factors in *Drosophila* that are not sex-linked. Biol. Bull. 23, 174-182: 175; 178.
- 56 Cleland, R.E. (1931). Cytological evidence of genetical relationships in *Oenothera*. Amer. J. Bot. 18, 629-640: 639.
- 57 Sturtevant, A.H. (1913). The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. J. exper. Zool. 14, 43-59.
- 58 Vgl. Morgan, T.H. (1917). The theory of the gene. Amer. Nat. 51, 513-544.
- 59 Correns, C. (1900). G. Mendel's Regeln über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 158-168: 166; vgl. Rheinberger, H.-J. (2002). Carl Correns und die frühe Geschichte der genetischen Kopplung. In: Schulz, J. (Hg.). Fokus Biologiegeschichte, 169-181.
- 60 Bateson, W., Saunders, E.R. & Punnett, R.C. (1906). Experimental studies in the physiology of heredity (Scientific Papers of William Bateson, vol. 2, Cambridge 1928, 152-161): 158.
- 61 Muller, H.J. (1914). The bearing of the selection experiments of Castle and Phillips on the variability of genes. Amer. Nat. 48, 567-576.
- 62 Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50; ders. (1927). Artificial transmutation of the gene. Science 66, 84-87.
- 63 Muller (1922).
- 64 Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. Proc. 1st Int. Cong. Plant Sci. Ithaca 1926, 897-921: 897; vgl. Carlson, E.A. (1971). An unacknowledged founding of molecular biology: H.J. Muller's contribution to gene theory, 1910-1938. J. Hist. Biol. 4, 149-170.
- 65 Timoféef-Ressovsky, N.W., Zimmer, K.G. & Delbrück, M. (1935). Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen Fachgr. VI N.F. 1, 189-245: 238.
- 66 a.a.O.: 240.
- 67 Darlington, C.D. (1939). The Evolution of Genetic Systems: 121; Sonneborn, T.M. (1950). The cytoplasm in heredity. Heredity 4, 11-36: 17.
- 68 Winkler, H. (1924). Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 33, 238-253: 248.
- 69 L'Héritier, P. (1948). Sensitivity to CO₂ in *Drosophila*: a review. Heredity 2, 325-348.
- 70 Sonneborn, T.M. (1950). Heredity, environment, and politics. Science 111, 529-539; vgl. Sapp, J. (1987). Beyond the Gene. Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics.
- 71 Hertwig, O. (1894). Zeit- und Streitfragen der Biologie, Bd. 1. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen: 118; vgl. Maienschein, J. (1986). Preformation or new formation – or neither or both? In: Horder, T.J., Witkowski, J.A. & Wylie, C.C. (eds.). A

History of Embryology, 73-108: 78f.

72 Johannsen, W. (1911). The genotype conception of heredity. *Amer. Nat.* 45, 129-159: 147.

73 Wilson, E.B. (1912). Some aspects of cytology in relation to the study of genetics. *Amer. Nat.* 46, 57-67: 60.

74 a.a.O.: 59.

75 Sturtevant, A.H. (1915). The behavior of the chromosomes as studied through linkage. *Z. indukt. Abstamm.-Vererbungs.* 13, 234-287: 265.

76 Schwartz, S. (2000). The differential concept of the gene: past and present. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). *The Concept of the Gene in Development and Evolution*, 26-39.

77 Morgan, T.H. (1917). The theory of the gene. *Amer. Nat.* 51, 513-544: 519.

78 Meyer, A. (1937). Das Prinzip der Ganzheitskausalität. *Bremer Beiträge zur Naturwissenschaft* 4, 99-142: 140.

79 a.a.O.: 139.

80 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 78f.

81 Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evoljucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiki (On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics). *Proc. Amer. Philos. Soc.* 105 (1961), 167-195: 190.

82 ebd.

83 Sturtevant, A.H. (1925). The effects of unequal crossing over at the bar locus in *Drosophila*. *Genetics* 10, 117-147: 137.

84 Goldschmidt, R.B. (1937). Spontaneous chromatin rearrangements in *Drosophila*. *Nature* 140, 767.

85 ebd.

86 Kühn, A. (1936). Versuche über die Wirkungsweise der Erbanlagen. *Naturwiss.* 24, 1-10: 1.

87 Gurwitsch, A. (1923). Versuch einer synthetischen Biologie: 25f.

88 Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). *Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft*, 149-180: 166.

89 Villee, C.A. (1942). The phenomenon of homeosis. *Amer. Nat.* 76, 494-506: 498.

90 Nüsslein-Vollhard, C. & Wiescherhaus, E. (1980). Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature* 287, 795-801.

91 McGinnis, W. et al. (1984). A conserved DNA sequence in homeotic genes of the *Drosophila* Antennapedia and bithorax complexes. *Nature* 308, 428-433: 433; vgl. Gehring, W. (1985). The homeo-box: a key to the understanding of development? *Cell* 40, 3-5.

92 Bateson, W. (1894). *Materials for the Study of Variation*: 85.

93 a.a.O.: 84f.

94 Wright, S. (1930). The genetical theory of natural selection. *A review. J. Hered.* 21, 349-356: 353; ders. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection

in evolution. *Proc. 6th Int. Congr. Genet.* 1, 356-366.

95 Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97-159: 155.

96 Wright, S. (1968). *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 1: 419.

97 a.a.O.: 420.

98 Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*: 54.

99 Vgl. Beurton, P.J. (2000). A unified view of the gene, or how to overcome reductionism. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*, 286-314: 290.

100 Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought*: 56f.

101 Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*.

102 Vgl. Winter, W. de (1997). The beanbag genetics controversy: towards a synthesis of opposing views. *Biol. Philos.* 12, 149-184: 161.

103 Mayr, E. (1959). Where are we? *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24, 1-14: 2.

104 ebd.

105 Mayr, E. (1955). Integration of genotypes: synthesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20, 327-333: 333.

106 ebd.

107 Vgl. de Winter (1997): 158.

108 Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection* (Oxford 1999): 30.

109 Vgl. z.B. Hughes, A.J. & Lambert, D.M. (1984). Functionalism, structuralism, and "ways of seeing". *J. theor. Biol.* 111, 787-800: 792.

110 Gershon, D. (1997). Bioinformatics in a post-genomics age. *Nature* 389, 417; Abbott, A. (1999). A post-genomic challenge: learning to read patterns of protein synthesis. *Nature* 402, 715-720; Rheinberger, H.-J. (ed.) (1999). *Post-genomics? Historical, techno-epistemic and cultural aspects of genomic projects* (Preprint).

111 Gierer, A. (2002). Holistic biology – back on stage? Comments on post-genomics in historical perspective. *Philos. nat.* 39, 25-44.

112 Haldane, J.B.S. (1964). A defense of beanbag genetics. *Persp. Biol. Med.* 7, 343-359: 352; 357.

113 Maynard Smith, J. (1982). *Storming the fortress*. New York Rev. Books (13. Mai), 41-42: 42.

114 Vgl. Beurton, P. (1999). Was ist die Synthetische Theorie? In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). *Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950*, 79-105: 98f.

115 Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought*: 56f., vgl. auch Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 231.

116 Haldane, J.B.S. (1937). The biochemistry of the individual. In: Needham, J. & Green, D.E. (eds.). *Perspectives in Biochemistry*, 1-10: 9f.; vgl. Pollock, M.R. (1976). From pangens to polynucleotides: the evolution of ideas on the mechanisms of biological replication. *Perspectives in Biology and Medicine* 19, 455-472: 467.

- 117 Pauling, L. & Delbruck, M. (1940). The nature of the intermolecular forces operative in biological sciences. *Science* 92, 77-79.
- 118 Delbruck, M. (1941). A theory of autocatalytic synthesis of polypeptides and its application to the problem of chromosome reproduction. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 9, 122-124.
- 119 Pauling, L. (1948). Molecular architecture and the processes of life. 21st Sir Jesse Boot Foundation Lecture: 10; nach Olby, R. (1974/94). The Path to the Double Helix: 120.
- 120 Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. *Nature* 171, 737-738.
- 121 Mather, K. (1948). Significance of nuclear change in differentiation. *Nature* 161, 872-874: 872.
- 122 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 825.
- 123 Meselson, M. & Stahl, F.W. (1958). The replication of DNA in *E.coli*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44, 671-682; Holmes, F.L. (2001). Meselson, Stahl, and the Replication of DNA. A History of "The Most Beautiful Experiment in Biology".
- 124 Troland, L. (1917). Biological enigmas and the theory of enzyme action. *Amer. Nat.* 51, 321-350; vgl. Sapp, J. (2003). *Genesis. The Evolution of Biology*: 160.
- 125 Hagedoorn, A.L. (1911). Autocatalytic substances: the determinants for the inheritable characters. *Abhandlungen zur Entwicklungsmechanik der Organismen* 12, 1-35; vgl. Ravin, A.W. (1977). The gene as catalyst; the gene as organism. *Stud. Hist. Biol.* 1, 1-45.
- 126 Troland (1917): 329; Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. *Amer. Nat.* 56, 32-50: 48.
- 127 Troland (1917): 341f.
- 128 Muller, H.J. (1947). The gene. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 134, 1-37: 19.
- 129 Vgl. Muller, H.J. (1951). The development of the gene theory. In: Dunn, L.C. (ed.). *Genetics in the 20th Century. Essays on the Progress of Genetics During its First 50 Years*, 77-99: 96; ders. (1966). The gene material as the initiator and the organizing basis of life. *Amer. Nat.* 100, 493-517: 496.
- 130 Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. *Proc. 1st Int. Congr. Plant Sci., Ithaca 1926*, 897-921; ders. (1966).
- 131 Beadle, G.W. & Tatum, E. (1941). Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 27, 499-506.
- 132 Beadle, G.W. (1945). Biochemical genetics. *Chem. Rev.* 37, 15-96: 63.
- 133 Beadle, G.W. (1951). Chemical genetics. In: Dunn, L.C. (ed.). *Genetics in the Twentieth Century*, 221-239: 228.
- 134 Kühn, A. (1941). Über eine Genwirkkette der Pigmentbildung bei Insekten. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl.* 231-261.
- 135 Dounce, A.L. (1952). Duplicating mechanisms for peptide chain and nucleic acid synthesis. *Enzymologia* 15, 251-258; Gamow, G. (1954). Possible relation between deoxyribonucleic acid and protein structure. *Nature* 173, 318.
- 136 Sarabhai, A.S. et al. (1964). Co-linearity of the gene with the polypeptide chain. *Nature* 201, 13-17; Yanofsky, C. et al. (1964). On the colinearity of gene structure and protein structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 51, 266-272.
- 137 Schultz, J. (1930). A spectrophotometric study of the pigments in the eye-color mutations of *Drosophila*. *Science* 72, 406-407: 406.
- 138 Vogt, O. (1926). Psychiatrisch wichtige Tatsachen der zoologisch-botanischen Systematik. *Z. ges. Neurol. Psychiat.* 101, 805-832: 811.
- 139 a.a.O.: 809.
- 140 Timofëeff-Ressovsky, N.W. (1925). Über den Einfluß des Genotypus auf das phänotypische Auftreten eines einzelnen Gens. *J. Psychol. Neurol.* 31, 305-310: 309.
- 141 Vgl. Sapp, J. (1990). Where the Truth Lies. *Franz Moewus and the Origins of Molecular Biology*.
- 142 Vgl. Rosenberg, A. (1985). *The Structure of Biological Science*: 107.
- 143 Benzer, S. (1957). The elementary units of heredity. In: McElroy, W.D. & Glass, B. (ed.). *A Symposium on the Chemical Basis of Heredity*, 70-93: 71.
- 144 Dawkins, R. (1978). What is the optimon? University of Washington, Seattle, Jessie & John Danz Lecture. Unpublished; vgl. ders. (1982). The Extended Phenotype: 81.
- 145 Nach Dawkins (1982): 81.
- 146 Mayr, E. (1997). The objects of selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 2091-2094: 2093.
- 147 Jacob, F. & Monod, J. (1959). Gènes de structure et gènes de régulation dans la biosynthèse des protéines. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris* 249, 1282-1284: 1283.
- 148 Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 83; vgl. Morange, M. (2001). Un siècle de génétique. *Cahiers François Viète* 2, 79-89.
- 149 Jacob, F. (1970). La logique du vivant: 323; vgl. Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). *Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950*, 323-341: 336.
- 150 Lewis, E.B. (1967). Genes and gene complexes. In: Brink, R.A. (ed.). *Heritage from Mendel*, 17-47: 17; vgl. Brink, R.A. (1932). Are the chromosomes aggregates of groups of physiologically interdependent genes? *Amer. Nat.* 66, 444-451.
- 151 Emerson, R.A. (1924). A genetic view of sex expression in the flowering plants. *Science* 59, 176-182: 180.
- 152 Barell, B.G., Air, G.M. & Hutchinson III, C.A. (1976). Overlapping genes in bacteriophage ϕ X174. *Nature* 264, 34-41.
- 153 Henikoff, S. et al. (1986). Gene within a gene: nested *Drosophila* genes encode unrelated proteins on opposite DNA strands. *Cell* 44, 33-42; Wu, G. et al. (1990). The neurofibromatosis type 1 gene encodes a protein related to GAP. *Cell* 62, 599-608.
- 154 Brenner, S., Jacob, F. & Meselson, M. (1961). An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. *Nature* 190, 576-581: 577.
- 155 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1959). The ge-

- netic control and cytoplasmic expression of α -inducibility in the synthesis of β -galactosidase by *Escherichia coli*. *J. Molec. Biol.* 1, 165-178: 165.
- 156** Kabat, D. (1972). Gene selection in hemoglobin and in antibody-synthesizing cells. *Science* 175, 134-140: 139; Apte, B.N. & Zipser, D. (1973). In vivo splicing of protein: one continuous polypeptide from two independently functioning operons. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 70, 2969-2973: 2972.
- 157** Gilbert, W. (1978). Why genes in pieces? *Nature* 271, 501.
- 158** Berget, S.M. et al. (1978). Spliced segments at the 5' termini of adenovirus-2 late mRNA: a role for heterogeneous nuclear RNA in mammalian cells. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 42, 523-529; Broker, T.R. et al. (1978). Adenovirus-2 messenger – an example of baroque molecular architecture. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 42, 531-553; Westphal, H. & Lai, S.P. (1978). Displacement loops in adenovirus DNA-RNA hybrids. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 42, 555-558.
- 159** Breathnach, R. et al. (1977). Ovalbumin gene is split in chicken DNA. *Nature* 270, 314-319; Jeffreys, A.J. & Flavell, R.A. (1977). The rabbit β -globin gene contains a large insert in the coding sequence. *Cell* 12, 1097-1108; vgl. Williamson, B. (1977). DNA insertions and gene structure. *Nature* 270, 295-297; Gilbert (1978); Sharp, P.A. (1994). Split genes and RNA splicing. *Cell* 77, 805-815.
- 160** Yarmolinsky, M.B. & De La Haba, G.L. (1959). Inhibition by puromycin of amino acid incorporation into protein. *Proc. Nat. Acad. Sci. S.A.* 45, 1721-1729: 1722; Bishop, J., Leahy, J. & Schweet, R. (1960). Formation of the peptide chain of hemoglobin. *Proc. Nat. Acad. USA* 46, 1030-1038: 1037.
- 161** Carlson, E.A. (1991). Defining the gene: an evolving concept. *Amer. J. Hum. Genet.* 49, 475-487: 478.
- 162** Vgl. z.B.: Berk, A.J. & Sharp, P.A. (1978). Spliced early mRNAs of SV40. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 75, 1274-1278; vgl. Lewin, B. (1980). Alternatives for splicing: recognizing the ends of introns. *Cell* 22, 324-326.
- 163** Crabtree, G.R. & Kant, J.A. (1983). Organization of the rat γ -fibrinogen gene: alternative mRNA splice patterns produce the γ A and γ B (γ') chains of fibrinogen. *Cell* 31, 159-166.
- 164** Singer, M. & Berg, P. (1991). Genes and Genomes. A Changing Perspective: 461f.
- 165** Shapiro, J.A. (1997). Genome organization, natural genetic engineering and adaptive evolution. *Trends in Genetics* 13, 98-104.
- 166** Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 89; 132; vgl. Waters, C.K. (1994). Genes made molecular. *Philos. Sci.* 61, 163-185.
- 167** Gros, F. (1991). Les secrets du gène: 297; vgl. Rheinberger (1999): 333.
- 168** Lewin, B. (1983). Genes: 61; (4. Aufl. 1990): 109; andere Nachweise für Tab. 104: Johannsen, W. (1909). Elemente der exakten Erblchkeitslehre: 124; Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. *Proceedings of the 1st International Congress of Plant Science Ithaca* 1926, 897-921: 897; Timoféef-Ressovsky, N.W., Zimmer, K.G. & Delbrück, M. (1935). Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. *Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen Fachgr. VI N.F.* 1, 189-245: 238; Beadle, G.W. (1945). Biochemical genetics. *Chem. Rev.* 37, 15-96: 19; Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953.2). Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. *Nature* 171, 964-967: 965; Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 25; Waters, C.K. (2000). Molecules made biological. *Revue Internationale de Philosophie* 54, 539-564: 544; Beurton, P.J. (2000). A unified view of the gene, or how to overcome reductionism. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*, 286-314: 286; Neumann-Held, E.M. (2001). Let's talk about genes: the process molecular gene concept and its context. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, 69-84: 74; Snyder, M. & Gerstein, M. (2003). Genomics. Defining genes in the genomics era. *Science* 300, 258-260: 260; Falk, R. (2004). Long live the genome! So should the gene. *Hist. Philos. Life Sci.* 26, 105-121: 108; K. Eilbeck et al. in Pearson, H. (2006). What is a gene? *Nature* 441, 398-401: 401; Garstein, M.B. et al. (2007). What is a gene, post-ENCODE? History and updated definition. *Genome Res.* 17(6), 669-681; Scherrer, K. & Jost, J. (2007) Gene and genon concept: coding versus regulation. *Theory Biosci.* 126, 65-113: 106.
- 169** Rosenberg, A. (1985). *The Structure of Biological Science*: 97.
- 170** Vgl. auch schon Waters (1994): 178.
- 171** Waters (2000): 550.
- 172** Scherrer & Jost (2007): 68.
- 173** a.a.O.: 106.
- 174** Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*: 25.
- 175** a.a.O.: 33.
- 176** Beurton, P.J. (1998). Was sind Gene heute? *Theor. Biosci.* 117, 90-99; ders. (2000). A unified view of the gene, or how to overcome reductionism. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*, 286-314.
- 177** Vgl. Neumann-Held, E.M. & Rehmann-Sutter, C. (1999). Individuation and reality of genes. A comment to Peter J. Beurton's article: „Was sind Gene heute?“ *Theor. Biosci.* 118, 85-95.
- 178** Neumann-Held, E.M. (2001). Let's talk about genes: the process molecular gene concept and its context. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, 69-84: 74.
- 179** Neumann-Held, E.M. (1999). The gene is dead – long live the gene! In: Koslowski, P. (ed.). *Sociobiology and Bioeconomics. The Theory of Evolution in Biological and Economic Theory*, 105-137: 131.
- 180** Moss, L. (2001). Deconstructing the gene and reconstructing molecular developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, 85-97; ders. (2003)

What Genes Can't Do.

- 181** Neumann-Held, E.M. (1998). Jenseits des »genetischen Weltbildes«. In: Engels, E.-M., Junker, T. & Weingarten, M. (Hg.). Ethik der Biowissenschaften. Geschichte und Theorie, 261-280: 274.
- 182** Neumann-Held (1999): 113.
- 183** Griffiths, P.E. & Stotz, K. (2006). Genes in the post-genomic era. *Theoretical Medicine and Bioethics* 27, 499-521: 509.
- 184** Holtzer, H. (1968). Induction of chondrogenesis: a concept in terms of mechanisms. In: Gleischmajer, R. & Billingham, R.E. (eds.). *Epithelial-Mesenchymal Interactions*, 152-164; vgl. Gilbert, S.F. (1997). *Developmental Biology*: 655f.
- 185** Keller, E.F. & Harel, D. (2007). Beyond the gene. *PLoS ONE* 11.
- 186** Delbrück, M. (1971). Aristotle-totle-totle. In: Monod, J. & Borek, E. (eds.). *Of Microbes and Life*, 50-55: 55.
- 187** Maynard Smith, J. (1996). Evolution – natural and artificial. In: Boden, M.A. (ed.). *The Philosophy of Artificial Life*, 173-178: 177.
- 188** Vgl. Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). *On Semiotic Modeling*, 117-166: 143.
- 189** Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene* (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978).
- 190** Doolittle, W.F. & Sapienza, C. (1980). Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284, 601-603; Orgel, L.E. & Crick, F.H.C. (1980). Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284, 604-607.
- 191** Dawkins (1976; dt. 1978): 25.
- 192** Agar, N. (1996). Teleology and genes. *Biol. Philos.* 11, 289-300: 296.
- 193** Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. *Philos. Stud.* 40, 147-176: 165.
- 194** Williams, G.C. (1986). Comments on Sober's *The Nature of Selection*. *Biol. Philos.* 1, 114-122: 121.
- 195** Brosius, J. & Gould, S.J. (1992). On "genomenclature": a comprehensive (and respectful) taxonomy for pseudogenes and other "junk DNA". *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 89, 10706-10710; dies. (1993). Molecular constructivity. *Nature* 365, 102.
- 196** Khorana, H.G. et al. (1972). Studies on polynucleotides CIII. Total synthesis of the structural gene for an alanine transfer ribonucleic acid from yeast. *J. Mol. Biol.* 72, 209-217.
- 197** Kitcher, P. (1992). Gene: current usages. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 128-131: 131; ähnlich auch Burian, R.M. (1995). Too many kinds of genes? Some problems posed by discontinuities in gene concepts and the continuity of the genetic material. In: ders. (2005). *The Epistemology of Development, Evolution, and Genetics. Selected Essays*, 166-178: 175; Prohaska, S. & Stadler, P. (2008). Genes. *Theor. Biosci.* 127, 215-221: 215.
- 198** Kitcher, P. (1982). Genes. *Br. J. Philos. Sci.* 33, 337-359: 357.
- 199** Vgl. Falk, R. (1984). The gene in search of an identity. *Hum. Genet.* 68, 195-204: 195; Portin, P. (1993). The concept of the gene: short history and present status. *Quart. Rev. Biol.* 68, 173-223: 209.
- 200** Morange, M. (1994). *Histoire de la biologie moléculaire* (engl. A History of Molecular Biology, Cambridge, Mass. 1998): 43.
- 201** Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). *Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950*, 323-341: 328.
- 202** Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2004). Gene. In: Zalta, N. (ed.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2004 Edition) (<http://plato.stanford.edu/archives/win2004/entries/gene/>).
- 203** Keller, E.F. (2000). The Century of the Gene.
- 204** Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 279.
- 205** Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 133.
- 206** Winnacker, E.L. (1997). Die Gene und das Ganze. *Die Zeit* 19/1997 (2. Mai 1997), 34.
- 207** Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
- 208** Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 48.
- 209** Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. *Amer. Nat.* 56, 32-50.
- 210** Haldane, J.B.S. (1929). The origin of life (in: Bernal, J.D. (ed.). *The Origin of Life*, London 1967, 242-249): 245.
- 211** Wright, S. (1941). The physiology of the gene. *Physiol. Rev.* 21, 487-527: 487.
- 212** Horowitz, N. (1959). On defining 'life'. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). *Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth*, 106-107: 107.
- 213** Pirie, N.W. (1959). Discussion statement. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). *Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth*, 117-118: 118.
- 214** Bünning, E. (1947). Das Experiment als Quelle für Natur- und Geisteserkenntnisse, dargestellt an der Entwicklung der physiologischen Problemstellung. *Stud. Gen.* 1, 10-18: 16.
- 215** Bünning, E. (1943). Quantenmechanik und Biologie. *Naturwiss.* 31, 194-197: 197.
- 216** Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. *Biol. Philos.* 11, 301-320: 309.
- 217** Johannsen, W. (1926). Allgemeine Vererbungslehre. In: Brugsch, T. & Lewy, F.H. (Hg.) (1926). *Die Biologie der Person*, Bd. 1, 227-322: 249.
- 218** Johannsen, W. (1909/26). Elemente der exakten Erblchkeitslehre: 476.
- 219** a.a.O.: 646.
- 220** Vgl. Shull, G.H. (1935). The word "allele". *Science* 82, 37-38.

- 221** Brieger, F. (1927). Über die Genetik und Physiologie der Selbststerilität. *Naturwiss.* 15 (Heft 36 v. 9. Sept.), 734-740; 735; Stern, C. (1927). Über Chromosomenelimination bei der Taufliede. *Naturwiss.* 15, 740-746: 741; vgl. 743; ders. (1929). Über die additive Wirkung multipler Allele. *Biol. Zentralbl.* 49, 261-290.
- 222** Shull, G.H. (1928). Linkage with crossing-over between Rubricalyx buds and old-gold flower color in *Oenothera*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 14, 147-149: 148.
- 223** Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1933). Rückgenmutationen und die Genmutabilität in verschiedenen Richtungen, 5. Gibt es ein wiederholtes Auftreten identischer Allele innerhalb der white-Allelenreihe von *Drosophila melanogaster*? *Z. indukt. Abst.-Vererbungslehre* 66, 165-179.
- 224** Hammerschlag, V. (1935). Über quantitativ differente, aber phänotypisch ununterscheidbare Grundaussprägungen mancher Allele. *Genetica* 17, 90-102; ders. (1935). Über die additive Wirkung homologer Allele. *Genetica* 17, 270-290.
- 225** Vgl. Jenkins, J.A. (1931). *Univ. Calif. Publ. Agric. Sci.* 6: 390 (nach OED 1989).
- 226** Bateson, W. (1902.1). The problems of heredity and their solution (*Scientific Papers*, vol. 2, Cambridge 1928, 4-28): 22.
- 227** Bateson, W. & Saunders, E.R. (1902). The facts of heredity in the light of Mendel's discovery. *Rep. Evol. Comm. Roy. Soc. I* (*Scientific Papers*, vol. 2, Cambridge 1928, 29-68): 31.
- 228** Bateson, W. (1902.2). Mendel's Principles of Heredity: 126; vgl. ders. (1902.1): 23; Bateson & Saunders (1902): 31.
- 229** Bridges, C.B. (1913). Non-disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila*. *J. exper. Zool.* 15, 587-606: 591.
- 230** Morgan, T.H. et al. (1915). The Mechanism of Mendelian Heredity: 155; vgl. 37.
- 231** Reynier (1791). Carote. *Encyclopédie méthodique, Agriculture*, Bd. 2: 748-759: 749.
- 232** Tessier, H.-A. (1809). Bêtes à cornes. In: *Nouveau cours complet d'agriculture théorique et pratique*, Bd. 3, 271-274: 273.
- 233** Bosc (1809). Sanglier. In: *Nouveau cours complet d'agriculture théorique et pratique*, Bd. 11, 355-356: 355.
- 234** Candolle, A.-P. de (1823). Memoir on the different species, races, and varieties of the genus Brassica (Cabbage), and of the genera allied to it, which are cultivated in Europe. *Philosophical Magazine and Journal* 61, 87-99; 181-197: 186; Lindley, J. (1840). The Theory of Horticulture; or, an Attempt to Explain the Principal Operations of Gardening upon Physiological Principles: 239; Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: I, 25.
- 235** Cook, O.F. (1901). A kinetic theory of evolution. *Science* 13, 969-978: 973; de Vries, H. (1902). The origin of species by mutation. *Science* 15, 721-729: 727.
- 236** Mütze, W. & Schneider, C. (1924). Das Rosenbuch: 59; Alverdes, F. (1925). [Rez. Castle, W.E. (1924). Some varieties of white rabbits. *J. Heredity* 15a, 211-219]. *Zool. Bericht* 5, 200.
- 237** Plate, L. (1910). Vererbungslehre und Deszendenztheorie. In: *Festschrift für R. Hertwig*, II, 537-610: 597.
- 238** Plate, L. (1913). Vererbungslehre: 151.
- 239** Morgan, T.H. (1919). The Physical Basis of Heredity.
- 240** Muller, H.J. (1927). Artificial transmutation. *Science* 66, 84-87.
- 241** Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 313.
- 242** Plate, L. (1913). Vererbungslehre: 128f.
- 243** Mather, K. (1941). Variation and selection of polygenic characters. *J. Genet.* 41, 159-193.
- 244** Gallezio, G. (1816). Teoria della riproduzione vegetale: 79.
- 245** Knight, T.A. (1799). An account of some experiments of the fecundity of vegetables. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 195-204.
- 246** Sageret, M. (1826). Considérations sur la production des hybrides, des variants et des variétés en général, et sur celles de la famille des Cucurbitacées en particulier. *Ann. Sci. Nat. Paris* (1) 8, 294-314: 307.
- 247** Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 649.
- 248** Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. *Verh. Naturf. Vereins Brünn* 4, 3-47.
- 249** Mendel (1866): 11.
- 250** Bateson, W. (1907). Facts limiting the theory of heredity. *Science* 26, 649-660: 653.
- 251** Shull, G.H. (1911). Hereditary factors in *Primula*. *Bot. Gaz.* 52, 317-318: 318; *Genetics* 2 (1917): 613 (Index).
- 252** Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre: 288 (Register).
- 253** Plate, L. (1913). Vererbungslehre: 78; 88.
- 254** Eimer, T. (1897). Orthogenesis der Schmetterlinge: viii.
- 255** Bateson (1907): 653.
- 256** Sinnott, E.W. & Dunn, L.C. (1925/32). Principles of Genetics: 82.
- 257** Vgl. z.B. Strickberger, M.W. (1968). Genetics: 239.
- 258** Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection.
- 259** Vgl. Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. (1960/96). Introduction to Quantitative Genetics: 125f.
- 260** Vgl. Wade, M.J. (1992). Epistasis. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 87-91: 87.
- 261** Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 304ff.
- 262** Winkler, H. (1920). Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich: 165.
- 263** ebd.
- 264** Vgl. aber z.B. Timoféeff-Ressovsky, N.W., Zimmer, K.G. & Delbrück, M. (1935). Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. *Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen Fachgr. VI N.F.* 1, 189-245: 240.
- 265** McKusick, V.A. & Ruddle, F.H. (1987). Editorial: A New Discipline, a New Name, a New Journal. *Genomics* 1, 1-2.
- 266** Bonner, J.T. (1988). The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection: 137.
- 267** Pérez-Brocá, V. (2006). A small microbial genome: the end of a long symbiotic relationship? *Science* 314, 312-313.
- 268** Nakabachi, A. et al. (2006). The 160-kilobase geno-

- me of the bacterial endosymbiont *Carsonella*. *Science* 314, 267.
- 269** Pearl, R. (1941). Some biological considerations about war. *Amer. J. Soc.* 46, 487-503: 499; vgl. Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. *Evolution* 1, 263-288: 263.
- 270** Dobzhansky, T. (1950). Mendelian populations and their evolution. *Amer. Nat.* 84, 401-418: 404.
- 271** Vgl. Adams, M.B. (1979). From „gene fund“ to „gene pool“: on the evolution of evolutionary language. *Stud. Hist. Biol.* 2, 241-285.
- 272** Vgl. Fruton, J.S. (1972). *Molecules and Life. Historical Essays on the Interplay of Chemistry and Biology*; Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). *A Century of DNA*.
- 273** Miescher, J. (1871). Über die chemische Zusammensetzung der Eiterzellen. In: Hoppe-Seyler, F. (Hg.). *Medicisch-chemische Untersuchungen*, Heft 4, 441-460.
- 274** Zacharias, E. (1881). Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. *Bot. Zeitung* 39, 169-176.
- 275** Flemming, W. (1882). *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung*.
- 276** Menzbir, M.A. (1893). [Experience of the theory of heredity]. *Russkaya Mysl* 10, 214-215; vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 812.
- 277** Altmann, R. (1889). Ueber Nucleinsäuren. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abteilung* 1889, 524-536; unter Verweis darauf auch in: Behrens, J., Kossel, A. & Schieffeder, P. (1889). *Die Gewebe des menschlichen Körpers und ihre mikroskopische Untersuchung*, Bd. 1: 53.
- 278** Wilson, E.B. (1896). *The Cell in Development and Inheritance*: 247.
- 279** Wilson, E.B. (1896/1900). *The Cell in Development and Inheritance*: 332.
- 280** Kossel, A. & Neumann, A. (1893). Ueber das Thymin, ein Spaltungsprodukt der Nucleinsäure. *Ber. Deutsch. Chem. Ges.* 26, 2753-2756: 2754; vgl. Kossel, A. (1893). Ueber die Nucleinsäure. *Arch. Anat. Physiol. (Physiol. Abth.)* 1893, 157-164; 380.
- 281** Levene, P.A. & Bass, L.W. (1931). *Nucleic Acids. Chemical Catalog*, New York: 294.
- 282** Kol'tsov, N.K. (1928). *Physikalisch-chemische Grundlagen der Morphologie*. *Biol. Zentralbl.* 48, 345-369; ders. (1939). *Les molécules héréditaires*. *Act. Sci. Industr.* 776, 1-60; Schrödinger, E. (1944). *What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell* (dt. *Was ist Leben?* München 1989): 110.
- 283** Griffiths, F. (1928). The significance of pneumococcal types. *J. Hygiene* 27, 113-159: 154.
- 284** Avery, D.T., MacLeod, C.M. & McCarty, M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. *J. exper. Med.* 79, 137-158.
- 285** Vischer, E., Zamenhoff, S. & Chargaff, E. (1949). Microbial nucleic acids: the deoxypentose nucleic acids of avian tubercle bacilli and yeast. *J. Biolog. Chem.* 177, 429-438; Chargaff, E. (1950). Chemical specificity of nucleic acids and mechanisms of their enzymatic degradation. *Experientia* 6, 201-209.
- 286** Watson, J.D. & Crick, F. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. *Nature* 171, 737-738; vgl. Olby, R. (1974/94). *The Path to the Double Helix*; Watson, J.D. & Tooze, J. (1981). *The DNA Story. A Documentary History of Gene Cloning*; Tiley, N. (1983). *Discovering DNA. Meditations on Genetics and a History of the Science*; Kay, L.E. (2000). *Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code*.
- 287** Vgl. Olby, R. (2003). Quiet debut for the double helix. *Nature* 421, 402-405.
- 288** Waring, M. & Britten, R.J. (1966). Nucleotide sequence repetition: a rapidly reassociating fraction of mouse DNA. *Science* 154, 791-794; Britten, R.J. & Kohne, D.E. (1967). Nucleotide sequence repetition in DNA. *Carnegie Inst. Wash. Year Book* 66, 78-106.

Literatur

- Muller, H.J. (1950). The development of the gene theory. In: Dunn, L.C. (ed.). *Genetics in the 20th Century*, 77-99.
- Carlson, E.A. (1966). *The Gene. A Critical History*.
- Ravin, A.W. (1977). The gene as catalyst; the gene as organism. *Stud. Hist. Biol.* 1, 1-45.
- Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). *A Century of DNA. A History of the Discovery of the Structure and Function of the Genetic Substance*.
- Kitcher, P. (1982). *Genes*. *Br. J. Philos. Sci.* 33, 337-359.
- Falk, R. (1986). What is a gene? *Stud. Hist. Philos. Sci.* 17, 133-173.
- Portin, P. (1993). The concept of the gene: short history and present status. *Quart. Rev. Biol.* 68, 173-223.
- Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.) (2000). *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*.
- Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2004). *Gene*. In: Zalta, N. (ed.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2004 Edition) (<http://plato.stanford.edu/archives/win2004/entries/gene/>).
- Stotz, K., Griffiths, P.E. & Knight, R. (2004). How scientists conceptualize genes: an empirical study. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 35, 647-673.
- Neumann-Held, E.M. & Rehmann-Sutter, C. (eds.) (2006). *Genes in Development. Re-reading the Molecular Paradigm*.
- Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). *Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme*.
- Falk, R. (2009). *Genetic Analysis. A History of Genetic Thinking*.
- Kätzel, D. (2011). *Gen und Gestalt. Der Genbegriff der Entwicklungsbiologie*.

Generationswechsel

Ein Generationswechsel liegt vor, wenn Organismen aufeinanderfolgender Generationen, also solche, die in einem Eltern-Kind-Verhältnis zueinander stehen, durch verschiedene Lebensformen, insbesondere verschiedene Arten der Fortpflanzung, ausgezeichnet sind. Die Bezeichnung wird von dem dänischen Biologen J.J.S. Steenstrup 1842 eingeführt.¹

Die Möglichkeit unterschiedlicher Fortpflanzungsweisen bei Organismen der gleichen Art wird bereits vor dem 19. Jahrhundert erkannt. So beschreibt C. Bonnet 1745 den Wechsel von sexueller und eingeschlechtlicher (parthenogenetischer) Fortpflanzung bei Blattläusen.² 1815 erkennt der Dichter A. von Chamisso die einander in ihren Gestalten »abwechselnden Generationen« der im Meer lebenden und Kolonien bildenden Salpen. Chamisso erläutert: »Die Salpenarten erscheinen unter doppelter Gestalt, indem ein Abkömmling während seines ganzen Lebenslaufs seinem Elter unähnlich ist, aber einen ihnen ähnlichen Nachkommen hervorbringt. Daher ist jede Salpe ihrer Mutter ebenso wie ihren Töchtern unähnlich, gleicht aber ihrer Großmutter, ihren Enkelinnen und ihren Schwestern.«³ Chamisso spricht von den »abwechselnden Gestalten einer stabilen Art« und vergleicht das Phänomen mit der Metamorphose der Insekten; er beschreibt es als »Metamorphose einer Art [...] in zwei aufeinander folgenden Generationen«. In seinem Reisetagebuch spricht er anlässlich seiner ersten Beobachtung vom 13. Oktober 1815 davon, wie »eine und dieselbe Art sich in abwechselnden Generationen unter zwei sehr wesentlich verschiedenen Formen darstellt«.⁴

Eine monografische Behandlung erfährt das Phänomen des Generationswechsels bei dem dänischen Biologen Steenstrup. Steenstrup definiert seinen Gegenstand als »die Erscheinung in der Natur, dass ein Thier eine Brut gebärt, die nicht dem Mutterthiere ähnlich ist oder wird, sondern, dieser unähnlich, selbst eine Brut hervorbringt, die zur Form und ganzen Bedeutung des Mutterthieres zurückkehrt, so dass also ein Mutterthier nicht in seiner eigenen Brut, sondern erst in seinen Nachkommen des zweiten, dritten

Generationswechsel (Steenstrup 1842) 49
Metagenese (Owen 1851) 50
Heterogonie (Leuckart 1853) 51
Heterogenesis (Spencer 1864) 52
Homogenesis (Spencer 1864) 52
Sporohyt (de Bary 1884) 49
Gametophyt (Vines 1888) 50

u.s.w. Gliedes oder Generation seines Gleichen wiederfindet«.⁵

Dass auch viele Pflanzen einen Generationswechsel aufweisen, zeigt W. Hofmeister⁶ 1849; er verwendet dabei die zunächst nur für Tiere eingeführte Bezeichnung für dieses Phänomen⁷. Beim Studium der Entwicklung von Moosen, Farnen, Schachtelhalmen u.a. Pflanzen stößt Hofmeister auf die regelmäßige Abwechslung der Generationen sexuell und asexuell sich fortpflanzender Organismen. Die asexuell sich fortpflanzenden Pflanzen bilden Sporen, aus denen sexuell fortpflanzende Organismen entstehen.

Die Verhältnisse des Generationswechsels bei den parasitischen Plattwürmern wird in den 1850er Jahren von C.T. von Siebold näher untersucht.⁸ Er interpretiert den Generationswechsel funktional als ein Mittel zur Vervielfältigung, auf das diese Tiere wegen ihres komplexen »Entwicklungsweges« mit seinen zahlreichen »Hindernissen« angewiesen seien.⁹ J.V. Carus wendet dagegen ein, dass ein Generationswechsel nicht notwendig mit einer Vermehrung einhergehen müsse und daher auch nicht in allen Fällen als eine Form der Brutpflege zu werten sei.¹⁰ Eine scharfe begriffliche Trennung zwischen Generationswechsel und Metamorphose entwickelt sich erst gegen Ende des 19. Jahrhunderts. Bei R. Leuckart heißt es 1853 noch, der Generationswechsel sei »eine Metamorphose, die über verschiedene nachfolgende Generationen verteilt ist«.¹¹

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird ein Generationswechsel bei Organismen sehr verschiedener taxonomischer Gruppen beschrieben. Den Generationswechsel bei Foraminiferen, also einer Gruppe von Einzellern, analysiert J.J. Lister 1895.¹² Besonders bekannt und geradezu zum Musterfall des Generationswechsels werden die Verhältnisse bei Nesseltieren im Wechsel von sich sexuell fortpflanzenden Medusen und vegetativ vermehrenden Polypen.

Bei Pflanzen mit Generationswechsel haben sich seit Ende des 19. Jahrhunderts spezielle Bezeichnungen für die Generationen mit unterschiedlichem Chromosomensatz etabliert: de Bary nennt die Generation mit doppeltem (diploidem) Chromosomensatz 1884 *Sporophyt*.¹³ Die haploide Generation, die die Gameten bildet, wird demgegenüber seit 1888 mit S.H.

Ein Generationswechsel ist ein zyklisches Muster der Fortpflanzung in einer Folge von Organismen verschiedener Generationen, die sich jeweils auf andere Weise fortpflanzen. Im einfachsten Fall besteht sie in zwei alternierenden Fortpflanzungsarten, bei der sich die Organismen einer Generation jeweils anders fortpflanzen als die der unmittelbar vorhergehenden und nachfolgenden (z.B. im Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung).

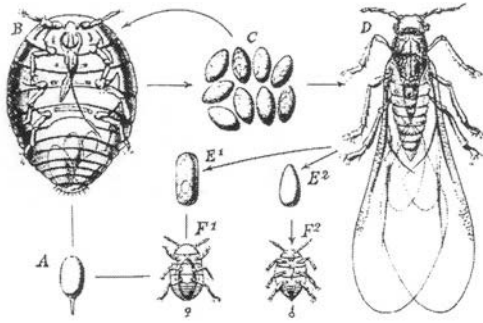


Abb. 186. Der Generationswechsel der Reblaus. Aus dem befruchteten Ei (A) bildet sich die ungeflügelte, parthenogenetisch sich fortpflanzende Reblaus (B), aus ihren Eiern (C) entstehen zunächst wieder die ungeflügelten Formen, später aber eine geflügelte Form (D), diese legt verschiedene Eier (E), aus denen sich Läuse entwickeln, deren Paarung wieder das befruchtete Ei (A) erzeugt. (aus Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: II, 219).

Vines als **Gametophyt** bezeichnet (engl. Vines 1888; Bower 1890: »gametophyte«).¹⁴ Bei den Moosen und Farnen bilden die Gametophyten eine eigene Generation, nämlich die eigentliche Moospflanze bzw. das Prothallium; bei den Samenpflanzen stellt der Gametophyt dagegen keine eigene Generation dar.

Auf der Grundlage seiner Unterscheidung des Plasmas der Keim- und Körperzellen (↑Genotyp/Phänotyp) weitet A. Weismann das Konzept des Generationswechsels auf alle sich sexuell fortpflanzenden mehrzelligen Lebewesen aus. Er schreibt 1885, die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen lasse sich »unter gewissen Einschränkungen als ein Generationswechsel auffassen zwischen je einer Generation von Einzelligen (den Keimzellen) und einer Generation von Metazoenindividuen, welche ihrerseits auf ungeschlechtlichem Wege wieder die Generation von Einzelligen hervorbringt«.¹⁵ Daneben erwägt Weismann aber auch die Unterscheidung von zwei nebeneinanderlaufenden Bahnen: Die Keimzellen bilden demnach »eine unendliche Kette von Einzelligen [...] von denen jede Generation ein ungeschlechtliches Metazoenindividuum von sich abspaltet oder als Knospe hervorsprossen lässt. [...] Diese Individuen höherer Ordnung allein haben ein physiologisches Ende, einen natürlichen Tod, die einzelligen Generationen (die Keimzellen) sind potentia ebenso unsterblich wie die Protozoen oder sonstige selbstständige einzellige Organismen«.¹⁶

Eine neue Terminologie zu den Formen des Generationswechsels führt M. Hartmann 1903 ein.

Den Wechsel zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung mittels Einzelzellen (»Cytogene Propagation oder Cytogonie«) bezeichnet er als *primären Generationswechsel*. Er findet sich bei vielen Einzellern und den meisten Pflanzen, aber nach Hartmann bei nur einer Gruppe mehrzelliger Tiere, den Dicyemiden (wenigzellige, parasitisch lebende Mesozoa). Einen *sekundären Generationswechsel* weisen dagegen mehrzellige Organismen auf. Er kann zwei verschiedene Formen annehmen: Er kann bestehen im Wechsel von vegetativer Fortpflanzung (Abspaltung mehrzelliger Körperteile) und Gamogonie (geschlechtlicher Fortpflanzung durch die Produktion von Gameten; ↑Fortpflanzung; Geschlecht) (*Metagenese*) oder im Wechsel von Fortpflanzung durch nicht befruchtete (*Parthenogenese*) und befruchtete Gameten (*Heterogonie*).¹⁷

Metagenese

R. Owen verwendet den Ausdruck »Metagenese« (»metagenesis«) 1849 zur Bezeichnung einer Form des Gestaltwechsels im Laufe des Lebens von Individuen (von Seeiegeln), also als eine Form der ↑Metamorphose, nicht des Generationswechsels. Er zielt zwar auf eine Abgrenzung der beiden Konzepte, in seinem Beispiel, dem Seeigel, liegt aber gerade kein Generationswechsel vor (»The ova [in *Echinus*] are impregnated, and develop the monadiform embryo; this gives origin to the beroform Pluteus, which produces by »metagenesis« rather than by metamorphosis, the young *Echinus*.«).¹⁸ Zwei Jahre später versteht Owen unter dem Begriff aber eindeutig das Phänomen des Generationswechsels (»[in aphids] the cycle of change, which [is] being carried through a succession of individuals and not completed in a single life-time, is a »metagenesis« rather than a »metamorphosis««).¹⁹ Auch J.V. Carus versteht 1853 die Metagenese synonym mit dem Generationswechsel.²⁰ Bei E. Haeckel ist die Metagenese allgemein eine zyklische Folge von Organismen, die durch einen Generationswechsel miteinander verbunden sind, bei denen also sowohl die geschlechtliche als auch die nichtgeschlechtliche Fortpflanzung vorkommt.²¹

Später wird innerhalb dessen, was Owen und Haeckel »Metagenese« nennen, differenziert: Liegt ein Wechsel von ungeschlechtlicher und zweigeschlechtlicher Fortpflanzung vor (z.B. bei Salpen, Nesseltieren und Bandwürmern), so spricht man im engeren Sinne von »Metagenese«; wechseln sich dagegen eingeschlechtliche (parthenogenetische) und zweigeschlechtliche Fortpflanzung ab (z.B. bei Wasserflöhen, Blattläusen und Nematoden), liegt

eine *Heterogonie* vor (s.u.). In diesem Sinn definiert R. Hertwig 1892: »Generationswechsel im engeren Sinne oder Metagenesis ist der Wechsel von mindestens zwei Generationen, von denen die eine sich nur ungeschlechtlich, durch Theilung oder Knospung, vermehrt, die andere ausschließlich oder doch vorwiegend geschlechtlich.«²²

Heterogonie

Das Wort »Heterogonie« erscheint seit 1852 als Übersetzung des lateinischen Terminus *generatio heterogenea*, den K.F. Burdach 1826 einführt. Der Typus der Entstehung eines Organismus, den Burdach 1826 auf diesen Begriff bringt, ist die »ungleichartige Zeugung (*generatio heterogenea*, *aequivoca*, *primitiva*, *primigena*, *originaria*, *spontanea*)«.²³ Er versteht darunter »die Entstehung eines lebenden Wesens, welche nicht von Individuen derselben Art Stoff und Anlaß nimmt, vielmehr von Körpern anderer Art ausgeht, und durch das Zusammenwirken anderer Verhältnisse veranlaßt wird. Sie ist die Entstehung eines neuen, elternlosen Wesens, also eine ursprüngliche Zeugung oder eine Schöpfung«.²⁴ Weiter ist er folgender Auffassung: »Diese Zeugungsweise ist die gewöhnliche Entstehungsart der kleinsten, einfachsten und unvollkommensten organischen Körper, welche auf der untersten Stufe der Organisation stehen«; Burdach nennt diese »Infusorien« (†Einzeller).²⁵ Im Gegensatz zu dieser Entstehungsart durch ↑Zeugung steht bei Burdach die »gleichartige Zeugung oder die Fortpflanzung (*generatio homogenea*, *propagatio*)«, d.h. »die Entstehung eines Individuums durch Eltern, durch Individuen, welche bisher schon bestanden haben und mit ihm in der Organisation übereinstimmen oder zu derselben Gattung gehören« (†Fortpflanzung).²⁶

In Anlehnung an die durch Burdach festgelegte Bedeutung, aber unter Verzicht auf einen Bezug zur Urzeugung, wird »Heterogonie« 1851 von J. Müller verwendet, um damit die Zeugung eines den Eltern nur wenig ähnelnden Organismus zu bezeichnen: »Der Generationswechsel beruht auf der Folge zweier oder mehrerer Generationen von ungleichem Product, wovon eine Generation die geschlechtliche ist, auf einer Heterogonie, welche in einer der auf einander folgenden Generation wieder zur früheren Form zurückführt, also auf einer Heterogonie, die nach einem regelmässigen Cyclus von Gestalten wieder aufgehoben wird«.²⁷ In dieser Bedeutung verwendet auch A. Frantzius im gleichen Jahr den Ausdruck.²⁸

R. Leuckart, auf den die moderne Bedeutung zurückgeht, übernimmt zunächst diese ältere Verwen-

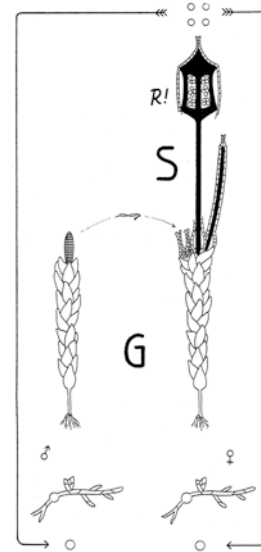


Abb. 187. Schema des Generationswechsels der Moose. Die Moospflanze ist der haploide Gametophyt (G). Auf ihm bilden sich die Geschlechtsorgane (Gametangien), bei einigen Arten beide Geschlechter auf einer Pflanze, bei anderen auf verschiedenen Pflanzen. Die Befruchtung erfolgt durch aktive Bewegung der männlichen Keimzellen zu den weiblichen. Die befruchtete Eizelle wächst zum diploiden Sporophyten (S) aus, der mit dem Gametophyten verbunden und von ihm ernährungsphysiologisch abhängig bleibt. In der Sporenkapsel des Sporophyten findet die Reduktionsteilung und die Bildung der Sporen statt, aus denen sich neue Gametophyten bilden. Die erste Beschreibung des Befruchtungsvorgangs durch selbstbewegliche männliche Gameten erfolgt 1779 durch J. Hedwig; den gesamten Generationswechsel und dessen Homologisierung mit dem Generationswechsel der Farne und Samenpflanzen stellt erstmals W. Hofmeister 1851 dar (aus Harder, R. (1931). *Bryophyta*. In: Strasburger, E. (Begr.). *Lehrbuch der Botanik*, 18. Aufl., 390-405: 391; noch nicht in der 17. Aufl. 1928).

dung und distanziert sich davon, dass die von ihm beschriebenen Generationswechsel von Blattläusen, Bandwürmern oder Quallen als »Heterogonie« bezeichnet werden könnten. Denn eine Heterogonie liege nur vor, »wenn ein völlig ausgebildetes, geschlechtsreifes Thier eine verschiedenartige Brut producirt, die gleichfalls zur Geschlechtsentwicklung käme«.²⁹ Bei den Formen des Generationswechsels, wie er sie kennt, wechselten sich aber immer die Geschlechtstiere und ungeschlechtlich sich vermehrenden »Ammen« ab. 1865 schlägt Leuckart den Ausdruck dann zur Bezeichnung einer Form der geschlechtlichen Fortpflanzung mit heteromorphen Generationen vor, wie sie bei den von ihm untersuchten Spulwürmern (*Ascaris*) vorkommt. Er definiert die

Heterogonie als »Entwicklungsform mit zweierlei geschlechtlichen Generationen, die sich (eben wegen der geschlechtlichen Ausbildung der Zwischengeneration) dem Bilde des gewöhnlichen Generationswechsels nicht fügt.«³⁰ Später bezieht er diesen dann auch (wie bereits vorher Balbiani) auf den Generationswechsel der Blattläuse, der im Wechsel zwischen einer zweigeschlechtlichen und einer eingeschlechtlichen (parthenogenetischen) Generation besteht. Genauer spricht er hier von einer »Heterogonie mit parthenogenesirenden Zwischengenerationen.«³¹ Nach C. Claus offenbaren die Verhältnisse bei den Blattläusen, dass sich eine scharfe Grenze zwischen Heterogonie und Generationswechsel (Metagenese) nicht ziehen lasse: Bei den Blattläusen könnten die Organismen der viviparen Generation sowohl als »parthenogenesirende Weibchen« als auch als geschlechtlich sich fortpflanzende »Ammen« betrachtet werden.³²

A. Weismann bezieht 1875 den Begriff der Heterogonie nicht allein auf den Wechsel von sich unterschiedlich fortpflanzenden Generationen, sondern auch auf jede andere Form des regelmäßigen Wechsels in der Gestaltung von Organismen aufeinanderfolgender Generationen. So sieht Weismann auch den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge als eine Form der Heterogonie an. In der Heterogonie folgten – im Gegensatz zur Metagenese – »phyletisch gleichwerthige Formen« in den Generationen aufeinander.³³ Allgemein definiert er eine Heterogonie als »cyclische Aufeinanderfolge verschieden gestalteter Geschlechtsgenerationen«³⁴; bei ihr seien »gleiche phyletische Stadien durch periodisch wirkende äussere Einflüsse zur Bildung eines Generationscyclus veranlasst«³⁵. In einer Metagenese liegt nach Weismann dagegen eine Abfolge phylogenetisch unterschiedlich alter Formen vor, wie sie z.B. die Medusen und Polypen im Generationswechsel der Hohltiere repräsentierten.

Bis zum Ende des Jahrhunderts erscheint das Wort immer wieder auch in seiner alten, auf J. Müller zurückgehenden Bedeutung, also zur Bezeichnung einer Art der Fortpflanzung, bei der die Nachkommen den Eltern nicht ähneln. Claus spricht von der Heterogonie als einem »Aufeinanderfolgen verschiedener, unter abweichenden Ernährungsverhältnissen lebender Geschlechtsgenerationen«.³⁶ H. Ludwig definiert sie 1883 als »die Aufeinanderfolge von lauter geschlechtlich sich entwickelnden Generationen, die sich aber von einander durch die Verschiedenheit ihres Baues und ihre Lebensweise nicht unerheblich unterscheiden«.³⁷ Und bei R. Hertwig heißt es 1892: »Die Heterogonie unterscheidet sich von dem

gewöhnlichen Generationswechsel oder der Metagenese dadurch, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Parthenogenese ersetzt ist.«³⁸ Seit Beginn des 20. Jahrhunderts stabilisiert sich diese Bedeutung von »Heterogonie«: Der Ausdruck bezeichnet die genealogische Abfolge von Organismen, die von einer Generation zur nächsten zwischen einer zweigeschlechtlichen und einer eingeschlechtlichen (hermaphroditischen) Fortpflanzung wechseln.

In einem ähnlichen Sinne, in dem die deutschen Autoren von »Heterogonie« sprechen, verwendet H. Spencer 1864 den Ausdruck *Heterogenesis*. Zuvor bezeichnet dieses Wort allgemein eine abnormale Entwicklung oder die Zeugung eines abnorm geformten Organismus oder auch einfach den Prozess der Fortpflanzung (Carpenter 1858: »The process by which new individuals are produced is called Heterogenesis«³⁹). Die Heterogenesis stellt Spencer der *Homogenesis* gegenüber: Während bei letzterer aufeinanderfolgende Generationen einander in ihrer Fortpflanzungsart ähneln, liegt in der Heterogenesis ein Alternieren von Gamogenesis und Agamogenesis, also geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung vor (↑Fortpflanzung), und zwar entweder mit zwischengeschalteter eingeschlechtlicher Generation (Parthenogenese) oder ungeschlechtlicher Generation (Metagenese)⁴⁰ (vgl. auch Lankester 1858: »multiplication of the same parts by a simple process of growth [...] may be called homogenesis [...] and] is found not only in plants, but in animals«⁴¹).

Nachweise

- 1 Steenstrup, J.J.S. (1842). Ueber den Generationswechsel oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen: eine eigenthümliche Form der Brutpflege in den niederen Tierclassen.
- 2 Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie*.
- 3 Chamisso, A. von (1819). De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana: De salpa (dt. Über die Gattung Salpa. In: Schneebeli-Graf, R. (Hg.). *Naturwissenschaftliche Schriften*, Berlin 1983, 47-61): 49.
- 4 Chamisso, A. von (1836). Reise um die Welt (Chamisso's Werke, Bd. 3, Leipzig [1907]): 52.
- 5 Steenstrup (1842): Vf.
- 6 Hofmeister, W. (1849). Ueber die Fruchtbildung und Keimung der höheren Cryptogamen. *Bot. Zeitung* 7, 793-800; ders. (1851). Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen.
- 7 Hofmeister, W. (1850). Besprechung von: Mercklin, Dr. C.E. v., Beobachtungen an dem Prothallium der Farnkräuter. *Flora* 33, 696-701: 700.
- 8 Vgl. Siebold, C.T. von (1850). Über den Generationswechsel der Cestoden. *Z. wiss. Zool.* 2, 198-253.
- 9 Siebold, C.T. von (1854). Ueber die Band- und Blasenwürmer nebst einer Einteilung über die Entstehung der Eingeweidewürmer: 30.
- 10 Carus, J.V. (1853). *System der thierischen Morphologie*: 269.
- 11 Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. 4, 707-1000: 983.
- 12 Lister, J.J. (1895). Contributions to the life-history of the foraminifera. *Philos. Trans. Roy. Soc.* 186, 401-453.
- 13 Bary, A. de (1884). Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bacterien: 131.
- 14 Vines, S.H. (1888). On the systematic position of *Isoetes*. *L. Ann. Bot. (London)* 2 (5), 117-123: 120; ders. (1888). Vegetable kingdom. *The Encyclopaedia Britannica* (9. Aufl.), vol. 24, 124-131: 128; Bower, F.O. (1890). On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. *Ann. Bot. (London)* 4, 347-370: 367.
- 15 Weismann, A. (1885). Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. *Biol. Centralbl.* 4, 650-691: 690.
- 16 ebd.
- 17 Hartmann, M. (1903). Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden: 9f.
- 18 Owen, R. (1849). On Parthenogenesis, or the Successive Production of Procreating Individuals from the Single Ovum: 22; 26; 38.
- 19 Owen, R. (1851). On metamorphosis and metagenesis. *The Annals and Magazine of Natural History* 8 (ser. 2), 59-66: 61.
- 20 Carus, J.V. (1853). *System der thierischen Morphologie*: 268.
- 21 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*: II, 82f.
- 22 Hertwig, R. (1892). *Lehrbuch der Zoologie*: 111.
- 23 Burdach, K.F. (1826). *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft*, Bd. 1: 7.
- 24 a.a.O.: 7f.
- 25 a.a.O.: 8.
- 26 a.a.O.: 30.
- 27 Müller, J. (1852). Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1-36: 26; vgl. ders. (1851). Über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 628-648: 646.
- 28 Frantzius, A. von (1852). Ueber Metamorphose im Thierreich, über Generationswechsel und Heterogonie. *Forst. Tagsb.* 491, 297-299.
- 29 Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. 4, 707-1000: 982.
- 30 Leuckart, R. (1865). Zur Entwicklungsgeschichte der *Ascaris nigrovenosa*. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1865, 641-658: 657.
- 31 Leuckart, R. (1875). Die Fortpflanzung der Blatt- und Rindenläuse. Mit Bemerkungen über die Reblaus. *Mitth. d. landw. Instituts Univ. Leipzig* 1, 116-148: 140.
- 32 Claus, C. (1866/76). *Grundzüge der Zoologie*, 2 Bde.: I, 54.
- 33 Weismann, A. (1875). *Studien zur Descendenz-Theorie*, Bd. 1. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge: 59.
- 34 a.a.O.: 68.
- 35 a.a.O.: 70.
- 36 Claus (1866/76): I, 53.
- 37 Ludwig, H. (1883). Dr. Johannes Leunis Synopsis der Thierkunde, Bd. 1: 74.
- 38 Hertwig (1892): 112.
- 39 Carpenter, W.B. (1858). *Vegetable Physiology And Systematic Botany*: 512.
- 40 Spencer, H. (1864). *Principles of Biology*, vol. 1: 211.
- 41 Lankester, E. (ed.) (1858). Carpenter, W.B., *Vegetable Physiology and Systematic Botany*: 248; nicht in: Carpenter, W.B. (1844). *Vegetable Physiology and Botany*.

Literatur

- Klengel, F. [1913]. Die Entdeckung des Generationswechsels in der Tierwelt.
- Geus, A. (1972). Der Generationswechsel. Die Geschichte eines biologischen Problems. *Medizinhist. J.* 7, 159-173.
- Bell, P.R. (1989). The alternation of generations. *Adv. Bot. Res.* 16, 55-93.
- Parnes, O. (2005). Generationswechsel – eine Figur zwischen Literatur und Mikroskopie. In: Dotzler, B.J. & Weigel, S. (Hg.). »fülle der combination«. *Literaturforschung und Wissenschaftsgeschichte*, 127-142.

Genetik

Der Terminus ›Genetik‹ (engl. ›genetics‹, abgeleitet von griech. γένεσις »Werden, Erzeugung, Fortpflanzung«) wird 1906 von W. Bateson für die Wissenschaft der Vererbungserscheinungen vorgeschlagen. Nach Bateson besteht der Gegenstand der Genetik in der Physiologie der Vererbung und Variation (»physiology of heredity and variation«).¹ Das Wort verbreitet sich im zweiten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts, u.a. durch eine einführende Monografie Batesons, die es im Titel führt², sowie durch Gründungen von zwei Zeitschriften³. Im deutschen Sprachraum etabliert sich der Ausdruck erst in den 1920er Jahren.⁴ Der im Deutschen verbreitete ältere Titel für den Gegenstand der Genetik lautet *Vererbungslehre* (Steinheim 1846)⁵, *Erblichkeitslehre* (Anonymus 1817)⁶ oder *Vererbungswissenschaft* (Schallmayer 1905)⁷. – Der Wortstamm und das Adjektiv *genetisch* werden bereits seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in einem technischen Sinne auf Fortpflanzungs- und Vererbungsprozesse bezogen.⁸ Die ältere Bedeutung (»in genetischer Hinsicht«) verweist aber allein auf die Betrachtung der Entstehung und Entwicklung von Strukturen und Krankheiten.⁹ Abgeleitet von dieser Bedeutung verwendet auch E. Haeckel 1904 das Wort ›Genetik‹ im Sinne einer Lehre des »Evolutismus«, d.h. einer »Entwicklungs-« oder »Deszendenz-Theorie«.¹⁰

Genetik und Entwicklungsbiologie

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts ist der Gegenstand der Genetik, die Weitergabe (»Transmission«) des genetischen Materials, konzeptionell unmittelbar mit den Phänomenen der ↑Entwicklung verbunden. Erst im Rahmen der mendelschen Genetik und deren »Wiederentdeckung« um die Jahrhundertwende (die zumindest in Teilen eine Rückprojektion darstellt; ↑Vererbung) wird die Trennung dieser beiden Aspekte der Gestaltbildung vollzogen. Der Ansatz der Genetik rückt dabei die genetische Konstitution des Organismus in den Mittelpunkt (d.h. seinen ↑Genotyp); Fragen seiner Herkunft und Abstammung werden hinsichtlich ihres Beitrags zu dieser Konstitution analysiert.

Für den Ansatz der Genetik ist die Verbindung von zwei Vorstellungen kennzeichnend: die Annahme einer Diskretheit von Merkmalen und deren vererbten Anlagen sowie die Unterscheidung von Erb- und Körpersubstanz.¹¹ Letztere wird Ende des 19. Jahr-

Erblichkeitslehre (Anonymus 1817) 54 Vererbungslehre (Steinheim 1846) 54 Gonologie (Haeckel 1876) 56 Reproduktionsbiologie (Anonymus 1890) 56 Fortpflanzungsbiologie (Nüßlin 1897) 56 Vererbungswissenschaft (Schallmayer 1905) 54 Genetik (Bateson 1906) 54 Physiologische Genetik (Bentley 1909) 56 Entwicklungsgenetik (Anonymus 1934) 56

hunderts besonders von A. Weismann herausgearbeitet und mündet zu Beginn des 20. Jahrhunderts in die Gegenüberstellung von ↑Genotyp und Phänotyp. Indem Weismann die Unbeeinflussbarkeit des »Keimplasmas« durch den Körper eines Organismus lehrt, isoliert er das Phänomen der Transmission von dem der Entwicklung, und der Organismus wird in genetischer Perspektive zu einem bloßen Transmitter des Genotyps. Auf dieser durch Weismann gelegten Grundlage ist es das Programm der Genetik, die Einheiten der Vererbung zu finden, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden und in unterschiedlichen Kombinationen für das Erscheinungsbild eines Organismus verantwortlich sind. Mit der Festschreibung der Trennung von Genotyp und Phänotyp erfolgt somit gleichzeitig eine Trennung der Aspekte von Transmission und Expression der Gene, d.h. eine Differenzierung zwischen Genetik und Entwicklungsbiologie.

Phasen der Genetik

Die institutionelle Etablierung der Genetik erfolgt in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts. Die erste deutsche genetische Fachzeitschrift, die seit 1909 erscheinende ›Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre‹, wird später von der 1921 gegründeten ›Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft‹ herausgegeben.¹²

In einer groben Einteilung lassen sich drei Phasen der Genetik unterscheiden: die Phase der klassischen mendelschen Genetik, in der Kreuzungsexperimente im Mittelpunkt stehen (von 1900 bis 1915; nimmt man die Biometriker hinzu, beginnt diese Phase bereits 1870); die Phase der Chromosomen-Genetik, die von dem Erstellen von Genkarten für die Chromosomen beherrscht ist (von 1915 bis 1950); und schließlich die Phase der molekularen Genetik, in der die chemische Struktur der Gene aufgeklärt wird und die Mechanismen der Vererbung auf molekularer Ebene transparent werden (seit 1950).¹³ Die historische Entwicklung ist insgesamt von einem zunehmend materialistischen Verständnis der Vererbungsvorgänge geprägt. Während die frühen Genetiker die Prozesse

Die Genetik ist die biologische Teildisziplin, in der Prozesse der Vererbung untersucht werden.

der Vererbung mittels quantitativer Größen analog zu den Messgrößen der Physik behandelten, setzt es sich im 20. Jahrhundert mehr und mehr durch, Vererbung als Weitergabe materieller Strukturen zu analysieren.

Nach dem Ende des 20. Jahrhunderts, des »Jahrhunderts des Gens« (Keller 2000¹⁴), und dem Beginn des Zeitalters der *Postgenomik* (↑Gen), für das eine integrierende, systemische Perspektive charakteristisch ist und das sich damit vom Verständnis der Gene als zentraler Determinationsfaktoren löst, wird auch über ein Ende der Genetik insgesamt spekuliert. So meinen H.-J. Rheinberger und S. Müller-Wille 2009, »wenn die systembiologischen Zeichen der Zeit nicht trügen, könnte sich die Genetik [...] – als separate Disziplin – in den Lebenswissenschaften der Zukunft wieder auflösen.«¹⁵ Auflösen könnte sich die Genetik in eine allgemeine Systemwissenschaft biologischer Prozesse, in der die Weitergabe der Organisation eines Organismus an seine Nachkommen lediglich ein Aspekt eines komplexen Interaktions- und Kontrollgeschehens ist.

Klassische und moderne Genetik

Das Verhältnis der verschiedenen Stadien der Genetik zueinander wird vielfach als eines der Standardbeispiele für eine erfolgreiche wissenschaftliche *Reduktion* einer Theorie auf eine andere interpretiert.¹⁶ Es bestehen allerdings erhebliche Probleme in der Reduktion der klassischen mendelschen Genetik auf die moderne molekulare Genetik. So lassen sich die Termini der klassischen Genetik nicht einfach in molekulare Termini übersetzen. Es besteht hier kein Eins-zu-eins-Verhältnis der Übersetzbarkeit, sondern eine komplexe Entsprechung: Der gleiche in der klassischen Genetik identifizierte Zustand (z.B. »Gen«, »Reinerbigkeit« oder »Dominanz«) wird auf molekularer Ebene auf unterschiedliche Weise beschrieben (das gleiche mendelsche »Element« kann z.B. durch verschiedene molekulare Regulationswege hervorgerufen werden).¹⁷ Umgekehrt kann auch der gleiche molekulare Mechanismus zu verschiedenen Phänomenen auf der Ebene der mendelschen Genetik führen. Weil sich die beiden Theorien also in ihren Begriffen und in ihrer Struktur stark unterscheiden, ist ihr Verhältnis eher als das eines *Ersatzes* (»replacement«) als einer Reduktion zu beschreiben. Damit die Theorie der mendelschen Genetik als eine auf die Molekulargenetik reduzierte Theorie beschrieben werden kann, sind umfangreiche Änderungen notwendig, die sie zu einer ganz anderen Theorie machen, als sie ursprünglich war.¹⁸ Im Zuge dieser Diskussionen wird daher grundsätzlich bezweifelt,

Spaltung

Merkmale von Individuen, die in einer Generation zusammen auftreten (oder verdeckt sind), können in der nächsten getrennt werden (oder wieder erscheinen).

Freie Kombination

Merkmale, die in einem Individuum miteinander verbunden sind, können in anderen Individuen, die von diesem abstammen, voneinander getrennt vorliegen.

Kopplung

Einige Merkmale erscheinen meist miteinander verbunden.

Begrenzte Anzahl von Kopplungsgruppen

Miteinander gekoppelte Merkmale liegen in nur wenigen Gruppen vor.

Faktorenaustausch

In einzelnen Fällen kommt es zu einem Austausch auch von solchen Merkmalen, die in der Regel miteinander gekoppelt sind.

Lineare Anordnung der Gene

Die materiellen Determinanten der Merkmale, die Gene, liegen in linearer Anordnung auf einer Struktur, die den Kopplungsgruppen entspricht.

Tab. 109. Sechs Prinzipien der klassischen Theorie der Vererbung (»the six laws of heredity«); die ersten beiden stammen von Mendel, die anderen aus der Genetik der ersten beiden Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts (in Anlehnung an Morgan, T.H. (1919). The Physical Basis of Heredity: 16f.).

ob das im logischen Empirismus entwickelte Konzept der »Theorienreduktion« überhaupt angemessen zur Beschreibung des Verhältnisses von verschiedenen biologischen Theorien zueinander ist.

Trotz dieser Einwände werden bis in die Gegenwart Versuche unternommen, die Beziehung von klassischer zu molekularer Genetik als Reduktionsverhältnis zu rekonstruieren. Motiviert sind diese Versuche dadurch, dass es viele Konzepte gibt, die für beide Seiten zentral sind und einander in etwa entsprechen (z.B. das Verständnis von Genen als Einheiten, die einen phänotypischen Unterschied bewirken).¹⁹ A. Rosenberg schlägt 1978 vor, das Verhältnis als das einer *Supervenienz* zu verstehen, also als einer Dependenz ohne Reduktion²⁰: Die in der klassischen Genetik beschriebenen Eigenschaften seien supervenient über den in der molekularen Genetik beschriebenen, insofern biologische Systeme, die in allen molekular beschriebenen Eigenschaften übereinstimmen, sich nicht in ihren klassisch beschriebenen Eigenschaften unterscheiden könnten. Allerdings könnten zwei in klassischer Beschreibung gleiche Zustände sich in ihrer molekularen Beschreibung unterscheiden.²¹

Entwicklungsgenetik

Seit Ende der 1930er Jahre kommt es wieder zu einer Annäherung von Genetik und Entwicklungsbiologie. Diese Annäherung vollzieht sich unter dem Titel der **Entwicklungsgenetik** (»developmental genetics«²²). S. Gluecksohn-Schoenheimer fordert 1938 einen neuen Wissenschaftlertyp, den *Entwicklungsgenetiker* (»developmental geneticist«), der den Einfluss der Gene auf die Entwicklung eines Organismus untersucht.²³ Seit Ende der 1930er Jahre wird die Entwicklungsgenetik v.a. durch die Arbeiten C.H. Waddingtons bestimmt.²⁴

In sachlich enger Verwandtschaft zur Entwicklungsgenetik steht die **Physiologische Genetik**. Diese Bezeichnung erscheint seit Beginn des 20. Jahrhunderts im Englischen (Bentley 1909: »the student of physiological genetics«²⁵). R. Goldschmidt favorisiert sie in einer Monografie von 1938, um die Einbettung der Genetik in die Physiologie des Organismus zu untersuchen.²⁶ Die Verbindung von Genetik und Entwicklungsbiologie wird bis in die Gegenwart weiter verfolgt, von theoretischer Seite u.a. mit dem Argument, der elementare Begriff der Genetik, der des Gens, sei letztlich ein entwicklungsbiologisches Konzept.²⁷

Spektakuläre Erfolge weist die Entwicklungsgenetik bei der Analyse der Morphogenese von *Drosophila* auf: Es konnte gezeigt werden, dass der Bauplan der Fliege durch eine Hierarchie von Genen festgelegt wird (↑Gen).

Biologie der Fortpflanzung

Auch wenn es der Wortstamm nicht festlegt, ist die Genetik heute auf die Bedeutung »Wissenschaft von der Vererbung« eingengt. Für eine allgemeine Lehre von der Fortpflanzung sind die Begriffe *Fortpflanzungsphysiologie* (Klebs 1901²⁸), *Fortpflanzungsbiologie* (Nüßlin 1897²⁹) oder *Reproduktionsbiologie* verbreitet. Der letzte Ausdruck erscheint Ende des 19. Jahrhunderts zunächst im Englischen als Übersetzung für eine deutsche Formulierung (Anonymus 1890: »biology of reproduction«³⁰; als Übersetzung für Wiesner 1889: »Die biologischen Verhältnisse der Fortpflanzung«³¹; später Collier 1898: »biology of reproduction«³²; Dahm 1951: »specialized reproduction biology [of Turbellaria]«³³; Kinne 1959: »Reproduktionsbiologie«³⁴; Mansueti 1964: »reproduction biology«³⁵; von Gallardo Silva 1983: »Reproduktionsbiologie«³⁶). E. Haeckel prägt 1876 den wenig verwendeten Terminus **Gonologie**.³⁷

Nachweise

- 1 Bateson, W. (1906). A text book of genetics. Nature 74, 146-147; 146; ders. (1906). The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's papers. Progr. Rei Bot. 1, 368-418; vgl. auch schon Ward, L.F. (1897). Outlines of Sociology: 180 (nach OED 1989); zu Bateson: Riley, H.P. (1952). "Gene" and "genetics". Amer. Nat. 86, 249-250.
- 2 Bateson, W. (1913). Problems of Genetics.
- 3 Journal of Genetics (Hyderabad) 1.1910-; Genetics (Bethesda, Md.) 1.1916-.
- 4 Vgl. z.B. Goldschmidt, R. (1924). Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation, I.
- 5 Steinheim (1846). Kritik der Zellenbiologie. Journal der Chirurgie und Augenheilkunde 35, 307-335: 334; Nathusius, H. von (1858). Ueber Constanx in der Thierzucht. Landwirthschaftliches Centralblatt 6, 148-160: 149; ders. (1864). Vorstudien für Geschichte und Zucht der Hausthiere zunaechst am Schweineschaedel: 109; Goehrlert, V. (1882). Ueber die Vererbung der Haarfarbe bei Pferden. Ein Beitrag zur Vererbungslehre. Z. Ethnol. 14, 145-155; Keller, C. (1895). Vererbungslehre und Tierzucht; Hertwig, O. (1905). Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre; Ziegler, H.E. (1905). Die Vererbungslehre in der Biologie; Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre; Plate, L. (1913). Vererbungslehre.
- 6 Anonymus (1817). Ueber Cretinismus (Fortsetzung). Archiv der Medizin, Chirurgie und Pharmazie 4, 3-185: 12; Anonymus (1851). [Rez. Lucas, P. (1850). Traité philosophique et physiologique de l'hérité naturelle]. Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medizin 71, 263-269: 267; Johannsen, W. (1903). Über Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien: 5; ders. (1909). Elemente der exakten Erblchkeitslehre.
- 7 Schallmayer, W. (1905). Beiträge zu einer Nationalbiologie: 109; Goldschmidt, R. (1911). Einführung in die Vererbungswissenschaft.
- 8 Mittheilungen der k.k. Mährisch-Schlesischen Gesellschaft zur Beförderung des Ackerbaues, der Natur- und Landeskunde (Brünn) 1.1821-; vgl. Weiling, F. (1969). Über die Verwendung des Begriffes „genetisch“ vor und zur Zeit Mendels sowie über die mögliche Herkunft des von Mendel im Sinne des heute üblichen Begriffes „Gen“ benutzten Terminus „Element“. Sudhoffs Arch. 52, 394-395.
- 9 Vgl. z.B.: Caspari, C. (1823). Der Stein der Nieren, Harnblase und Gallenblase in genetischer, chemischer, diagnostischer und therapeutischer Hinsicht.
- 10 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 415.
- 11 Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 323-341: 324.
- 12 Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre (Berlin) 1.1909-.
- 13 Vgl. Gayon, J. (1999). Génétique. Dict. Hist. Phil. Sci. 453-454; ders. (2000). From measurement to organization: a philosophical scheme for the history of the concept of heredity. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J.

- (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution, 69-90.
- 14 Keller, E.F. (2000). The Century of the Gene.
 - 15 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 278.
 - 16 Schaffner, K. (1967). Approaches to reduction. *Philos. Sci.* 34, 137-147; ders. (1969). The Watson Crick-model and reductionism. *Br. J. Philos. Sci.* 20, 325-348.
 - 17 Vgl. Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 201ff.; Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science: 39. Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science; ders. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 20ff.
 - 18 Hull (1974): 39; 43.
 - 19 Waters, C.K. (1990). Why the antireductionist consensus won't survive the case of classical genetics. In: Sober, E. (ed.). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, Cambridge 1994, 401-418; ders. (1994). Genes made molecular. *Philos. Sci.* 61, 163-185.
 - 20 Vgl. Davidson, D. (1970). Mental events. In: Foster, L. & Swanson, J.W. (eds.). *Experience and Theory*, 79-101.
 - 21 Rosenberg, A. (1978). The supervenience of biological concepts. *Philos. Sci.* 45, 368-386: 383; vgl. ders. (1985): 112; ders. (1994): 23.
 - 22 Anonymus (1934). Rezension Morgan, T.H. (1934). *Embryology and Genetics*. *Quart. Rev. Biol.* 9, 472; Beadle, G.W. (1945). Biochemical genetics. *Chem. Rev.* 37, 15-96: 16.
 - 23 Gluecksohn-Schoenheimer, S. (1938). The development of two tailless mutants in the house mouse. *Genetics* 23, 573-584: 573; vgl. Gilbert, S.F. (1985/97). *Developmental Biology*: 40; ders. (1991). Induction and the origins of developmental genetics. In: Gilbert, S.F. (ed.). *A Conceptual History of Modern Embryology*, 181-200.
 - 24 Waddington, C.H. (1938). *An Introduction to Modern Genetics*; ders. (1939). Genes as evocators in development. *Growth*, suppl. 1, 37-44; ders. (1939). Organisers and Genes.
 - 25 Bentley, M. (1909). Mental inheritance. *Popular Science Monthly* 75, 458-460: 462.
 - 26 Goldschmidt, R. (1938). *Physiological Genetics*.
 - 27 Griesemer, J. (2000). Reproduction and the reduction of genetics. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*, 240-285: 265.
 - 28 Klebs, G.A. (1901). Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 18, 201; ders. (1913). Fortpflanzung der Gewächse: Physiologie. In: *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. 4, 276-296: 277.
 - 29 Nüßlin, O. (1897). Ueber Generation und Fortpflanzung der *Pissodes*-Arten. *Forstlich-Naturwissenschaftliche Zeitschrift* 6, 441-465: 464; Schuster, L. (Hg.) (1924-1944). Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Vögel mit Berücksichtigung der Oologie; Schwerdtfeger, F. (1929). Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L.
 - 30 Anonymus (1890). Wiesner's Biology of Plants. *Journal of the Royal Microscopical Society* 1890, part 1, 66.
 - 31 Wiesner, J. (1889). *Elemente der wissenschaftlichen Botanik*, Bd. 3. Biologie: 127.
 - 32 Collier, J. (1898). The evolution of colonies. *Popular Science Monthly* 53, 289-307: 289; Bernard, L.L. (1919). The objective viewpoint in sociology. *Amer. J. Sociol.* 25, 298-325: 324.
 - 33 Dahm, A.G. (1951). On *Bothrioplana semperi* M. Braun (*Turbellaria Allocoela Cyclocoela*). The taxonomy of the "genera" and of the known "species" of the family *Bothrioplanidae*. *Arkiv för zoologi* 1, 503-510: 509.
 - 34 Kinne, O. (1959). Symposien über marine Biologie. *Naturwissenschaftl. Rundsch.* 12, 143-144: 144.
 - 35 Mansueti, R. (1964). Eggs, larvae, and young of the white perch, *Roccus americanus*, with comments on its ecology of the estuary. *Chesapeake Science* 5, 3-45: 31; Salonen, K. (1973). On the life-cycle, especially on the reproduction biology of *Blastophagus piniperda* L. (Col., Scolytidae).
 - 36 Gallardo Silva, C.S. (1983). Bionomische Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Habitat und Reproduktionsbiologie bei einigen marinen Prosobranchia; Blüm, V. (1985). Vergleichende Reproduktionsbiologie der Wirbeltiere.
 - 37 Haeckel, E. (1876). Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzugung der Lebenstheichen: 43.

Literatur

- Russell, E.S. (1930). The Interpretation of Development and Heredity. A Study in Biological Method.
- Keudel, K. (1936). Zur Geschichte und Kritik der Grundbegriffe der Vererbungslehre. Sudhoffs Archiv 28, 381-416.
- Barthelmess, A. (1952). Vererbungswissenschaft.
- Grant, V. (1956). The development of a theory of heredity. Amer. Sci. 44, 158-179.
- Dunn, L.C. (1965). A Short History of Genetics. The Development of Some of the Main Lines of Thought, 1864-1939.
- Ravin, A.W. (1965). The Evolution of Genetics.
- Stubbe, H. (1965). Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels.
- Sturtevant, A.H. (1965). A History of Genetics.
- Coleman, W. (1965). Cell nucleus and inheritance: an historical study. Proc. Amer. Philos. Soc. 109, 124-158.
- Crew, F.A.I. (1966). The Foundations of Genetics.
- Olby, R.C. (1966). Origins of Mendelism.
- Voeller, B.R. (ed.) (1968). The Chromosome Theory of Inheritance. Classical Papers in Development and Heredity.
- Jacob, F. (1970). La logique du vivant.
- Olby, R. (1974). The Path to the Double Helix.
- Robinson, G. (1979). A Prelude to Genetics. Theories of a Material Substance of Heredity: Darwin to Weismann.
- Moore, J.A. (1986). Science as a way of knowing – genetics. Amer. Zool. 26, 583-747.
- Churchill, F.B. (1987). From heredity theory to *Vererbung*. The transmission problem, 1850-1915. Isis 78, 337-364.
- Bowler, P.J. (1989). The Mendelian Revolution. The Emergence of Hereditarian Concepts in Modern Science and Society.
- Falk, R. (1995). The struggle of genetics for independence. J. Hist. Biol. 28, 219-246.
- Lorenzano, P. (1995). Geschichte und Struktur der klassischen Genetik.

Genotyp/Phänotyp

Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp führt der dänische Genetiker W. Johannsen 1909 ein.¹ Der Phänotyp (»Phänotypus«) ist für Johannsen eine direkt beobachtbare Einheit, der Genotyp (»Genotypus«) dagegen eine bloß postulierte Entität, der ein kausaler Einfluss in der Entwicklung zugeschrieben wird. Der Genotyp stellt für Johannsen die verborgene, aber kausal relevante Struktur in der Determination der Merkmale eines Organismus dar. Der Phänotyp ist dagegen der »Erscheinungstypus«, der »statistisch hervortretende Typus«, wie Johannsen schreibt²; er enthält die »typischen« Merkmale einer Gruppe von Organismen, »also bei Variationsreihen die Zentren, um welche die Varianten sich gruppieren«³. Der Phänotyp ist nach dieser Definition also nicht unbedingt ein abstrakter Typus, sondern kann auch ein Individuum bezeichnen. Im Gegensatz zum Phänotyp, der die Summe aller ausgedrückten Merkmale repräsentiert, bezeichnet Johannsen in der zweiten Auflage seines Werkes (1913) den Genotyp als »Inbegriff aller Gene«⁴; in der dritten Auflage streicht er aber diese Formulierung wieder und behält allein die Charakterisierung des Genotyps als »grundlegende Konstitution des Organismus« bei⁵ – nicht die Gene selbst, sondern der Typ eines Organismus in einer bestimmten genetischen Ausstattung ist also nach Johannsen der Genotypus.

Den Hintergrund für die Einführung der Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp bildet für Johannsen seine Erfahrung in der Züchtung von Pflanzen: Züchtungsversuche zeigen, dass sich Organismen von einer gleichen äußeren Erscheinung systematisch darin unterscheiden können, welche äußerlich sichtbaren Merkmale ihre Nachkommen aufweisen. Gleiche äußere Erscheinungen (Phänotypen) können also durch unterschiedliche Anlagen (Genotypen) bedingt sein – ein Unterschied, der sich aber erst in den Nachkommen manifestiert. Der Phänotypus ist für Johannsen insofern eine »Erscheinung oberflächlicher Natur«⁶, die sich aus der äußerlichen Beschreibung eines Organismus ergibt. Kausal be-

Stammzellen (Goette 1882) 62
Keimbahn (de Vries 1889) 62
embryonale Stammzelle (Türk 1904) 63
Biotypus (Johannsen 1909) 60
Genotypus (Johannsen 1909) 59
Phänotypus (Johannsen 1909) 59
Reaktionsnorm (Woltereck 1909) 64
Idiotypus (Siemens 1917) 64
Paratypus (Siemens 1917) 65
Phänom (Meyer-Abich 1934) 65
erweiterter Phänotyp (Dawkins 1978) 66
erweiterter Genotyp (Maturana 1980) 67
Code-Dualität (Hoffmeyer 1987) 68
Genomorph (Hoffmeyer & Emmeche 1991) 68
erweiterter Replikator (Sterelny, Smith & Dickison 1996) 68

dingt ist der Phänotyp nach Johannsen durch das Zusammenspiel von Genotyp und Elementen der »ganzen Lebenslage« oder des »Milieus«.⁷ Der »Genotypus« oder »Anlagetypus«⁸ kann dagegen erst in Züchtungsexperimenten ermittelt werden.

Johannsen versteht beide Begriffe ursprünglich als Komplemente, d.h. der eine ist immer bezogen auf den anderen.⁹ Erst unter dem Einfluss der sich verfestigenden materialistischen Partikeltheorien der Vererbung, insbesondere den Ergebnissen von T.H. Morgans Untersuchungen (↑Vererbung), fasst er den Genotyp als *Ursache* für die Entwicklung des Phänotyps. Johannsens Verständnis des Genotyps wandelt sich dabei von seiner frühen Auffassung aus dem Jahr 1909, nach der ein Genotyp ein abstrakter Effekt (der Gene) auf der Ebene des Organismus ist, zu seiner späteren Sicht, nach der ein Genotyp eine konkrete Ursache auf der Ebene der Gene bildet (als »Inbegriff aller Gene«).¹⁰ Ein Problem dieser Zuschreibung liegt allerdings darin, dass zur Identifizierung des für die Expression eines Phänotyps verantwortlichen Genotyps die Abgrenzung des Phänotyps Voraussetzung ist. Epistemisch geht also die Bestimmung des Phänotyps der Abgrenzung des Genotyps voraus, auch wenn letzterer als Ursache des ersteren angesehen wird.

Vor seiner Einführung der Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp verwendet Johannsen den Ausdruck ↑*Typus*, und er vertritt 1903 die These, »daß jeder selbständige Formtypus konstant ist«.¹¹ Der Typus ist für Johannsen ein morphologisch-genetisches Konzept, das nicht notwendig mit dem statistischen Durchschnittswert übereinstimmt. In seinen durch Inzucht entstandenen »reinen Linien« – nach Johannsen »der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen«¹²

Genotyp und Phänotyp sind zwei Formen der Typisierung von Organismen, die in verschiedenen pragmatischen und methodischen Kontexten erfolgen. Der Genotyp ist der Konstitutionstyp eines Organismus, der seine genetische Ausstattung betrifft, die durch Phänomene der Dominanz und Epistasie teilweise verdeckt ist, sich aber in Vererbungsprozessen manifestiert. Der Phänotyp ist dagegen der Konstitutionstyp eines Organismus, der sein Erscheinungsbild, d.h. die Summe seiner manifesten Merkmale, bezeichnet.

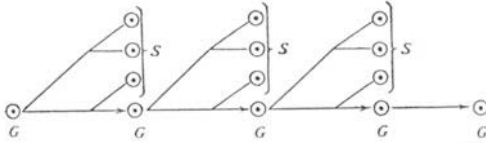


Abb. 188. Die Kontinuität der Keimzellen des Genotyps (G) und die Vergänglichkeit der somatischen Zellen des Phänotyps (S) in der Konzeption A. Weismanns. Die Keimzellen sind in zwei verschiedene kausale Prozesse eingebunden: in die Erzeugung neuer Keimzellen in den Organismen der nächsten Generation (genetische Transmission) und in der Erzeugung der somatischen Zellen und damit des Phänotyps (entwicklungsbiologische Determination) (aus Wilson, E.B. (1896/1900). *The Cell in Development and Inheritance*: 13).

– stellt Johannsen eine »Konstanz der Typen trotz aller Selektion« fest¹³: »die Selektion innerhalb der reinen Linien hat keine Typenverschiebung hervorgerufen«¹⁴. Der Typus besteht also in einer durch Inzucht stabilisierten Form, die nur wenig Variation auf genetischer Ebene aufweist, so dass die Selektion keine Angriffspunkte findet.

Als kurzen Ausdruck für den »genotypischen Gesamttypus« verwendet Johannsen seit 1909 auch die Bezeichnung **Biotypus**, um damit den gemeinsamen Typ von Organismen mit identischer genetischer Zusammensetzung zu bezeichnen.¹⁵ Die Biotypen bilden für Johannsen »feste biologische Typen«¹⁶ und sind von dem »statistischen« oder »Zahlentypus« abzugrenzen. Die Unterscheidung von Bio- und »Numerotypus« (»der Inbegriff aller gefundenen Phaenotypen der einzeln gemessenen Charaktere«) kann nach Johannsen nur aufgrund der »Erblichkeitsverhältnisse«, d.h. »mittels der individuellen Nachkommenprüfung« erfolgen.¹⁷ Organismen eines Biotypus, also »genotypisch identische« Organismen nennt Johannsen *isogen*; phänotypisch identische dagegen *isophän*.¹⁸

Vorläuferkonzepte seit dem späten 18. Jh.

Die konzeptionelle Gegenüberstellung von Genotyp und Phänotyp – eine »mentale Sektion des Organismus« (Churchill 1987) – beginnt sich in den 1880er Jahren mit der Trennung der beiden Aspekte der Weitergabe des Erbmaterials (Vererbung) und der Differenzierung von Organen (Entwicklung) zu etablieren.¹⁹ Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp betrifft dabei zwei unterschiedliche Formen der Präsenz der organischen Merkmale: einerseits in latenter Form gebunden an besondere Strukturen des Organismus, die vererbt werden (»Gene«), andererseits in exprimierter Form am entwickelten Organis-

mus (als äußerlich sichtbare Merkmale). In älteren Theorien der Vererbung und Entwicklung, insbesondere der Präformationstheorie, ist eine Trennung der beiden Aspekte nicht möglich: Stellt sich Vererbung und Entwicklung im Wesentlichen als ein Wachstumsphänomen dar, dann sind die in der Vererbung weitergegebenen Merkmale nicht unabhängig von ihrer Expression noch einmal vorhanden, sondern liegen immer als exprimierte vor, wenn auch anfangs in verkleinerter Form (↑Entwicklung).

Die konzeptionelle Trennung von Geno- und Phänotyp wird erst möglich, nachdem für die Vererbung eine organisierte Substanz in den Kernen verantwortlich gemacht wird, die weitgehend unverändert von Generation zu Generation weitergegeben und in der Entwicklung jedes Organismus in die sichtbaren körperlichen Strukturen »übersetzt« und »exprimiert« wird. Als Vorläuferkonzept von »Genotyp« kann damit die Vorstellung von definierten »Anlagen« gelten, die von einem Organismus ererbt werden und aus denen er sich entwickelt. Das Verhältnis dieser Anlagen zu der tatsächlich ausgebildeten Form eines Organismus kann dann in den Kategorien von *Potenzialität* und *Realität* beschrieben werden – wie dies bereits bei Aristoteles, W. Harvey und vielen anderen erfolgt (↑Entwicklung).²⁰

Ein Vorläuferkonzept zu »Genotyp« in diesem Sinne ist der Begriff der *Stammgattung* bei I. Kant.²¹ Die Stammgattungen enthalten nach Kant die möglichen Anpassungsvariationen eines Typus, der entweder als realer historischer Vorläufer oder als ideale Konstruktion entworfen wird. Kant erläutert dies an den verschiedenen »Menschenrassen«, die unter dem Einfluss einer je verschiedenen Umwelt von ihm als »Abartungen von dem Urbilde der Stammgattung« interpretiert werden.²² Eine Stammgattung enthält jeweils die »Keime und Anlagen«, die ein Entwicklungspotenzial für die verschiedenen Rassen, die ihr angehören, festlegt.

In dem Verhältnis von Potenz und Aktualität thematisiert J. Müller die Beziehung von Anlage (»Keim«) und entwickeltem Organismus: »Der Keim ist das Ganze, Potentia, bei der Entwicklung des Keimes entstehen die integrierenden Theile des Ganzen actu. Wir sehen diess Werden des Einzelnen aus dem potentiellen Ganzen vor unseren Augen bei der Beobachtung des bebrüteten Eies«.²³ Müller betrachtet die »einfache, aus körnigen, formlosen Stoffen bestehende Keimscheibe als das *potentielle* Ganze des späteren Thieres«.²⁴

Auch in den Anfängen der Genetik Mitte des 19. Jahrhunderts kann die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp als angelegt betrachtet werden. Indem

G. Mendel zwischen den *Elementen* bzw. *Faktoren* unterscheidet, die ein Organismus von seinen Eltern erbt, und den tatsächlich an ihm sichtbaren *Merkmalen*, (↑Gen; Form/Merkmal) führt er eine Dichotomie in der Beschreibung der Organismen ein.²⁵ Die Faktoren bilden nach Mendel konstante Einheiten, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, sich aber nicht immer als Merkmale manifestieren, sondern latent (»rezessiv«) bleiben und erst in späteren Generationen im makroskopischen Bild des Organismus zum Vorschein kommen, d.h. direkt beobachtet werden können. Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp ist also in Mendels Analysen enthalten; sie wird von ihm aber nicht herausgearbeitet. Mendels Unterscheidung der beiden Ebenen lässt sich mit der späteren Terminologie auch als die Differenzierung zwischen einer genetischen und einer entwicklungsbiologischen Perspektive darstellen²⁶: Die Genetik analysiert die Weitergabe konstanter Merkmalsträger (Mendels »Elementen«); die Entwicklungsbiologie die Wege der Manifestation (oder Verdeckung) dieser Faktoren in der individuellen Entwicklung. Es sind also zwei getrennte kausale Wege, die zur Diskussion stehen (»Transmission« versus »Expression«; vgl. Abb. 191).

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts verfestigt sich die Unterscheidung in der Gegenüberstellung von *Anlagen* und *Merkmalen*.²⁷ Sie wird in unterschiedlichen Terminologien zu fixieren versucht, etwa in C. von Nägels Unterscheidung von *Trophoplasma* und *Idioplasma* (letzteres »gleichsam das mikrokosmische Abbild des makrokosmischen (ausgewachsenen) Individuums«²⁸) oder in F. Galtons Differenzierung von Merkmalen und *stirps* (↑Gen). Den Ausdruck »sirps« führt Galton 1876 für die Einheiten allein auf der genetischen Ebene ein und stellt diese den sichtbaren Merkmalen des Individuums gegenüber: »each of the enormous number of quasi-independent units of which the body consists, has a separate origin, or germ«.²⁹ Die sachliche Differenzierung ist bei Galton geleitet durch seine Unterscheidung von Natur und Umwelt (»nature« versus »nuture«).³⁰

G. Jaeger geht in den 1870er Jahren davon aus, dass es spezifische Eigenschaften des Protoplasmas der Keimzellen sind, die für die Vererbung verantwortlich sind. Er spricht von der »spezifischen Beschaffenheit des Keimprotoplasmas«.³¹ Der Begriff der Spezifität bildet hier einen der Vorläufer des späteren Konzepts der ↑Information. Jaeger spricht auch bereits – das spätere Schlagwort Weismanns vorwegnehmend – von der »Continuität des Keimprotoplasmas«³² (↑Gen; Vererbung). Dieses Protoplasma teilt sich nach Jäger bei jeder Fortpflanzung in zwei Tei-

le: eine »ontogenetische Gruppe«, aus dem sich der Organismus bildet, und ein »phylogenetisches Protoplasma«, das von Generation zu Generation weitergegeben wird.³³ Der phylogenetische Anteil ist nach Jäger vor äußeren Einflüssen geschützt und kann so seine »embryoide Beschaffenheit« bewahren.

Auch M. Nussbaum beschreibt diese Aufteilung von Zellen wenig später; er spricht davon, das »gefurchte Ei« teile sich im Laufe seiner weiteren Entwicklung »in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art«³⁴. Letztere bezeichnet er als »Geschlechtszellen«. Nach einem Bild Nussbaums stellen die Geschlechtszellen der höheren Tiere »den kontinuierlichen Grundstock der Art dar, von dem die einzelnen Individuen nach kurzem Bestehen, wie die Blätter eines Baumes, welkend abfallen«.³⁵

Weismann: Soma versus Keimzellen

In eine ausgearbeitete Theorie der Vererbung integriert A. Weismann die Unterscheidung von »Keimzellen« und »somatische Zellen«³⁶ bzw. »Körper- und Fortpflanzungszellen«³⁷. Weismann berichtet, dass bei Fliegen und Daphnien in einem frühen Entwicklungsstadium, d.h. nach erst wenigen Teilungen der befruchteten Eizelle, die Zellen, die später die Keimzellen bilden, von den übrigen abgespalten werden und bei einer Fortpflanzung des Organismus die Ei- bzw. Samenzellen abgeben. Die Keimzellen werden also nicht vom Körper gebildet, sondern gehen immer nur aus Ihresgleichen hervor. Sie garantieren die Weitergabe der unveränderten »Anlagen«, aus denen jeweils ein vollständiger Organismus gebildet werden kann, und sind damit für die Ähnlichkeit der Eltern mit ihren Nachkommen verantwortlich. Die Keimzellen verhalten sich demnach wie einzellige Organismen, deren Körper jeweils in der nächsten Generation aufgeht. Sie sind potenziell unsterblich: »Individuen höherer Ordnung allein haben ein physiologisches Ende, einen natürlichen Tod, die einzelnen Generationen (die Keimzellen) sind potentia ebenso unsterblich wie die Protozoen oder sonstige selbständige einzellige Organismen«.³⁸ Während die mehrzelligen Organismen nach Weismann eine »Entwicklungsbahn«³⁹ mit einem natürlichen Ende durchlaufen, stehen die Keimzellen, zumindest der Möglichkeit nach, in einer »unendlichen Kette«⁴⁰. Wegen der frühen Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen ist nach Weismann eine spätere Veränderung ersterer durch die Körperzellen ausgeschlossen: Weismann liefert damit nach eigener Einschätzung eine Widerlegung der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften.

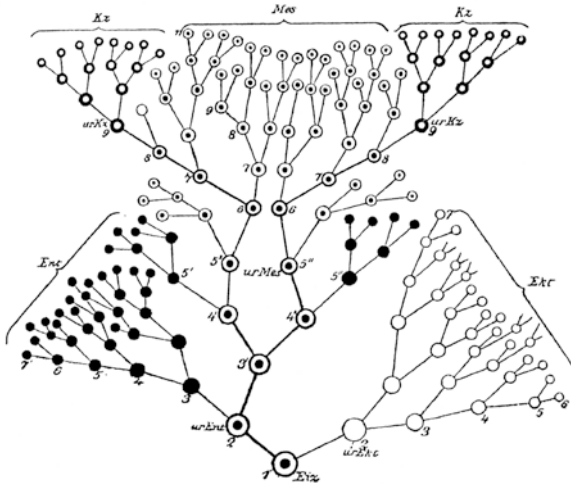


Abb. 189. Schematische Darstellung der »Keimbahn« eines Spulwurms (*Ascaris*). Die Zellen der Keimbahn sind durch dicke Striche verbunden, die Zellgenerationen durch arabische Zahlen beschriftet, und verschiedene Zelltypen verschieden gekennzeichnet: Die Zellen der Keimbahn durch einen dickumrandeten weißen Kreis (Kz; urKz: Urkeimzelle), die Zellen des mittleren Keimblatts (Mesoblasts, Mes) durch einen Kreis mit einem schwarzen Punkt in der Mitte, die Zellen des äußeren Keimblatts (Ektoblast, Ekt) durch einen dünn umrandeten weißen Kreis und die Zellen des inneren Keimblatts (Endoblast, Ent) durch einen schwarzen Punkt (aus Weismann, A. (1892). *Das Keimplasma*: 258).

1885 ist Weismann der Auffassung, es würden bei den meisten Tieren »die Keimzellen [...] schon in der Embryogenese, zuweilen schon ganz im Anfang der Entwicklung von den Körperzellen getrennt.«⁴¹ Im Vergleich zu den Körperzellen schreibt Weismann über die Keimzellen: »sie spielen eine total verschiedene Rolle wie jene. Sie sind bedeutungslos für das Leben ihres Trägers [Fußnote von Weismann: d.h. für die Erhaltung des Lebens], aber sie erhalten die Art, denn eine jede von ihnen vermag sich unter gewissen Umständen wiederum zu einem vollständigen Organismus zu entwickeln von der gleichen Art, wie der älterliche, mit allen möglichen individuellen Eigenheiten desselben mehr oder minder ausgestattet.«⁴²

Correns: Anlagen versus Merkmale

C. Correns, einer der »Wiederentdecker Mendels« um die Jahrhundertwende, bedient sich im Jahr 1901 des seit dem 18. Jahrhundert etablierten Begriffspaares von *Anlage* und *Merkmal*, um den Unterschied zwischen der nicht unmittelbar sichtbaren genetischen Ebene und der Ebene des Erscheinungsbildes eines Organismus zu markieren. Anders als in den spekulativen Theorien zu den Erbsubstanzen vor ihm – z.B.

Darwins »Keimchen«, Weismanns »Biophoren« oder de Vries' »Pangen« – stellt sich Correns die Anlagen nicht als in jeder Zelle vielfach vorhandene Teilchen vor, sondern als individuelle, jeweils nur einmal vorhandene Einheiten. Correns geht außerdem, im Anschluss an Mendel (↑ Vererbung), von einer in der Regel unabhängig voneinander erfolgenden Weitergabe und freien Kombinierbarkeit der Merkmale aus. Als Erklärung für die freie Kombinierbarkeit der Merkmale nimmt Correns an, der Ort der »Anlagen« liege »ohne feste Bindung« auf den Chromosomen im Kern, so dass sie bei der Vererbung »beliebig durcheinander gewürfelt werden« könnten.⁴³ Correns weist aber auch bereits darauf hin, dass dies nicht für alle Merkmale gilt, weil es »gekoppelte Merkmale« gebe.⁴⁴

Für die von den Anlagen ausgehenden Wirkungen in der Entwicklung eines Organismus postuliert Correns einen eigenen Mechanismus, den er im Zytoplasma verortet. Die genetische Ordnung der Anlagen und die entwicklungsbiologische Ordnung ihrer Entfaltung zu Merkmalen sind damit auch räumlich in zwei klar getrennte Bereiche geschieden.⁴⁵

Keimbahn und Stammzellen

Seit Ende des 19. Jahrhunderts wird der Weg der Zellteilungen in einem Organismus, der von der befruchteten Eizelle bis zu den Keimzellen führt, als **Keimbahn** bezeichnet.⁴⁶ Der erste, der diesen Ausdruck verwendet, ist offenbar 1889 der Botaniker H. de Vries. Im Anschluss an Weismann versteht de Vries unter den »Keimbahnen« »diejenigen Zellfolgen, welche im Zellularstammbaume von der befruchteten Eizelle durch das Individuum hindurch auf die folgende Generation hinüberleiten«; alle übrigen Zellen bilden nach de Vries einen Teil der »somatischen Bahnen.«⁴⁷ Weismann selbst verwendet den Ausdruck in seinen Schriften spätestens seit 1892 (1893: »ich habe ausdrücklich anerkannt, dass viele somatische Zellen die Fähigkeit unbegrenzter Fortpflanzung besitzen, nämlich alle diejenigen, welche zu Keimzellen oder zu Knospenzellen hinführen, also die Zellen der Keimbahnen«⁴⁸).

Die Zellen der embryonalen Formen, von denen die späteren differenzierten Gewebe abstammen, werden seit den 1880er Jahren **Stammzellen** genannt. Dieser Ausdruck findet sich zwar seit den 1840er Jahren bereits in der Botanik, bezeichnet dort aber die Zelle eines Stammes oder einer stammförmigen Struktur im Gegensatz zu einer »Astzelle«; der Aus-

druck wird anfangs also in morphologischer, nicht in genealogischer Bedeutung genommen.⁴⁹ In genealogischer Bedeutung im Sinne von Vorfahrenzellen in der (phylogenetischen) Entwicklung verwendet seit den 1870er Jahren E. Haeckel das Wort: »Zuerst haben die einzelnen Zellen, welche durch Fortpflanzung aus der ältesten Stammzelle entstanden, isoliert für sich gelebt.«⁵⁰ »Stammzelle« steht bei Haeckel für den »gemeinsamen Ursprung sämtlicher Metazoen aus einer einzigen einzelnen Stammform«⁵¹; konkret bilde die Form »Amoebe« die »einfachste, älteste, indifferente Stammzelle«⁵². Haeckel gebraucht den Ausdruck daneben aber auch im Sinne einer Vorfahrenzelle in der individuellen Entwicklung für das »einzellige Keimstadium«, also für die befruchtete Eizelle.⁵³

Erst in den 1880er Jahren erscheint der Ausdruck in der bis in die Gegenwart dominanten Bedeutung: A. Goette versteht 1882 unter den »Stammzellen« diejenigen Zellen eines Keimblatts, aus denen sich die späteren differenzierten Organe bilden.⁵⁴ Auch für die Vorfahrenzellen bestimmter Gewebearten, die nicht Teil der Keimblätter sind, wird der Ausdruck in dieser Weise verwendet. So heißt es bei A. von Hüttenbrenner 1882: »Für die neu gebildeten Ganglienzellen konnten jedenfalls die in der Gehirnrinde vorhandenen Pyramidenzellen als Stammzellen in Anspruch genommen werden.«⁵⁵ Seit Mitte der 1880er Jahre werden besonders auch die Zellen der Keimbahn »Stammzellen« genannt, z.B. die Zellen des Keims bei Säugetieren, aus denen die männlichen Samenzellen gebildet werden.⁵⁶ Ausdrücklich definiert T. Boveri die Stammzellen 1892 als »die Zellen, welche in einfacher Reihe vom befruchteten Ei zur Urgeschlechtszelle hinführen, und die den Charakter des Eies in ihrem Chromatin bewahren.«⁵⁷ In sachlicher Hinsicht wird der Ursprung der Samenzellen in Stammzellen bereits 1841 von A. Koelliker beschrieben.⁵⁸

Im heutigen Sprachgebrauch hat sich eine weitere Bedeutung des Worts »Stammzelle« etabliert: Nicht allein die Zellen der Linie von der befruchteten Eizelle zur Keimzelle werden als »Stammzellen« be-

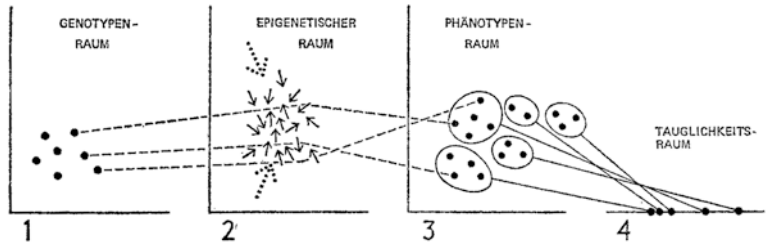


Abb. 190. Einteilung der Entwicklung eines Organismus in vier Phasen, die sich in unterschiedlichen abstrakten Räumen befinden: dem Genotypenraum, epigenetischen Raum, Phänotypenraum und Tauglichkeitsraum. Im Genotypenraum stehen die Erbanlagen isoliert nebeneinander(1); im epigenetischen Raum findet eine Interaktion zwischen ihnen und Umweltfaktoren (große gestrichelte Pfeile) statt (2); diese Interaktionen führen im Phänotypenraum zur Bildung der Phänotypen als integrierten Systemen (3); im eindimensionalen Tauglichkeitsraum kommt den Phänotypen als Einheiten jeweils eine bestimmte Fitness zu; sie unterliegen damit einer Selektion auf der Ebene der Phänotypen (aus Waddington, C.H. (1969). *The theory of evolution today*. In: Koestler, A. & Smythies, J.R. (eds.). *Beyond Reductionism* (dt. *Das neue Menschenbild*, Wien 1970, 342-356: 348).

zeichnet, sondern jede Zelle, die sich in verschiedene Zelltypen differenzieren kann. Nach ihrer Differenzierungsfähigkeit werden *totipotente* und *pluripotente* Stammzellen unterschieden (↑Entwicklung); zu letzteren zählen vielfach die so genannten **embryonalen Stammzellen** (engl. »embryonic stem cell«⁵⁹). W. Türk verwendet den Ausdruck »embryonale Stammzelle« bereits 1904 für die Zelle eines frühen Embryostadiums, aus der alle späteren Zellen einer bestimmten Differenzierungsart, z.B. alle Leukozyten des Blutes, hervorgehen.⁶⁰ Gelegentlich werden aber auch alle embryonalen Zellen als »Stammzellen« bezeichnet (»embryonic (stem) cell«⁶¹).

Die Ausbildung einer Keimbahn, d.h. die ontogenetisch frühe Ausgliederung von Zellen für die Reproduktion des Organismus, ist ein bei Tieren häufiger Prozess. Bei Pflanzen (und Pilzen) kommt er dagegen kaum vor, weil bei ihnen regelmäßig vegetative Teile generative Sprosse bilden können (»somatische Embryogenese«). Auch bei den Vertretern von mindestens 19 Tierstämmen erfolgt keine strikte Trennung von Körper- und Keimzellen.⁶²

Die Ausbildung einer Keimbahn bei vielen Tieren hat verschiedene Erklärungen gefunden. L. Buss weist 1987 darauf hin, dass auf diese Weise die Selektion auf der Ebene der Zelllinien eines Organismus minimiert wird, weil die somatischen Zelllinien von vornherein von der Reproduktion ausgeschlossen werden.⁶³ J. Maynard Smith und E. Szathmáry stellen 1995 außerdem fest, dass aufgrund der zahlreichen epigenetischen Mechanismen, die bei der Differenzierung der Zellen ablaufen, eine Zurücksetzung der Zellen in den totipotenten Zustand mit Schwierig-

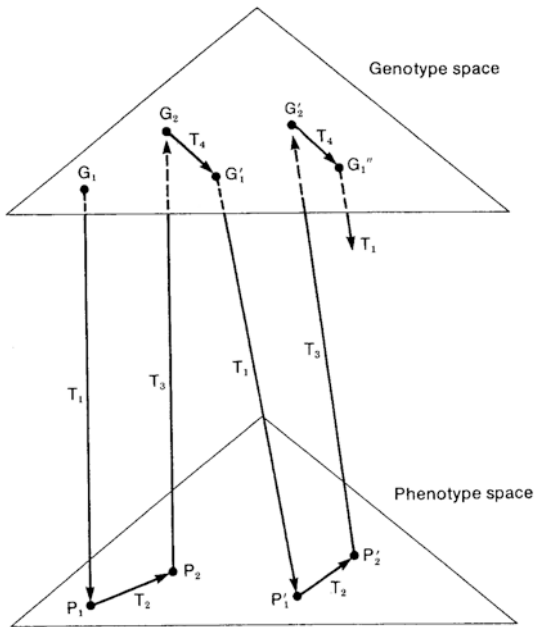


Abb. 191. Trennung der genotypischen von der phänotypischen Beschreibungsebene zur Erklärung phänotypischer Veränderungen über Generationen hinweg. Die Erklärung der Veränderung des Erscheinungsbildes von Eltern zu ihren Nachkommen erfolgt in vier Schritten: (1) Ausgehend vom Phänotyp eines Elternteils (P_1) erfolgt nach Gesetzen der Paarung, Wanderung und natürlichen Selektion innerhalb einer Generation (T_1) die Paarung mit dem zweiten Elternteil; (2) ausgehend vom Phänotyp der Eltern wird nach Gesetzen der Epigenetik (T_3) deren Genotyp ermittelt (»reverse Epigenetik«); (3) aus dem Genotyp der Eltern (G_2) wird nach den Gesetzen der Vererbung (T_1) der Genotyp ihrer Nachkommen (G_1') bestimmt (»Genetik«); (4) der Genotyp der Nachkommen bestimmt nach Gesetzen der Entwicklung (T_4) ihren Phänotyp (P_1') (»Epigenetik«). Aufgrund der Interaktion von Genen besteht ein komplexes Verhältnis zwischen Genotypen und Phänotypen, welches eine einfache Abbildung des einen Raums in den anderen unmöglich macht (aus Lewontin, R. (1974). *The Genetic Basis of Evolutionary Change*: 14).

keiten verbunden und dies der Grund für das Fehlen einer somatischen Embryogenese bei hoch entwickelten Tieren sein kann. Eine früh in der individuellen Entwicklung ausgebildete Gametenzelllinie hat außerdem den Vorteil, dass sich in ihr weniger leicht schädliche Mutationen ansammeln können.⁶⁴

Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp ist in erster Linie bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen sinnvoll. Denn vor allem diese verfügen vielfach über einen doppelten oder mehrfachen Gensatz (Diploidie oder Polyploidie), so dass eini-

ge genetische Eigenschaften durch andere verdeckt sein können, d.h. zeitweilig nicht zur phänotypischen Wirksamkeit gelangen. Aufgrund von epistatischen Wechselwirkungen zwischen Genen verschiedener Genorte kann es zwar auch bei Organismen mit einfachem Chromosomensatz zu zeitweiligen Verdeckungen von genetischen Eigenschaften kommen, so dass eine Differenz von Genotyp und Phänotyp vorliegt. Aber eine Notwendigkeit der Unterscheidung der beiden Ebenen bei allen möglichen Lebensformen besteht trotzdem nicht: Es sind durchaus Organismen denkbar, bei denen aus dem Genotyp direkt auf den Phänotyp geschlossen werden kann und umgekehrt – bei denen also die Unterscheidung keinen Erkenntnisgewinn bringt.

Genotyp als Reaktionsnorm

R. Woltereck begreift das Konzept des Genotyps 1909 ausgehend von seinem Begriff der **Reaktionsnorm** als Gesamtheit der Formen eines Merkmals unter verschiedenen Umweltbedingungen. Er erläutert: »Der ›Genotypus‹ (die genotyp. Grundlage) eines Quantitativmerkmals ist die vererbte Reaktionsnorm.«⁶⁵ Die Reaktionsnorm definiert Woltereck als die »Gesamtzahl der Reaktionszahlen« von Organismen eines Genotyps in verschiedenen Umwelten.⁶⁶ Die Reaktionsnorm bezeichnet also den Variationsbereich von Organismen des gleichen Genotyps, wenn diese sich in verschiedenen Umwelten entwickeln. Enthalten ist in diesem Konzept die seit Aristoteles immer wieder vorgenommene Konzipierung des Keims als eine Potenz, die im Rahmen einer jeweiligen Ontogenese ein Spektrum von Realisierungen erfahren kann (s.o.; ↑Entwicklung).

Auch W. Johannsen bedient sich später des Ausdrucks »Reaktionsnorm«, zum den von ihm eingeführten Begriff des Genotyps zu erläutern. So erläutert er 1915, der Genotyp bilde »den Inbegriff aller Elemente der Konstitution, durch welche die Reaktionsnorm der beiden grundlegenden Gameten [...] bzw. der Zygote bedingt ist.«⁶⁷ Johannsen ist allerdings der Auffassung, dass nicht allein Unterschiede im Phänotyp bei gleichem Genotyp bestehen können, sondern auch umgekehrt verschiedene Genotypen den gleichen Phänotyp bilden können.⁶⁸

Aufbauend auf der Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp wird später versucht, einen antithetischen Gegensatz zu erarbeiten. Das Erscheinungsbild (Phänotyp) eines Organismus setzt sich danach aus den beiden Komponenten seiner erblichen und nicht-erblichen Merkmale zusammen. H.W. Siemens stellt 1917 terminologisch einander gegenüber: **Idiotypus** (*Erbbild*) als »Summe aller erblichen Anlagen«⁶⁹

oder »die erbliche Beschaffenheit eines Lebewesens od. einer Gruppe«⁷⁰ und *Paratypus* (*Nebenbild*) für die Gesamtheit der nicht erblichen Merkmale oder »die nichterbliche Beschaffenheit eines Lebewesens«^{71, 72} Im Erscheinungsbild gleiche Organismen können sich demnach entweder in Bezug auf ihren Idiotyp oder ihren Paratyp (oder beide) unterscheiden. Dieses äußere Erscheinungsbild nennt Siemens der Tradition gemäß »Phänotypus« und definiert diesen als »das Bild, welches ein Lebewesen in Summe seiner erblichen und nichterblichen Eigenschaften darbietet«.⁷³ Eine wichtige Ursache für Unterschiede im Paratyp bei gleichem Genotyp sind Umwelteinflüsse. Es wird im Anschluss daran versucht, für verschiedene Merkmale des Menschen den Anteil des Idiotyps und des Paratyps zu bestimmen.⁷⁴ Gegen diese Versuche wird aber eingewandt, dass es rein idiotypisch und rein paratypisch bestimmte Merkmale nicht gebe; jedes Merkmal sei komplex bedingt; nichts sei »rein phänotypisch«, weil Phänotypen notwendigerweise Reaktionen des Genotypus sind«, wie Johannsen 1926 betont.⁷⁵

O. Hertwigs »Artzelle«

Verwandt mit dem Konzept des Genotyps ist O. Hertwigs Begriff der *Artzelle*. Eine Artzelle ist nach Hertwig »die Eigenart eines jeden Organismus gleichsam in der einfachsten Formel« ausgedrückt. Die Artzelle ist eine für jede Art typische Struktur des Keimplasmas, so dass gilt: »es existieren so viele verschiedenartige Artzellen als das Organismenreich aus verschiedenartigen Lebewesen besteht«.⁷⁶ Die Artzelle determiniert also die typischen Strukturen, die von Generation zu Generation weitergegeben werden, nicht aber die individuellen Merkmalsausprägungen, die auch noch von anderen Faktoren, z.B. der Umwelt, abhängen.

»Genotyp« als Klassen- und Kraftbegriff

In der Sprache der Genetik ist der Genotyp nicht allein eine Klassenbezeichnung für eine Menge von Organismen, sondern ihm wird gleichzeitig eine kausale Kraft zugeschrieben. Der Genotyp wird insofern als eine Einheit verstanden, die vor allem in ihrer Wirkung sichtbar wird. Es kann damit bei dem Genotyp zwischen einem kausalen, aktiven Aspekt und einem rein strukturellen, entitativen Aspekt unterschieden werden.⁷⁷ Als strukturelle Entität besteht der Genotyp aus den Basensequenzen der DNA; als kausaler Faktor besteht er in deren Wirkung im Prozess der Ausbildung des Phänotyps. Bei allen Veränderungen, die sie induzieren, bleiben die Gene aber selbst unverändert; sie können daher in den Worten

M. Delbrücks als ein »unbewegter Beweger« verstanden werden.⁷⁸

Von einigen Autoren wird unter »Genotyp« nicht allein ein (abstrakter) Typus verstanden, sondern die Summe der Gene eines Organismus, also sein Genom. E. Fischer macht 1939 explizit den Vorschlag, »Genom« in diesem Sinne zu verstehen, als Genotyp.⁷⁹ Meist wird die Differenzierung zwischen Genom und Genotyp aber aufrechterhalten.

Ein verallgemeinerter Begriff von Genotyp und Phänotyp wird in den Forschungen zum ↑Künstlichen Leben erarbeitet (»generalized genotypes and phenotypes«).⁸⁰ C.G. Langton definiert den *generalisierten Genotyp* als einen Satz von Regeln, die die Interaktion zwischen den Bestandteilen eines Systems festlegen. Der *generalisierte Phänotyp* bezeichnet daran anschließend die resultierende Struktur und das Verhalten der Teile eines Systems, das diesen Regeln gehorcht, wenn es in eine bestimmte Umwelt gelangt. Struktur und Verhalten des Gesamtsystems (der Phänotyp) sind also nicht direkt durch die Regeln determiniert, sondern emergieren aus der regelgeleiteten lokalen (nichtlinearen) Interaktion der Teile (dem Genotyp). Die mögliche Nichtlinearität der Interaktion der Teile führt zu einer nicht vorhersehbaren Struktur des Gesamtsystems.

Genom und Phänom

Für das individuelle Erscheinungsbild eines konkreten Organismus wird analog zu *Genom* (↑Gen) die Bezeichnung *Phänom* vorgeschlagen. A. Meyer versteht darunter 1934 »alle phänotypischen superorganalen organischen Systeme«.⁸¹ E. Fischer verwendet den Ausdruck 1939 in der Bedeutung von »Phänotyp«.⁸² Im Englischen etabliert sich der Ausdruck »phenome« erst spät und wird wenig verwendet.⁸³

Unschärfe Grenze

Die Entdeckung von Mechanismen der Regulation auf genetischer Ebene, angefangen mit dem Operon-Modell der Bakteriengenetik (↑Gen; Regulation), und die Schwierigkeiten der Abgrenzung von Genen allein auf DNA-Ebene, d.h. die Unmöglichkeit einer rein strukturellen, nicht funktionalen Definition des Genbegriffs (↑Gen), macht die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp zunehmend unscharf.⁸⁴ Die genetische Ebene kann nicht einfach als die Ebene der determinierenden Faktoren in der Gestaltbildung gesehen werden, wenn die Gene selbst erst ausgehend von ihren Produkten definiert werden und wenn ihre Wirksamkeit von innergenetischen und zellulären Faktoren außerhalb der Gene reguliert wird.

		Umweltabhängigkeit	
		nein	ja
Wiederholung in der Generationenfolge	ja	<i>basaler Phänotyp</i> z.B. Atmungskette	<i>angepasster Phänotyp</i> z.B. Hornhaut an Zehen
	nein	<i>individueller Phänotyp</i> z.B. Augenfarbe	<i>traumatischer Phänotyp</i> z.B. Verletzungen

Tab. 110. Kreuzklassifikation von Phänotypen (nach Lenartowicz, P. (1975). *Phenotype-Genotype Dichotomy. An Essay in Theoretical Biology*: 44).

Erweiterter Phänotyp

Die Vorstellung, der Phänotyp eines Organismus habe nicht dort seine Grenze, wo sein Körper ende, sondern weise über diesen hinaus und schließe auch von ihm veränderte Teile seiner Umwelt ein, wird seit 1978 unter dem von R. Dawkins gegebenen Stichwort des »erweiterten Phänotyps« (»extended phenotype«) diskutiert.⁸⁵ Gemäß seines genselektionistischen Ansatzes (↑Selektion) führt Dawkins den Phänotyp insgesamt auf Aktivitäten von Genen zurück und gibt viele Beispiele für Gene, die weitreichende Wirkungen und verschlungene Wege der Rückwirkung aufweisen. So wertet er etwa den von einem Biberdamm erzeugten See zu dem »erweiterten Phänotyp« des Biber: Er ermöglicht dem Biber eine sicherere Fortbewegung als an Land und erleichtert den Transport von Holz für seinen Bau (»the lake may be regarded as a huge extended phenotype«).⁸⁶ Allgemein bestimmt Dawkins jedes von einem Tier hergestellte Artefakt, das einen Einfluss auf die Fitness des Tieres hat (genauer auf die Fitness des für die Herstellung verantwortlichen Gens), als ein phänotypisches Werkzeug und damit als Teil des erweiterten Phänotyps des Tieres: »[A]n animal artifact, like any other phenotypic product whose variation is influenced by a gene, can be regarded as a phenotypic tool by which that gene could potentially lever itself into the next generation«.⁸⁷ Als Artefakt muss dabei nicht nur die Umwandlung eines unbelebten Gegenstandes gelten, sondern auch die gezielte Veränderung des Verhaltens eines anderen Organismus stellt ein Artefakt dar. Die spektakulärsten Fälle des erweiterten Phänotyps resultieren gerade aus der Manipulation des Verhaltens eines Organismus durch Organismen einer anderen Art.

Ein imposanter Fall ist ein parasitischer Saugwurm (*Leucochloridium*), der das Aussehen einer Schnecke (*Succinea*), die ihm als Zwischenwirt dient, in der Weise beeinflusst, dass diese leichter das Opfer eines Vogels wird, in dem der Parasit seinen Entwicklungs-

zyklus fortsetzen kann.⁸⁸ Das veränderte Aussehen der Schnecke betrachtet Dawkins als Teil des erweiterten Phänotyps des Parasitengenoms. Die Saugwürmer verändern nicht nur das Aussehen der befallenen Schnecken, sondern auch deren Verhalten: Sie veranlassen die Schnecken, sich verstärkt dem Sonnenlicht auszusetzen und erhöhen damit die Wahrscheinlichkeit, dass diese von Vögeln gefressen werden. In einem anderen bekannten Beispiel beeinflusst ein Strudelwurm (*Dicrocoelium*) das Verhalten seines Zwischenwirts (Ameisen der Gattung *Formica*) in der Weise, dass dieser sich an der Spitze von Grashalmen verbeißt und dadurch leichter vom nächsten Wirt, einem weidenden Säugetier, aufgenommen werden kann.⁸⁹ Das veränderte Verhalten der Wirtsorganismen gehört in Dawkins' Betrachtung zum erweiterten Phänotyp des Parasiten, weil es von dessen Genen bewirkt wird und deren Fitness erhöht.

ziken und erhöhen damit die Wahrscheinlichkeit, dass diese von Vögeln gefressen werden. In einem anderen bekannten Beispiel beeinflusst ein Strudelwurm (*Dicrocoelium*) das Verhalten seines Zwischenwirts (Ameisen der Gattung *Formica*) in der Weise, dass dieser sich an der Spitze von Grashalmen verbeißt und dadurch leichter vom nächsten Wirt, einem weidenden Säugetier, aufgenommen werden kann.⁸⁹ Das veränderte Verhalten der Wirtsorganismen gehört in Dawkins' Betrachtung zum erweiterten Phänotyp des Parasiten, weil es von dessen Genen bewirkt wird und deren Fitness erhöht.

Grenzen des erweiterten Phänotyps

Nicht jede Veränderung der Umwelt, die von den Genen eines Organismus ausgeht, ist zu dem erweiterten Phänotyp zu rechnen. Nur solche Wirkungen sind dazuzurechnen, die eine regelmäßige, selektionsrelevante Rückwirkung auf die Gene haben. Ein Spinnennetz ist also zum erweiterten Phänotyp einer Spinne zu rechnen, nicht aber die Spur, die ein Reh im Schnee hinterlässt. Der erweiterte Phänotyp ist also das nicht notwendigerweise räumlich kohäsive Gefüge von wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen und Teilen eines organisierten Systems. Oder, anders gesagt: Zum erweiterten Phänotyp gehören diejenigen Entitäten, die nicht zur morphologisch kohäsiven Gestalt eines Organismus, aber zum Organismus als funktionale Einheit zählen: Entitäten, die von dem Organismus hervorgebracht wurden und auf ihn adaptiv zurückwirken, aber von ihm räumlich getrennt sind.

Netze, Fallen, Nester, Baue sind die paradigmatischen Fälle von Objekten des erweiterten Phänotyps. Im Unterschied zu den morphologischen Teilen eines Organismus werden die Elemente des erweiterten Phänotyps häufig nicht aus der Nahrung eines Organismus aufgebaut, sondern entstehen allein aus der Umordnung von in der Umwelt vorgefundenen Objekten (z.B. zu einem Nest arrangierte Zweige).

Daneben können aber auch die Gegenstände, die über den eigenen Stoffwechsel eines Organismus aus molekularen Ausgangsstoffen aufgebaut wurden, sich aber außerhalb des Körpers befinden und trotzdem mit diesem zusammen eine funktionale Einheit bilden (also das autometabolisch generierte perisomatische Phänom, z.B. ein Spinnennetz), in den erweiterten Phänotyp eingeschlossen werden.

Meist wird das Konzept des erweiterten Phänotyps nur auf solche Entitäten bezogen, die gegenüber der unbearbeiteten Umwelt scharf abgegrenzt sind.⁹⁰ Diese Einschränkung ist aber nicht zwingend: In globalem Maßstab könnte auch die sauerstoffreiche Atmosphäre der Erde als Teil des erweiterten Phänotyps der Pflanzen betrachtet werden, weil diese sie hervorgebracht haben und nun an sie angepasst sind. Auch in anderen ökologischen Abhängigkeitskreisläufen sind die von einem Organismus ausgehenden Umweltveränderungen für ihn selbst von Vorteil. So sorgen Taschenratten durch ihre Grabtätigkeit für eine Durchlüftung des Bodens; diese regt das Wachstum von Pflanzen an; die Pflanzen wiederum bilden die Nahrung der Taschenratten.⁹¹

Diese über die morphologische Einheit eines Organismus hinausweisenden Funktionsbezüge werden schon lange gesehen. So kann schon J.G. Herder Ende des 18. Jahrhunderts fragen: »Das Gewebe der Spinne, was ist anders als der Spinne *verlängertes Selbst*, ihren Raub zu erhalten?«.⁹² Auch bei G. Cuvier erscheint der Gedanke, die Grenzen eines Organismus wiesen über die Grenzen seines Körpers hinaus, insofern er mit Objekten seiner Umwelt in Interaktion stehe (»les différentes parties de chaque être doivent être coordonnées de manière à rendre possible l'être total, non-seulement en lui même, mais dans ses rapports avec ceux qui l'entourent«).⁹³ Cuvier spricht von der »Sphäre«, die sich über die Grenze des Körpers hinaus erstreckt.⁹⁴

Eine dieser Art erweiterte funktionale Sphäre stellt durchaus keine Ausnahme dar. Es gehört vielmehr zur normalen Lebensform vieler Organismen, allein in einer durch sie veränderten Umwelt, die dann nicht mehr im strengen Sinne Umwelt, sondern Teil ihrer funktionalen Organisation geworden ist, zu überleben. Ein über seine Gestaltseinheit bestimmter Organismus verfügt also über wechselseitige funktionale Bezüge zu Objekten seiner räumlichen Umwelt, mit denen zusammen er eine funktionale Einheit bildet. Das Netz einer Spinne oder der Damm eines Bibers sind nicht nur Produkte der Aktivität dieser Tiere, sie sind auch auf die Tiere selbst funktional zurückbezogen, indem sie ihnen Unterstützung zur Nahrungsaufnahme, Schutz etc. bieten.

In extremen Fällen können die Bauten von Organismen als Organe und Komponenten ihrer Physiologie angesehen werden, so dass die Trennung von Organismus und Umwelt problematisch wird. Dies ist immer dann der Fall, wenn ein wichtiger Teil des physiologischen Prozesses, der den Organismus aufrecht erhält, außerhalb seines Körpers stattfindet (z.B. bei kalkbildenden Korallen; Turner 2000: »The Extended Organism«).⁹⁵

Eine gewisse Nähe weist das Konzept des erweiterten Phänotyps zum Ansatz der Theorie der Entwicklungssysteme auf, weil auch in diesem Ansatz die Verschränkung von Organismus und Umwelt betont wird (↑Entwicklung). Insgesamt ist das Bild des erweiterten Phänotyps für viele Bereiche der Biologie fruchtbar, und Ausweitungen des Konzepts in unterschiedlicher Hinsicht werden bis in die Gegenwart diskutiert.⁹⁶ In einem Vorschlag zur Ausdehnung wird die Umwelt, in der ein Organismus lebt, insgesamt, d.h. einschließlich der Gefahren, die von ihr ausgehen und die nicht von dem Organismus hervorgebracht wurden, als Teil seines Phänotyps verstanden (Sober 1984: »Phenotypes don't stop at the skin. The sort of environment an organism inhabits is part of its phenotype«).⁹⁷ Mit einem solchen Verständnis ließe sich aber zwischen Phänotyp und Umwelt kaum noch differenzieren.

Sinnvolle Begrenzungen ermöglichen funktionale Bestimmungen des erweiterten Phänotyps: In funktionaler Hinsicht kann der erweiterte Phänotyp als die Gesamtheit derjenigen Elemente und Faktoren der Umwelt eines Organismus angesehen werden, die zusammen mit dem Körper des Organismus (seiner morphologisch kohärenten Gestalt) eine Einheit von wechselseitig sich bedingenden Prozessen, ein *Allelon* (↑Organismus), ausmachen. Als charakteristische Gestalterscheinung ist diese Einheit als *Phänom* bestimmbar; dieses gliedert sich in die zwei Teile des *somatischen Phänoms* (den Körper des Organismus) und des *perisomatischen Phänoms* (die vom Organismus erzeugten und veränderten, für ihn funktionalen Gegenstände außerhalb seines Körpers und die Symbionten; ↑Umwelt: Abb. 540).

Erweiterter Genotyp

Parallel zum erweiterten Phänotyp wird von einem **erweiterten Genotyp** gesprochen. H.R. Maturana verwendet den Ausdruck 1980 um diejenige Einheit zu bezeichnen, die in einem Prozess der Selektion von autopoietischen Systemen in der Ontogenese und Phylogenese erhalten wird, d.h. die artspezifische Organisationsstruktur eines Organismus (»a structure, a configuration of components and relations confor-

ming an extended genotype«⁹⁸; vgl. Taylor 1999: »it is necessary to supplement Dawkin's notion of the extended phenotype with a notion of an extended genotype«⁹⁹). Der erweiterte Genotyp ist also der Komplex der DNA zusammen mit den an der Vererbung beteiligten nicht-DNA-Komponenten eines Organismus.

Weil nicht nur Gene Replikatoren sind (↑Entwicklung: Abb. 109), wird außerdem der Begriff des *erweiterten Replikators* eingeführt (Sterelny, Smith, & Dickison 1996: »extended replicator«).¹⁰⁰ Ein Replikator ist nach diesem Ansatz jede Struktur und jedes Verhalten mit einer entwicklungsbiologischen Funktion (»developmental biofunction«), also einer Funktion für die Erzeugung von ähnlichen Strukturen oder Verhaltensweisen in der nächsten Generation.¹⁰¹ Neben Genen zählen z.B. auch Futterpräferenzen, Neststrukturen von Vögeln oder Gesangsformen zu den erweiterten Replikatoren. Denn auch diese (leblosen) Einheiten werden reproduziert. Im Gegensatz zu Umweltressourcen für die Entwicklung (z.B. einer bestimmten Temperatur) sind Replikatoren adaptierte Strukturen; sie haben also ihre besondere Struktur aufgrund ihrer Wirkung und deren Selektion in der Vergangenheit.

Code-Dualität

In semiotischer Interpretation beschreiben einige Autoren die Zweiteilung in Genotyp und Phänotyp als eine *Code-Dualität*. Ein Lebewesen liegt nach dieser Sicht in zwei verschiedenen Repräsentationen vor: dem digitalen Code des Genotyps und dem analogen Code des Phänotyps.¹⁰² Der digitale Code enthält eine Beschreibung des Systems von sich selbst, die während des aktiven Lebensvollzugs nicht verändert und geschützt aufbewahrt wird (die Invariabilität der DNA legt für französische Genetiker bereits 1948 nahe, sie bilde ein »dépositaire des caractères héréditaires de l'espèce«¹⁰³). Nicht nur die bessere Konservierung, auch die bessere Kopierbarkeit ist ein Vorteil des digitalen gegenüber dem analogen Code.¹⁰⁴ Allein die strukturellen Relationen des Systems sind in dem digitalen Code enthalten. J. Hoffmeyer und C. Emmeche vergleichen den digitalen Code des Genotyps mit der Sprache des Menschen: Auch die Sprache weise eine Digitalität auf, insofern sie aus diskreten Einheiten besteht, und auch die Sprache erhält sich geschützt in einem kollektiven Gedächtnis, isoliert von der Sphäre der Aktivität des Lebens. Die Digitalisierung des Analogen besteht in beiden Fällen in der Herstellung von diskreten Einheiten (den Worten bzw. den Basen der DNA), die eine Konservierung und Tradierung erleichtern.

Im Sinne von C.S. Peirces semiotischem Dreieck interpretieren die Autoren den Phänotyp eines Organismus als das Referenzobjekt, das von der DNA als dessen Zeichenträger (Repräsentamen) bezeichnet wird, welches wiederum von der Zygote als dem Interpretanten gedeutet wird.¹⁰⁵ Die Zygote erscheint als das eigentliche »Subjekt« in diesem semiotischen Prozess, insofern von ihr die Interpretation der Zeichen (der Basensequenz der DNA) geleistet wird. Weil es sich hierbei um einen Interpretationsvorgang handelt, liegt keine strikte Determination des Referenzobjektes (des Phänotyps) durch den Zeichenträger (den Genotyp) vor. Eine andere semiotische Triade lässt sich nach Hoffmeyer und Emmeche für den Evolutionsprozess formulieren: Hier ist die ökologische Umwelt (die Nische) das Zeichen, das von einer Abstammungslinie von Organismen (dem Interpretanten) interpretiert wird und seinen Ausdruck in einem Genpool (dem Referenzobjekt) findet.

Weil der Evolutionsprozess für das Leben wesentlich sei, sehen die Autoren den Organismus als nur einen Teil des Lebens an, eben nur die analoge Seite; das Wesen des Lebensprozesses bestehe gerade in dem beständigen Kreislauf zwischen der Sphäre des Analogen (dem Phänotyp des Organismus) und des Digitalen (dem Genotyp in Form der DNA).¹⁰⁶ J.T. Bonner betrachtet in diesem Sinne den *Lebenszyklus* (↑Kreislauf) als die zentrale Einheit der Biologie.¹⁰⁷ Der Lebensprozess lässt sich damit beschreiben als ein beständiger Wechsel zwischen zwei Phasen unterschiedlicher Komplexität (Lenartowicz 1975: »The continuity of life is not a steady state but a periodic fluctuation between a structural minimum, in terms of heterogeneity, and a maximum«¹⁰⁸). Zu dem eigentlichen Gegenstand der Evolution wird in dieser Sicht die Zusammensetzung der Genotypen einer Population, sozusagen die morphologische Gestalt oder Tiefenstruktur des Genpools, die Hoffmeyer und Emmeche den *Genomorph* nennen.¹⁰⁹

Nachweise

- 1 Johannsen, W. (1909). Elemente der exakten Erblichkeitslehre: 130; vgl. Churchill, F.B. (1974). William Johannsen and the genotype concept. *J. Hist. Biol.* 7, 5-30; Wanscher, J.H. (1975). The history of Wilhelm Johannsen's genetical terms and concepts from the period 1903 to 1926. *Centaureus* 19, 125-147; Roll-Hansen, N. (1978). The genotype-concept of Wilhelm Johannsen and its relation to plant breeding and the study of evolution. *Centaureus* 22, 201-235; ders. (2009). Sources of Wilhelm Johannsen's genotype theory. *J. Hist. Biol.* 42, 457-493.
- 2 Johannsen (1909): 123.
- 3 ebd.
- 4 Johannsen (1909/13). Elemente der exakten Erblichkeitslehre: 146.
- 5 Johannsen (1909/26). Elemente der exakten Erblichkeitslehre: 170; vgl. Wanscher (1975): 140f.
- 6 Johannsen (1909): 123.
- 7 a.a.O.: 131.
- 8 a.a.O.: 130.
- 9 Vgl. Regelmann, J.-P. (1982). Historische und funktionelle Biologie: Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution. *Acta Biotheor.* 31, 205-235: 214.
- 10 Vgl. Wanscher (1975): 132; 127.
- 11 Johannsen, W. (1903). Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien: 7.
- 12 Johannsen (1909): 133.
- 13 Johannsen (1903): 56.
- 14 a.a.O.: 57.
- 15 Johannsen (1909): 306; ders. (1909/13): 207.
- 16 Johannsen (1909): 306.
- 17 a.a.O.: 307.
- 18 Johannsen (1909/13): 208.
- 19 Vgl. Churchill, F.B. (1987). From heredity theory to *Vererbung*. The transmission problem, 1850-1915. *Isis* 78, 337-364: 360f.; Griesemer, J.R. & Wimsatt, W.C. (1989). Picturing Weismannism: a case study of conceptual evolution. In: Ruse, M. (ed.). *What the Philosophy of Biology Is. Essays for David Hull*, 75-137.
- 20 Aristoteles, *De gen anim.* 737a20; Harvey, W. (1653). *Anatomical Exercitationes, Concerning the Generation of Living Creatures*: 223; Müller, J. (1833/38-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*, 2 Bde.: I, 24; Driesch, H. (1909/28). *Philosophie des Organischen*: 100.
- 21 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. 2, 427-443): 440; ders. (1785). Bestimmung des Begriffs einer Menschenrace (AA, Bd. 8, 89-106): 99; vgl. Lenoir, T. (1982). *The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology*: 32.
- 22 Kant (1775): 434.
- 23 Müller (1833/38-40): I, 24.
- 24 ebd.
- 25 Mendel, G. (1866). *Versuche über Pflanzenhybriden* (Leipzig 1901); vgl. Lenartowicz, P. (1975). Phenotype-Genotype Dichotomy. *An Essay in Theoretical Biology*: 23.
- 26 Lewontin, R.C. (1992). Genotype and phenotype. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 137-144: 138.
- 27 Vgl. Rheinberger, H.-J. (2002). Carl Correns und die frühe Geschichte der genetischen Kopplung. In: Schulz, J. (Hg.). *Fokus Biologiegeschichte*, 169-181: 180.
- 28 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 26.
- 29 Galton, F. (1876). A theory of heredity. *J. Anthropol. Inst. Great Brit. Ireland* 5, 329-348: 331.
- 30 Vgl. Cowan, R.S. (1972). Francis Galton's contributions to genetics. *J. Hist. Biol.* 5, 389-412; dies. (1977). Nature and nurture: the interplay of biology and politics in work of Francis Galton. *Stud. Hist. Biol.* 1, 133-208.
- 31 Jaeger, G. (1876). *Zoologische Briefe*: 328.
- 32 a.a.O.: 326.
- 33 Jaeger, G. (1878). *Lehrbuch der allgemeinen Zoologie*, II. Abth. *Physiologie*: 196.
- 34 Nussbaum, M. (1880). Zur Differenzierung des Geschlechts der Thiere. *Arch. mikroskop. Anat.* 18, 1-113: 112.
- 35 Nussbaum, M. (1884). Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eiführung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. *Arch. mikroskop. Anat.* 23, 155-213: 183; vgl. Churchill, F.B. (1985). Weismann's continuity of the germ-plasm in historical perspective. *Freiburger Universitätsbl.* 24, Heft 87/88, 107-124: 119f.
- 36 Weismann, A. (1885.2). Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. *Biol. Centralbl.* 4, 650-691: 686.
- 37 a.a.O.: 682.
- 38 Weismann (1885.2): 690.
- 39 a.a.O.: 687.
- 40 a.a.O.: 690.
- 41 Weismann, A. (1885.1). Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 191-302): 243 (Original: 53).
- 42 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 5f.
- 43 Correns, C. (1901). Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* 19, (71)-(94): (87); vgl. Rheinberger, H.-J. (2002). Carl Correns und die frühe Geschichte der genetischen Kopplung. In: Schulz, J. (Hg.). *Fokus Biologiegeschichte*, 169-181: 181.
- 44 Correns, C. (1900). G. Mendel's Regeln über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 18, 158-168: 166.
- 45 Vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 185ff.; Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 49ff.
- 46 Häcker, V. (1897). Die Keimbahn von Cyclops. Neue Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtszellen-Sonderung. *Arch. mikroskop. Anat.* 49, 35-91; vgl. Rubaschkin, W. (1912). Zur Lehre von der Keimbahn der Säugetiere. Über die Entwicklung der Keimdrüsen. *Anatom. Hefte*, 1. Abt. *Arb. anat. Inst.* 46, 343-411; Schapitz, R. (1912). Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma. Ein Beitrag zur Kenntnis der Keimbahn der Urodelen Amphibien. *Arch. mikroskop. Anat.* 79, 41-78; Weismann, A. (1902/13). *Vorträge über Deszendenztheorie*, 2 Bde.: I, 336.

- 47 Vries, H. de (1889). Intracelluläre Pangenese: 86.
- 48 Weismann, A. (1893). Die Allmacht der Naturzüchtung: 75; vgl. ders. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 253; 258.
- 49 Nägeli, C. (1844). Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen. Z. wiss. Bot. 1, 34-133: 100; 120; Mohl, H. von (1845). Vermischte Schriften botanischen Inhalts: 363; Braun, A. (1851). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur: 323f.; Lott, G. (1870). Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Eithelien. In: Rollett, A. (Hg.). Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz, 266-294: 292.
- 50 Haeckel, E. (1874). Anthropogenie: 120.
- 51 Haeckel, E. (1875). Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 9, 402-507: 484.
- 52 a.a.O.: 406.
- 53 Haeckel, E. (1874/77). Anthropogenie: 146.
- 54 Goette, A. (1882). Zur Entwicklungsgeschichte der marinen Dendrocoelen. Zool. Anz. 5, 190-194: 192.
- 55 Hüttenbrenner, A. von (1882). Ueber ein Neurom der Dura mater bei einem 8jähr. Mädchen. Z. Heilkunde 3, 379-398: 391.
- 56 Biondi (1885). [Referat eines Vortrags: Untersuchungen betreffend die Spermatogenese]. Arch. Physiol. 1885, 572-575: 574.
- 57 Boveri, T. (1892). Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München 8, 114-125: 117.
- 58 Koelliker, A. (1841). Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere, nebst einem Versuch über das Wesen und die Bedeutung der sogenannten Samenthiere.
- 59 Cheng, T.C. (1966). The coracidium of the cestode *Tylocephalum* and the migration and fate of this parasite in the American oyster, *Crassostrea virginica*. Trans. Amer. Microscop. Soc. 85, 246-255: 253; im Plural: Ogren, R.E. (1968). The basic cellular pattern for undifferentiated oncospheres of *Hymenolepis diminuta*. Trans. Amer. Microscop. Soc. 87, 448-463: 448.
- 60 Türk, W. (1904). Vorlesungen über klinische Hämatologie, Bd. 1: 382.
- 61 Shumway, W. (1932). The recapitulation theory. Quart. Rev. Biol. 7, 93-99: 97.
- 62 Vgl. Buss, L.W. (1987). The Evolution of Individuality: 21f.; Fagerström, T., Briscoe, D.A. & Sunnucks, P. (1998). Evolution of mitotic cell-lineages in multicellular organisms. Trends Ecol. Evol. 13, 117-120: 118.
- 63 Buss (1987): 29ff.
- 64 Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). The Major Transitions in Evolution: 245.
- 65 Woltereck, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 19, 110-172: 136.
- 66 a.a.O.: 135.
- 67 Johannsen, W. (1915). Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre: Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 597-661: 613.
- 68 Johannsen, W. (1909). Elemente der exakten Erblchkeitslehre: 130.
- 69 Siemens, H.W. (1917.1). Die biologischen Grundlagen der Rassenhygiene und der Bevölkerungspolitik: 31.
- 70 a.a.O.: 80.
- 71 ebd.
- 72 Vgl. Siemens, H.W. (1917.2). Biologische Terminologie und rassenhygienische Propaganda. Arch. Rassen Gesellschaftsbiol. 12, 257-267: 263; ders. (1921). Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungs-pathologie: 4; 97; ders. (1926). Grundzüge der Vererbungslehre, Rassenhygiene und Bevölkerungspolitik (3. Aufl.): 118f.; für »Idiotyp« vgl. auch Leuckart, R. (1859). On the reproduction of the Bark-lice (Chermes); a further contribution to the knowledge of Parthogenesis. The Annals and Magazine of Natural History 3, 411-422: 419.
- 73 Siemens (1917.1): 80.
- 74 Grüneberg, (1950). Idiotyp und Paratyp in der menschlichen Erbforschung. Z. indukt. Abst.- Vererbungsforsch. 50, 76-96.
- 75 Johannsen, W. (1909/26). Elemente der exakten Erblchkeitslehre: 708; vgl. Keudel, K. (1936). Zur Geschichte und Kritik der Grundbegriffe der Vererbungslehre. Sudh. Arch. Gesch. Med. 28, 381-416: 395.
- 76 Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen: 159.
- 77 Vgl. Lenartowicz, P. (1975). Phenotype-Genotype Dichotomy: 133f.
- 78 Delbrück, M. (1971). Aristotle-totle-totle. In: Monod, J. & Borek, E. (eds.). Of Microbes and Life, 50-55: 55.
- 79 Fischer, E. (1939). Versuch einer Phänotypik der normalen körperlichen Eigenschaften des Menschen. Z. indukt. Abstamm.- Vererbungsl. 76, 47-117: 49.
- 80 Langton, C.G. (1989). Artificial life. In: ders. (ed.) Artificial Life, 1-47: 22f.
- 81 Meyer, A. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis: 67.
- 82 Fischer (1939): 50.
- 83 Stent, G.S. (1977). Explicit and implicit semantic content of the genetic information. In: Butts, R.E. & Hintikka, J. (eds.). Foundational Problems in the Special Sciences, 131-149: 132; Lewontin, R.C. (1992). Genotype and phenotype. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 137-144: 139; Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 323-341: 336.
- 84 Vgl. Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 86; 134f.
- 85 Dawkins, R. (1978). Replicator selection and the extended phenotype. Z. Tierpsychol. 47, 61-76.
- 86 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 200.
- 87 a.a.O.: 199.

- 88 Wessenberg-Lund, C. (1931). Contributions to the development of the Trematoda digenea, I. The biology of *Leucochloridium paradoxum*. K. dansk. Vidensk. Selsk. Skr. 9. Ser. 4, 89-142; Holmes, J.C. & Bethel, W.M. (1972). Modification of intermediate host behaviour by parasites. In: Canning, E.U. & Wright, C.A. (eds.). Behavioural Aspects of Parasite Transmission, 123-149; vgl. Dawkins (1982): 212f.
- 89 Dawkins (1982): 218.
- 90 Sterelny, K. (2005). Made by each other: organisms and their environment. Biol. Philos. 20, 21-36: 31.
- 91 Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69, 373-386: 381.
- 92 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 101.
- 93 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 6.
- 94 Nach Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 121.
- 95 Turner, J.S. (2000). The Extended Organism: 24.
- 96 Laland, K. (2004). Extending the extended phenotype. Biol. Philos. 19, 313-325; Turner, J.S. (2004). Extended phenotypes and extended organisms. Biol. Philos. 19, 327-352; Jablonka, E. (2004). From replicators to heritably varying phenotypic traits: the extended phenotype revisited. Biol. Philos. 19, 353-375; kritisch dazu: Dawkins, R. (2004). Extended phenotype – but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka. Biol. Philos. 19, 377-396.
- 97 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 119.
- 98 Maturana, H.R. (1980). Autopoiesis: reproduction, heredity and evolution. In: Zeleny, M. (ed). Autopoiesis, Dissipative Structures, and Spontaneous Social Orders, 45-79: 73.
- 99 Taylor, M.C. (1999). About Religion. Economies of Faith in Virtual Culture: 96; vgl. Mameli, M. (2003). Extended genotypes, extended phenotypes and the nature of inheritance. ISHPSSB 2003 Meeting. Full Program, 26.
- 100 Sterelny, K., Smith, K.C. & Dickison, M. (1996). The extended replicator. Biol. Philos. 11, 377-403.
- 101 a.a.O.: 389.
- 102 Hoffmeyer, J. (1987). The constraints of nature on free will. In: Mortensen, V. & Sorensen, R.C. (eds.). Free Will and Determinism, 188-200: 193; Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 126.
- 103 Mandel, P., Mandel, L. & Jacob, M. (1948). Sur le comportement comparé, au cours du jeûne protéique prolongé, des deux acides nucléiques des tissus animaux et sur sa signification. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 226, 2019-2021: 2021.
- 104 Dawkins, R. (1995). River out of Eden: 19; Maynard Smith, J. (1996). Evolution – natural and artificial. In: Boden, M.A. (ed.). The Philosophy of Artificial Life, 173-178: 177.
- 105 Hoffmeyer & Emmeche (1991): 143.
- 106 a.a.O.: 154.
- 107 Bonner, J.T. (1965). Size and Cycle: 3f.
- 108 Lenartowicz, P. (1975). Phenotype-Genotype Dichotomy: 38.
- 109 Hoffmeyer & Emmeche (1991): 157.

Literatur

- Lenartowicz, P. (1975). Phenotype-Genotype Dichotomy. An Essay in Theoretical Biology.
- Wanscher, J.H. (1975). The history of Wilhelm Johannsen's genetical terms and concepts from the period 1903 to 1926. Centaurus 19, 125-147.
- Roll-Hansen, N. (1978). The genotype-concept of Wilhelm Johannsen and its relation to plant breeding and the study of evolution. Centaurus 22, 201-235.
- Allen, G.E. (1979). Naturalists and experimentalists: the genotype and the phenotype. Stud. Hist. Biol. 3, 179-209.
- Lewontin, R.C. (1992). Genotype and phenotype. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 137-144.
- Roll-Hansen, N. (2009). Sources of Wilhelm Johannsen's genotype theory. J. Hist. Biol. 42, 457-493.

Geschlecht

Das deutsche Wort ›Geschlecht‹ (ahd. ›gislahti‹) gehört dem gleichen Stamm wie ›schlagen‹ an und bedeutet ursprünglich »das, was in dieselbe Richtung schlägt, (übereinstimmende) Art«. Später nimmt es die Bedeutung von »Abstammung, Herkunft« und besonders »(adlige) Familie« an. Es bezeichnet seit dem Mittelalter unter dem Einfluss von lat. ›genus‹ und als geläufige Übersetzung für ›sexus‹ auch das natürliche und grammatische Geschlecht eines Lebewesens bzw. Wortes. Spätestens seit Ende des 15. Jahrhunderts wird das Wort in doppeltem Sinn verwendet: einerseits für eine Gruppe von Organismen eines Typs (z.B. Steinhöwel ca. 1477: »menschlichs geschlecht«¹; »geschläch der tieren«²), andererseits für einen der beiden Typen von Organismen bei bisexuell sich fortpflanzenden Lebewesen (Brant 1494: »vermyschung beider geschlecht«³; 16. Jh.: »weibliches Geschlecht«⁴ und »männliches Geschlecht«⁵; »Erbfolge beyderley Geschlechts«⁶). Die zweite Bedeutung verbreitet sich in der Biologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts – J.G. Koelreuter handelt in seinem umfangreichen Werk über »das Geschlecht der Pflanzen« (1761-66) von der sexuellen Fortpflanzung bei Pflanzen⁷ – und wird bis ins 20. Jahrhundert die dominierende.

Lebensweltliche Vertrautheit und antike Theorien

Die Gliederung der Menge der Lebewesen einer Art in zwei Merkmalstypen, deren Vertreter jeweils nur zusammen mit Vertretern des anderen Typs Nachkommen hervorbringen können, ist besonders bei vielen Tieren eine augenfällige Erscheinung. Auch bei einigen Pflanzen ist lange bekannt, dass sie über zwei den Tieren analoge Geschlechter verfügen.⁸ Besonders die ökonomisch interessante Dattelpalme, bei der nur die als ›weiblich‹ bezeichneten Individuen Früchte tragen, ist in dieser Hinsicht seit der Antike bekannt. Schon Assyrier und Babylonier wissen um die Geschlechtlichkeit der Dattelpalme, denn der Vorgang der künstlichen Befruchtung dieser Pflanze ist auf mehreren Flachreliefs abgebildet.⁹

Aristoteles ist dagegen der Auffassung, bei den Pflanzen und allgemein bei den Lebewesen, die zu keiner Ortsbewegung in der Lage sind, seien die Geschlechter nicht geschieden.¹⁰ Er behauptet allgemein:

Ein Geschlecht ist ein Typ von Organismen innerhalb einer Art, in der es noch andere Typen (meist *einen* anderen Typ) gibt. Die Organismen dieses Typs können in der Regel nicht alleine, sondern nur zusammen mit Organismen des jeweils anderen Typs (Geschlechts), Nachkommen hervorbringen.

Hermaphrodit (Plinius um 79) 83
 Monogamie (Tertullian um 200) 75
 Polyandrie (Arnobius 4. Jh.) 75
 Kopulation (Augustinus 418) 73
 Polygamie (Sigebert von Gembloux 11. Jh.) 75
 Zwitter (Anonymus 13. Jh.) 83
 Geschlecht (15. Jh.) 72
 Begattung (Horst 1592) 73
 Dioecia (Linné 1735) 84
 Monoecia (Linné 1735) 84
 Polygynie (LaMettrie 1748) 75
 Sexualität (Krøyer 1761) 80
 Konjugation (Treviranus 1804) 82
 Geschlechtsbestimmung (Reil & Autenrieth 1815) 84
 Geschlechtsverhältnis (Memmingen 1824) 84
 Gynandromorphismus (Wesmael 1836) 84
 sekundäre Geschlechtsmerkmale (Bennett 1836; Yarrell 1836) 75
 Parasexualität (Pontecorvo 1954) 82
 Ratschenmechanismus (Muller 1964) 78

»Tiere, die seßhaft sind, kennen nicht Männchen und Weibchen, überhaupt die Schaltiere nicht.«¹¹ Trotzdem vergleicht Aristoteles im Anschluss an Empedokles die Früchte oder Samen der Bäume mit den Eiern der Tiere.¹² Die Erzeugung der Früchte der Pflanzen bedürfte nur im Gegensatz zu den Eiern der Tiere keiner Besamung. Die Tiere erscheinen Aristoteles daher als »entzweigesechnittene Pflanzen«, bei denen die beiden in den Pflanzen vereinten Geschlechter getrennt seien. Entgegen seiner allgemeinen Aussage berichtet Aristoteles an anderer Stelle aber auch von Bäumen (Feigen), bei denen die Geschlechter geschieden sind.¹³ Auch Theophrast schließt sich dem Vergleich des pflanzlichen Samens mit dem tierischen Ei an.¹⁴ Er führt viele Beispiele v.a. von Bäumen an, in denen die Geschlechter auf verschiedene Individuen verteilt sind.¹⁵ Die geschlechtliche Vereinigung bei der Dattelpalme vergleicht Theophrast sogar unmittelbar mit dem äußeren Geschlechtsakt der Fische (weil auch bei diesen der männliche Samen vielfach frei in das Umgebungsmedium abgegeben wird).¹⁶

Die Differenz von ›männlich‹ und ›weiblich‹ bildet für Aristoteles nicht allein ein biologisches und wertfreies Zuordnungsschema von Individuen, sondern er deutet die Zweiteilung als Ausdruck einer Dualität allgemeiner Naturprinzipien: Das Männliche steht für die Form, Bewegung und Aktivität, das Weibliche dagegen für die Materie, das Passive und die Möglichkeit.¹⁷ Die Entscheidung für ein Geschlecht ergibt sich nach der aristotelischen Vorstellung aus einem Wettstreit während der Vereinigung von Samen und Menstruationsblut zwischen dem manifesten männlichen und dem latenten weiblichen Bewegungsprin-

zip.¹⁸ Trotz der Abwertung des weiblichen Beitrags für die Bildung der Nachkommen sind die Weibchen in Aristoteles' Darstellung doch nicht überflüssig, sondern notwendig für die Reproduktion. Durch die Vereinigung von männlichem und weiblichem Prinzip werde ein Gleichgewicht oder eine Symmetrie (*ὁσμετρία*) hergestellt.¹⁹

Begattung

Für die sexuelle Verbindung von zwei Individuen verschiedenen Geschlechts gibt es seit der Antike verschiedene Ausdrücke. Diese Ausdrücke stellen meist Sonderbedeutungen von Worten zur Bezeichnung von Vorgängen der Verbindung oder Mischung dar (griech. *μίξις*²⁰; für die Tiere häufiger *συνουσία*²¹, lat. *coitus*²², auch für die Befruchtung von Pflanzen²³). Der Ausdruck **Kopulation** (lat. *copulatio* *»Verbindung, Vereinigung«*) wird seit dem Latein der Kirchenväter für die fleischliche Vereinigung von Mann und Frau verwendet (Augustinus: *»Copulatio itaque maris et feminae generandi causa, bonum est naturale nuptiarum«*²⁴; das Verb *copulare* steht bereits bei Martial, also im klassischen Latein des 1. Jahrhunderts für den Vorgang des Geschlechtsverkehrs; das Substantiv *copula* wird seit Augustinus für die Beziehung von Mann und Frau verwendet).²⁵ Ins Französische wird *copulatio* seit dem 12. Jahrhundert mit der speziellen Bedeutung für die sexuelle Vereinigung entlehnt (engl. Caxton 1483 *»Made one fleshe by carnal copulacyon or bodily felawshyp«*²⁶).

Das deutsche Wort **Begattung** erscheint in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts (Horst 1592: *»Begattung deß Geflügels«*²⁷; *»viel Fische aus einem samen/ also auch viel ohne Begattung sich gebären«*²⁸; Coper 1640: *»Von der Karpen Begattung«*²⁹; Elsholtz 1690: *»Begattung von Bäumen [im Sinne von »Zucht«]*³⁰; Hellwig 1718: *»wir sehen an denen Fischen/ deren eine grosse Anzahl/ ohne Begattung bloß von dem Saamen durch das Wasser und die natürliche Wärme gezeuget werden«*³¹). Erst seit den 1770er Jahren taucht der Ausdruck im Titel von Monografien auf.³² Das Wort stellt eine als Euphemismus gedeutete Ableitung von *»Gatte«* dar (mhd. *»begaten«*). Seit dem 19. Jahrhundert wird der Vorgang der Begattung meist unter dem Begriff der *Sexualität* thematisiert (s.u.).

Streit um die Geschlechtlichkeit der Pflanzen (I):

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Die Kenntnis von der Geschlechtlichkeit der Datelpalme ist im Mittelalter bei arabischen Gelehrten weiterhin vorhanden.³³ In der Frühen Neuzeit wird

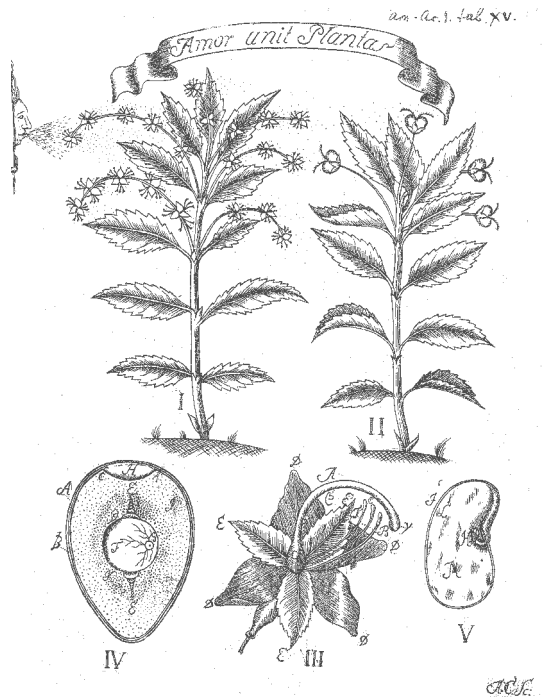


Abb. 192. Geschlechtlichkeit bei Pflanzen. I und II: ein männliches und ein weibliches Individuum einer zweihäusigen Pflanze (Bingelkraut); durch Windbestäubung wird der Pollen von den männlichen zu den weiblichen Blüten getragen. III: Geschlechtsorgane einer einhäusigen Pflanze. IV und V: Vergleich eines Hühnereies (IV) mit einem pflanzlichen Samen (V) (aus Linné, C. von (1746). *Sponsalia plantarum*: Tab.; vgl. 84f., §VII; eine ähnliche Abbildung zeichnet Linné bereits in einem Manuskript aus dem Jahr 1729 mit dem Titel *»Praeludia sponsaliorum plantarum«*).

wiederholt auf die Zweigeschlechtlichkeit vieler Kräuter hingewiesen. So bemerkt L. Lemnius 1567 (in der Übersetzung von J. Horst von 1575), *»das die Kreuter zweyerley sind im geschlecht/ als nemlich menlein und weblein«*³⁴ (in Original: *»sexum inesse stirpibus«*³⁵). 1592 unterscheidet der böhmische Botaniker A. Zaluziansky à Zaluzian klar zwischen der vegetativen Vermehrung und der sexuellen Reproduktion der Pflanzen (*»De sexu plantarum«*).³⁶ Verdeckt wird die Geschlechtlichkeit der Pflanzen durch die weite Verbreitung des Hermaphroditismus bei Pflanzen (s.u.), also das Vorkommen von Blütenorganen mit männlichen und weiblichen Funktion an einem Organismus. In der Zeit nach Zaluziansky beschreibt T. Millington die Geschlechtlichkeit der Pflanzen und sieht die Staubblätter als das männliche Organ, das den Samen erzeugt. Millington veröffentlicht seine Anschauungen offenbar nicht selbst; sie

werden erst durch den Botaniker N. Grew bekannt, der die Staubgefäße als »männliche« und den Stempel als »weibliche« Sexualorgane bezeichnet.³⁷ Im Herbst 1671 liefern sowohl Grew als auch M. Malpighi anatomische Beschreibungen der Sexualorgane von Pflanzen gegenüber der »Royal Society« in London, die wenig später in Buchform veröffentlicht werden.³⁸ Auf das klassische Beispiel der Dattelpalme gehen beide dabei nicht ein – vielleicht weil diese als Symbol des türkischen Kulturkreises galt und die Türken am Ende des 17. Jahrhunderts eine Bedrohung für das christliche Europa darstellten.³⁹ Malpighi weist in seinen zoologischen Untersuchungen auch den Hermaphroditismus der Landschnecken nach – in seiner Pflanzenanatomie kommt er auf diese Parallele zu vielen Pflanzen allerdings nicht zu sprechen.⁴⁰ Grew nimmt dagegen 1682 die hermaphroditische Geschlechtlichkeit der Pflanzen theoretisch an und vergleicht die Pflanzen in dieser Hinsicht (zu Recht) mit Schnecken.⁴¹ Wohl beeinflusst durch Grew, vergleicht J. Ray den Pollen der Pflanzen 1686 mit dem Sperma der männlichen Tiere.⁴²

Wenig später stellt der Tübinger Mediziner R.J. Camerarius (ebenso wie schon zuvor J. Bobart in Oxford) Experimente zu dieser Frage an und veröffentlicht sie 1694 in seinem »Brief über das Geschlecht der Pflanzen«.⁴³ Diese Experimente bestehen in der künstlichen Isolierung der weiblichen von den männlichen Exemplaren zweihäusiger Pflanzen (z.B. des Bingelkrauts, *Mercurialis*), so dass jene keine reifen Samenkörner entwickeln. Zuvor hatte Camerarius auch schon bei frei in der Natur stehenden isolierten weiblichen Pflanzen (des Maulbeerbaums, *Morus*) das Ausbleiben der Bildung reifer Früchte beobachtet. Auch mit einhäusigen Pflanzen führt Camerarius Versuche durch; er beschreibt den Pollen als das männliche und den Fruchtknoten als das weibliche Organ zur Fortpflanzung der Pflanzen.

Streit um die Geschlechtlichkeit der Pflanzen (II): 18. und 19. Jahrhundert

Experimente mit hermaphroditischen Blüten führt erstmals R. Bradley zu Beginn des 18. Jahrhunderts durch: Bei einer isolierten Gruppe von Tulpen trennt er früh in der Entwicklung die Antheren ab und stellt fest, dass sie im Gegensatz zu einer Gruppe unkastrierter Pflanzen zur Reifezeit keine Samen bilden.⁴⁴ Eine künstliche Befruchtung gelingt 1749 bei einer isoliert in Berlin stehenden weiblichen Dattelpalme (*Chaemerops*), in dem sie mit dem Pollen eines in Leipzig wachsenden Baums bestäubt wird.⁴⁵

Weitere Hinweise auf die Geschlechtlichkeit bei Pflanzen liefert die im 18. Jahrhundert intensiv unter-

suchte Möglichkeit der experimentellen Erzeugung von Hybriden. Mit viel Fleiß und Geduld, aber wenig Erfolg widmet sich J.G. Koelreuter in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts dem Versuch, hybride Pflanzen – »pflanzliche Maulesek«, wie er sagt – zu erzeugen.⁴⁶ Die Ergebnisse seiner Versuche widerlegen die Vorstellung des älteren Linné, nach der eine Bildung von neuen Arten durch Hybridisierung möglich ist (↑Art). Für Linné ist die Entstehung von Hybriden bei Pflanzen ein schlagender Beweis für ihre Geschlechtlichkeit (vgl. auch Abb. 192).⁴⁷ Koelreuter widmet sich neben den Hybridisierungsversuchen an Samenpflanzen dem Nachweis der Geschlechtlichkeit der Kryptogamen (Sporenpflanzen)⁴⁸, der allerdings erst im 19. Jahrhundert vollständig gelingt. Auch die genaue Tätigkeit der Insekten bei der Bestäubung von Pflanzen in ihrer natürlichen Umwelt beschreibt Koelreuter. Auf den Untersuchungen Koelreuters aufbauend, werden die ökologischen Verhältnisse der Bestäubung der Pflanzen durch Insekten am Ende des 18. Jahrhunderts ausgiebig von C.K. Sprengel untersucht (↑Symbiose).⁴⁹

Trotz der zahlreichen Versuche zur Geschlechtlichkeit der Blütenpflanzen bleibt diese bis in die ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts noch umstritten. Einflussreich sind die Experimente L. Spallanzanis: Trotz der Entfernung der noch unreifen Antheren von Zwitterblüten bilden sich bei den untersuchten Pflanzen reife Früchte und Samen. Spallanzani bestreitet auf dieser Grundlage 1786 die Sexualität der Pflanzen.⁵⁰ Wiederholungen der Experimente Spallanzanis führen zwar zu widersprechenden Ergebnissen, nämlich einem Ausbleiben der Fruchtbildung bei den kastrierten Pflanzen⁵¹, trotzdem breitet sich Widerstand gegen die Vorstellung einer Geschlechtlichkeit der Pflanzen aus.

Dieser Widerstand ist z.T. naturphilosophisch begründet, besonders ausgeprägt bei F.J. Schelver, der seine Kritik an der Sexualität der Pflanzen 1812 vorträgt. Nach seiner Auffassung besteht allein das Leben der Tiere »durch die Kraft der Differenz mit sich selbst«; die »innere Trägheit« der nicht zur Bewegung und Empfindung befähigten Pflanzen belege die Abwesenheit einer »männlichen Kraft« bei ihnen.⁵² J.W. von Goethe sieht sich durch die Kritik Schelvers an der Sexualität der Pflanzen leicht irritiert, wenn er von sich sagt, er habe zuvor »das Dogma der Sexualität bei meinen Naturstudien gläubig angenommen«.⁵³ Unter Botanikern wird die Schrift Schelvers zunächst wenig beachtet, umso mehr aber das Werk seines Schülers A.W.E.T. Henschel, das 1820 erscheint und die These seines Lehrers mit umfangreichem Material zu stützen versucht.⁵⁴ Unmittelbare Reaktionen auf

Henschel vermögen diesen noch nicht endgültig zu widerlegen⁵⁵, erst die umfangreichen Darstellungen C.F. Gärtners aus dem Jahr 1844 – aufbauend u.a. auf umfangreichen Bastardisierungsversuchen – gelten als Schlussstrich der Debatte.⁵⁶ In physiologischer Hinsicht einflussreich sind auch die Beobachtungen G.B. Amicis von 1823/24 zum Auskeimen des Pollenschlauchs und die darauf aufbauenden mikroskopischen Untersuchungen des Vorgangs der ↑Befruchtung.⁵⁷

Weltanschaulich begründet ist der Widerstand gegen die Vorstellung einer Sexualität bei Pflanzen wohl auch dadurch, dass die Pflanzen bis ins 19. Jahrhundert gerne in einem Zustand jungfräulicher Unschuld gesehen werden.⁵⁸

Primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale

Neben der Unterschiedenheit der Geschlechter in Bezug auf die Merkmale, die direkt im Zeugungsakt von Bedeutung sind (primäre Geschlechtsmerkmale), unterscheiden sich viele zweigeschlechtliche Organismen auch noch in anderen Merkmalen (sekundäre Geschlechtsmerkmale). Dieser Unterschied ist bereits Aristoteles bewusst. Er schreibt von den Männchen, sie seien meist größer, langlebiger und wehrhafter als die Weibchen. Viele Teile, die dem Kampf dienen, wie Zähne, Hauer, Hörner und Sporne finden sich nach Aristoteles' Beobachtung allein bei den Männchen.⁵⁹

Der Ausdruck *sekundäre Geschlechtsmerkmale* erscheint im Englischen seit Mitte der 1830er Jahre. Er wird zuerst in Beschreibungen von Antilopen und Rochen verwendet (Bennett 1836: »[In the Indian Antelope] the possession of horns and the depth of colouring [...] are peculiar to the male sex [i.e. they are] secondary sexual characters«⁶⁰; Yarrell 1836: »in a young male specimen [of the Homelyn Ray] of twelve inches in breadth the secondary sexual characters begin to appear«⁶¹). Die Terminologie von *primären* und *sekundären* Merkmalen der Geschlechter geht auf J. Hunter zurück, der sie 1786 einführt (»The differences which are found in the parts of generation themselves, I shall call the first, or principle; and all others depending upon these I shall call secondary. The first belong equally to both [sexes]; but the secondary will be found principally, although not entirely, in the male«).⁶² In terminologischer Bedeutung verwendet Hunter die Formulierung *sekundäre Merkmale* (»secondary properties«).⁶³

Funktional werden die sekundären Geschlechtsmerkmale von Hunter und später auch von E. Darwin⁶⁴ v.a. im Hinblick auf den Kampf der Männchen um die Weibchen gedeutet. C. Darwin baut diese

Vorstellungen Mitte des 19. Jahrhunderts zu einer Theorie der »sexuellen Selektion« (↑Selektion) aus, der zufolge es die Wahl der Weibchen ist, die diese besondere Variante der Natürlichen Selektion bewirkt. So erklärt er die auffällige Färbung und den komplexen Gesang vieler männlicher Vögel als Ergebnis einer über Tausende von Generationen erfolgten Selektion durch die Weibchen.⁶⁵ A.R. Wallace weicht in dieser Frage von Darwin ab und betrachtet die Geschlechtsunterschiede als das Ergebnis unterschiedlicher Stärke der Geschlechter: Aufgrund ihrer körperlichen Schwäche seien die Weibchen im Gegensatz zu den Männchen auf eine Schutzfärbung angewiesen.⁶⁶

Auch in der Botanik wird von sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Pflanzen gesprochen.⁶⁷ Stehen die sekundären Geschlechtsmerkmale in erster Linie in der Funktion der Anlockung des Geschlechtspartners, dann kann von *Balzmerkmalen* (Richards 1927: »display-characters«⁶⁸) oder *Attraktivitätsmerkmalen* gesprochen werden (↑Balz). Der letztere Ausdruck ist besonders in Bezug auf den Menschen in Gebrauch (Hejj 1996: »die evolutionspsychologische Annahme [lässt] erwarten, daß Frauen eher mit Attraktivitätsmerkmalen werben und bei Männern nach Status und Verdienstkraft Ausschau halten«⁶⁹).

Monogamie, Polygamie, Polygynie, Polyandrie

Für den Menschen besteht eine Terminologie zur Beschreibung der quantitativen Verhältnisse bei der Bindung der Partner unterschiedlichen Geschlechts bereits seit der Spätantike: Als Normalfall für den Menschen gilt meist die *Monogamie* (Tertullian um 200: »monogamia«⁷⁰; Taylor 1612: »monogamy«⁷¹). Davon unterschieden wird seit dem Hochmittelalter die *Polygamie* (Sigebert von Gembloux 11 Jh.: »gaudens poligamia secundi tertii et etiam quarti mariti non refutat copulam ex multis maritis«⁷²; Petrus Cantor 12. Jh.: »bigamia vel poligamia«⁷³; Sarcerius 1538: »Poligamie, that is, the hauing of many wyues to gyther is forbydden«⁷⁴; Madan 1780: »polygamy«: »the having more wives than one«⁷⁵). Daneben steht die *Polyandrie*, die seit der Spätantike für den Menschen beschrieben wird (Arnobius 4. Jh.: »polyandria«[im Kontext von angeblicher ägyptischer Tempelprostitution]⁷⁶; Grotius 1680: »polyandria«⁷⁷; Lawrence 1680: »polyandry«⁷⁸; Madan 1780: »polyandry«⁷⁹). Von der »Polygamie«, die in der legalen oder institutionalisierten Beziehung von einem Mann mit mehreren Frauen besteht, wird die bloß sexuelle Verbindung von einem Mann mit mehreren Frauen als *Polygynie* abgegrenzt (Madan 1780: »po-

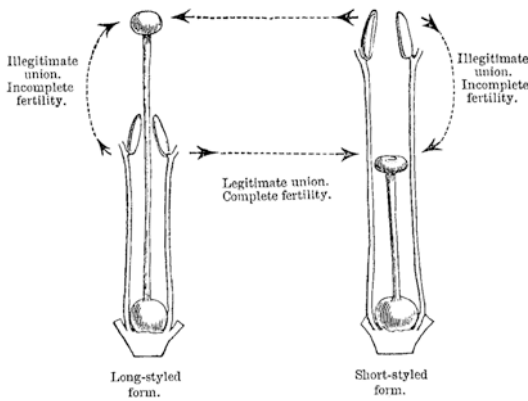


Abb. 193. Verhinderung der Selbstbefruchtung bei Pflanzen mit lang- und kurzgestielten Griffeln und Staubblättern der Blüten bei *Primula veris* (aus Darwin, C. (1877). *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*: 27).

lygyny«: »the having more women than one, without marriage or other obligation towards them«⁸⁰).

Meist stehen diese Ausdrücke im Zeichen der moralischen Abwertung und des Verbots. Erst seit Mitte des 18. Jahrhunderts entwickeln sie sich zu neutralen deskriptiven Termini. C. Wolff gibt 1747 eine definitorische Übersicht über diese Konzepte: »*Polygamia* dicitur matrimonium personæ unius cum pluribus contractum. In specie *Polygynia* vocatur matrimonium unius maris cum pluribus fœminis contractum; *Polyandria* vero matrimonium unius fœminæ cum pluribus maribus initum. [...] *Monogamia*, quæ polygamie opponitur, appellatur matrimonium unius maris cum una fœmina contractum«⁸¹.

C. von Linné übernimmt Mitte der 1730er Jahre diese Ausdrücke in die Botanik: In seinem System der Pflanzen von 1735 unterscheidet er die Klassen der *Polyandria* und *Polygamia*.⁸² Als »Polyandria« fasst er dabei die Pflanzen zu einer Gruppe zusammen, deren Blüten viele Staubblätter enthalten (1736: »*Polyandria* plerumque venenata est«⁸³); parallel dazu verwendet Linné den entsprechenden Ausdruck für die Gruppe von Pflanzen, deren Blüten eine Vielzahl von Stempeln (Pistillen) aufweisen (1737: »*Polygynia*«⁸⁴).

Ausgehend von Linnés Einteilung der Pflanzen und später auch der Tiere in Gruppen von monogamen und polygamen Organismen etabliert sich die Terminologie in der Biologie. 1749 bezieht Linné diese Ausdrücke auf Vögel; er verwendet sie dabei im Sinne von generischen Namen für eine Menge von Organismen, nicht aber für den abstrakten Sachverhalt (»*monogamia*«; »*Polygamia*«).⁸⁵ Nicht für

eine Klassifikationseinheit, sondern im abstrakten Sinn für das der Einteilung zugrunde liegende Phänomen werden die Ausdrücke erst später gebraucht (für Pflanzen Dalibard 1749: »*Polyginia*, *Polygynie*, *pistiles sans nombre*«).⁸⁶ G. White bezeichnet 1770 Vögel solcher Arten, bei denen jeweils ein Männchen und ein Weibchen sich paaren, als »*monogam*« (»*monogamous*«).⁸⁷ Wenig später wird »*polygam*« im Sinne eines deskriptiven biologischen Konzepts verwendet (Pennant 1773: »The males of polygamous birds neglect their young«⁸⁸; Mudie 1834: »[some Gallinaceous birds] are polygamous, or have a number of females associating with one male«⁸⁹; Virey 1835: »dans le règne animal [...] la polygamie, chez plusieurs espèces, a lieu, tandis que c'est la polyandrie parmi la plupart des plantes«⁹⁰).

Im biologischen Kontext wird der Begriff der Polygamie im 19. Jahrhundert meist im Sinne der Paarung eines Männchens mit mehreren Weibchen verstanden. So unterscheidet auch Darwin 1871 zwischen »Polygamie« (»*polygamy*«) und »Polyandrie« (»*polyandry*«), bei der die Paarung von einem Weibchen mit mehreren Männchen erfolgt.⁹¹ H. Spencer differenziert dagegen 1876 zwischen Polyandrie (»*polyandry*«) und Polygynie (»*polygyny*«).⁹² »Polygamie« kann seitdem als Überbegriff für diese beiden Kategorien verwendet werden.

Erklärungen der Geschlechtlichkeit

Im Laufe der Biologiegeschichte werden verschiedene Erklärungen für die weite Verbreitung des Phänomens der Geschlechtlichkeit oder Sexualität gegeben. Lange Zeit dominierend ist die auf die Anfänge der abendländischen Philosophie zurückgehende Deutung der zwei Geschlechter als Polarität von zwei Wesenheiten, die sich in bestimmten Merkmalen unterscheiden. Intensive theoretische und experimentelle Bemühungen zielen seit Ende des 19. Jahrhunderts darauf, eine physiologische oder evolutionstheoretische Erklärung für das Phänomen der Sexualität zu geben.

Polarität der Natur

Die funktionale Deutung der Geschlechtlichkeit ist lange Zeit von der auf Aristoteles zurückgehenden Ansicht beherrscht, in der Zeugung durch die zwei Geschlechter spiegele sich die grundlegende Form-Materie-Unterscheidung wieder. Für Aristoteles gilt »das Männchen als Ursprung der Bewegung, das Weibchen als Ursprung des Stoffes«.⁹³ Der männliche Same enthält nach der aristotelischen Lehrmeinung das Prinzip, das die Entwicklung des neuen Keimes einleitet und ihm die Form gibt. Das Männchen ist

in diesem Prozess als das Ttige, das Weibchen als das Leidende vorgestellt. Aristoteles vergleicht den Prozess mit der Bildung eines Bettes durch die Verbindung des materiellen Prinzips des Holzes mit dem formgebenden Prinzip des Schreiners.⁹⁴ Vom mnnlichen Samen gehen die Bewegungsimpulse in Form von Wrme aus, die dem Stoff des weiblichen Krpers eine Gestalt geben.⁹⁵ Galen nimmt dagegen anders als Aristoteles auch eine Beteiligung des mnnlichen Samens als Material an der Bildung des Keims an. Nach seiner Lehre der *spermatogenen* Krperteile gehen alle hautigen und festen Krperteile (z.B. Gefe, Nerven, Knochen) aus dem Samen hervor; die fleischigen dagegen aus dem vom weiblichen Elternteil beigesteuerten Blut (*hmatogene* Krperteile).⁹⁶

Bis ins 19. Jahrhundert, mit einem Hhepunkt in der romantischen Naturphilosophie, wird das Vorhandensein von zwei Geschlechtern in diesem Sinne als Ausdruck einer allgemeinen Polaritt in der Natur interpretiert.

Geschlechtlichkeit als Arbeitsteilung

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts setzen sich dagegen funktionale Interpretationen der Sexualitt durch. So sieht R. Leuckart den Dualismus der Geschlechter als Ausdruck einer *Arbeitsteilung*, die analog zur Arbeitsteilung der Organe im Organismus zu verstehen ist (†Organisation).⁹⁷ Leuckart versucht auch, einen Zusammenhang zwischen der Beweglichkeit der Tiere und ihrer Getrenntgeschlechtlichkeit herzustellen. Als ein Indiz fr diesen Zusammenhang dient Leuckart die umgekehrte Verbindung bei Pflanzen: Sie sind nicht zur aktiven Fortbewegung befhigt, und bei ihnen sind beide Geschlechter oft in einem Individuum vereint.

Physiologische Erklrungen

Eine Deutung der Sexualitt auf physiologischer Ebene wird seit Ende des 19. Jahrhunderts gegeben und geht von dem Vorgang der Befruchtung aus. O. Btschli und F.R. Schaudinn nehmen eine bisexuelle Potenz aller Lebewesen an und beschreiben befruchtungshnliche Vorgnge auch bei Einzellern.⁹⁸ Auf dieser Grundlage baut M. Hartmann seine »Sexualittstheorie« auf und formuliert 1909 die Hypothese, dass jede Keimzelle die Fhigkeit hat, als mnnliche und weibliche Zelle zu fungieren. Die Keimzellen seien trotz ihrer bipolaren Differenzierung also potenziell bisexuell.⁹⁹ Hartmann bemht sich um einen experimentellen Nachweis dieser Hypothese, die ihm an einem Objekt 1925 gelingt¹⁰⁰, und formuliert die Theorie der *relativen Sexualitt*: Ob eine Keimzelle

als mnnlicher oder weiblicher Gamet fungiert, hngt demzufolge vom jeweiligen Partner ab.¹⁰¹

Steigerung der Variation

Die bis in die Gegenwart einflussreichste Erklrung der Sexualitt geht von dem (ultimaten) Vorteil der Geschlechtlichkeit in der Evolution von Populationen aus. Diese Erklrung fr die weite Verbreitung der Sexualitt bei Organismen verweist auf die durch die Paarung der Partner erhhte Variation ihrer Nachkommen. Bereits J.G. Herder fhrt dies als Grund fr das Vorkommen der Geschlechtlichkeit an: »Das feinste Mittel endlich, dadurch die Natur Vielartigkeit und Bestandtheit der Formen in ihren Gattungen verband, ist die Schpfung und Paarung zweier Geschlechter.«¹⁰²

Auch C. Darwin stellt bereits in seinen frhen Notizbchern Überlegungen zur Bedeutung der Sexualitt im Hinblick auf die Steigerung der Variation und damit fr die Evolution an.¹⁰³ Er analysiert in diesem Zusammenhang insbesondere die Mechanismen von Pflanzen zur Sicherstellung einer Fremdbestubung (vgl. Abb. 193).¹⁰⁴ Zeitlich unbeschrnkte Selbstbefruchtung hlt Darwin – aufbauend auf Erfahrungen und Experimenten in der Tier- und Pflanzenzucht – fr ausgeschlossen; die Kreuzung von Individuen bezeichnet er vielmehr als unerlsslich (»indispensable«) fr den Fortbestand einer Art.¹⁰⁵ Denn die Paarung von Individuen verschiedener Varianten fhrt zu starken und fertilen Nachkommen (»a cross between different varieties [...] gives vigour and fertility to the offspring«¹⁰⁶; †Vererbung/Heterosis). In dieser Argumentation ist es also nicht die Variation als solche, die als biologisch funktional beurteilt wird, sondern die Entstehung von Individuen mit hoher Fitness durch die Kombination unterschiedlicher Erbanlagen.

Ende des 19. Jahrhunderts ist es v.a. A. Weismann, der diesen Erklrungsansatz ausbaut und in einem evolutionren Kontext diskutiert: Ziel der sexuellen Fortpflanzung sei die »Vermischung« der Elternformen: »Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selection neue Arten hervorbringt«¹⁰⁷; ihr Mittel zu diesem Zweck sei die Erzeugung »immer neuer Kombinationen der individuellen Charaktere«¹⁰⁸. Ein Ergebnis der durch Sexualitt erzeugten Variation der Organismen liegt demnach in der Vergrerung der Angriffsflche fr die Selektion und damit einer erhhten Evolutionsgeschwindigkeit. Spter nennt Weismann den Prozess der Vermischung der Keimplasmen von zwei Organismen »Amphimixis«¹⁰⁹ und stellt fest, dass er nicht an der Wurzel der Variation selbst steht, weil er keine

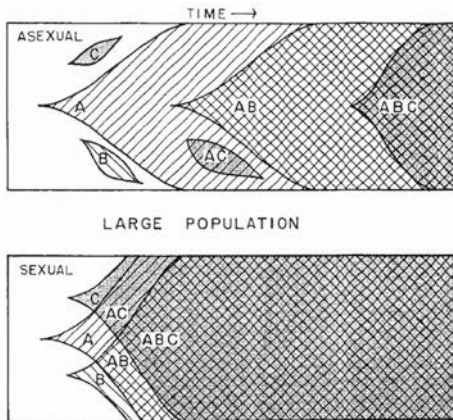


Abb. 194. Der evolutionäre Vorteil der Sexualität, dargestellt durch einen Vergleich der Evolution in Populationen von asexuell (oben) und sexuell sich fortpflanzenden Individuen (unten). A, B und C sind vorteilhafte Mutationen, die sich in der Population ausbreiten, wenn sie einzeln oder kombiniert in einem Individuum auftreten. In der Population asexueller Individuen können sich die vorteilhaften Kombinationen von Mutationen nur dann ausbreiten, wenn sie nacheinander in einer Abstammungsreihe erscheinen. In der Population sexueller Individuen entstehen die überlegenen Mutationskombinationen schneller, weil sie durch Rekombination in ein Individuum gelangen können. Der Effekt setzt eine große Population voraus, weil die schnelle Fixierung von vorteilhaften Mutationen in kleinen Populationen die Ausbreitung von anderen Mutationen verhindert (aus Crow, J.F. & Kimura, M. (1965). *Evolution in sexual and asexual populations*. Amer. Nat. 99, 439-450: 441).

Erzeugung, sondern nur den Austausch von Anlagen nach sich zieht. Trotzdem liege das Ergebnis in einer »steten Neuerzeugung der Individualität«.¹¹⁰ Weismann argumentiert für die Deutung der Sexualität offen mit dem Modell der Arterhaltung.¹¹¹ Allein im Hinblick auf die Erhaltung der Art schreibt er der Sexualität einen Zweck zu (s.u.).

Die Strategie der Erklärung der Sexualität als Mittel der Neukombination bestehender Variationen wird im Anschluss daran von vielen Autoren verfolgt. So schreibt der Genetiker E. Baur 1925, dass er »den ›biologischen Sinn‹ der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung gerade darin sehe, daß durch das Spiel der Kombination erst das ganze durch die Mutation gebotene Auslesematerial in seinem Wert als solches vervielfacht wird«.¹¹²

Homogenisierung durch Sexualität

Eine andere Funktion der Sexualität, die mit der von Weismann genannten Funktion der Neukombination

der Erbanlagen nicht unvereinbar ist, wird in dem homogenisierenden Effekt der Sexualität gesehen. Bereits Darwin erkennt den Effekt der Homogenisierung durch die sexuelle Fortpflanzung und sieht darin ein Problem für seine Selektionstheorie, insofern die »mischende Vererbung« zu einer Ausdünnung und einem Verlust der vorteilhaften Variationen führen kann (↑Selektion).¹¹³ Deutlicher noch bewertet N. Hartmann die Sexualität als ein »qualitatives Regulationsprinzip«, das darin bestehe, dass die Mischungen der Keimplasmen »die Abweichungen der Erbanlagen von der Norm im ganzen ausgleichen«.¹¹⁴ Die Wirkung der Sexualität ist also eine doppelte: Auf der einen Seite führt sie zu einer beständigen Neukombination von Merkmalen und damit zu einer Erzeugung von Individualität; auf der anderen Seite bewirkt sie eine Angleichung der Individuen aneinander.

Selektionstheoretische Erklärungen

Auch im engeren Sinne selektionstheoretische Erklärungen zur Verbreitung der Sexualität, die auf populationsgenetischen Modellen aufbauen, verweisen auf den Vorteil der Rekombination von vorteilhaften Mutationen, die über die Sexualität möglich wird. Das Argument wird in den 1930er Jahren von R.A. Fisher und H.J. Muller entwickelt. Fisher hält den Vorteil der Rekombination durch Verbindung unabhängig voneinander entstandener Mutationen für einen Effekt von Gruppenselektion (den einzigen Fall von »interspezifischer Selektion«, den er akzeptiert): »sexuality [...] could be interpreted as evolved for the specific rather than for the individual advantage«.¹¹⁵ Muller, der das Wesen der Sexualität (»essence of sexuality«) in mendelscher Rekombination (»Mendelian recombination«) sieht, ist der Ansicht, der evolutionäre Vorteil der Sexualität liege in der Herstellung und in dem Testen von allen möglichen Kombinationen von Genmutationen. Eine Population von sexuell sich fortpflanzenden Organismen sei daher zu einer schnelleren Evolution in der Lage und langfristig im Vorteil gegenüber einer Population von allein asexuell sich vermehrenden Individuen: »In asexual organisms, before the descendants can acquire a combination of beneficial mutations, these must first have occurred in succession, within the same lines of descent. In sexual organisms, however, most of the beneficial mutations that occur simultaneously, or in different original lines of descent, can increase largely independently of one another and diffuse through one another«.¹¹⁶ In späteren Arbeiten bestätigt Muller seine Erklärung in quantitativen Modellierungen und spricht 1964 von dem **Ratschenmechanismus** (übersetzt auch als

»Sperrhakenmechanismus«¹¹⁷): »an asexual population incorporates a kind of ratchet mechanism, such that it can never get to contain, in any of its lines, a load of mutations smaller than that already existing in its at present least-loaded lines«.¹¹⁸ Nach Mullers Argumentation erfolgt bei Arten mit einer sexuellen Fortpflanzung nicht nur eine schnellere Entwicklung von günstigen Genkombinationen (vgl. Abb. 194), es wird außerdem auch der Anhäufung von schädlichen Veränderungen entgegengewirkt. Von anderen Autoren wird der Mechanismus der Anhäufung von nachteiligen Mutationen in Populationen von sich asexuell vermehrenden Organismen als *Mullers Ratsche* (»Muller's ratchet«) benannt.¹¹⁹ (Auch der kumulative Effekt der Anreicherung von Errungenschaften in der Kultur des Menschen – im Gegensatz zur so genannten »Kultur der Tiere« – wird mittels eines »Ratscheneffekts« beschrieben; ↑Kultur.)

Interpretiert werden kann der Vorteil der sexuellen Reproduktion auch als ein Aufbrechen von einem Bindungsungleichgewicht (»linkage disequilibrium«), das darin besteht, dass ein vorteilhaftes Gen mit einem nachteiligen genetischen Hintergrund fest verbunden ist (oder umgekehrt) (»Hill-Robertson effect«).¹²⁰

J. Maynard Smith ist Anfang der 1970er Jahre der Auffassung, die Sexualität stelle auf den ersten Blick einen Nachteil dar, weil sie die genetische Repräsentation eines Individuums (d.h. seine Fitness) in der nächsten Generation gegenüber einem asexuell sich fortpflanzenden Individuum um 50% mindert (»Kosten der Sexualität«). Es bestehe aber auf der anderen Seiten ein langfristiger evolutionärer Vorteil der Sexualität, indem sie die Selektion in der Vergangenheit für zukünftige Anpassungen nutzbar mache: »sexual reproduction makes it possible to utilize genetic variance generated by past natural selection to adapt rapidly to new circumstances«¹²¹. Im Vergleich zur Steigerung der Variation durch Mutation liegt der Vorteil der Sexualität also in der Neukombination von in der Vergangenheit evolvierten Genbeständen. Besonders relevant sind diese Neukombinationen in einer variablen Umwelt, in der sich die Selektionsbedingungen beständig ändern, oder in Kontexten, in denen frequenzabhängige Selektion ein wichtiger Faktor ist, z.B. bei starkem Räuber- oder Parasitendruck, der zu einem Vorteil für die jeweils selteneren Formen führen kann (s.u.).

Eine empirische Bestätigung erfährt die Hypothese des langfristigen Selektionsvorteils der Sexualität anhand von jüngsten Versuchen mit Hefepilzen: Pilze, die über Sexualität verfügen, haben nach 25 Generationen um ein Vielfaches mehr Nachkommen als solche ohne Sexualität.¹²²

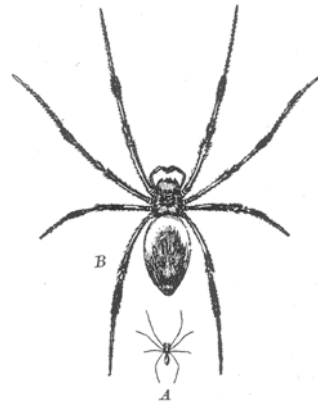


Abb. 195. Geschlechtsdimorphismus bei der Spinne *Nephila nigra*. A Männchen, B Weibchen in ihrem richtigen Größenverhältnis (nach Binson aus Doflein, F. (1914). *Das Tier als Glied des Naturganzen*. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). *Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet*, Bd. 2: 471).

Sexualität durch Gruppenselektion

Im Anschluss an Weismann und Muller wird die Gruppenselektion als ein wichtiger Mechanismus zum Erhalt der Sexualität diskutiert (↑Selektion). Gruppen, in denen die Sexualität verschwunden ist, haben demnach eine nur kurze evolutionsgeschichtliche Lebensdauer, weil sie mit der Sexualität ein Moment der Flexibilität der Anpassung verloren haben.¹²³

Ein diese Hypothese stützendes Datum liefert die verstreute taxonomische Verteilung der asexuellen Fortpflanzung. Verwandtschaftskreise, in denen die Sexualität sich nicht ausgebildet oder sich zurückgebildet hat, sind offenbar phylogenetisch nicht sehr alt. Asexualität entsteht zwar vereinzelt in den unterschiedlichsten taxonomischen Gruppen (s.u.), aber sie gewinnt keine große Verbreitung. Diese Gruppen haben also offenbar einen Nachteil gegenüber den Gruppen, deren Mitglieder sich sexuell fortpflanzen.¹²⁴ In vielen Fällen geht die Asexualität offenbar auf eine Hybridisierung vorher getrennter Arten zurück. Es gibt allerdings einige Ausnahmen von phylogenetisch alten rein asexuellen Gruppen.¹²⁵ Verschiedene Mechanismen werden diskutiert, auf welche Weise in diesen Organismen das Problem der Akkumulation von schädlichen Mutationen (also Mullers Ratsche) umgangen wird. Ein einfacher Mechanismus besteht in einem Verzicht von DNA-Reparationsmechanismen, der zwar in jeder Generation eine hohe Mortalität nach sich zieht, aber die Akkumulation von Mutationen auf diese Weise verhindert.¹²⁶

Sexualität als genetischer Reparaturmechanismus

Eine besonders in den 1980er Jahren verbreitete Erklärung der Sexualität auf genetischer Ebene deutet diese als einen Reparaturmechanismus zur Wiederherstellung von Schädigungen der DNA: Durch die Paarung der Chromosomen während der Meiose kann es zu einer Reparatur der beschädigten DNA nach dem Vorbild des unbeschädigten Strangs kommen.¹²⁷ Diese Erklärung für die Sexualität beruht also nicht auf einer Erhöhung, sondern einer Minderung der Variation. Die Sexualität bildet danach ein Phänomen der Kooperation unter Organismen, um die Schädigungen der Nachkommen zu mindern.

Nicht nur Populationen, in denen Sexualität auftritt, weisen eine längere Lebensdauer auf; auch für einzelne Organismen konnte dies nachgewiesen werden. Seit Ende des 19. Jahrhunderts ist bekannt, dass Kolonien von Einzellern, bei denen der Austausch von genetischem Material (Konjugation) verhindert wird, einer schnellen Alterung unterliegen und aussterben (»klonale Seneszenz«).¹²⁸ Die Sexualität fungiert hier offenbar als ein genetischer Reparaturmechanismus, der zu einer »Verjüngung« der Gene und Zellen beiträgt.¹²⁹ Im Anschluss an diese experimentellen Befunde wird versucht, das Vorkommen der Sexualität physiologisch zu begründen.

Sexualität und parasitärer Befall

Ausgehend von der reinen Steigerung der Vielfalt durch geschlechtliche Fortpflanzung erfolgt dagegen die Argumentation, die die Entstehung und den Erhalt der Sexualität als Reaktion auf parasitären Befall deutet. Hohe innerartliche Diversität und die beständige Rekombination verschiedener Merkmale erschweren danach die Spezialisierung anderer schädigender Organismen auf die Individuen der betreffenden Art als Wirte.¹³⁰ Experimentell lässt sich der stärkere Parasitenbefall bei sich nicht sexuell fortpflanzende Organismen im Vergleich zu engen Verwandten, die über Sexualität verfügen, tatsächlich nachweisen. Die besten Belege liegen für sexuell sich vermehrende Eidechsen im Vergleich zu ihren parthenogenetisch sich fortpflanzenden nahen Verwandten vor.¹³¹

Auch für die Entstehung der Mehrzelligkeit war die Sexualität möglicherweise von Bedeutung, weil die frühen Mehrzeller anfällig für parasitäre Zelllinien waren, die stärker ihre eigene Reproduktion als die des Mehrzellers beförderten. Durch die sexuelle genetische Kombination von mehreren Individuen ist aber eine Möglichkeit gegeben, den parasitären Befall von beiden Elternteilen zu reinigen.¹³²

Soziobiologische Deutungen

Auch der Geschlechtsdimorphismus bei vielen Arten (Abb. 195; ↑Polymorphismus) erfährt meist eine auf Selektionsprozessen beruhende Erklärung – entweder durch ökologische Begründungen, z.B. durch die Vermeidung von Nahrungskonkurrenz¹³³, oder evolutionsbiologisch durch die sexuelle Selektion der Weibchen (↑Selektion/sexuelle Selektion).

Eine Erklärung dafür, dass es die Weibchen sind, die eine Wahl zwischen den Männchen treffen, liefert die Soziobiologie: Die Weibchen bilden das Geschlecht, das anfänglich eine höhere Investition in die Nachkommen leistet, weil es die im Vergleich zu den Männchen größeren Keimzellen, die Eier, produziert, und weil es in der Folge davon oft einen größeren Teil der Brutpflege leistet (besonders ausgeprägt bei den Vögeln und Säugetieren, bei denen die Entwicklung der Jungen sich zu großen Teilen im Körper der Weibchen vollzieht).¹³⁴ Der von R. Trivers 1972 behauptete Zusammenhang zwischen anfänglicher Investition in Form der größeren Keimzellen und der späteren Investition in Form der Brutpflege wird allerdings später als »Concorde-Fehlschluss« kritisiert: Für die optimale Strategie ist für jedes Geschlecht nicht die vergangene Investition, sondern der zu erwartende zukünftige (Fortpflanzungs-)Erfolg entscheidend.¹³⁵ Aber auch die Kosten für die zukünftige Brutpflege sind für die Männchen in der Regel größer als für die Weibchen: Weil die Männchen mehr Gameten produzieren können als die Weibchen, die Brutpflege die weitere Reproduktion aber verhindert, ist der Vorteil des Verzichts auf die Brutpflege für die Männchen größer. Bei den meisten Arten wird die Brutpflege daher in einem größeren Ausmaß von den Weibchen übernommen – so das soziobiologische Argument.

Sexualität

Etymologisch geht »Sexualität« auf lat. »sexus« »männliches oder weibliches Geschlecht« zurück, das wiederum von »secare« (»sectum«) »schneiden« abstammt. Der Wortstamm verweist also nicht auf den Prozess der Verschmelzung, sondern auf die (morphologische) Unterscheidung von Organismen einer Art.

Die Einführung des Ausdrucks erfolgt Mitte des 18. Jahrhunderts. Der frühe Wortgebrauch steht besonders unter dem Einfluss von Linnés Beschreibungen des Phänomens der Sexualität bei Pflanzen und des darauf aufbauenden linnéschen »Sexualsystems«¹³⁶ zur Klassifikation der Pflanzen. Für diese Klassifikation spricht Linné bereits 1735 von einem systematisch-sexuellen Schlüssel (»Clavis Systematis Sexualis«).¹³⁷

Das dazu gehörige Substantiv erscheint zuerst auf Latein im Titel einer Dissertation von C.C. Krøyer (1761: »De sexualitate plantarum ante Linnæum cognita«¹³⁸). Gut zehn Jahre später verwendet N.J. de Neckar den Ausdruck in einer ebenfalls lateinischen Abhandlung über die Physiologie der Moose (1774: »De sexualitate atque seminalitate muscorum«¹³⁹). In der Übersetzung dieser Arbeit taucht der Ausdruck ein Jahr später im Französischen auf (1775: »la sexualité & la séminalité des mousses & des plantes pérennelles, l'existence des sexes & des œufs dans les polypes & les reptiles«¹⁴⁰; »contre le système d'une sexualité universelle«¹⁴¹). Bis zum Ende der 1780er Jahre sind es aber nur wenige Autoren, die das Wort verwenden (Lefebvre des Haies 1787: »la sexualité [von Käferschnecken, Chitonen aus Santo Domingo]«¹⁴²). Auch für das Englische finden sich keine Nachweise vor dem Ende der 1780er Jahre, der erste stammt aus der Rezension eines Gedichts von E. Darwin über die »Lieben der Pflanzen« (P.P. 1789: »it is on their [flowers'] sexuality that he has built his poem«¹⁴³; vgl. auch Walker 1797: »The Linnaean system [...] is founded on the sexuality of plants«¹⁴⁴). Seit den 1790er Jahren finden sich Nachweise aus dem Deutschen, die die umstrittene Geschlechtlichkeit der Pflanzen betreffen (Anonymus 1790: »Zweifel [...] gegen die Sexualität der Pflanzen«¹⁴⁵; Anonymus 1792: »die Sexualität der Moose«¹⁴⁶). In den späten 1790er Jahren wird das Thema von vielen Autoren aufgegriffen und der Ausdruck verbreitet sich allgemein (Schelling 1799: »die allgemeine Sexualität in der organischen Natur«¹⁴⁷; Anonymus 1799: Es werde von J. Gärtner »den meisten der Gewächse, die unter Linne's Cryptogamie einregistriert sind, theils die Sexualität, theils die Bisexualität abgesprochen«¹⁴⁸; Anonymus 1799: »Sexualismus der Pflanzen«¹⁴⁹). Die Übertragung des Ausdrucks »Sexualität« auf den Menschen erfolgt erst im 19. Jahrhundert.¹⁵⁰

Älteste bildliche Darstellungen sexueller Akte (beim Menschen) finden sich aus der jungpaläolithischen Epoche des Magdalénien vor etwa 14.000 Jahren (in der Höhle La Marche in Westfrankreich: Abb. 196).¹⁵¹ Es gilt als wahrscheinlich, dass diese Darstellungen eine Einsicht in den Zusammenhang von Sexualität und Fortpflanzung belegen. Im Zusammenhang mit dieser Einsicht steht vermutlich auch der Abbruch des Venuskults in der Zeit um 20.000 Jahren vor Christus, der die bildliche Darstellung des Menschen in den Jahrtausenden davor geprägt hat.

Für das heutige biologische Verständnis des Wortes ist die Unterschiedenheit der Sexualpartner nicht mehr Voraussetzung, um von Sexualität zu reden: Viele Organismen, die sich sexuell paaren, unter-



Abb. 196 Eine etwa 14.000 Jahre alte Darstellung des Sexualaktes beim Menschen in der Höhle La Marche in Westfrankreich (aus van Vilsteren, V. (Hg.) (2003-04). 100.000 Jahre Sex. Liebe und Erotik in der Geschichte: 12; vgl. Pales, L. & Tassin Saint-Péreuse, M. (1976). *Les Gravures de La Marche*, Tl. 2. *Les humains*).

scheiden sich morphologisch nicht voneinander, sie sind Zwitter, d.h. sowohl Erbanlagen Gebende als auch Nehmende.

Sexualität kann allgemein definiert werden als die Neukombination von Erbanlagen (Genen), die von zwei oder mehreren Organismen stammen. Diese Neukombination kann entweder in dem Austausch von Genen zwischen Organismen oder in der Erzeugung eines neuen Genotyps durch die Kombination der Gene verschiedener Organismen erfolgen. Nur im zweiten Fall ist die Sexualität mit Fortpflanzung verknüpft. Neben Sexualität ohne Fortpflanzung ist auch Fortpflanzung ohne Sexualität bei den irdischen Organismen verbreitet. Genau besehen sind Fortpflanzung und Sexualität sogar einander entgegengesetzte Prozesse: Während die Fortpflanzung in der Teilung von organisierten Einheiten (z.B. Zellen) besteht, liegt das Wesen der Sexualität in deren Verschmelzung.¹⁵²

Sexualität ohne Fortpflanzung liegt z.B. in dem bekannten Fall der Konjugation von Wimpertierchen (*Paramecium*) vor. Fortpflanzung ohne Sexualität ist ein weit verbreitetes Phänomen. Zahlreiche Gruppen von Einzellern sind wahrscheinlich allein zur asexuellen Fortpflanzung befähigt.¹⁵³ Bei den Mehrzellern gibt es nur ein einziges höherstufiges Taxon, das allein aus sich asexuell fortpflanzenden Organismen besteht, nämlich die Unterklasse der Bdelloidea (Rotatoria, Nematelminthes) mit etwa 400 morphologisch unterschiedenen Arten (es kann aber bestritten werden, dass auf sie der Begriff »Art« überhaupt anwendbar ist). Die Organismen der Rotatoria (Rädertiere) gehören zu den kleinsten Mehrzellern überhaupt, bestehen aber doch aus etwa 1000 Zellen. Bei

Pflanzen kommt eine rein vegetative Vermehrung (Apomixis) nur vereinzelt in verschiedenen taxonomischen Gruppen vor, z.B. bei *Dentaria bulbifera* (Brassicaceae) und *Acorus calamus* (Araceae). Allein vegetativ sich fortpflanzende Pilze sind die Vertreter der künstlichen Gruppe der *Fungi imperfecti*.

Die Sexualität stellt ihrer Natur nach einen sozialen Prozess dar. Im Gegensatz zur Fortpflanzung ist sie immer mit dem räumlichen Zusammenkommen verschiedener Organismen und Kommunikation verbunden. Die Sexualität ist daher auch der Bereich des Organischen, in dem soziale Signale am ausgeprägtesten eingesetzt werden. Weil diese Signale einen werbenden Charakter haben und auf Aufmerksamkeit zielen – und vielfach auch vom Menschen empfangen werden –, wird die Natur in vielen Fällen dort als schön empfunden, wo es um Sexualität geht. Der Gesang der Vögel und das Blühen der Blumen sind entweder direkt (Vögel) oder indirekt (Blumen, vermittelt über die Insekten) auf die Artgenossen bezogen, mit denen ein sexueller Kontakt erzeugt wird.

Parasexualität und Konjugation

Die unregelmäßigen Vorgänge des Austauschs von genetischem Material ohne Beteiligung einer Meiose, die bei Prokaryoten und Pilzen vorkommen, werden seit den 1950er Jahren als **Parasexualität** bezeichnet (Pontecorvo 1954: »parasexuality«).¹⁵⁴ Der Ausdruck erscheint vorher in Bezug auf ein von der Norm abweichendes Sexualverhalten des Menschen (»Perversionen«, »ein abartiges psychosexuelles Verhalten«¹⁵⁵). Die Prozesse der Parasexualität finden oft nicht im Kontext der Fortpflanzung statt, sondern verlaufen unabhängig von ihr.

Auch die bekannte, häufig im Zusammenhang mit der Keimbildung beobachtete Aneinanderlagerung von Zellen zwecks des Austauschs von genetischem Material, die **Konjugation**, steht nicht notwendig im Zusammenhang mit der Fortpflanzung. Bereits A. van Leeuwenhoek beschreibt 1681 die Konjugation bei einigen seiner *Animalcules*¹⁵⁶ (wobei nicht eindeutig klar ist, ob es nicht eher Prozesse der Zellteilung sind, die van Leeuwenhoek beobachtet¹⁵⁷). Die Bezeichnung »Konjugation« führt der Botaniker G.R. Treviranus 1804 zur Bezeichnung der Verbindung von bestimmten Algen (Wasserfäden der Gattung *Conserva*) ein. Er schließt sich dabei der Auffassung an, »daß die Conjugation der Wasserfäden auf die Bildung der Fruchtkerne einen Einfluß haben müsse«.¹⁵⁸ Darstellungen der Konjugation dieser Algen erfolgen bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts u.a. 1782 durch O.F. Müller¹⁵⁹, 1798 durch J. Hedwig¹⁶⁰ und 1800 durch A.W. Roth (»Zusammenfügung dieser Fäden [von

Conserva scalaris]«¹⁶¹). Treviranus' Terminus ist abgeleitet von den Beschreibungen, die O.F. Müller 1782 und J.-P. Vaucher 1803 den sich verbindenden Wasserfäden geben (Müller: »filamentis saepe conjugatis«¹⁶²; Vaucher: »je les appelle Conjuguées, parce qu'on les rencontre fréquemment réunies deux à deux, et qu'elles ont besoin de cette opération préalable pour pouvoir être fécondes«).¹⁶³ C.G. Ehrenberg beobachtet 1829 eine ähnliche Verschmelzung bei Pilzhypen und diskutiert dabei die Möglichkeit, dass diese Verbindung von Hyphen (»Conjugaten«) einen »geschlechtlichen Act« darstellt.¹⁶⁴ J. Müller versteht 1840 unter einer »Zeugung durch Conjugation« allgemein die »Verschmelzung zweier Knospen« oder »Knospenpaarung«; er bezieht diesen Vorgang auf sehr verschiedene Organismen, so z.B. auf Süßwasserpolyphen, Fadenalgen und Pilze.¹⁶⁵ Seit Ende der 1850er Jahren wird die Sexualität der Einzeller näher untersucht und dabei insbesondere die Konjugation (von Balbiani anfangs »accouplement« genannt) der Wimpertierchen (z.B. des Pantoffeltierchens *Paramecium*).¹⁶⁶ Der Ausdruck »Konjugation« wird später auch auf subzelluläre Vorgänge bezogen, so von T. Boveri auf die Verbindung von Chromosomen während der Meiose (↑Zelle/Chromosomen).¹⁶⁷

Geschlechtssymbole

Die alten biologischen Symbole für das männliche und weibliche Geschlecht, die von den antiken und mittelalterlichen Symbolen für die Planeten Mars und Venus abgeleitet sind, führt C. von Linné 1751 in die Biologie ein.¹⁶⁸ In handschriftlichen Aufzeichnungen verwendet Linné die Symbole bereits seit 1725; in diesem Jahr kopiert er sie aus einem Buch, in dem sie gleichzeitig als Zeichen für die Planeten und bestimmte Metalle eingeführt werden (das spätere männliche Zeichen für Mars und Eisen, das weibliche für Venus und Kupfer).¹⁶⁹ Eine Beziehung dieser Zeichen zu den Geschlechtern zieht Linné bis 1751 jedoch nicht. In der Dissertation von 1751 führt Linné neben den Zeichen für die beiden Geschlechter ein drittes Zeichen ein (das ursprünglich den Planeten Merkur und das Element Quecksilber symbolisierte) und verwendet dieses für hybride Pflanzen. In seinem grundlegenden Werk über die Arten der Pflanzen von 1753 macht Linné bei einigen Gattungen Gebrauch von den Symbolen für die Geschlechter (vgl. Abb. 197); das Zeichen für Hybride verwendet er dagegen kaum noch.

Bis in die Gegenwart weit verbreitet ist die Interpretation der Zeichen als Schild des Mars mit einem dahinter schräg herausstehenden Speer und

als Handspiegel der Venus. Diese auf J.C. Scaliger zurückgehende Deutung¹⁷⁰ ist jedoch wahrscheinlich nicht korrekt. Als wissenschaftliche Lehrmeinung gilt heute die von Salmasius 1629 begründete (und nach seinem Tod posthum 1689 veröffentlichte) Auffassung, dass die Zeichen aus der Zusammenziehung der Buchstaben in den griechischen Namen der Planeten entstanden sind: für Mars (Ares) aus den ersten beiden Buchstaben seines Beinamens ›Θούριος‹; für Venus (Aphrodite) aus dem ersten Buchstaben ihres Beinamens ›Φωσφόρος‹. Die Zeichen sind wahrscheinlich seit Beginn der römischen Kaiserzeit vorhanden und werden von der Alchemie im 2. und 3. Jahrhundert aufgenommen.¹⁷¹

Die von Linné in die Biologie eingeführten Symbole werden bis ins 20. Jahrhundert allgemein verwendet. In Genealogien und Stammbaumdarstellungen, besonders des Menschen, etabliert es sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts daneben, einen Kreis als Zeichen für eine Frau und ein Quadrat für einen Mann zu setzen (vgl. Abb. 198). Diese Neuerung führt B. Röse 1853 in einem Lexikonbeitrag ein.¹⁷² Abgesehen von der leichteren Darstellbarkeit bieten diese Zeichen den Vorteil, in gleicher Weise innen ausgefüllt werden zu können und so Träger von besonderen Merkmalen und Erbgänge zu symbolisieren. Die Symbolik von Kreis und Quadrat wird 1910 von der ›American Breeders Organization‹ als allgemein verbindlich akzeptiert (↑Vererbung: Abb. 551)¹⁷³; in der deutschen Vererbungswissenschaft dominieren dagegen in der ersten Hälfte des 20. Jahrhundert noch die alten astrologischen Zeichen.¹⁷⁴

Zwitter

Der bereits im Althochdeutschen erscheinende Ausdruck ›Zwitter‹ (ahd., mhd. ›zwitarn‹) bezieht sich anfangs auf genealogische Verhältnisse und bezeichnet ein Wesen von gemischter Rasse, einen Abkömmling von Eltern verschiedener Sorte (›Bastard‹). Vereinzelt bereits im 13., verbreitet aber erst seit dem 16. Jahrhundert tritt die genealogische Bedeutung in den Hintergrund und das Wort bezeichnet ein zweigeschlechtliches Wesen, d.h. einen Menschen, ein Tier oder eine Pflanze, die sowohl weibliche als auch männliche Geschlechtsmerkmale aufweist.¹⁷⁵ Als biologischer Terminus, der auch auf Pflanzen und Tiere bezogen wird, erscheint der Ausdruck in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts.¹⁷⁶ Bei B. Erhart heißt es 1759: ›Diejenigen Pflanzen also, deren Blumen diese beyderley Geburts-Glieder haben, nennet man Hermaphroditen oder Zwitter. Sie machen den größten Theil aus‹.¹⁷⁷

hæc eo evidentius proponantur in posterum, MATREM signo ♀, PATREM ♂, & plantam HYBRIDAM ♀ delignavero.

CANNABIS.

1. CANNABIS. *fativa*,
Cannabis foliis digitatis. Hort. cliff. 457. Hort. upf.
297. Mat. med. 457. Dalib. parif. 300. Roy. lugd.
221.
Cannabis fativa. Baub. pin. 320. ♀
Cannabis mas. Dalech. hist. 497. ♀
Cannabis erratica. Baub. pin. 320. ♂
Cannabis femina. Dalech. hist. 497. ♂
Habitat in India. ☉

Abb. 197. Einführung der Symbole für männliche und weibliche Pflanzen durch C. von Linné (1751) (oben) und Verwendung der Symbole in den ›Species plantarum‹ (1753) (unten); das Zeichen unten rechts, der Kreis mit dem Punkt in der Mitte, symbolisiert im astronomischen Kontext die Sonne und steht in der Botanik seit Linné für einjährige (annuelle) Pflanzen (oben aus Linné, C. von (1751). *Plantæ hybridæ*: 6; unten aus ders. (1753). *Species plantarum*, 2. Bde.: II, 1027).

Der ältere Ausdruck zur Bezeichnung zwittriger Wesen lautet **Hermaphrodit**. In Bezug auf Abnormitäten beim Menschen findet er sich bereits bei Plinius im ersten nachchristlichen Jahrhundert (›Gignuntur et utriusque sexus quos Hermaphroditos vocamus, olim androgynos vocatos et in prodigiis habitos‹).¹⁷⁸ Der Ausdruck geht auf die griechische Sagengestalt *Hermaphroditos* zurück, einen Sohn des Hermes und der Aphrodite, der mit der Quellnymphe Salmakis verschmolz und ein androgynes Wesen bildete. Die Verwendung im biologischen Zusammenhang etabliert sich seit dem Hochmittelalter.¹⁷⁹ Bis zur Neuzeit bildet ›Hermaphrodit‹ aber eine Kategorie zur Bezeichnung von Abnormitäten und Monstrositäten. Als neutraler biologischer Terminus verbreitet sich der Ausdruck erst seit Beginn des 18. Jahrhunderts. S. Vaillant spricht 1718 von *hermaphroditischen Blüten* (›Flores hermaphroditæ‹¹⁸⁰); 1745 bezeichnet dann Bonnet die Blattläuse, bei denen er ihre parthe-

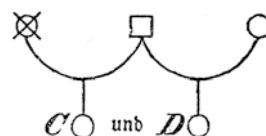


Abb. 198. Symbolisierung von weiblichen und männlichen Individuen durch Kreis und Quadrat: Die beiden weiblichen Individuen C und D haben den gleichen Vater, aber verschiedene Mütter, sind also Halbschwestern (aus Röse, B. (1853). *Genealogie. Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste*, Bd. 57, 336-378: 338).

nogenetische Fortpflanzung nachweist, als ›Hermaphroditen‹.¹⁸¹ Im Deutschen erscheint der Ausdruck ›Hermaphrodit‹ in einem neutralen biologischen Sinn Mitte des 18. Jahrhunderts (vgl. das Zitat von Erhart oben).¹⁸²

Linné bezeichnet eine Pflanze, die über männliche und weibliche Blüten verfügt, als *androgyne Pflanze* (»planta androgyna«)¹⁸³ – er nimmt dabei ebenfalls eine Bezeichnung auf, die sich schon bei Plinius findet (s.o.). Daneben ist außerdem der Terminus *Gynandromorphismus* verbreitet, um das Phänomen des Vorhandenseins von sowohl männlichen als auch weiblichen Geschlechtsorganen an einem Organismus zu bezeichnen (Wesmael 1836: »gynandromorphisme«¹⁸⁴; dt. Übers. 1837: »Gynandromorphismus«¹⁸⁵; engl. 1840: »gynandromorphism«¹⁸⁶).

Den Hermaphroditismus der Weinbergschnecke beschreibt 1694 der englische Arzt M. Lister.¹⁸⁷ Seit Beginn des 18. Jahrhunderts werden Organismen der verschiedensten Arten als Hermaphroditen erkannt. E. Chalmers führt in seiner Enzyklopädie Insekten, Reptilien, Würmer, Schnecken und auch Pflanzen an.¹⁸⁸ Bei den Pflanzen werden allgemein diejenigen als ›Hermaphroditen‹ bezeichnet, in deren Blüten sowohl Staubblätter (Stamina) als auch Stempel (Pistill) vorhanden sind.

Die Bezeichnungen *Monözie* (›Einhäusigkeit‹, d.h. männliche und weibliche Blüten an einer Pflanze) und *Diözie* (›Zweihäusigkeit‹, d.h. Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten auf verschiedene Pflanzen) gehen auf die von C. von Linné 1735 eingeführten Namen *Monoeceia* und *Dioecia* für taxonomische Klassen der Pflanzen zurück.¹⁸⁹

Das Phänomen des Hermaphroditismus zeigt, dass die Trennung der Geschlechter nicht immer mit der Trennung von Individuen zusammenfällt. J. Müller formuliert 1840: »Der Dualismus der Geschlechter ist also nicht nothwendig Dualismus der Individuen. Vielmehr kann die geschlechtliche Zeugung so gut, wie die Knospenbildung und Theilung, von einem einzigen Individuum gesehen«.¹⁹⁰

Geschlechtsbestimmung

Der Terminus ›Geschlechtsbestimmung‹ erscheint zur Bezeichnung der Festlegung des Geschlechts eines Individuums im Prozess seiner Zeugung zu Beginn des 19. Jahrhunderts (Reil & Autenrieth 1815: »Geschlechtsbestimmung der Jungen scheint von der Mutter abzuhängen«¹⁹¹ in Bezug auf einen Aufsatz von T.A. Knight aus dem Jahr 1809, in dem es heißt: »the sex of the offspring is given by the female parent«¹⁹²; Forster 1817: »He observes [...] that in

particular years more males are born; in others, more females; as if there were general causes for the determination of the sex«¹⁹³; Fleming 1822: »the determination of the sex«¹⁹⁴; Geddes & Thompson 1889: »sex determination«¹⁹⁵). C.G. Carus ist 1838 der Meinung, dass »die Geschlechtsbestimmung von dem jedesmaligen Verhältniß der Zeugenden abhängt«.¹⁹⁶ Und K.T. Bayrhammer hält 1839 fest: »Es scheint [...] keinem Zweifel unterworfen, daß Zeugung, Befruchtung und Geschlechtsbestimmung Einen dynamisch organischen Act bilden«.¹⁹⁷ Davor ist der Ausdruck in anderer Bedeutung in Gebrauch, z.B. für den Vorgang der Feststellung des Geschlechts durch einen Beobachter. Bei dem Botaniker K. Moench heißt es 1798: »In einer Geschlechts-Bestimmung entwirft man zweyerlei Beschreibungen. Die erste ist eine vollkommene aller Befruchtungs-Theile, vom Kelch an bis auf den Saamen«.¹⁹⁸

Die zytologischen Mechanismen der Geschlechtsbestimmung werden zu Beginn des 20. Jahrhunderts aufgeklärt – und auch der Terminus wird seitdem vermehrt verwendet (McClung 1902: »determination of sex«¹⁹⁹; Stevens 1906: »sex determination«²⁰⁰). Dass das Vorhandensein oder die Abwesenheit eines besonderen Chromosomens (»X«) über die Bestimmung des Geschlechts entscheidet, wird 1902 von C.E. McClung vermutet.²⁰¹ T.H. Morgan und E.B. Wilson diskutieren diesen Mechanismus daraufhin und erkennen die darin liegende Möglichkeit einer Geschlechtsbestimmung nach mendelschen Regeln.²⁰² Im Detail beschrieben wird er 1905 von N.M. Stevens.²⁰³

Die älteren Theorien der Geschlechtsbestimmung gehen häufig von einem starken Einfluss von Umweltbedingungen aus.²⁰⁴ Einen Mechanismus der Geschlechtsbestimmung nach dem Muster der Vererbung anderer Merkmale vermutet Mendel bereits 1870 in einem Brief an Nägeli, weil auf diese Weise die Konstanz des Geschlechterverhältnisses (1/4 männlich) in der Hybridisierung von zwei *Lychnis*-Arten auf einfache Weise erklärt werden kann.²⁰⁵ C. Correns untersucht den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen und zeigt an der Gattung *Bryonia*, dass die Hälfte des Pollens ein männliches Geschlecht, die andere Hälfte ein weibliches Geschlecht bei den Nachkommen der bestäubten Mutterpflanze determiniert.²⁰⁶

Geschlechterverhältnis

Das quantitative Verhältnis von Männchen zu Weibchen in einer natürlichen Population wird seit den 1820er Jahren »Geschlechtsverhältnis« genannt

(Memminger 1824: »Geschlechts-Verhältniß«²⁰⁷; Riecke 1827: »Geschlechtsverhältniss der gebornen Kinder«²⁰⁸). Als die ersten statistischen Untersuchungen zum quantitativen Verhältnis der Geschlechter beim Menschen gelten die Studien von J. Graunt Mitte des 17. Jahrhunderts.²⁰⁹

Schon Darwin diskutiert die Frage, warum in natürlichen Populationen von Organismen der meisten Arten ebenso viele Männchen wie Weibchen vorliegen (also ein *ausgeglichenes Geschlechterverhältnis*). Seine Antwort ist zunächst, dass dies von Vorteil für die Art sei, später hält er das Problem aber für zu kompliziert, um mit seinen Mitteln beantwortet werden zu können.²¹⁰

Eine Begründung dafür, warum in der Regel ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis vorliegt, liefert 1930 R.A. Fisher.²¹¹ Sein Argument lautet, dass bei jeder Verschiebung des Verhältnisses diejenigen Individuen des selteneren Geschlechts einen Vorteil haben, weil sie sich durchschnittlich mit mehr Partnern paaren als die Individuen des häufigeren Geschlechts. Es liegt also ein Mechanismus der frequenzabhängigen Selektion vor (↑Selektion), bei dem der jeweils seltenere Typ einen Vorteil genießt und sich vermehrt. Fisher argumentiert hier insbesondere mit seinem Konzept des »reproduktiven Wertes«, der in diesem Fall bei dem jeweils selteneren Geschlecht größer ist. Das Muster des Arguments von Fisher lässt sich über J.A. Cobb²¹² und C. Düsing²¹³ bis zur ersten (aber nicht der zweiten) Auflage von Darwins »Descent of Man« zurückverfolgen.²¹⁴

Das Vorliegen von *verschobenen Geschlechterverhältnissen*, wie sie bei einigen Insekten vorkommen, erklärt W.D. Hamilton 1967 damit, dass es in Populationen, die in isolierte Gruppen unterteilt sind, die jeweils von einem Weibchen gegründet werden, einen Vorteil für das Weibchen bedeuten kann, ein zu den Weibchen verschobenes Geschlechterverhältnis zu produzieren, weil wenige Männchen ausreichen, um viele Weibchen zu befruchten (»local mate competition«).²¹⁵

Später wird das Vorliegen von verschobenen Geschlechterverhältnissen in der Natur als eines der stärksten Argumente für das Vorkommen einer Gruppenselektion gewertet (↑Selektion).²¹⁶ Gruppenübergreifend stellt die Erzeugung eines zugunsten der Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnisses einen Selektionsvorteil dar, innerhalb jeder Gruppe haben allerdings die Weibchen einen Vorteil, die ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis produzieren, weil die von ihnen hervorgebrachten Männchen die Überzahl der Weibchen befruchten könnten (nach der Argumentation Fishers). Finden sich also in einer

Gruppe solche Weibchen zusammen, die ein zu den Weibchen verschobenes Geschlechterverhältnis produzieren, dann können sie von dem Gruppenvorteil profitieren, wenn sie auch einen selektiven Nachteil gegenüber Weibchen in ihrer Gruppe haben, die ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis (oder ein zu den Männchen verschobenes) hervorbringen.²¹⁷

Nachweise

- 1 Steinhöwel, H. (ca. 1477). Äsop: 254 (nach DWB Arch.); vgl. auch Widmann, T. (1549). Kleyne Bibel: Hystori von Erschaffung der Welt, Fall und Erlösung menschlichs geschlechts, Geburt, Leben, Sterben und Auferstehung Jhesu Christi; Sachs, H. (ca. 1553). Eyn ermanung der blindheyt menschlichs geschlechts; Herman, N. (ca. 1555). Ein schön Geistlich Lied, Der Mensch wird von eim weib geborn. Vonn dürfftigkeit Menschlichen geschlechts; Süßmilch, J.P. (1741). Die göttliche Ordnung in den Veränderungen des menschlichen Geschlechts: 41.
- 2 Steinhöwel (ca. 1477): 257 (nach DWB Arch.).
- 3 Brant, S. (1494). »Narrenschiff« (hg. v. F. Zarncke, Leipzig 1854): Kap. 77, Vers 32.
- 4 Agrippa von Nettesheim (ca. 1540). Vom Adel und Fürtreffen Weibliches geschlechts; Rueff, J. (1580). Hebammen Buch, daraus man alle Heimligkeit des weiblichen Geschlechts erlernen.
- 5 Süßmilch (1741): 132.
- 6 Küchelbecker, J.B. (1730). Allerneueste Nachricht vom Römisch-Kayserlichen Hof: 104 (nach DWB Arch.).
- 7 Vgl. z.B. Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen; Schelver, F.J. (1812). Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanze.
- 8 Vgl. Leroy, J.-F. (1959). Histoire de la notion de sexe chez les plantes; Lorch, J. (1966). The discovery of sexuality and fertilization in higher plants. Janus 16, 212-235; Schmitz, R. & Graepel, P.H. (1980). Zur Geschichte der Sexualtheorie der höheren Gewächse. Sudhoffs Arch. 64, 1-24; 250-286.
- 9 Vgl. Roberts, H.F. (1929). Plant Hybridization before Mendel: 1-12; Zirkle, C. (1935). The Beginnings of Plant Hybridization: 3-7; Löther, R. (1998). Kenntnisse und Vorstellungen über Lebewesen und Lebensprozesse in frühen Kulturen. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 27-110: 37 (assyrisches Relief aus dem Ägyptischen Museum Berlin).
- 10 Aristoteles, De gen. anim. 730bf.
- 11 Aristoteles, Hist. anim. 537b.
- 12 Aristoteles, De gen. anim. 730bf.
- 13 a.a.O.: 715b.
- 14 Theophrast, Causae plantarum 1.7.1; vgl. Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 53ff.
- 15 Theophrast, Historia plantarum 1.8.2; 1.13.5; 1.14.5 und passim; vgl. Wöhrle (1985): 54f.
- 16 Theophrast, Causae plantarum 2.9.15.

- 17 Aristoteles, *Hist. anim.* 608a; b; ders., *De gen. anim.* 730b; vgl. Morsink, J. (1979). Was Aristotle's biology sexist? *J. Hist. Biol.* 12, 83-112; Mayhew, R. (2004). The Female in Aristotle's Biology; Henry, D. (2007). How sexist is Aristotle's developmental biology? *Phronesis* 52, 251-270.
- 18 Aristoteles, *De gen. anim.* 766a18-21.
- 19 a.a.O.: 767a15; vgl. 31.
- 20 Herodot, *Historiae* I, 203.
- 21 Aristoteles, *Hist. anim.* 630b35.
- 22 Plinius, *Naturalis historia* 28, 44; 8, 68.
- 23 a.a.O.: 17, 11.
- 24 Augustinus (418). *De nuptiis et concupiscentia ad Valerium comitem, libri duo* (*Patrologia Latina*, Bd. 44): 415 (I, 4); vgl. ders. (413-26). *De civitate Dei* (*Patrologia Latina*, Bd. 41): 459 (XV, 16, 3).
- 25 Vgl. Wartburg, W. von (1946). *Französisches etymologisches Wörterbuch*, Bd. 2 (II), 1161f.
- 26 Caxton, W. (1483). *Caton*; nach OED.
- 27 Horst, J. (1575/92). *Wunderbarliche Geheimnisse der Natur*, Bd. 2 (übersetzt und erweitert nach Lemnius, L. (1559). *Occulta naturae miracula*): 265 (III. Theil, VII. Buch, III. Capitel).
- 28 a.a.O.: 343 (III. Theil, VII. Buch, XVII. Capitel).
- 29 Coler, J. (1640). *Oeconomia universalis cum calendario perpetuo*: 533.
- 30 Elsholtz, J.S. (1666/90). *Neu angelegter Garten-Bau*: 279; vgl. 53; 88; 102; 225; 304; 313.
- 31 Hellwig, C. von (1718). *Neue und curieuse Schatz-Kammer oeconomischer Wissenschaften*: 292.
- 32 Hoppe, T.C. (1773). *Abhandlung von der Begattung der Pflanzen*; Albrecht, J.F.E. (1775). *Zootomische und physikalische Entdeckungen von der innern Einrichtung der Bienen, besonders der Art ihrer Begattung*.
- 33 Vgl. Schmitz, R. & Graepel, P.H. (1980). Zur Geschichte der Sexualtheorie der höheren Gewächse. *Sudhoffs Arch.* 64, 1-24; 250-286: 4.
- 34 Lemnius, L. (1559/67). *Occulta naturae miracula* (dt. *Wunderbarliche Geheimnisse der Natur*, übers. v. J. Horst, 1575): IV. Theil, X. Capitel (Überschrift).
- 35 Lemnius, L. (1559/67). *Occulta naturae miracula*: 420 (IV, x).
- 36 Zaluziansky à Zaluzian, A. (1592). *Methodi herbariae libri tres*: Cap. I, xxiii.
- 37 Grew, N. (1682). *The Anatomy of Plants with an Idea of a Philosophical History of Plants*: 171.
- 38 Grew, N. (1672). *The Anatomy of Vegetables Begun*; Malpighi, M. (1675-79). *Anatome plantarum*, 2 Bde.; vgl. Sachs, J. (1875). *Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860*: 246ff.
- 39 Karafyllis, N.C. (2010). Das Geschlecht der Pflanzen in Antike und Früher Neuzeit: Plurale Transformationen antiker Wissensordnungen in den pflanzenanatomischen Werken von Marcello Malpighi (Bologna) und Nehemiah Grew (London). In: Toepfer, G. & Böhme, H. (Hg.). *Transformationen antiker Wissenschaften*, 269-311: 287.
- 40 a.a.O.: 292.
- 41 a.a.O.: 302.
- 42 Ray, J. (1686-1704). *Historia generalis plantarum*, 3 Bde.
- 43 Camerarius, R.J. (1694). *De sexu plantarum epistola* (dt. *Über das Geschlecht der Pflanzen*, Leipzig 1899).
- 44 Bradley, R. (1717). *New Improvements of Planting and Gardening, both philosophical and practical*.
- 45 Gleditsch, J.G. (1751). *Essai d'une fécondation artificielle, fait sur l'espece de palmier qu'on nomme, Palma dactylifera folio flabelliformi*. *Hist. Acad. Roy. Sci. Bell. Lettr.* 103-108.
- 46 Koelreuter, J.G. (1761-66). *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen*.
- 47 Vgl. Larson, J.L. (1996). *Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant*: 70.
- 48 Koelreuter, J.G. (1777). *Das entdeckte Geheimnis der Kryptogamie*.
- 49 Sprengel, C.K. (1793). *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*.
- 50 Spallanzani, L. (1786). *Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes*.
- 51 Vgl. Schmitz, R. & Graepel, P.H. (1980). Zur Geschichte der Sexualtheorie der höheren Gewächse. *Sudhoffs Arch.* 64, 1-24; 250-286: 252f.
- 52 Schelver, F.J. (1812). *Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanze*: 67; vgl. Bach, T. (2001). »Für wen das hier gesagte nicht gesagt ist, der wird es nicht für überflüssig halten.« Franz Joseph Schelvers Beitrag zur Naturphilosophie um 1800. In: Breidbach, O. & Ziche, P. (Hg.). *Naturwissenschaften um 1800*, 65-82.
- 53 Goethe, J.W. (ca. 1812). *Verstäubung, Verdunstung, Vertropfung* (LA, Bd. I, 9, 210-221): 210.
- 54 Henschel, A.W.E.T. (1820). *Von der Sexualität der Pflanzen*.
- 55 Treviranus, L.C. (1822). *Die Lehre vom Geschlechte der Pflanzen in Bezug auf die neuesten Angriffe erwogen*.
- 56 Gärtner, C.F. (1844). *Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen*.
- 57 Amici, G.B. (1830). *Note sur le mode d'action du pollen sur le stigmat; extrait d'une lettre de M. Amici à M. Mirbel*. *Ann. Sci. Nat. sér. I*, 21, 329-332: 331.
- 58 Vgl. Karafyllis, N.C. (2010). Das Geschlecht der Pflanzen in Antike und Früher Neuzeit: Plurale Transformationen antiker Wissensordnungen in den pflanzenanatomischen Werken von Marcello Malpighi (Bologna) und Nehemiah Grew (London). In: Toepfer, G. & Böhme, H. (Hg.). *Transformationen antiker Wissenschaften*, 269-311: 273.
- 59 Aristoteles, *Hist. anim.* 538a, b.
- 60 Bennett, E.T. (1836). [Observations on an interesting series of the Indian Antelope]. *Philosophical Magazine* 3rd ser. 9, 306-311: 306.
- 61 Yarrell, W. (1836). *A History of British Fishes*, vol. 2: 431; vgl. 417; 432.
- 62 Hunter, J. (1786). *Observations on Certain Parts of the Animal Oeconomy*: 63; vgl. Aiken, R.B. (1982). Theories of sexual difference. The sexual selection hypothesis and its antecedents, 1786-1919. *Quaestiones Entomologicae* 18, 1-14: 3.
- 63 Hunter (1786): 66; 68.

- 64 Darwin, E. (1794). *Zoonomia*, vol. 1: 503.
- 65 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 88f.
- 66 Wallace, A.R. (1889/1905). Darwinism: 274ff.
- 67 Lloyd, D.G. & Webb, C.J. (1977). Secondary sex characters in plants. *Bot. Rev.* 43, 177-216.
- 68 Richards, O.W. (1927). Sexual selection and allied problems in the insects. *Biol. Rev.* 2, 298-360: 300; Huxley, J.S. (1938). Darwin's theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of recent research. *Amer. Nat.* 72, 416-433: 431.
- 69 Hejj, A. (1996). Traumpartner. Evolutionspsychologische Aspekte der Partnerwahl: 40; vgl. auch Menninghaus, W. (2003). Das Versprechen der Schönheit: 80.
- 70 Tertullianus (um 200). *De exhortatione castitatis*: Kap. 1 und ff.; ders., *De monogamia*.
- 71 Taylor, T. (1612). *A Commentarie upon the Epistle of St. Paul Written to Titus*: 6 (nach OED 1989).
- 72 Siebertus Gemblacensis (11. Jh.). *Vita Wicberti Gemblacensis* (ed. G.H. Pertz, 1848, 507-516): 508.
- 73 Petrus Cantor (12. Jh.). *Summa quae dicitur Verbum abbreviatum (textus conflatus)*: I, 27.
- 74 Sacerius, E. (1538). *Loci aliquot commvnes et theologici* (Common Places of Script, übers. v. R. Taverner, London 1538): ccxiv.
- 75 Madan, M. (1780). *Thelyphthora*: Or, A Treatise on Female Ruin, vol. 2: 90.
- 76 Arnobius maior (4. Jh.). *Adversus nationes* (ed. C. Marchesi, 1953): VI, 6.
- 77 Grotius, H. (1680). *De jure belli ac pacis libri tres*: 177 (Notae in Lib. III, Cap. V, §III).
- 78 Lawrence, W. (1680). *Marriage by the Morall Law of God*, vol. 1: 105.
- 79 Madan (1780): I, 296.
- 80 Madan (1780): II, 90.
- 81 Wolff, C. (1747). *Jus naturæ methodo scientifica pertractatum*, Bd. 7: 194.
- 82 Linné, C. von (1735). *Systema naturae*.
- 83 Linné, C. von (1736). *Fundamenta botanica*: 34; ebenso in: ders. (1747). *Fundamenta botanica*: 29; ders. (1751). *Philosophia botanica*: 280; vgl. ders. (1736). *Bibliotheca botanica*: 44; ders. (1737). *Corollarium generum plantarum*: 13; ders. (1737). *Flora Lapponica*: 175.
- 84 Linné, C. von (1737). *Corollarium generum plantarum*: 13; ders. (1737). *Flora Lapponica*: 181; ders. (1745). *Flora Suecica*: 91; vgl. auch La Mettrie, J.O. de (1748). *Ouvrage de Penelope ou Machiavel en médecine*: 26.
- 85 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (Amoenitates academicae, Bd. 2, 1-58): 37 (§14).
- 86 Dalibard, T.F. (1749). *Floræ parisiensis prodromus*: lii.
- 87 White, G. of Selbourne (1770). *To Pennant*: xxix (nach OED 1989).
- 88 Pennant, T. (1773). *Genera of Birds*: xvii.
- 89 Mudie, R. (1834). *The Feathered Tribes of the British Islands*, vol. 1: 24.
- 90 Virey, J.J. (1835). *Philosophie de l'histoire naturelle*: 326.
- 91 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 269; noch nicht in: Günther, A.C.L.G. (ed.) (1867). *Record of Zoological Literature* 4: 250; 260.
- 92 Spencer, H. (1876). *The comparative psychology of man*. *Mind* 1, 7-20: 16.
- 93 Aristoteles. *De gen. anim.* 716a.
- 94 a.a.O., 729b.
- 95 Vgl. Biersch, K. (1937). *Wesen und Entstehung des Sexus im antiken Denken*; Föllinger, S. (1996). Differenz und Gleichheit. *Das Geschlechterverhältnis in der Sicht griechischer Philosophen des 4. bis 1. Jahrhunderts v. Chr.*
- 96 Vgl. Kollesch, J. (1987). Galens Auseinandersetzung mit der Aristotelischen Samenlehre. In: Wiesner, J. (Hg.). *Aristoteles. Werk und Wirkung*, 17-26; Nickel, D. (1989). *Untersuchungen zur Embryologie Galens*: 29ff.
- 97 Leuckart, R. (1853). *Zeugung*. In: Wagner, R. (Hg.). *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. 4, 707-1000: 742.
- 98 Bütschli, O. (1876). *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien*. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.* 10, 213-464.
- 99 Hartmann, M. (1909). Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. *Arch. Protistenk.* 14, 264-334.
- 100 Hartmann, M. (1925). Über relative Sexualität bei *Ectocarpus siliculosus*. Ein experimenteller Beitrag zur Sexualitätshypothese der Befruchtung. *Naturwiss.* 13, 975-980.
- 101 Hartmann, M. (1943/56). Die Sexualität. *Das Wesen und die Grundgesetzmäßigkeiten des Geschlechts und der Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich*: 121; vgl. Chen, H. (2003). Die Sexualitätstheorie und „Theoretische Biologie“ von Max Hartmann in der ersten Hälfte des zwanzigsten Jahrhunderts: 128.
- 102 Herder, J.G. (1784-91). *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit* (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, 1887-1909): I, 282.
- 103 Darwin, C. (1837-38). *Notebook B*. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*, 167-236: B 3-5; ders. (1868). *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols.: II, 358ff.; vgl. Churchill, F.B. (1979). Sex and the single organism: biological theories of sexuality in mid-nineteenth century. *Stud. Hist. Biol.* 3, 139-177; Cornell, J.F. (1986). Newton of the grass-blade? Darwin and the problem of organic teleology. *Isis* 77, 405-421: 413f.
- 104 Darwin, C. (1876). *The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom*.
- 105 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 97.
- 106 a.a.O.: 96.
- 107 Weismann, A. (1886). Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selections-Theorie: 29.
- 108 a.a.O.: 34.
- 109 Weismann, A. (1902/13). *Vorträge über Deszendenztheorie*, 2 Bde.: II, 173.
- 110 a.a.O.: 175.
- 111 Weismann (1886): 44.
- 112 Baur, E. (1925). Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. *Z. induct. Abstamm.- u. Vererbungsl.* 37, 107-115: 115.
- 113 Vgl. Provine, W.B. (1971). *The Origins of Theoretical Population Genetics*: 6f.

- 114 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 592.
- 115 Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection: 50.
- 116 Muller, H.J. (1932). Some genetic aspects of sex. *Amer. Nat.* 66, 118-138: 121.
- 117 Lange, E. (1982). Die biologische Bedeutung der Sexualität. *Biol. Zentralbl.* 101, 729-744: 740.
- 118 Muller, H.J. (1964). The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Res.* 1, 2-9: 8; vgl. ders. (1958). Evolution by mutation. *Bull. Amer. Math. Soc.* 64, 137-160.
- 119 Felsenstein, J. (1974). The evolutionary advantage of recombination. *Genetics* 78, 737-756: 746; Maynard Smith, J. (1978). Ökologie der Sexualität, dt. in: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.) (1981). *Öko-Ethologie*, 131-146: 131.
- 120 Hill, W.G. & Robertson, A. (1966). The effect of linkage on limits of artificial selection. *Genet. Res.* 8, 269-295; vgl. Felsenstein (1974): 744f.
- 121 Maynard Smith, J. (1971). The origin and maintenance of sex (in: *On Evolution*, Edinburgh 1972, 115-125): 118.
- 122 Goodard, M.R., Godfray, H.C.J. & Burt, A. (2005). Sex increases the efficacy of natural selection in experimental yeast populations. *Nature* 434, 636-640.
- 123 Maynard Smith, J. (1978). The Evolution of Sex: 69.
- 124 a.a.O.: 37ff.
- 125 Judson, O.P. & Normark, B.B. (1996). Ancient asexual scandals. *Trends Ecol. Evol.* 11 (2), 41-46.
- 126 Gabriel, W., Lynch, M. & Bürger, R. (1993). Müller's ratchet and mutational meltdowns. *Evolution* 47, 1744-1757.
- 127 Bernstein, H., Byers, G.S. & Michod, R.E. (1981). Evolution of sexual reproduction: importance of DNA repair, complementation, and variation. *Amer. Nat.* 117, 537-549; vgl. Michod, R.E. (1995). Eros and Evolution. A Natural Philosophy of Sex: 136ff.; Michod, R.E. & Levin, B.R. (eds.) (1988). Evolution of Sex. An Examination of Current Ideas.
- 128 Maupas, E. (1889). La rejeunissement karyogamique chez les Ciliés. *Arch. Zool. Expér.* 7, 1607-1610; vgl. Child, C.M. (1915). Senescence and Rejuvenescence; Sonneborn, T.M. (1954). The relation of autogamy to senescence and rejuvenescence in *Paramecium aurelia*. *J. Protozool.* 1, 38-53.
- 129 Smith-Sonneborn, J. (1979). DNA repair and longevity assurance in *Paramecium tetraurelia*. *Science* 203, 1115-1117.
- 130 Hamilton, W.D. (1980). Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35, 282-290.
- 131 Moritz, C. et al. (1991). Parasitic load in parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia binoei*): supports for the Red Queen hypothesis. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 244, 145-149.
- 132 Buss, L.W. (1987). The Evolution of Individuality.
- 133 Vgl. Selander, R.K. (1972). Sexual selection and dimorphism in birds. In: Campbell, B. (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man*, 180-230.
- 134 Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man*, 136-179.
- 135 Dawkins, R. & Carlisle, T.R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262, 131-133; vgl. Maynard Smith, J. (1977). Parental investment – a prospective analysis. *Anim. Behav.* 25, 1-9.
- 136 Forster, G. (1783). Johann Reinhold Forster's [...] Bemerkungen über Gegenstände der physischen Erdbeschreibung, Naturgeschichte und sittlichen Philosophie auf seiner Reise um die Welt: 150.
- 137 Linné, C. von (1735). *Systema naturae*.
- 138 Krøyer, C.C. (1762). De sexualitate plantarum ante Linnæum cognita.
- 139 Necker, N.J. de (1774). *Physiologia muscorum*: 113.
- 140 Necker, N.J. de (1775). *Physiologie des corps organisés*: 122.
- 141 a.a.O.: 141; vgl. de Necker (1774): 132.
- 142 Lefebure des Hayès [Lefebvre des Haies] (1787). Notices concernant le bœuf-marin, autrement nommé bête à huit-écailles, ou octovalve. *Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts* 30, 209-215: 213.
- 143 P.P. (1789). [Rez. [Darwin, E.] The Botanic Garden, part II. Containing The Loves of the Plants, a Poem; with Philosophical Notes]. *Analytical Review, or History of Literature, Domestic and Foreign* 4, 29-36: 30.
- 144 Walker, J. (1788/97). Elements of Geography and of Natural and Civil History: 125; vgl. auch Anonymus (1811). [Rez. Jolyclerc, N. (1810). The Sexual System of Vegetables]. *Monthly Rev.* 65 (Appendix), 468-473: 470.
- 145 Anonymus (1790). [Kurze Nachricht]. *Magazin für die Botanik* 11, 185.
- 146 Anonymus (1792). [Rez. Fibig, J. (1791). Einleitung in die Naturgeschichte des Pflanzenreichs nach den neuesten Entdeckungen]. *Medicinisches-chirurgisches Zeitung* 1, 177-192: 187.
- 147 Schelling, F.W.J. (1799). Einleitung zu seinem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie: 216.
- 148 Anonymus (1799). [Rez. Noehden, H.A. (1797). Specimen botanicum]. *Archiv für die Botanik* 2(1), 279-281: 279; vgl. F.J.S. –r. (1805). [Rez. Vaucher, J.P. (1803). Histoire des conserves d'eaux douces]. *Jenaische allgemeine Literatur-Zeitung* 3, 129-142: 139.
- 149 Anonymus (1799): 281; vgl. auch Henschel, A.W.E.T. (1820). Von der Sexualität der Pflanzen.
- 150 Eros oder Wörterbuch über die Physiologie und über die Natur- und Cultur-Geschichte des Menschen in Hinsicht auf seine Sexualität, 2 Bde., Berlin 1823.
- 151 Vgl. Lwoff, S. (1957). *Iconographie humaine et animale du Magdalénien III – Grotte de La Marche*; Pales, L. & Tassin Saint-Péreuse, M. (1976). *Les Gravures de La Marche*, Tl. 2. Les humains; van Vilteren, V. (Hg.) (2003-04). 100.000 Jahre Sex. Liebe und Erotik in der Geschichte: 12.
- 152 Vgl. Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). *Lehrbuch der Zoologie*: 37f.; Maynard Smith, J. (1996). Interview. In: Campbell, N.A., *Biology* (dt. Biologie, Heidelberg 1997, 432-434): 433.
- 153 Hausmann, K. (1985). Subregnum: Protozoa, Einzeller. In: Siewing, R. (Hg.). *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 2. Systematik, 59-111: 66.
- 154 Pontecorvo, G. (1954). Mitotic recombinations in the genetic system of filamentous fungi. *Proc. 9th. Int. Congr.*

- Genetics 1, 192-200: 192; vgl. ders. (1956). The parasexual cycle in fungi. *Annu. Rev. Microbiol.* 10, 393-400.
- 155** Kronfeld, A. (1923). Sexualpsychopathologie: 27; vgl. auch Bleuler, E. (1916/23). *Lehrbuch der Psychiatrie*: 438.
- 156** Leeuwenhoek, A. van (1681). Brief vom 10. Dez. 1681, in: Hooke, R. (1679). *Lectiones Cutlerianae*; vgl. Harris, H. (1999). *The Birth of the Cell*: 54.
- 157** Vgl. Harris (1999): 58f.
- 158** Treviranus, G.R. (1804). Ueber die Begattung der Zoophyten. *Magazin für den neuesten Zustand der Naturkunde* 7, 21-52: 33; vgl. ders. (1805). *Biologie: oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*, Bd. 3: 320.
- 159** Müller, O.F. (1782). *Flora Danica*, XV: tab. 883 (Abb.).
- 160** Hedwig, J. (1798). *Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum Linnaei*: 220.
- 161** Roth, A.W. (1800). Bemerkungen über den innern Bau der Conserven und ihrer Vermehrungsart. *Schraders Journal für die Botanik* 2, 62-80: 67.
- 162** Müller (1782).
- 163** Vaucher, J.-P. (1803). *Histoire des conserves d'eau douce*: 3.
- 164** Ehrenberg, C.G. (1829). Szygites, eine neue Schimmelpattung, nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegungen in Schimmeln. *Verh. Ges. naturf. Freunde Berlin* 1, 98-109: 108.
- 165** Müller, J. (1833/38-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*, 2 Bde.: II, 656.
- 166** Balbiani, E.G. (1858). Note relatif à l'existence d'une génération sexuelle chez les infusoires. *J. Physiol.* 1, 347-352; ders. (1861). *Recherches sur les phénomènes sexuelles des infusoires*. *J. Physiol.* 4, 102-130; 194-220; 431-448; 465-520; Bütschli (1876); Hertwig, R. (1889). Ueber die Conjugation der Infusorien. *Abh. Königl. Bayer. Akad. Wiss. Math.-Phys. Cl.* 17, 151-233.
- 167** Vgl. Rückert, J. (1892). Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. *Anatom. Anz.* 7, 107-158: 158.
- 168** Linné, C. von (1751). *Plantæ hybridæ*: 6; ders. (1753). *Species plantarum*, 2 Bde.: II, 1027; vgl. Stearn, W.T. (1962). The origin of the male and female symbols of biology. *Taxon* 11, 109-113.
- 169** Linné, C. von [1725]. Manuskript. In: Fredbärj, T. (Hg.) (1957). *Linnaeus, Örtabok; Linnés Kopie aus: Pharmacopoea Leovardensis* (1687, 2. Aufl. 1698).
- 170** Scaliger, J.C. (1579). *M. Manilii Astronomicum*; vgl. Gouget, A.-Y. (1809/20). *Origine des lois*, Bd. 2: 388.
- 171** Salmasius, C. (1629). *Plinianae exercitationes* (Utrecht 1689): 872f.; vgl. Lippmann, E. (1919). Entstehung und Aufstieg der Alchemie, Bd. 1: 350f.; Stearn (1962): 112; jeweils mit Abbildungen.
- 172** Röse, B. (1853). *Genealogie. Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste*, Bd. 57, 336-378: 338.
- 173** Davenport, C.B. (1911). Conventional symbols for pedigree tables. *Amer. Breed. Mag.* 2, 73-74; vgl. Carr-Saunders, A.M. et al. (1913). The standardization of pedigree. *Eugen. Rev.* 4, 383-390.
- 174** Vgl. Weiss, V. (1995). Kreis und Quadrat besiegen Venus und Mars: Zur Geschichte der Symbole in Genealogie und Genetik. *Der Herold* 38, 319-323; Weigel, S. (2006). *Genea-Logik*: 45f.
- 175** Anonymus (13. Jh.). In: Steinmeyer, E. & Sievers, E. (Hg.) (1898). *Althochdeutsche Glossen*, Bd. 4: 70, 29.
- 176** Hepp, C.W. von (1763). *Einheimisch- und ausländischer wohlredender Jäger*: 346b; nach dem Deutschen Wörterbuch, Bd. 32 (Leipzig 1954): 1410.
- 177** Erhart, B. (1759). *Oeconomische Pflanzenhistorie*, Bd. 7: 86 (§43).
- 178** Plinius (1. Jh.). *Naturalis historia*: Lib. VII, Cap. 3 (34).
- 179** Bartholomeus de Glanvilla (1230). *De proprietatibus rerum* (engl. Übers. 1398/1495): 811 (XVIII, li); vgl. OED.
- 180** Vaillant, S. (1718). *Sermo de structura florum*: 26f.; vgl. Wagenitz, G. (1996). *Wörterbuch der Botanik*: 409.
- 181** Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie* (Neuchâtel 1779): 90.
- 182** Vgl. außerdem Leuckart, F.S. (1832). *Allgemeine Einleitung in die Naturgeschichte*: 57.
- 183** Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: 93f.
- 184** Wesmäl (1836). Notice sur un Ichneumon gynandromorphe. *Bulletins de l'Académie royale des sciences et belles-lettres de Bruxelles* 3, 337-341: 339.
- 185** Froriep, L.F. & Froriep, R. (1837). [Ref. Wesmäl (1837). Ueber einen gynandromorphen Schmetterling. Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 3, 324-326: 325.
- 186** Westwood, J.O. (1840). *An Introduction to the Modern Classification of Insects*, vol. 2: 318.
- 187** Lister, M. (1694). *Exercitatio anatomica in qua de cochleis maxime terrestribus & limacibus agitur*.
- 188** Chalmers, E. (1727-41). *Cyclopaedia, or An Universal Dictionary of Arts and Sciences* (nach OED 1989).
- 189** Linné, C. von (1735). *Systema naturae*.
- 190** Müller, J. (1833/38-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen*, 2 Bde.: II, 617.
- 191** Reil, J.C. & Autenrieth, J.H.F. (1815). [Register]. *Deutsches Archiv für die Physiologie* 12: 451; vgl. 105.
- 192** Knight, T.A. (1809). On the comparative Influence of Male and Female Parents on their Offspring. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 99, 392-399: 398.
- 193** Forster, T. (1817). Observations on the Casual and Periodical Influence of Particular States of the Atmosphere on Human Health and Diseases, Particularly Insanity: 47.
- 194** Fleming, J. (1822). *The Philosophy of Zoology*, vol. 1: 409.
- 195** Geddes, P. & Thomson, J.A. (1889). *The Evolution of Sex*: 49.
- 196** Carus, C.G. (1838). *System der Physiologie umfassend das Allgemeine der Physiologie*: 450.
- 197** Bayrhaoffer, K.T. (1839). *Beiträge zur Naturphilosophie*: 464.
- 198** Moench, K. (1798). *Einleitung zur Pflanzen-Kunde*: 200.
- 199** McClung, C.E. (1902). The accessory chromosome – sex determinant? *Biol. Bull.* 3, 43-84: 73.
- 200** Stevens, N.M. (1906). *Studies in spermatogenesis*.

Part II. A comparative study of heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with especial reference to sex determination. Carn. Inst. Wash. Pub. 36.

201 McClung (1902).

202 Morgan, T.H. (1903). Recent theories in regard to the determination of sex. Pop. Sci. Month. 64, 97-116; Wilson, E.B. (1905). The chromosomes in relation to the determination of sex in insects. Science 22, 500-502; vgl. Allen, G.E. (1966). Thomas Hunt Morgan and the problem of sex determination, 1903-1910. Proc. Amer. Philos. Soc. 110, 48-57.

203 Stevens, N.M. (1905). Studies in spermatogenesis with especial reference to the »accessory chromosome«. Carn. Inst. Wash. Pub. 36; dies. (1906); vgl. Brush, S.G. (1978). Nettie M. Stevens and the discovery of sex determination by chromosomes. Isis 69, 163-172.

204 Vgl. Lorenz, G. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen.

205 Mendel, G. (1870). [Brief an Nägeli vom 27.9.1870] (in: Stern, C. & Sherwood, E.R. (eds.) (1966). The Origin of Genetics. A Mendel Source Book, 94-97): 97; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 750.

206 Correns, C. (1908). Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodioecischen Pflanzen. Ber. dtsh. bot. Ges., 26, 686-701; ders. (1916). Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Sitz. Ber. Kön. Preuss. Akad. Wiss. 20, 448-477.

207 Memminger, J.D.G. (Hg.) (1824). Württembergische Jahrbücher für vaterländische Geschichte, Geographie, Statistik und Topographie, Jahrgang 1824, Heft 1: 120.

208 Riecke, L.S. (1827). Uebersicht der während der Jahre 1821 bis 1825 in Württemberg vorgekommenen Geburten nach den amtlichen Tagebüchern sämtlicher Geburtshelfer und Hebammen: xi; vgl. Düsing, C. (1884). Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 17, 593-940.

209 Graunt, J. (1662). Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index; vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 331.

210 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 263ff.

211 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 142f.

212 Cobb, J.A. (1914). The problem of the sex ratio. Eugen. Rev. 6, 157-163.

213 Düsing (1884).

214 Vgl. Edwards, A.W.F. (1998). Natural selection and the sex ratio: Fisher's sources. Amer. Nat. 151, 564-569.

215 Hamilton, W.D. (1967). Extraordinary sex ratios. Science 156, 477-488.

216 Wilson, D.S. (1983). The group selection controversy: history and current status. Annu. Rev. Ecol. Syst. 14, 159-187.

217 Colwell, R. (1981). Group selection is implicated in the evolution of female-biased sex ratios. Nature 290, 401-404; Wilson, D.S. & Colwell, R. (1981). Evolution of sex ratios in structured demes. Evolution 35, 882-897.

Literatur

Cole, F.J. (1930). Early Theories of Sexual Generation.

Churchill, F.B. (1979). Sex and the single organism: biological theories of sexuality in mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 3, 139-177.

Farley, J. (1982). Gametes and Spores. Ideas About Sexual Reproduction, 1750-1914.

Michod, R.E. & Levin, B.R. (eds.) (1988). Evolution of Sex. An Examination of Current Ideas.

Michod, R.E. (1995). Eros and Evolution. A Natural Philosophy of Sex.

Mooney, S.M. (1995). H.J. Muller and R.A. Fisher on the evolutionary significance of sex. J. Hist. Biol. 28, 133-149.

Gewebe

›Gewebe‹ ist eine Ableitung von ›weben‹ und hat sich als biologischer Begriff aufgrund der äußeren Ähnlichkeit der natürlichen Zellschichten mit künstlich gewobenen Stoffen entwickelt. Der Vergleich zwischen der Struktur des Baumaterials organischer Körper und der Bestandteile gewobener (und gesponnener) Stoffe findet sich schon in der Antike (im Corpus Hippocraticum).¹

Wortgeschichte

Der lateinische Ausdruck ›tela‹ wird seit dem 16. Jahrhundert auf biologische Strukturen bezogen, zunächst auf spezielle anatomische Elemente, wie die Wand der Blutgefäße (Vesal 1537; vgl. Abb. 199).² Der Ausdruck wird anfangs als Metapher unter Bezug auf Spinnengewebe verwendet (Vesal 1543: »araneorum telâ manifestò persimilem«³) und erscheint noch nicht in terminologischer Regelmäßigkeit, sondern nur sehr vereinzelt. Auch die vergleichenden Anatomen M. Malpighi und N. Grew gebrauchten den Ausdruck im späten 17. Jahrhundert nur wenig (regelmäßiger erscheint dagegen ›textura‹, z.B. Malpighi 1675: »fibrarum texturâ«⁴). ›Tela‹ findet sich erst im 18. Jahrhundert häufiger. So erscheint es wiederholt in J. Swammerdams 1737–38 mit einer lateinischen Übersetzung herausgegebenen ›Bybel der Natuure‹.⁵ Ein fester Terminus ist der Ausdruck in H. Boerhaaves ›Praelectiones academicae‹, die in den 1740er Jahren von A. von Haller herausgegeben werden; zu einem stehenden Begriff wird dabei insbesondere der Ausdruck ›zelliges Gewebe‹ (1740: »cellulosa tela«⁶; s.u.).

Das deutsche Wort ›Gewebe‹ taucht in seiner biologischen Bedeutung zuerst in den ersten Jahrzehnten des 18. Jahrhunderts auf. Anfangs ist die Verwendung metaphorischer Natur, so in C.F. Richters Abhandlung vom ›Leibe und natürlichen Leben des Menschen‹ von 1705: »o Mensch/ bilde dir damit nichts ein/ daß du einen fleischernen Leib hast/ sondern betrachte/was du nach deinem Leibe bist/ eine mit Wasser temperirte und vereinigte Erde oder Schleim/ welcher in eine gewisse Form/ in lauter Röhren und Faden/ wie Spinnen-Gewebe subtil und künstlich zusammen getrieben/ und in gewisse Glieder gebildet worden/ welche nur nach dem Ansehen und Gefühl von einander unterschieden sind/ aber doch alle aus

Faser (Woyt 1709) 94
Gewebe (Wolff 1725) 91
Histologie (Meyer 1819) 95

einer Materie bestehen«⁷ (vgl. auch Bontekoe 1688: »das Gewebe der Spannaden«⁸).

In eigentlicher Rede und aufbauend auf empirischen Untersuchungen verwendet zwanzig Jahre später C. Wolff in seiner Schrift über den ›Gebrauch der Theile in Menschen, Thieren und Pflanzen‹ das Wort: »Dünne Fäserlein geben ein zartes Gewebe«⁹; »Es können die flechsernen Fäserlein noch einen Nutzen haben, wenn sie gleich zur Verkürzung nichts beytragen. Da durch sie die fleichernen Fasern als wie ein Gewebe durch schossen werden; so halten sie dieselben in ihrer Ordnung neben einander«.¹⁰

Mitte des Jahrhunderts erscheint der Ausdruck in den Übersetzungen lateinischer Schriften von u.a. T. de Borden¹¹ und A. von Haller (›Zellgewebe‹; s.u.).¹² K. Sprengel spricht 1802 von einem »Zellgewebe« der Pflanzen.¹³ D.H.F. Link differenziert das Gewebe junger Pflanzen 1805 in »blasenförmiges Gewebe (contextus vesiculosus)«, »fasriges Gewebe (contextus floccosus)« und »fädiges Gewebe (contextus filamentosus)«¹⁴. Im Anschluss an X. Bichat wird das Wort ›tissue‹ offenbar erst 30 Jahre nach Erscheinen seiner Gewebelehre ins Englische übernommen.¹⁵

Antike: Gewebe als gleichteilige Gebilde

Die Unterscheidung von Geweben und Organen vollzieht der Sache nach schon Aristoteles. Er stellt sich den Aufbau der Lebewesen in verschiedenen Hierarchieebenen geordnet vor. Auf der untersten Ebene bestehen sie aus den vier *Elementen* (Feuer, Erde, Wasser, Luft); diese ergeben in verschiedenen Zusammensetzungen die gleichteiligen (homoio-meren) Gebilde (Blut, Fleisch, Knochen etc.), die nach heutiger Vorstellung den *Geweben* entsprechen; und diese setzen sich weiter zu den ungleichteiligen Gliedern, d.h. den *Organen* des Körpers zusammen (Auge, Nase, Finger, Hand, Arm etc.).¹⁶ Bei Aristoteles umfasst die mittlere Strukturebene der Gewebe also ebenso feste wie flüssige Körperbestandteile. Seit der Antike ist bekannt, dass die verschiedenen Gewebearten (z.B. Muskeln, Sehnen, Knochen) einen charakteristischen Feinbau aufweisen. In der Spätantike tritt die Betrachtung der Gewebe im Sinne fester Körperbestandteile zugunsten der flüssigen Komponenten zurück. Von Galens Physiologie bis in die Frühe Neuzeit stehen *Säftelehren* im Zentrum der Analyse organischer Körper: Physiologische Prozesse werden ausgehend von den verschiedenen Qualitäten der Säfte gedeutet.

Ein Gewebe ist eine anatomisch einheitliche und meist zusammenhängende Struktureinheit von mehrzelligen Organismen, die aus in gleicher Weise differenzierten, d.h. strukturell und funktional gleichen Zellen besteht.

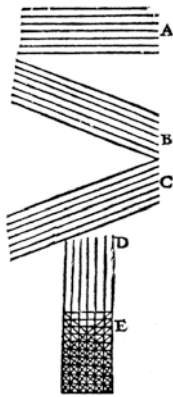


Abb. 199. Gewebe aus übereinander gelagerten Fasern in der Venenwandung. Den in verschiedene Richtungen orientierten Fasern wird eine unterschiedliche Funktion zugeschrieben (Anziehung und Speicherung der Nahrung sowie Ausscheidung der Abfallstoffe). Unter dem Einfluss von Fallopius erklärt Vesal die Gewebe in den Venenwandungen später für eine bloße Einbildung (aus Vesal, A. (1543). *De humani corporis fabrica*: Tab. 46).

Mittelalter und Frühe Neuzeit

In der mittelalterlichen Tierkunde taucht das lateinische Wort, das später Gewebe bezeichnet, (»tela«; abgeleitet aus lat. »texere« »weben«) in der Bedeutung »Membran (in dem Körper eines Tiers)« auf.¹⁷ In einer spezielleren als der heutigen Bedeutung bildet sich der Begriff in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts heraus. Er bezieht sich seit dieser Zeit auf ein Geflecht von *Fasern*, die allgemein als die Strukturelemente der festen Körperbestandteile gelten (s.u.). Nach den französischen Ärzten J. Fernel und J. Riolan sind die Fasern lang gestreckte Strukturen, die dem Körper seine Festigkeit verleihen (s.u.). Das Geflecht, das aus der Überkreuzung verschiedener Fasern entsteht, wird darauf aufbauend als eine weitere Einheit gesehen – eben das Gewebe. Grafisch dargestellt findet sich ein solches Geflecht bereits in A. Versals Anatomie für die Wandung von Venen (vgl. Abb. 199).¹⁸ Vesals Schüler G. Fallopio nennt diese geflochtene Struktur eine *Textur* (»textura«) und untersucht sie näher¹⁹; er vergleicht sie auch mit dem Netzwerk (»tela«) einer Spinne²⁰. Die Bildung der Gewebe ist nach Fallopio die dritte Funktion der Fasern, die neben der Ermöglichung von Bewegung und Transport steht. Fallopio gilt mit seinen Untersuchungen als der eigentliche Begründer der Lehre von den Geweben. Sein Schüler Hieronymus Fabricius ab Aquapendente bezieht das Konzept des Gewebes in erster Linie auf Muskeln und baut das Bild des Ge-

webes aus, indem er die Fachausdrücke der Weber, »Kette« und »Schuss«, verwendet.²¹

18. und 19. Jahrhundert

In der Mitte des 18. Jahrhunderts etabliert sich der Terminus *zelliges Gewebe* (»tela cellulosa«). Gemeint ist damit nicht der allgemeine Ausdruck für ein Gewebe, wie er erst später verwendet wird, sondern allein eine besondere Form des lockeren, mit Zwischenräumen durchsetzten Gewebes. F. Ruysch prägt zunächst für das Fettgewebe die Bezeichnung »membrana cellulosa«.²²

A. von Haller spricht in seiner Physiologie des menschlichen Körpers von 1747 dann von einem *zelligen Gewebe* (»tela cellulosa« im lateinischen Original²³; »Zellgewebe« in der deutschen Übersetzung von 1788²⁴). Das zellige Gewebe bezieht sich bei von Haller bis zu seinen Nachfolgern in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts in erster Linie auf das Bindegewebe.²⁵ Die Bezeichnung rührt von der nicht mikroskopisch, sondern makroskopisch sichtbaren kammerartigen Gliederung des Gewebes. In der Physiologie Hallers ist das zellige Gewebe die dritte fundamentale Untereinheit der tierischen *Faser* (s.u.), die für ihn insgesamt das Grundelement des Tierkörpers darstellt. Das zellige Gewebe steht bei Haller neben den zur Irritabilität fähigen Muskelfasern (»fibra muscularis«) und den für die Sensibilität zuständigen Nervenfasern (»fibra nervosa«). Im Gegensatz zu den beiden letzten, funktional spezialisierten Gewebetypen bildet das Zellgewebe eine Art Grundstruktur, der unter anderem die Aufgabe der Füllung und Stützung des Körpers zukommt.

Durch den Gebrauch bei Haller verbreitet sich der Ausdruck in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts; so erscheint er 1751 als französisches Wort (»tissu«) und unter Verweis auf Haller in der *Encyclopédie*.²⁶ Auch Monografien zu einzelnen Geweben erscheinen bereits in dieser Zeit.²⁷ Alternativ zu dem Ausdruck »Gewebe« wird Mitte des 18. Jahrhunderts von *Netzen* oder *Netzwerken* gesprochen. So stellen für C. de Bonnet die organisierten Körper insgesamt ein Gewebe dar, das Netzwerken ähnelt: »Les corps organisés sont des tissus plus ou moins fins, des ouvrages à réseaux.«²⁸ Den Ausdruck »Gewebe« (»tissu«) bezieht Bonnet daneben auch auf seine Art, Texte zu verfassen.²⁹

Als der eigentliche Begründer der Gewebelehre gilt aber X. Bichat. Er entwickelt im Jahr 1800 eine allgemeine Theorie der Gewebe, in der er 21 verschiedene »Systeme« von Geweben für den menschlichen Körper unterscheidet (vgl. Tab. 111).³⁰ Jedes Gewebe weist nach Bichat spezifische und konstante

Eigenschaften auf; er vergleicht die Gewebe daher mit den Elementen der Chemie. Die Unterschiedlichkeit der Gewebe beruht nach Bichat auf ihrer jeweils verschiedenen Organisation.³¹ Bichat nimmt zwar eine Lebenskraft an und ist insofern ein Vitalist. Mit seiner Lehre differenzierter Gewebe leistet er aber auf der anderen Seite einen entscheidenden Schritt für die »Fragmentierung« oder »Dezentralisation der Lebenskraft«³² (Bernard 1875: »décentralisant la vie«³³) und damit für die Überwindung des $\uparrow$ Vitalismus. Der methodische Nutzen dieser Dezentralisation liegt in der damit gewonnen Möglichkeit der physiologischen Untersuchung von isolierten Geweben. Spezifische, aber charakteristische Lebensfunktionen können an einzelnen Teilen analysiert werden, ohne immer den ganzen funktionalen Zusammenhang des Organismus in den Blick zu nehmen. Eine gewisse Ironie liegt auch darin, dass Bichat als Begründer der Gewebelehre den Gebrauch des Mikroskops zur Untersuchung der Gewebe ablehnt, die moderne Histologie sich aber gerade durch den konsequenten Einsatz mikroskopischer Techniken weiter entwickelt.

Techniken des Sichtbarmachens der Gewebe

Die Kenntnisse der Gewebe wachsen mit der Verbesserung der optischen Geräte zur Betrachtung und der chemischen Techniken zur Isolierung und Färbung der Gewebe. Die ersten Lupen, mit denen Gewebe betrachtet werden, erscheinen zu Beginn des 17. Jahrhunderts ($\uparrow$ Bakterium/Mikroskop). Präparationsverfahren zur Isolierung von Geweben unter Erhalt der Zellstruktur z.B. mit Hilfe von Mineralsäuren (*Mazeration*) werden von J.N. Lieberkühn Mitte des 18. Jahrhunderts eingeführt.³⁴ Mittel zur »Fixierung« der biologischen Strukturen werden seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eingesetzt, so von Jacobson die Chromsäure und von H. Müller das Kaliumbichromat. Wichtige Fortschritte in der Färbetechnik sind die Einführung der Karminfärbung 1849 durch P. Harting, die Hämatoxylinfärbung 1863 durch von W. Waldeyer und die Anilinfärbung im gleichen Jahr durch F.W. Benecke. Für feine Schnitte von organischen Geweben findet seit Ende des 18. Jahrhunderts das *Mikrotom* Verwendung; entwickelt wird es um 1770 von G. Adams³⁵; weite Verbreitung erfährt es nach der Beschreibung durch W. His im Jahr 1870³⁶.

Gliederung der Gewebetypen

Systematische Einteilungen der Gewebe, die auf genauen mikroskopischen Untersuchungen beruhen, entstehen seit Beginn des 19. Jahrhunderts. Eine der heutigen Grobeinteilung nahe kommende Gliederung in acht Gewebetypen schlägt C. Mayer vor.

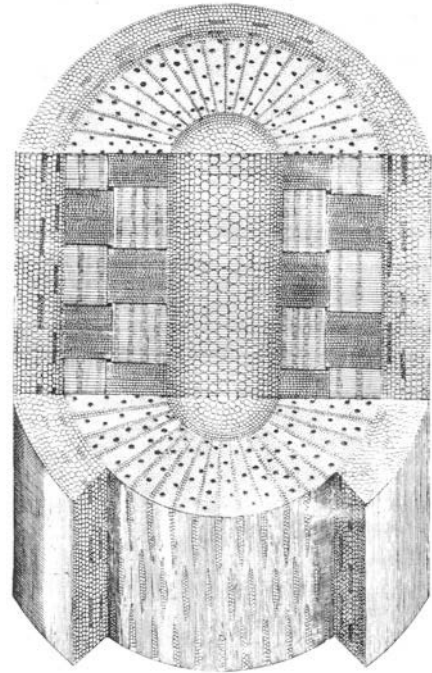


Abb. 200. Kombiniertes Längs- und Querschnitt durch den Ast eines Baums, der in schematisierter Weise die Regelmäßigkeit pflanzlicher Gewebe zeigt (aus Grew, N. (1682). *The Anatomy of Plants*: Tab. 36).

Mayer unterscheidet 1819 »Blätter-Gewebe« (z.B. Hornhaut, Oberhaut, Schleimhäute, Haare, Federn, Klauen etc.), »Zellfasergewebe« (z.B. Fetthautsystem, Knochenmarksystem), »fibröses Gewebe« (z.B. Haut der Drüsen, Milz und Niere, Hirnhaut, Bänder und Sehnen), »Knorpel-Gewebe«, »Knochen-Gewebe«, »Drüsen-Gewebe«, »Muskel-Gewebe« und »Nerven-Gewebe«.³⁷

E. Haeckel betrachtet die Gewebe 1866 als »einfache« oder »homoplastische Organe«, weil sie aus Bausteinen (Zellen) »einerlei Art« bestehen.³⁸ Er unterscheidet später bei Wirbeltieren sechs verschiedene Typen von Geweben, und zwar neben den drei Keimblättern, die er als *primäre Gewebe* oder *Epitelien* bezeichnet, drei Formen von *sekundären Geweben* oder *Apotelien*, nämlich das *Nervengewebe* (Tela nervea), *Muskelgewebe* (Tela muscularis) und *Bindegewebe* (Mesenchym). Letzteres unterteilt er weiter in die drei Formen *Stützgewebe* (Tela skeletalis), *Füllgewebe* (Tela maltharis) und *Blutgewebe* (Tela lymphoides). Nervengewebe und Muskelgewebe fasst Haeckel als *Neuromuskelgewebe* zusammen, weil es im Gegensatz zu dem Bindegewebe über kei-

1. das Zellgewebe
2. das Nervengewebe des thierischen Lebens
3. das Nervengewebe des organischen Lebens
4. das Arterien-gewebe
5. das Venengewebe
6. das Gewebe der ausdünstenden Gefäße
7. das Gewebe der einsaugenden Gefäße u. ihrer Drüsen
8. das Knochengewebe
9. das Markgewebe
10. das Knorpelgewebe
11. das fibröse Gewebe
12. das fibrös-knorplichte Gewebe
13. das Muskulargewebe des thierischea Lebens
14. das Muskulargewebe des organischen Lebens
15. das schleimichte Gewebe
16. das seröse Gewebe
17. das Synovialgewebe
18. das Drüsengewebe
19. das Hautgewebe
20. das Oberhautgewebe
21. das Haargewebe

Tab. 111. Die 21 von X. Bichat ohne Zuhilfenahme des Mikroskops unterschiedenen Gewebetypen des Menschen (aus Bichat, X. (1801). *Anatomie générale, appliquée a la physiologie et a la médecine* (dt. *Allgemeine Anatomie, angewandt auf die Physiologie und Arzneywissenschaft*, Bd. 1, übers. v. C.H. Pfaff, Leipzig 1802): 44).

ne Interzellulärsubstanz verfügt und durch Faltung und Spaltung statt durch Austreten einzelner Zellen aus dem primären Gewebe gebildet wird.³⁹

Die Gewebe der höheren Pflanzen teilt A. De Bary 1877 in sechs Gruppen, nämlich *Zellengewebe*, *Sklerenchym*, *Secretbehälter*, *Tracheen*, *Siebröhren* und *Milchröhren*. Die Zellengewebe werden weiter unterteilt in *Epidermis*, *Kork* und *Parenchym*.⁴⁰

Die Anzahl der verschiedenen Gewebe oder Zelltypen in einem Organismus wird heute vielfach als Maß der Komplexität verwendet. Die Anzahl verschiedener Zelltypen reicht von einem bei Bakterien und Einzellern über sieben bei vielen Pilzen, ca. 30 bei höheren Pflanzen, 55 bei Fliegen bis zu 120 bei den Wirbeltieren (↑Fortschritt: Abb. 149).⁴¹ Nicht alle Zellen werden allerdings einem Gewebe zugeordnet; es gibt auch Zellen, die keinem Gewebe angehören, z.B. endokretorische Zellen.

Faser

In seiner ›Schatz-Kammer medicinisch- und natürlicher Dinge‹ von 1709 führt J.J. Woyt den Ausdruck ›Faser‹ als Übersetzung des lateinischen ›fibra‹ ein und erläutert ihn auf folgende Weise: ›Fibra, ein Zäher oder Fäserlein, ist ein Theilgen des Leibes/ läng-

lich wie ein Faden/ sehr schmall und dinne/ dadurch die andere Theile verbunden und die Bewegung verursacht werden. Aus dergleichen Fasern werden fast alle Theile des Leibes zusammen gesetzt«. ⁴² Die Unterschiede zwischen den Teilen des Körpers ergeben sich nach Woyt aus ihrer Zusammensetzung aus unterschiedlichen Fasern. 1725 verwendet auch C. Wolff ebenso wie ›Gewebe‹ den Ausdruck ›Faser‹: »Die festen Theile [des Leibes von Tieren] bestehen insgesamt aus Fasern, welche man als die kleinsten Theile anzusehen hat, die man mit bloßen Augen unterscheiden kan«. ⁴³ Wolff beruft sich für diese Feststellung auf die mikroskopischen Untersuchungen A. van Leeuwenhoeks. In der zweiten Jahrhunderthälfte wird der Ausdruck u.a. in Übersetzungen der Schriften A. von Hallers verwendet (lat. ›fibra‹). ⁴⁴

Die Faser gilt seit der Antike sowohl als *Baueinheit* als auch als *Funktionselement* der Lebewesen. In den medizinischen Schriften der Antike werden langgestreckte, strangartige Gebilde, so z.B. die Sehnen zwischen den Knochen und dem Fleisch als ›Fasern‹ (griech. ›ῥίζα, ἵναξ‹; lat. ›fibra‹; verwandt mit lat. ›vis‹ ›Kraft‹) bezeichnet. ⁴⁵ Der Aristoteles-Schüler Theophrast bezieht den Ausdruck auch auf Pflanzen und benennt damit langgezogene, nicht saftführenden Struktureinheiten, die sich nicht verzweigen und den ganzen Pflanzenkörper durchziehen. ⁴⁶ In der Tieranatomie setzt sich eine scharfe Unterscheidung zwischen verschiedenen Arten der Faser erst nach Aristoteles durch. So bemüht sich der alexandrinische Arzt Herophilos, Sehnen, Nerven und Bänder gegeneinander zu differenzieren. ⁴⁷

In der durch die Säftelehre beherrschten Physiologie wird der Faser bis in die Frühe Neuzeit eine vergleichsweise geringe Aufmerksamkeit geschenkt. Sie erscheint allenfalls als Strukturelement aller *festen* Körperteile, so z.B. Mitte des 16. Jahrhunderts bei J. Fernel, der sie als das versteht, was dem Körper seinen Halt und seine Stabilität gibt – *belebt* werde die Faser aber erst durch einen ›Spiritus‹. ⁴⁸ J. Riola baut auf den Vorstellungen Fernels 1611 auf und interpretiert die Faser darüber hinaus dynamisch als Grundelement von Kontraktionsprozessen. ⁴⁹ Weiter verfolgt wird dieser Ansatz in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts von N. Stensen und A. Borelli, die auch erste Modelle zum Mechanismus der Muskelkontraktion entwickeln. ⁵⁰ Die Funktionsweise wird dabei aus der beobachteten Struktur abzuleiten versucht (und nicht umgekehrt).

Bis zum Ende des 17. Jahrhunderts wird die Faser als eines von verschiedenen Strukturelementen eines organischen Körpers verstanden. In der Physiologie des 18. Jahrhunderts wird sie dann aber zur zentralen

Baueinheit, die in allen Geweben gemeinsames Bildungselement darstellt.⁵¹ So ist es seit Ende des 17. Jahrhunderts auch verbreitet, die Faser für die eigentliche Trägerin des Lebens zu halten. Der Forscher, bei dem diese Wendung am deutlichsten wird, ist F. Glisson. Für Glisson bildet die Faser das eigentliche Element der Lebenserscheinungen; er vergleicht sie – nicht nur hinsichtlich ihrer Struktur, sondern auch im Hinblick auf ihre physiologische Bedeutung – mit der Linie in der Geometrie⁵², ein Vergleich, der später von vielen (z.B. 1731 von J.-F. Schreiber und 1757 von A. von Haller) aufgegriffen wird⁵³. H. Boerhaave erklärt die Faser in seiner Physiologie zum Element aller Gewebe; insbesondere die Nervenfasern sieht er als das eigentliche Bauelement des Körpers an, weil es keinen Teil des Körpers gebe, der nicht empfindungsfähig sei.⁵⁴ Die (Nerven-)Faser erlangt mit Boerhaave einen Status, der später dem der Zelle entspricht.

Haller unterscheidet in seiner Physiologie Mitte des 18. Jahrhunderts *Muskelfasern* (»fibra muscularis«) und *Nervenfasern* (»fibra nervosa«) (s.o.). Während erstere nach Haller zur Reizbarkeit (Irritabilität) fähig ist, ist letztere für die Sensibilität zuständig. Indem er die zentralen Fähigkeiten der Empfindung und Bewegung an jeweils spezialisierten Fasern, also materiellen Bestandteilen eines Organismus festmacht, leistet Haller einen wichtigen Beitrag zur Überwindung vitalistischer Anschauungen, die allein immaterielle Kräfte für die Lebensvermögen verantwortlich machen.

Bis das Konzept des Gewebes sich mit den Arbeiten X. Bichats zu Beginn des 19. Jahrhunderts in der Physiologie allgemein durchsetzt, werden verschiedene Einteilungsversuche der funktionsanatomischen Elemente des Tierkörpers mittels des Faserbegriffs vorgelegt. So unterscheidet etwa J.C. Reil 1796 zwischen Zell-, Knochen-, Nerven- und Muskelfasern und hält die Faser allgemein für das Grundelement des Tierkörpers, das »einfachste Organ«.⁵⁵

Histologie

Seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird die Lehre von den Geweben als »Histologie« bezeichnet. Das Wort geht auf C. Mayer zurück, der es 1819 als Lehre zur Beschreibung der organischen Gewebe einführt⁵⁶ (der älteste Nachweis für den englischen Sprachraum findet sich im Jahr 1847⁵⁷). Der Aufschwung der Histologie geht mit der Entwicklung mikroskopischer Untersuchungsmethoden der Gewebe einher. In der Botanik wird das Wort spätestens seit dem grundlegenden Werk von S. Endlicher und

F. Unger verwendet.⁵⁸ Bei E. Haeckel ist die Histologie als Untersuchung der mit bloßen Augen nicht wahrnehmbaren »Formbestandtheile« des Organismus gefasst.⁵⁹ Sie ist also zunächst eine reine Strukturlehre, insofern es um Formen, und nicht um ihre Funktionen geht.

Verschiedene Periodisierungen der Histologie sind vorgeschlagen worden. D. Boerner unterscheidet 1952 fünf Epochen: die *makroskopische* Gewebelehre von der Antike bis zum Anfang des 17. Jahrhunderts; die *mikroskopische* Epoche, die mit der Verwendung der Lupe um 1600 beginnt; die *morphologische* Phase, die das 19. Jahrhundert umfasst und in der die systematische Beschreibung der Strukturen im Vordergrund steht; das *physikochemisch-biologische* Zeitalter in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts, in der experimentelle Untersuchungen zur Genese und kausalen Wechselwirkung der Gewebe in den Vordergrund treten; und schließlich die Zeit seit dem Zweiten Weltkrieg, in der *ultramikroskopische* Methoden zur Gewebeuntersuchung Bedeutung erlangen.⁶⁰ K.E. Rothschild sieht mit Purkinjes Arbeiten aus den 1830er Jahren zur Ziliarbewegung von Zellen in unterschiedlichen Geweben den Übergang von der *Histomorphologie* zur *Histophysiologie* erreicht.⁶¹ H. Harris macht den gleichen Übergang dagegen an den Arbeiten H.R.J. Dutrochets zum Stoffwechsel von Zellen aus dem Jahr 1837 fest.⁶²

Nachweise

- 1 Corpus Hippocraticum, περί γυναικείων (in Grense-mann, H. (1982). Hippokratische Gynäkologie, 88-146): 88 (I, 13); vgl. Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol. 309, 333-460: 337f.
- 2 Vesal, A. (1537). Paraphrasis in nonum librum Rhazae: 92; vgl. Fernel, J. (1554). Medicina ad Henricum II. Galliarum Regem Christianissimum: 57.
- 3 Vesal, A. (1543). De humani corporis fabrica (1555): 440; vgl. 806.
- 4 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum: 12.
- 5 Swammerdam, J. (1737-38). Bybel der Natuure (ins Lateinische übers. v. H.D. Gaub), 2 Bde.
- 6 Boerhaave, H. (1740). Praelectiones academicae (hg. v. A. von Haller), Bd. 2: 569; vgl. 579.
- 7 Richter, C.F. (1705). Kurzer und deutlicher Unterricht von dem Leibe und natürlichen Leben des Menschen: [Vorrede].
- 8 Bontekoe, C. (1685/88). Kurtze Abhandlung von dem menschlichen Leben, Gesundheit, Kranckheit und Tod: 150.
- 9 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedancken von dem Gebrauche der Theile in Menschen, Thieren und Pflanzen: 48.
- 10 a.a.O.: 107.
- 11 Bordeu, T. von (1772). Von dem schleimichten Gewebe oder dem zellichten Werkzeuge und einigen Brustkrankheiten.
- 12 Haller, A. von (1759). Anfangsgründe der Physiologie des menschlichen Körpers, Bd. 1: 41.
- 13 Vgl. Sprengel, K. (1802). Anleitung zur Kenntniss der Gewächse.
- 14 Link, D.H.F. (1805). Grundlehre der Anatomie und Physiologie der Pflanzen.
- 15 Carlyle, T. (1831). Sartor resartus: I, 1 (nach OED 1989).
- 16 Aristoteles, De part. an. 646a, b.
- 17 Vgl. Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: 1, 125.
- 18 Vesal, A. (1543). De humani corporis fabrica (1555): 437 (lib. III); vgl. Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol. 309, 333-460: 352.
- 19 Fallopio, G. (1575). Lectiones de partibus similaribus et selectorum explicationes (Opera omnia, Frankfurt/M. 1606, Bd. 2, 96-156): 140 (tract. V, cap. 15); vgl. (1561). Observationes anatomicae.
- 20 Fallopio (1575): 126.
- 21 Hieronymus Fabricius Aquapendente, De musculis (Opera omnia anatomica ac physiologica, 1738): 392.
- 22 Ruysch, F., Thesaurus anatomicus (Opera omnia, Amsterdam 1737-38, 4 Bde.): III, Nr. 29, 2; vgl. Berg (1942): 403.
- 23 Haller, A. von (1747). Primae lineae physiologiae: 4; vgl. ders. (1757). Elementa physiologiae corporis humani: I, 19.
- 24 Haller, A. von (1788). Grundriß der Physiologie für Vorlesungen: 5 (§ 8).
- 25 Vgl. Turner, W. (1890). The cell theory, past and present. Nature 43, 10-15; 31-37: 11.
- 26 Tarin, P. (1751). Cellulaire. In: Diderot, D. & D'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 2, 807-808: 808; vgl. ders. (1753). Tissu. In: Dictionnaire anatomique.
- 27 Vgl. Bordeu, T. de (1767). Recherches sur le tissu muqueux, ou l'organe cellulaire.
- 28 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 359; vgl. Cheung, T. (2006). The hidden order of preformation: plans, functions, and hierarchies in the organic systems of Louis Bourguet, Charles Bonnet and Georges Cuvier. Early Sci. Med. 11, 11-49: 28f.
- 29 Bonnet, C. [Brief an Malvezzi vom 31.8.1773] (in: Cardinali, S. (Hg.). Biologia e religione nel Settecento Europeo. La corrispondenza tra Alfonso Bonifoli Malvezzi e Charles Bonnet, Ferrara 1998): 41.
- 30 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Bruxelles 1962): 124; ders. (1802). Anatomie générale; vgl. Elaut, L. (1969). La théorie des membranes de F.X. Bichat. Sudh. Arch. 53, 68-76.
- 31 Vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 62f.
- 32 Vgl. Berg (1942): 445.
- 33 Bernard, C. (1875). Définition de la vie. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). La science expérimentale, 149-212: 161; Schiller (1978): 68.
- 34 Vgl. Bogusch, G. (2010). Der Weg des Bluts durch das Gewebe. Gefäßpräparate von Johann Nathanael Lieberkühn, Leibarzt Friedrichs des Großen. In: Kunst, B., Schnalke, T. & Bogusch, G. (Hg.). Der zweite Blick. Besondere Objekte aus den historischen Sammlungen der Charité, 79-90.
- 35 Vgl. Anonymus (1910). An eighteenth century microtome. Journal of the Royal Microscopical Society 1910, 779-782.
- 36 His, W. (1870). Beschreibung eines Mikrotoms. Arch. mikroskop. Anat. 6, 229-232.
- 37 Mayer, C. (1819). Ueber Histologie und eine neue Einteilung der Gewebe des menschlichen Körpers: 12f.
- 38 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 298.
- 39 Haeckel, E. (1874/91). Anthropogenie: 784; ders. (1894/96). Systematische Phylogenie, Bd. 2: 41.
- 40 De Bary, A. (1877). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne: 29-234.
- 41 Bonner, J.T. (1988). The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection: 122.
- 42 Woyt, J.J. (1709). Gazophylacium medico-physicum oder Schatz-Kammer medicinisch- und natürlicher Dinge: 352.
- 43 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedancken von dem Gebrauche der Theile in Menschen, Thieren und Pflanzen: 26.
- 44 Haller, A. von (1759). Anfangsgründe der Physiologie des menschlichen Körpers, Bd. 1. Die Faser; die Gefässe;

der Umlauf des Blutes; das Herz (übers. v. J.S. Haller).

45 Vgl. Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. *Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol.* 309, 333-460: 338.

46 Vgl. Strömberg, R. (1937). *Theophrastea. Studien zur botanischen Begriffsbildung*; Berg (1942): 341.

47 Vgl. Berg (1942): 342.

48 Fernel, J. (1542/77). *Universa medicina: Physiologica* (Frankfurt/M.): 52f. (lib. IV, cap. V); vgl. Berg (1942): 350.

49 Riolan, J. (1611). *Anatome, sect. III, cap. 2: De musculorum natura*: 79; vgl. Berg (1942): 351.

50 Stensen, N. (1664). *De musculis et glandulis observationum specimen* (*Opera philosophica*, 2 Bde., Kopenhagen 1910): II, 68; 107; Borelli, A. (1685). *De motu animalium*: Taf. 8; vgl. Berg (1942): 358ff.; Grmek, M.D. (1970). La notion de fibre vivante chez les médecins de l'école iatrophysique. *Clio Medica* 5, 297-318.

51 Vgl. Berg (1942): 348.

52 Glisson, F. (1672). *Tractatus de natura substantiae energeticae seu vita naturae eiusque tribus facultatibus*: 444ff. (cap. XXXI); 460ff. (cap. XXXII); vgl. Berg (1942): 388.

53 Schreiber, J.-F. (1731). *Elementorum medicinae physico-mathematicorum*, Bd. 1: 182; Haller, A. von (1757). *Elementa physiologiae corporis humani*, Bd. 1: 2; vgl. Berg (1942): 409ff.

54 Boerhaave, H. (1730). *Institutiones medicae*: 135 (§ 301); 197 (§ 440).

55 Reil, J.C. (1796). *Von der Lebenskraft* (Leipzig 1910): 22.

56 Mayer (1819); vgl. Heusinger, C.F. (1822). *System der Histologie, Erster Theil: Histographie, Erstes Heft. Einleitung oder Allgemeine Histologie*.

57 Vgl. OED 1989.

58 Endlicher, S. & Unger, F. (1843). *Grundzüge der Botanik*: 7.

59 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 43.

60 Boerner, D. (1952). *Wege der Histologie. Acta Anat.* 14, 179-215.

61 Rothschuh, K.E. (1971). *Von der Histomorphologie zur Histophysiologie*. In: Kruta, V. (ed.). *J.E. Purkyně, 1787-1869*, 197-211.

62 Dutrochet, H.R.J. (1837). *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, 2 Bde.; vgl. Harris, H. (1999). *The Birth of the Cell*: 92.

Literatur

Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. *Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol.* 309, 333-460.

Boerner, D. (1952). *Wege der Histologie. Acta Anat.* 14, 179-215.

O'Rahilly, R. (1958). Three and one half centuries of histology. *Irish J. med. Sci.* 1958, 288-292.

Hughes, A. (1959). *A History of Cytology*.

Watermann, R. (1964). *Vom Leben der Gewebe. Der Weg von der antiken Atomistik über die Zellenlehre bis zur modernen Molekularbiologie*.

Bracegirdle, B. (1977). The history of histology. A brief survey of sources. *Hist. Sci.* 15, 77-101.

Gleichgewicht

›Gleichgewicht‹ ist eine Lehnübersetzung des 17. Jahrhunderts zu dem französischen ›équilibre‹ und dem lateinischen ›aequilibrium‹ (von lat. ›aequus‹ ›gleich‹ und ›libra‹ ›Waage, Pfund‹).

Der allgemeine naturwissenschaftliche Gleichgewichtsbegriff hat seinen Ursprung in der Physik und entwickelt sich dort ausgehend von den Hebelgesetzen, die im dritten Jahrhundert vor Christus von Archimedes näher bestimmt werden. In der Neuzeit begründet G. Galilei eine Methode der Zerlegung von Kräften in einzelne Komponenten und erweitert das statische Gleichgewichtsgesetz auf sich bewegende Körper.¹ B. Pascal wendet das Modell des Gleichgewichts auf unter Druck stehende Flüssigkeiten an²; und C.L. Berthollet führt es zu Beginn des 19. Jahrhunderts in die Beschreibung der Dynamik chemischer Reaktionen ein³.

Ein Gleichgewicht lässt sich abstrakt beschreiben als Ausgleich von Kräften in einem System, der das Gleichbleiben einer veränderlichen Eigenschaft des Systems bedingt. Zur Beschreibung eines Systems im Gleichgewicht gehört also zweierlei: die Konstanz einer Eigenschaft und das Potenzial ihrer Veränderung.⁴ In der Gleichgewichtszuschreibung wird einem System damit ein gewisser Freiraum der Veränderung zuerkannt, ohne dass das System bei Verlassen des Gleichgewichtszustandes ein anderes würde. Ein Gleichgewichtszustand ähnelt in dieser Hinsicht einem funktionalen Zustand (↑Funktion).

Ein Gleichgewicht stellt demnach ein Ausgleich von Komponenten eines Systems aufgrund widerstrebender Kräfte dar. Charakteristisch sind Systeme dieser Art besonders für den Bereich der Ökologie, weil für ökologische Systeme – im Gegensatz zu den in der Physiologie beschriebenen Systemen (↑Ökologie: Tab. 204) – die antagonistischen Faktoren der ↑Konkurrenz und der Räuber-Beute-Beziehung (↑Räuber) konstitutiv sind. Der moderne biologische Gleichgewichtsbegriff hat daher eine besondere Verankerung in der Ökologie. Aber auch für die Physiologie, besonders in chemischer Perspektive mit dem Konzept des *Fließgleichgewichts* (s.u.), ist der Gleichgewichtsbegriff von großer Bedeutung.

Antike: Denken in Gleichgewichten und Harmonien

Ein Denken in Gleichgewichten und Harmonien gilt als charakteristisch für die Antike.⁵ Auch auf Lebe-

Ein Gleichgewicht ist die zeitliche Konstanz von Größen innerhalb eines (dynamischen) Systems; es beruht auf dem Ausgleich von einander entgegen gerichteten Kräften.

Norm (lat.) III

Gleichgewicht (Wiener 1730) 98

dynamisches Gleichgewicht (Schelling 1798) 106

Fließgleichgewicht (Lund 1928) 106

dichteabhängige Faktoren (Smith 1935) 101

Resilienz (Holling 1973) III

Resistenz (Patten 1975) III

wesen und die organische Welt wird das Konzept des Gleichgewichts seit der Antike bezogen, und zwar besonders auf den Zustand eines gesunden Organismus. Der gesunde Organismus wird durch einen mittleren Zustand zwischen dem Zuviel und dem Zuwenig einer Größe charakterisiert; er hält nach dieser Ansicht das Gleichgewicht zwischen den Gegensätzen von z.B. Hitze und Kälte, und in ihm sind die Elemente in einer harmonischen Mischung vereint. Hippokrates kann dementsprechend die Wirkung des Arztes darin sehen, diejenige Größe, von der der Kranke zu viel hat, zu vermindern, und das, was ihm fehlt, zu vermehren.⁶

Die Vorstellung eines ökologischen Gleichgewichts in der Beziehung zwischen Räuber- und Beutepopulationen wird ebenfalls bereits in der Antike entwickelt. Schon der Satz des frühen Vorsokratikers Anaximander lässt sich in diesem Sinne deuten: »Woraus aber den seienden Dingen ihr Ursprung sei, da hinein müßten sie auch wieder vergehen nach Schicksalsfügung, denn sie müßten einander Buße zahlen und Strafe für ihre Ungerechtigkeit nach dem Richtspruch der Zeit.«⁷ Ökologisch ist dieser Gedanke wegen seiner Betonung der Wechselseitigkeit oder Gegenseitigkeit der Dinge. Indem die Ordnung der Dinge auf der Beziehung beruht, die sie zu *einander* haben, ist eine der Natur immanente Gesetzmäßigkeit behauptet. Neben diesem allgemeinen Prinzip werden in der Antike auch konkrete ökologische Beziehungen thematisiert, die ein Denken in Gleichgewichten enthalten: Herodot bemerkt, dass Organismen, die sich von Pflanzen ernähren, viele Nachkommen haben, räuberische Organismen dagegen nur wenige; langfristig könnten sich also beide Populationen im Gleichgewicht erhalten.⁸ Platon, der diesen Zusammenhang auch herstellt⁹, postuliert darüber hinaus ein allgemeines Kompensationsprinzip, nach dem jede nachteilige Eigenschaft (z.B. körperliche Schwäche) durch andere Eigenschaften (z.B. Schnelligkeit) ausgeglichen werde, so dass jede Art erhalten werde¹⁰.

Aristoteles geht in seinen Schriften nur sehr vereinzelt auf ein ökologisches Gleichgewicht ein, und diese Zurückhaltung ist als Grund dafür gewertet worden, dass auch die nachfolgenden Jahrhunderte

das Konzept nicht präzise ausarbeiten.¹¹ Allein an einer Stelle weist Aristoteles darauf hin, dass die Organismen aller Arten sich unendlich vermehren würden, wenn alle der von ihnen gelegten Eier sich auch entwickelten.¹² Die niedrige Vermehrungsrate der Löwen, die Herodot als Grund für das Gleichgewicht zwischen Löwen- und Beutepopulation anführt, wertet Aristoteles allein als Erklärung für den Grund der Seltenheit von Löwen.¹³

Verbreiteter ist die Vorstellung eines Gleichgewichts in der Stoa. Cicero zählt viele Eigenschaften der Lebewesen auf, die für ein Gleichgewicht in der Natur sorgen und die er als Ausdruck einer Vorsehung und Weisheit der Natur (»opera providae sollicitisque naturae«) interpretiert.¹⁴ Ausdrücklich von einem Gleichgewicht in der Natur spricht auch Seneca: »Die Natur überwacht ihre Bestandteile, als ob sie auf einer Waage lägen, damit die Welt nicht durch Störung der inneren Verhältnisse aus dem Gleichgewicht [aequitate] kommt.«¹⁵ Insgesamt lässt sich die antike Vorstellung eines Gleichgewichts der Natur in direkter Analogie zu der Ordnung der gesellschaftlichen Welt des Menschen durch Gesetze und moralische Prinzipien (z.B. der Gerechtigkeit) interpretieren – mit dem strategischen Gewinn der Legitimation der sozialen Ordnung durch die natürliche.¹⁶

Renaissance und Frühe Neuzeit

In der Renaissance wird die antike Gleichgewichts- und Harmonievorstellung vom gesunden Lebewesen aufgenommen. Leonardo vergleicht den Organismus mit dem Weltall, nennt den Menschen einen Mikrokosmos und ist der Ansicht, die Seele und die Gesundheit bestehe in der Harmonie der Teile (»Non sai tu che la nostra anima è composta di armonia«).¹⁷ In Auseinandersetzung mit den materialistischen Anschauungen der physischen Welt in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts (von z.B. Hobbes und Descartes) bilden sich Vorstellungen von einem göttlich geordneten Gleichgewicht der Natur in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts. An Platon, Plotin und christliche Lehren schließt R. Cudworth, der Neuplatonist aus Cambridge, an, wenn er die Symmetrie und Harmonie des Kosmos als eine lebendige Maschine beschreibt: »there is Interior Symmetry and Harmony in the Relations, Proportions, Aptitudes and Correspondencies of Things to one another in the Great Mundane System, or Vital Machine of the Universe, which is all Musically and Harmonically composed.«¹⁸

Auch J.B. van Helmont bringt Mitte des 17. Jahrhunderts das Bild des Organismus als eines harmonischen Systems aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen gegen eine rein mechanische Betrachtung

der Lebewesen in Stellung.¹⁹ Verbreitet ist es im 17. Jahrhundert allerdings, die Ordnung und Harmonie in einem Organismus auf ein zentrales steuerndes Prinzip zurückzuführen (bei van Helmont den *archeus*; ↑Regulation). Für die Erklärung des Körpergleichgewichts ist also die Vorstellung der Unterordnung der Organe unter das Regiment einer zentralen Kraft bestimmend (↑Vitalismus), nicht das Mit- und Gegeneinander mehrerer Kräfte.²⁰ Nur ansatzweise dient die Gleichgewichtsvorstellung als Grundlage zur Erklärung der Einheit des ↑Organismus. Sie basiert dann entweder auf der Annahme eines Gleichgewichts der Säfte oder der Kräfte und Bewegungen in einem Körper. Für letzteres argumentiert G. Bagli-vi 1703, indem er verschiedene Fasern unterscheidet, die miteinander ein harmonisches System in einem Gleichgewicht (»aequilibrium«) bilden.²¹

18. Jh.: »Ökonomie der Natur«

Im ökologischen Kontext beschreibt W. Derham in seiner Physiko-Theologie von 1713 ein Gleichgewicht in der Welt der Lebewesen (»Balance of the Animal World«) – diese Textstelle gilt als der erste Nachweis des Wortes für die Ökologie.²² Der deutsche Übersetzer von Derhams Werk verwendet an dieser Stelle 1730 das Wort »Gleichgewicht«.²³ Dieses Gleichgewicht bezieht Derham u.a. auf den Ausgleich der Populationsgrößen: Die Zunahme einer Population werde durch den kompensatorischen Zuwachs einer anderen Population (z.B. der Räuber oder Konkurrenten) wieder ausgeglichen. Zwar wird diese Einrichtung der Welt als das Ergebnis der Schöpfung eines weisen Gottes gesehen – die wechselseitige Abhängigkeit der Gegenstände in der Natur macht das Gleichgewicht aber auch zu einer Eigenschaft, die die organische Natur objektiv kennzeichnet.

Besonders deutlich wird dies bei R. Bradley, wenn er 1721 die gegenseitige Abhängigkeit der Lebewesen in ökologischen Systemen feststellt: »all Bodies have some Dependence upon one another; and [...] every distinct Part of Nature's Works is necessary for the Support of the Rest; and [...] if any one was wanting, all the rest must consequently be out of Order.«²⁴ Bradley legt dabei besonderes Gewicht auf die Bedeutung der Räuber für das Gleichgewicht der Natur: Er beobachtet die Populationsexplosion von Raupen auf einem Rübenfeld, nachdem die Bauern die Vögel von ihrem Feld entfernten, in der Meinung, sie würden den Schaden verursachen.²⁵

C. von Linné interpretiert Mitte des 18. Jahrhunderts das organische Gleichgewicht mittels des Konzeptes einer *Ökonomie der Natur* (»oeconomia naturae«)²⁶ (↑Ökologie) – und liefert damit einen

Beitrag zur weiteren Säkularisierung des Gleichgewichtsgedankens, d.h. seiner Befreiung aus einem kreationistisch-intentionalen Kontext. Das Gleichgewicht in der Natur erklärt Linné über verschiedene Mechanismen der Populationsregulation, z.B. über ein Kompensationsprinzip, dem zufolge die kleinen, vielen Räubern zur Beute fallenden Organismen über eine besonders große Fortpflanzungsrate verfügen, oder über das Prinzip einer räubervermittelten Koexistenz (der später so genannten »predator-mediated coexistence«), wonach ein Räuber das Überleben vieler Arten ermöglicht, indem er die Vertreter der dominanten Art zurückdrängt (↑Räuber).²⁷ Obwohl diese Prinzipien Mechanismen der Selbstregulation der Natur beschreiben, bleiben sie bei Linné eingebunden in ein theologisches Weltbild, nach dem die Natur von Gott harmonisch gestaltet ist.

Im Anschluss an ökologische Systemvorstellungen spricht C. de Bonnet 1764 von einer universalen Verkettung und Harmonie des Universums (»enchaînement universel ou l'harmonie de l'univers. Tout est systématique dans l'univers; tout y est combinaison, rapport, liaison, enchaînement«²⁸). Auch den Ausdruck »Gleichgewicht« verwendet Bonnet in diesem Zusammenhang (»Il regne par-tout dans la Nature un équilibre admirable. Par-tout il est des réparations qui compensent les destructions«²⁹). Das Gleichgewicht im Bereich des Organischen bezieht Bonnet u.a. auf die Auf- und Abbauprozesse von Materie im Rahmen der Ernährungsbeziehungen der Organismen (»Les végétaux & les Animaux sont [...] les grands Combinateurs des Substances élémentaires«³⁰).

G.L.L. Buffon beschreibt das Gleichgewicht der Natur in erster Linie im Sinne einer Stabilität (s.u.): Wenn eine Kraft in der Natur einen Zustand des Ungleichgewichts bewirkt (z.B. durch die starke Vermehrung einer Art), dann werde diese durch den Einsatz einer gegensteuernden Kraft kompensiert.³¹ Das Ergebnis dieser Prozesse ist nach Buffon eine weitgehende Konstanz in der Anzahl der Individuen einer Art.

A.-M.-C. de Duméril deutet am Ende des 18. Jahrhunderts das Gleichgewicht der organischen Natur (»un juste rapport et une proportion déterminée entre tous les animaux«) als Resultat eines Kampfes (»lutte continuelle de destruction«): Die Konkurrenz der Individuen um Ressourcen und Räuber-Beute-Beziehungen werden als Faktoren verstanden, die eine Stabilität von Populationen in quantitativer Hinsicht bewirken.³²

Ein organisches Gleichgewicht auf der Erde, das durch die ausgleichende Interaktion zwischen den Organismen verschiedener Arten hergestellt wird,

formuliert Ende des 18. Jahrhunderts auch J.H. Bernardin de St. Pierre: »La Nature oppose les êtres les uns aux autres, afin de produire entre eux des convenances«.³³ Sein Ansatz ist auch bemerkenswert, weil er der Auffassung ist, dieses Gleichgewicht sei durch den Menschen bedroht. Er entwickelt auf dieser Grundlage eine Kritik des Verhältnisses des Menschen zur Natur und formuliert einen Ansatz, der von der romantischen Naturphilosophie aufgenommen wird.³⁴

1802 beschreibt G.R. Treviranus ein Miteinander der Lebewesen in ökologischem Maßstab und entwickelt dabei explizit die Vorstellung des Störungsausgleichs oder der Kompensation. Treviranus ist der Ansicht, man müsse annehmen, »dass die Störung, die aus den Reaktionen eines Theils der lebenden Individuen in dem allgemeinen Organismus [d.i. der Erde] entstehen würde, durch die Reaktionen der übrigen verhindert wird«.³⁵ Jede Abweichung einer Komponente werde so durch eine Gegensteuerung »wieder gut gemacht«.³⁶

»Gleichgewicht« in der vergleichenden Anatomie

Bedeutung erlangt das Konzept des Gleichgewichts in der sich konsolidierenden vergleichenden Anatomie seit Ende des 18. Jahrhunderts. In diesem Kontext wird das Verhältnis unter den Teilen in einem Organismus als Gleichgewicht beschrieben, insofern sie korrelativ aufeinander bezogen sind: Die Veränderung des einen zieht Veränderungen anderer nach sich (↑Morphologie/Korrelation). Bereits 1791 spricht G. Cuvier von einer »notwendigen Harmonie« auf zwei organischen Ebenen: auf der Ebene der wechselseitig sich bedingenden Teile eines Organismus und auf der Ebene des Verhältnisses des ganzen Organismus zu seiner besonderen Lebensweise in einer bestimmten Umwelt: »Toute l'organisation d'un animal est en harmonie nécessaire avec sa manière de vivre«.³⁷ É. Geoffroy St.-Hilaire nennt die wechselseitige Anpassung der Teile in einem Organismus 1822 *Gleichgewicht der Organe* (»balancement des organes«).³⁸ Nach diesem Prinzip – das auch bereits J.W. von Goethe als das *Gesetz des Etats* formuliert (↑Morphologie) – ist die stärkere Ausprägung eines Merkmals stets begleitet von der Reduktion anderer Körpermerkmale.

19. Jh.: Vom Gleichgewicht zur Transformation

Trotz der weiterbestehenden Verbreitung des Gleichgewichtsgedankens am Ende des 18. Jahrhunderts vollzieht sich doch ein allgemeiner Trend von einem Harmonie- und Gleichgewichtsdanken zu einer Transformationsvorstellung. Das zeitlich parallele

Nebeneinander von organischen Elementen (Organismen oder Organen) wird aus dem zeitlichen Nacheinander einer phylogenetischen Reihe entwickelt (†Phylogenese).

In Bezug auf die Ordnung der organischen Natur kann die Evolutions- und Selektionstheorie C. Darwins Mitte des 19. Jahrhunderts in gewisser Weise als Ersetzung der seit dem 18. Jahrhundert etablierten Vorstellung der harmonischen »Ökonomie der Natur« gelten.³⁹ Für Darwin folgt die Ordnung der Natur nicht aus einem vorher entworfenen Plan, sondern ergibt sich wesentlich aus der †Konkurrenz der Organismen untereinander. Ein Gleichgewicht stellt sich in Darwins Analyse auf der Ebene der Populationen ein, weil das Potenzial zur unbegrenzten Vermehrung einer Art durch zahlreiche Kräfte (»checks«) begrenzt und ausgeglichen wird.⁴⁰ Weit von jeder Physikotheologie und universalen Harmonie entfernt, steht in Darwins Theorie die Disharmonie und das Ungleichgewicht im Zentrum der Theorie: Nicht Harmonie, sondern Konkurrenz und Kampf werden zum Mittler der Dynamik und des Fortschritts. Die Evolution und Höherentwicklung selbst beruht in Darwins Theorie auf nichts anderem als auf der ständigen Störung des Gleichgewichts durch das Wechselspiel von Variation (Innovation) und Selektion.

»Gleichgewicht« als ökologischer Begriff

Mitte des 19. Jahrhunderts wird die Gleichgewichtsvorstellung zunehmend ausgehend von ökologischen oder proto-ökologische Theorien entwickelt. Ein Gleichgewicht der Natur wird aus den Formen der Interaktion von Organismen abgeleitet. So ist H.G. Bronn 1843 der Auffassung, Pflanzen und Tiere stünden in einem Gebiet »in bestimmtem Verhältnisse der Individuen und Arten zu einander« und er beschreibt dieses Verhältnis als ein dynamisches und sich selbst regulierendes Gleichgewicht (†Regulation): »Es wird somit nicht nur jede Gegend ihre passende Fauna und Flora, sondern darin auch ein gewisses für sie geeignetes Gleichgewicht der Arten und Individuen erhalten, welches, wenn einmal zufälliges Schwanken der bedingenden Kräfte es stört, immer wieder von selbst zurückkehren wird.«⁴¹

Zu einem zentralen biologischen Konzept, das gleichzeitig mit der Begründung einer eigenständigen biologischen Teildisziplin eng zusammenhängt, wird der Begriff des Gleichgewichts im letzten Drittel des 19. Jahrhunderts. Für den deutschen Kontext spielen dabei die Arbeiten des Meeresbiologen K. Möbius, die von Untersuchungen der Austermbiozönose ausgehen (†Biozönose), eine wichtige Rolle. Möbius konzipiert eine Biozönose als ganzheitliches Gefüge

aus einer Vielzahl von Komponenten, das sich analog zum homöostatischen Gleichgewicht eines Organismus in einem »biocönotischen Gleichgewicht« befindet.⁴² Der Vermehrung der Organismen einer Art im »Übermaß« wird nach Möbius' Vorstellungen durch einen kompensatorischen Ausgleich, vermittelt über die Wirkung »biocönotischer Kräfte«⁴³, entgegengewirkt.

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts gewinnt der Gleichgewichtsbegriff besonders im Rahmen von organismischen Konzeptionen von Gemeinschaften innerhalb der sich konstituierenden Ökologie an Bedeutung. Einflussreich ist das Verständnis von Pflanzengesellschaften in enger Analogie zu Organismen durch den Botaniker F. Clements.⁴⁴ Ebenso wie das Reifestadium in der Entwicklung eines Organismus ist auch die Sukzession in einer Pflanzengemeinschaft nach Clements auf einen konstanten und stabilen Gleichgewichtszustand ausgerichtet (den »Klimax«; †Entwicklung). Clements' Thesen finden bei einigen Ökologen Unterstützung (†Biozönose), und seine Vorstellungen eines ökologischen Gleichgewichts sind auch für die Etablierung des Ökosystembegriffs von Bedeutung, insofern spätere Ökologen das Konzept der *Homöostase* auf den Zustand eines Ökosystems anwenden (†Regulation).⁴⁵ Von anderer Seite werden Clements' Vorstellungen aber grundsätzlich abgelehnt, u.a. mit dem Argument, es gebe kein Gleichgewicht in der Natur (»the ›balance of nature‹ does not exist«⁴⁶), weil die Populationsgrößen einer ständigen Schwankung unterworfen seien.

Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts ist die Gleichgewichtsvorstellung für die Konzipierung ökologischer Systeme aber allgemein konstitutiv. Die Annahme des Gleichgewichts rechtfertigt überhaupt erst die ökologische Perspektive. Deutlich wird dies etwa bei R.H. Francés Ausführungen über die »Harmonie in der Natur« von 1926: »Die Harmonie der Gestaltung und des Geschehens ist der feste Rahmen, in den alles Leben eingespannt ist. Der Ausgleich wird unter allen Umständen gewahrt und immer wieder hergestellt. Unbeschränkt und ehern waltet über allem Lebendigen das Gesetz der Harmonie, das hier stets ein Gesetz des Ausgleichs ist.«⁴⁷ Alles Lebendige ist nach Francé durch ein Streben nach Harmonie, eine *Harmonoklise*, ausgezeichnet; die Welt insgesamt stelle ein »Ausgleichssystem« dar.

»Dichteabhängige Faktoren«

In der weiteren Diskussion ermöglicht es die Unterscheidung von *dichteunabhängigen* und *dichteabhängigen Faktoren* in der Beeinflussung der Größe einer Population, die Art der Stabilität von Popu-

lationen darzustellen. Der Sache nach wird diese Unterscheidung bereits 1911 von L.O. Howard und W.F. Fiske in der Terminologie von *katastrophischen* (»catastrophic«) und *fakultativen* (»facultative«) Mortalitätsfaktoren gemacht.⁴⁸ H.S. Smith ersetzt den Ausdruck »fakultativ« 1935 durch *dichteabhängig* (»density-dependent mortality factors« oder kurz »density-dependent factors«) und versteht darunter solche Einflussgrößen auf die Größe einer Population, die mit zunehmender Populationsdichte ihren wachstumsbegrenzenden Einfluss vergrößern.⁴⁹

Mit dieser Terminologie kann selbst dann von einem Gleichgewicht gesprochen werden, wenn trotz Schwankungen der Populationsgröße diese wesentlich durch dichteabhängige Faktoren kontrolliert wird (z.B. durch ↑Konkurrenz und ↑Räuber), weil damit jede Veränderung der Populationsgröße durch eine kompensierende Gegensteuerung ausgeglichen werden kann.⁵⁰ Ein Gleichgewicht muss somit nicht mehr in der Konstanz einer Größe (z.B. einer Populationsgröße) bestehen, sondern kann vielmehr als Mechanismus der Kompensation einer Störung verstanden werden, also als ein *dynamisches Gleichgewicht* (s.u.).⁵¹ Von einigen Autoren werden daher die Konzepte des »Gleichgewichts« und der »Reguliertheit« einer Population weitgehend gleichgesetzt (Turchin 1995: »being regulated and having an equilibrium is one and the same thing«⁵²). Ein Gleichgewicht besteht dann einfach im Vorliegen eines Mechanismus der Rückkehr zu einem Ausgangszustand nach Störungen.

Besonders A.J. Nicholson und H.S. Smith weisen in den 1930er Jahren darauf hin, dass die langfristige Konstanz und der Erhalt einer Population nicht über dichteunabhängigen Faktoren, sondern allein über die dichteabhängigen Faktoren erfolgen können.⁵³ Ohne den Einfluss dichteabhängiger Faktoren werde eine Population entweder unbeschränkt wachsen oder schrumpfen – eine genaue Kompensation des Populationswachstums durch störende Umwelteinflüsse ohne Dichteabhängigkeit könne sich sonst nur als glücklicher Zufall ergeben, so fasst Nicholson sein Argument 1957 zusammen.⁵⁴ Der Streit um die Bedeutung der dichteabhängigen Faktoren in der Kontrolle natürlicher Populationen entbrennt heftig seit Ende der 1940er Jahre. Auf der einen Seite wird dabei für eine große Bedeutung dieser Faktoren argumentiert, und es werden natürliche Gemeinschaften als homöostatische Systeme begriffen (Allee et al. 1949)⁵⁵, auf der anderen Seite wird der entscheidende Einfluss abiotischer, dichteunabhängiger Faktoren für natürliche Populationen (besonders von kleinen Organismen wie Insekten) betont (Andrewartha & Birch 1954)⁵⁶.

Ein Versuch zur Lösung dieses Streits liegt in der Differenzierung zwischen Faktoren der *Determination* und der *Regulation* von Populationsgrößen. Unter den Faktoren der Determination werden solche Prozesse zusammengefasst, die das Niveau einer Populationsgröße festlegen. Die Regulation bezieht sich demgegenüber auf die Einflussgrößen, die die Populationsgröße auf diesem Niveau durch Rückkopplungsmechanismen stabilisieren. Während die Determination in dichteunabhängigen Faktoren besteht (z.B. durch das Klima oder die Verfügbarkeit geeigneter Nistplätze), beruhen die Mechanismen der Regulation auf dichteabhängigen Faktoren. Regulationen führen dazu, dass eine Population wächst, wenn sie klein ist, und schrumpft, wenn sie groß ist. Die dichteabhängigen Größen der Regulation bewirken also eine Kompensation des Populationswachstums durch begrenzende Faktoren und begründen einen Regelkreis, der analog zu den innerorganismischen Regelkreisen modelliert werden kann, eine »Rückwirkung der Populationsdichte auf sich selbst« (Wilbert 1962) (↑Regulation: Abb. 431).⁵⁷ Der Terminus »Determination« in diesem Zusammenhang wird 1962 von H. Wilbert⁵⁸ im Anschluss an M.E. Solomon (1949)⁵⁹ eingeführt.

Ein viel diskutiertes Beispiel für die Differenz von Faktoren der Determination und Regulation bezieht sich auf die Rolle von pflanzenfressenden Insekten (und anderen Primärkonsumenten) in Waldökosystemen: Trotz des sehr geringen Anteils an der vorhandenen Biomasse, der von den Primärkonsumenten verzehrt wird, könnten diese trotzdem der entscheidende Regulationsfaktor für die Menge der Pflanzenbiomasse sein.⁶⁰

In den 1960er Jahren wird ausgehend von mathematischen Modellierungen von Populationsschwankungen auf die Bedeutung der dichteabhängigen Faktoren verwiesen. Unter quantitativer Präzisierung der Argumente von Nicholson, Smith, Allee und anderen wird festgestellt, dass die Größen von Populationen größere als in der Natur zu beobachtende Schwankungen aufweisen müssten, wenn dichteabhängige Regulationsmechanismen keine Rolle spielen würden.⁶¹ Selbst wenn die dichteabhängigen Faktoren nur einen Bruchteil der Mortalität verursachen, werden sie trotzdem die langfristige Stabilität einer Populationsgröße bestimmen. Diese Argumentation wird allerdings von anderer Seite kritisiert: Es könne zumindest auf einer lokalen Ebene sehr wohl zu ausgeprägten Populationsschwankungen kommen; diese könnten allein durch die Integration verschiedener Populationen zu einer übergeordneten Metapopulation (wie es später heißt; ↑Population)

verdeckt sein.⁶² Aber auch wenn die lokalen Populationen in den Modellen keine dichteabhängigen Mechanismen des Populationswachstums aufweisen müssen, gilt dies doch für die Metapopulation, soll sie langfristig konstant sein.⁶³ Diese dichteabhängige Kontrollgröße muss nicht notwendigerweise Konkurrenz sein, sie ist aber doch in den meisten Fällen ein biologischer Faktor. Das einzige Argument, das gegen diese Argumentation eingewandt werden kann, lautet, dass natürliche Populationen einfach nicht in einem Gleichgewicht sind und die Zeiträume, die aufgrund stochastischer Prozesse zu einem unbegrenzten Wachsen oder Schrumpfen der Populationen führen, nicht die bisherigen Beobachtungszeiträume sind. Möglicherweise bewegen sich viele natürliche Populationen tatsächlich stochastisch und sterben aufgrund fehlender Regulationsmechanismen irgendwann aus.⁶⁴ Die bisherigen empirischen Daten sprechen allerdings dagegen.

Wären die stochastischen Faktoren die ausschlaggebenden und gäbe es kein Gleichgewicht von Populationen im Sinne von dichteabhängigen Regulationsmechanismen, dann wäre in gewisser Weise die gesamte Ökologie von Populationen ihrer theoretischen Basis entzogen, wie G.H. Orians bereits 1962 bemerkt.⁶⁵

Für die meisten Ökologen spricht das empirische Faktum der weitgehenden Konstanz der Populationsgröße vieler Arten für die Wirksamkeit dichteabhängiger Regulationsfaktoren. Gerade relativ zu den Möglichkeiten der Schwankungen vor dem Hintergrund der erheblichen Überproduktion an Nachkommen bei den meisten Arten herrscht ein erstaunliches Gleichmaß (Lack 1954: »most wild animals fluctuate irregularly in numbers between limits that are extremely restricted compared with what their rates of increase would allow«⁶⁶).

Die mathematischen Modellierungen zeigen aber auch, dass nicht nur Dichteunabhängigkeit der Einflussgrößen auf die Population, sondern auch starke Dichteabhängigkeit zu einem chaotischen Verlauf der Populationsgrößen führen kann.⁶⁷

Populationsmodelle

Für die Erklärung der ↑Diversität und der ↑Koexistenz von verschiedenen Arten in einer Gemeinschaft spielen Populationsmodelle, die von einem Gleichgewicht ausgehen, im 20. Jahrhundert eine entscheidende Rolle. In diesen Modellen wird das Gleichgewicht, d.h. die Konstanz der Größe von Populationen in einer Gemeinschaft, auf

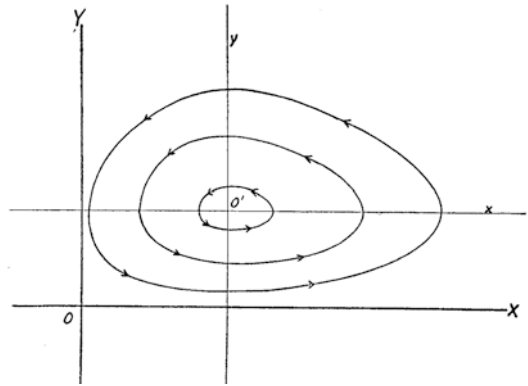


Abb. 201. Grafische Darstellung des mathematischen Modells für zyklische Schwankungen (»oscillations«) der Populationsgrößen von zwei interagierenden Arten, einem Wirt und einem Parasiten, im Phasenraum der Populationsgrößen der beiden Arten (X, Y) (aus Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 90).

einen einfachen Mechanismus der Wechselwirkung zurückgeführt. Das Mitte der 1920er Jahre unabhängig voneinander von A.J. Lotka und V. Volterra formulierte grundlegende Modell für die Interaktion von zwei Arten wird durch ein System von gekoppelten Differenzialgleichungen gegeben, in dem das Populationswachstum der einen Art jeweils in Abhängigkeit von der Populationsgröße von dieser und der anderen Art formuliert ist (↑Population).⁶⁸ Der Form nach handelt es sich bei dem Lotka-Volterra-Modell um eine einfache Erweiterung des logistischen Modells des Populationswachstums für zwei miteinander verbundene Populationen. Üben die Organismen der einen Art einen negativen Einfluss auf die Organismen der anderen Art aus (als Räuber oder Parasiten) und hängen jene aber gleichzeitig von diesen als ihrer Beute ab, dann wird das Wachstum jeder der beiden Populationen jeweils durch das der anderen begrenzt.

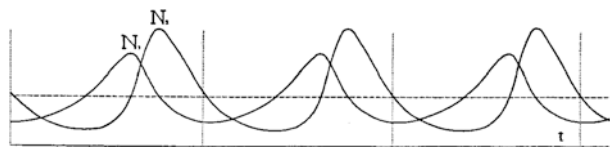


Abb. 202. Alternative grafische Repräsentation des Modells für periodische Populationsschwankungen von zwei interagierenden Arten, dargestellt als Verlauf über die Zeit. Die Populationszyklen (»periodic fluctuation of the number of individuals«) ergeben sich daraus, dass die Organismen der einen Art (N_2) die der anderen (N_1) fressen (aus Volterra, V. (1928). *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*. J. conseil internat. l'explor. mer 3, 3-51: 15).

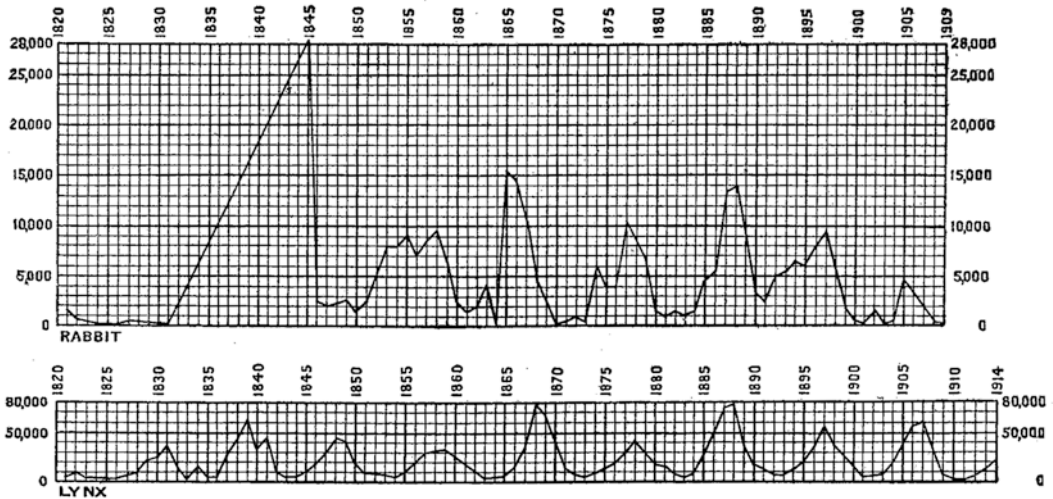


Abb. 203. Populationszyklen von Schneeschuhhasen (oben) und Luchsen im Norden Kanadas, ermittelt aufgrund der Pelze, die von der Hudson Bay Company von 1820 bis 1914 gehandelt wurden. Die beiden Zyklen weisen eine auffallend ähnliche Periodik auf, wobei die Größe der Luchspopulation ihre Maxima meist kurz nach denen der Hasenpopulation erreicht. Die Interpretation der Daten ist umstritten. Gegen die Anwendung des einfachen Lotka-Volterra-Modells spricht u.a., dass die Größe der Hasenpopulation auch in Abwesenheit von Luchsen einen zyklischen Verlauf zeigt (aus Hewitt, C.G. (1921). *The Conservation of the Wild Life of Canada*: 217).

Analoges gilt für Populationen verschiedener Arten, die um die gleiche Ressource konkurrieren.

Die Regulation der Populationsgrößen erfolgt in diesen Modellen durch dichteabhängige Faktoren, also Faktoren, die mit dem Wachstum einer Population an Einfluss zunehmen. Vor allem zwei biologische Entsprechungen dieser begrenzenden Faktoren im Modell spielen eine zentrale Rolle: Räuber-Beute-Beziehungen (einschließlich Parasiten-Wirt-Beziehungen) und Konkurrenz um Ressourcen. Diese Zweifelt beruht auf der Bedeutung, die den (Nahrungs-)Ressourcen für das Populationswachstum zugeschrieben wird. Denn in eine Ressourcenknappheit ist eine Population aus zwei Richtungen eingespannt: von Seiten der eigenen Ressourcen (z.B. der Nahrung) und von Seiten derjenigen, denen die Organismen der Population als Ressource dienen (der Räuber und Parasiten).

Aufbauend auf den klassischen Lotka-Volterra-Modellen wird bis in die 1950er Jahre davon ausgegangen, die Koexistenz von Arten in einer Gemeinschaft setze ein stabiles Gleichgewicht voraus.⁶⁹ Das Gleichgewicht drückt sich in den Modellen in der Konstanz der Populationsdichten über die Zeit aus. Die Annahme eines solchen Gleichgewichts führt zur Formulierung des *Konkurrenzausschlussprinzips*, dem zufolge in einer Gemeinschaft nicht mehr verschiedene Arten koexistieren können als begrenzende Ressourcen vorhanden sind ($\uparrow$ Koexistenz).

Gleichgewichts- und Nichtgleichgewichtsmodelle

Seit den 1960er Jahren werden allerdings Populationsmodelle formuliert, die die scharfe Version des Konkurrenzausschlussprinzips allmählich aufweichen und die Modellierung von Gemeinschaften ermöglichen, in denen Schwankungen der Populationsdichte zu einem zentralen Teil der Theorie werden: die *Nichtgleichgewichtsmodelle*. Nach diesen Modellen sind es gerade die Populationsschwankungen, die eine Koexistenz verschiedener Arten in einer Gemeinschaft ermöglichen. Möglich wird in dieser Modellierung eine Koexistenz von Arten, ohne dass eine Nischendifferenzierung notwendig ist; das klassische Konkurrenzausschlussprinzip gilt hier also nicht ($\uparrow$ Koexistenz).⁷⁰ Das Ungleichgewicht der Systeme wird einerseits auf interne Dynamiken zurückgeführt, andererseits auf äußere Einflüsse. *Störung* ($\gg$ disturbance $\ll$; $\uparrow$ Regulation) wird damit als ein nicht anomaler, sondern integraler natürlicher Faktor in vielen Ökosystemen erkannt.⁷¹ Die Analyse der Veränderung vieler Gemeinschaften zeigt, dass nicht die Kräfte, die ein Gleichgewicht bewirken, sondern häufig Zufallseinflüsse entscheidend sind. Modelle mit probabilistischen Komponenten erweisen sich in vielen Fällen daher als die angemessenen Mittel zur Beschreibung realer Interaktionen.⁷²

Diese Entwicklungen führen insgesamt zu einer Ablösung des an Gleichgewichten orientierten Den-

kens in der ↑Ökologie durch ein *Nichtgleichgewichts-Paradigma*.⁷³ Aber auch die Nichtgleichgewichtstheorien in der Gemeinschaftsökologie bleiben auf das Konzept des Gleichgewichts als organisierendes Prinzip bezogen. Ein Gleichgewicht (im Sinne der Konstanz von Populationsgrößen) gilt weiterhin als stabiler Bezugspunkt, von dem aus die Dynamik des Systems beschrieben wird. In manchen Fällen wird das System überhaupt erst identifiziert durch den Bezug auf den Gleichgewichtszustand; dieser weist dann also eine systemkonstituierende Funktion auf.

Spezifiziert sind die in der Gemeinschaftsökologie beschriebenen Systeme durch die Interaktion der Komponenten. Sie bilden nicht unbedingt ökologische ↑Kreisläufe im Sinne der Produktionsbiologie, die ein ↑Ökosystem charakterisieren. Ein gemeinschaftsökologisches System muss (im Gegensatz zu einem Ökosystem) die ökologische ↑Rolle der Produzenten und Destruenten nicht umfassen, sondern kann sich auf Interaktionen auf einer tropischen Ebene (Modelle zur Konkurrenz) oder zwei tropischen Ebenen (Räuber-Beute-Systeme) beschränken. Die Einheit eines solchen Systems beruht allein auf dem wechselseitigen Einfluss der Populationsgrößen aufeinander, ein Einfluss, der nicht in einem Mutualismus bestehen muss, sondern auch ein Verhältnis der einseitigen Abhängigkeit, eine Ausbeutung, darstellen kann. Die populationsbiologische Regulation, die zum Gleichgewicht von Populationsgrößen führen kann, begründet also noch keine ökologische Organisation, die eine Wechselbedingung der beteiligten Organismen verschiedener Arten einschließt (ein Beuteorganismus ist z.B. nicht durch die Existenz seines Räubers bedingt, auch wenn die Populationsgröße der Beute von der des Räubers abhängt).

Koevolution

Über die Regulation hinaus kann die Interaktion von zwei Populationen eine weitere Wirkung haben, die zur Begründung eines Systems führt – wenn auch nicht eines organisierten ökologischen Systems (eines Ökosystems), sondern eines Systems der *Koevolution*. Die Organismen von langfristig miteinander koexistierenden und einander regulierenden Populationen bilden Merkmale aus, die als besondere Anpassungen an das Vorhandensein der Organismen der jeweils anderen Populationen gedeutet werden müssen. Dies gilt ebenso für populationsbiologische Konkurrenzsysteme wie für Räuber-Beute-Systeme: Organismen verschiedener Arten, die ähnliche Ressourcen nutzen, haben einen Vorteil davon, dass sie sich in der Ressourcennutzung von den Organismen der anderen Arten unterscheiden, weil sie damit die

Konkurrenz mindern. Und Organismen solcher Arten, die von Organismen anderer Arten ausgebeutet werden bzw. andere Arten ausbeuten, haben einen Vorteil dadurch, dass sie solche Merkmale ausbilden, die ein Vermeiden der Ausbeutung bzw. eine Verbesserung der Ausbeutung ermöglichen. So entstehen die bekannten koevolutionären »Wettläufe« zwischen den Organismen verschiedener Arten, die populationsbiologisch miteinander verbunden sind. Die Anpassungen des einen Partners sind als Reaktion auf die Anpassung des anderen Partners zu interpretieren.

Einige Ökologen leiten aus diesen Prozessen der Koevolution auf Populations- und Gemeinschaftsebene eine globale Homöostase ökologischer Systeme ab. So heißt es 1949 bei W.C. Allee et al.: »Evolutionary trends are in the direction of increased homeostasis within the organism, the species population, and the ecosystem. [...] The evolution of the ecosystem, more particularly the evolution of interspecies integration, culminates in the balance of nature within the community.«⁷⁴ Als ein Beleg für das globale Gleichgewicht in der organischen Natur wird die ausgeprägte Konstanz von Populationsgrößen angeführt. Die Konstanz der Biosphäre besteht dabei trotz der Veränderung der anorganischen Natur und trotz der Variabilität der Fortpflanzungserfolge einzelner Organismen.

Definitionen des Gleichgewichtsbegriffs

Verschiedene Typen von Gleichgewichtsdefinitionen bestehen in der heutigen Ökologie nebeneinander.⁷⁵ Auf der einen Seite wird ein Gleichgewicht über die Stabilität der Populationsgrößen innerhalb eines Systems definiert (im Sinne der Resistenz und Resilienz; s.u.).⁷⁶ Auf der anderen Seite werden in Systemen im Gleichgewicht einander entgegen gerichtete Kräfte unterschieden.⁷⁷ Eine dritte Gruppe von Definitionen sieht ein Gleichgewicht in der Ökologie durch die Konstanz nicht der Populationsgrößen, sondern anderer Eigenschaften eines Systems (z.B. der Biomasse oder Stoff- und Energieflussraten) bestimmt.⁷⁸

A. Weil teilt in ihrem Typisierungsvorschlag von 1999 die ökologischen Gleichgewichte in Kräfte-, Fließ- und organische Gleichgewichte ein. Ein *Kräftegleichgewicht* liege vor, wenn in einer Situation zwei oder mehrere Kontrahenten Kräfte gegeneinander ausüben und diese sich gegenseitig ausgleichen (z.B. ein Räuber-Beute-System); ein *Fließgleichgewicht* bestehe aus einem Pool, dessen Inhalt durch gleiche Zu- und Abflüsse konstant bleibe (z.B. eine Population mit gleicher Geburten- und Sterberate und ohne Migration); ein *organisches Gleichgewicht*

schließlich beschreibe eine Ganzheit aus miteinander in Wechselbeziehung stehenden Teilen (↑Ganzheit, Wechselseitigkeit). Ein organisches Gleichgewicht bestehe nicht nur zwischen den Teilen eines Organismus, die sich gegenseitig herstellen und erhalten, sondern könne auch für ökologische Systeme beschrieben werden, z.B. in der funktionalen Rollenteilung von Produzenten, Konsumenten und Destruenten (↑Rolle, ökologische).⁷⁹

Besondere Bedeutung für die Biologie hat das Konzept des *organischen Gleichgewichts*. Denn es dient vielfach als Kriterium der Identitätsbedingung eines biologischen Systems: Nachhaltige Störungen organischer Gleichgewichte gehen nicht nur mit quantitativen Änderungen von Größen einher, sondern unter Umständen mit der Zerstörung des Systems.

Gleichgewicht des Organismus mit der Umwelt?

Der Begriff des Gleichgewichts wird in der Biologie nicht allein auf Verhältnisse innerhalb eines Organismus (oder eines Ökosystems) angewandt, sondern auch für das Verhältnis eines Systems zu seiner Umwelt. Es gibt eine lange Tradition, die Relation zwischen Organismus und seiner Umwelt als ein harmonisches Verhältnis zu beschreiben (↑Anpassung). So interpretiert z.B. G. Cuvier das Verhältnis zwischen der Organisation und Lebensweise eines Organismus als eine Harmonie (s.o.). J. von Uexküll fasst das Verhältnis von Organismus und Umwelt als eine *kontrapunktische Beziehung*.⁸⁰ Im Anschluss an von Uexküll spricht H. Plessner 1946 ausdrücklich davon, es stehe »jeder Organismus als Lebenszentrum in einem ursprünglichen Gleichgewicht mit seiner ›Welt‹, die nur für seinen Bauplan gültig ist«⁸¹ (vgl. auch Buytendijk & Plessner] 1938: »Jeder Organismus hat diejenige Komplikation, die er verdient. Er ist mit seiner Umwelt verwachsen und mit ihr im Gleichgewicht, in ihr gibt es die ihm angemessenen Dinge, Freunde, Feinde, Lockungen und Gefahren«⁸²). Auch bei anderen Autoren erscheint diese Rede von einem Gleichgewicht zwischen einem Organismus und seiner Umwelt. So sieht H. Eidmann 1970 ein »Gleichgewicht zwischen Organisation [eines Organismus] und Umweltverhältnissen«.⁸³

Von einem Gleichgewicht zwischen Organismus und Umwelt zu sprechen, ist allerdings nur in einem etwas vagen Sinn in ethologischer oder ökologischer Hinsicht möglich. In physiologischer Perspektive ist es seit dem 19. Jahrhundert eher verbreitet, einen Organismus von einem leblosen Körper dadurch zu unterscheiden, dass er im Gegensatz zu letzterem gerade nicht mit seiner Umwelt im Gleichgewicht steht. So ist es nach C. Bernard kennzeichnend für die hö-

heren (homöothermen) Lebewesen, dass sie über ihr »inneres Milieu« von der Umwelt isoliert und vor Störungen geschützt sind und damit eine Gleichgewichtseinstellung mit der Umwelt verhindern (z.B. durch ihre Temperaturregulation; ↑Regulation).⁸⁴

Fließgleichgewicht

Der Ausdruck »Fließgleichgewicht« wird v.a. durch die Arbeiten L. von Bertalanffys seit 1942 bekannt. Das Wort stammt jedoch nicht von ihm, sondern ist offenbar eine Lehnübersetzung aus dem Englischen (Lund 1928: »flux equilibrium«⁸⁵).

Dynamisches Gleichgewicht

Ein Vorläuferbegriff zu »Fließgleichgewicht« bildet das Konzept des *dynamischen Gleichgewichts*. Die Rede von einem »dynamischen Gleichgewicht« im Stoffwechsel der Organismen kommt Ende des 18. Jahrhunderts auf. Das Konzept ist aus der physikalischen Theorie der Wärmestrahlung entlehnt. P. Prevost entwirft 1788-92 das Modell eines dynamischen Gleichgewichts (»équilibre mobile«) für den Austausch der Wärme zwischen zwei Körpern.⁸⁶ In den letzten Jahren des 18. Jahrhunderts erscheint der Terminus in verschiedenen physikalischen und chemischen Zusammenhängen.⁸⁷ 1798 übernimmt Schelling den Ausdruck »dynamisches Gleichgewicht«⁸⁸ und überträgt ihn von der Wärmetheorie auf die Stoffwechselprozesse der Organismen. Für Schelling bildet das Gleichgewicht des Stoffwechsels eine zentrale Bestimmung des Lebens, wenn er sagt, dass in der »continuirlichen Wiederherstellung und Störung des Gleichgewichts eigentlich allein das Leben besteht«.⁸⁹

In verschiedenen Bildern wird die Existenzweise der Lebewesen in Form des dynamischen Gleichgewichts beschrieben. Besonders verbreitet sind die Vergleiche mit Wirbeln, Strudeln oder Flammen, also Einheiten, die sich trotz ihrer Dynamik und des beständigen Wechsels der Materie in ihrer Form erhalten. So bestimmt G. Cuvier zu Beginn des 19. Jahrhunderts das Leben als einen Strudel, in dem sich die Stoffe zwar der Art nach erhalten, aber die Materie ständig ausgetauscht wird: »La vie est [...] un tourbillon plus ou moins rapide, plus ou moins compliqué, dont la direction est constante, et qui entraîne toujours des molécules de mêmes sortes, mais où les molécules, individuelles entrent et d'où elles sortent continuellement, de manière que la *forme* du corps vivant lui est plus essentielle que sa *matière*«.⁹⁰

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts steht die Rede von einem dynamischen Gleichgewicht unter dem

Einfluss thermodynamischer Betrachtungen (s.u.).⁹¹ Die Gleichzeitigkeit von aufbauenden und abbauenden Prozessen im Organismus, die einander die Waage halten, wird in den 1920er Jahren »dynamisches Gleichgewicht« genannt (Lillie 1920: »dynamic equilibrium«⁹²; Donnan 1928: »The life machine is [...] totally unlike our ordinary mechanical machines. Its structure and organisation are not static. They are in reality dynamic equilibria, which depend on oxidation for their very existence«⁹³; Rignano 1930: »dynamic stationary equilibrium«⁹⁴). Auch L. von Bertalanffy verwendet den Terminus »dynamisches Gleichgewicht« bereits 1932, also bevor er den Begriff des Fließgleichgewichts gebraucht.⁹⁵ Die »Erhaltung des organischen Systems im dynamischen Gleichgewicht« erscheint ihm als ein erstes »biologisches Grundprinzip«.⁹⁶ Bis in die Gegenwart besonders verbreitet ist es, das dynamische Gleichgewicht der Organismen mit einem Strudel zu vergleichen. H. Sachsse konstatiert 1971, ein Organismus sei »eher einem Strudel im Fluß vergleichbar als einem Gegenstand«, und er ist der Auffassung, bei Organismen handle es sich um »Prozeßstrukturen, um Systeme von verschachtelten und höchst kompliziert aufeinander abgestimmten Fließgleichgewichten«⁹⁷ (†Ganzheit: Prozessgefüge).

Offenes System

Als Fließgleichgewicht ist der Organismus als ein *offenes System* bestimmt (†Bedürfnis). Die Unterscheidung von offenem und geschlossenem System trifft H. Lotze 1842.⁹⁸ Der Körper eines Lebewesens stellt für Lotze ein »offenes System« dar, weil er »gegen die Einwirkungen des Außern nicht abgeschlossen« ist, denn: »Zu dem, wozu er sich entfaltet, liegt nicht der vollständige Grund in ihm selbst; nicht allein des Zustromes der Massen ist er benöthigt, aus denen seine wachsende Gestalt erbaut werden soll, sondern auch erregender Eindrücke, die seinen eigenen Kräften Richtung und Aufeinanderfolge ihrer Äußerungen bestimmen; scheinbar abgeschlossen in sich selbst, ist er doch nur die eine Hälfte von dem Grunde des Lebens, [...] nicht selbstgenügsam, sondern der Außenwelt bedürftig.«⁹⁹ Erst die Einheit von Organismus und Außenwelt bildet nach Lotzes Auffassung eine Ganzheit (†Umwelt).

Als offenes System ist der Organismus 1902 auch bei dem Chemiker W. Ostwald konzipiert. Ein »nie fehlendes Kennzeichen« aller Lebewesen sei der »Energiestrom«¹⁰⁰, der es in die Lage einer »stationären« Erhaltung seines Zustandes bringe. Der Energiestrom sei die Voraussetzung für die aktive Selbsterhaltung des Systems, denn: »Es ist einleuchtend,

dass ein im Energiegleichgewicht befindliches Gebilde gegen die Einflüsse der Umgebung nicht aktiv reagieren kann«.¹⁰¹ Weil der Organismus wesentlich aus der Umsetzung chemischer Energieformen besteht, hält Ostwald fest: »Der Organismus ist also wesentlich ein Complex chemischer Energieen, deren Umwandlung in andere Formen sich derart regelt, dass ein stationärer Zustand entsteht«.¹⁰²

Spencer: »mobiles Gleichgewicht«

H. Spencer nennt in seinen »First Principles« (1862) und den »Principles of Biology« (1864-67) den »mittleren Zustand« eines Aggregats, der durch »kompensierende Oszillationen« konstant gehalten wird – im Anschluss an französische Mathematiker – ein *mobiles Gleichgewicht* (»moving equilibrium«).¹⁰³ Ein solches Gleichgewicht liegt nach Spencer in sehr verschiedenen Systemen vor: den Zyklen der Veränderung auf der Erde, dem Zustand eines ausgewachsenen Organismus und den Populationszyklen einer Art, die durch antagonistische dynamische Kräfte (Reproduktions- und Mortalitätsfaktoren) bestimmt sind. Kennzeichnend ist für ein mobiles Gleichgewicht nach Spencer die geordnete Dynamik von Teilen eines Systems, die zu einem Gleichgewicht des Ganzen führt und die Stabilisierung des Ganzen erzeugt. Im Fall des Organismus stelle der rhythmische Wechsel der organischen Funktionen (z.B. der Wechsel von Nahrungsaufnahme und Fortbewegung) – der *Kreislauf der Funktionen* (»the cycle of the functions«), wie ihn Spencer nennt – selbst ein mobiles Gleichgewicht dar.¹⁰⁴ In diesen Aktivitätskreisläufen konstituiert sich nach Spencer das organische Leben (»rhythmical changes constituting organic life«).¹⁰⁵ Die Bedeutung, die Spencer dem Ausdruck gibt, ist also noch sehr allgemein und nicht auf den Stoffdurchfluss in einem System bezogen.

Lotka: sich bewegendes Gleichgewicht

Verwandt mit diesem Begriff ist der Ausdruck, den A.J. Lotka in den 1920er Jahren verwendet: Er nennt den Zustand von Organismen, aber auch von physikalischen Systemen, die hinsichtlich einzelner Parameter eine Lage nahe des Gleichgewichts bei der Veränderung einzelner Parameter aufweisen, ein *sich bewegendes Gleichgewicht* (»moving equilibrium«).¹⁰⁶ Ein Beispiel für ein anorganisches System in einem sich bewegendem Gleichgewicht ist nach Lotka der radioaktive Zerfall. Allgemein kennzeichnend für das Vorliegen eines sich bewegendem Gleichgewichts ist nach Lotka die Wirksamkeit eines begrenzenden Faktors (»limiting factor«), der vom System selbst hervorgebracht wird. Im organischen Fall besteht ein

sich bewegendes Gleichgewicht in der Beschreibung durch Lotka in einem Transformationskreislauf, wie er z.B. im Kohlenstoffkreislauf auf der Erde gegeben ist (»closed transformation chains or cycles (such as the cycle $\text{CO}_2 \rightarrow \text{Plant} \rightarrow \text{Animal} \rightarrow \text{CO}_2$)«).¹⁰⁷ In diesem Fall macht also nicht die Bewegung des Systems als Ganzes, sondern allein seine innere Dynamik, die aber eine Konstanz des Ganzen bewirkt, die Beweglichkeit des Gleichgewichts aus.

Lund: Fließgleichgewicht

Ein spezifischer Begriff, der die spätere Terminologie beeinflusst, ist mit der Beschreibung des dynamischen Gleichgewichts in einer chemischen Reaktion in den 1920er Jahren gegeben: Die Konstanz des Verhältnisses von bestimmten Stoffen, auch bei der »Offenheit« des Systems, wird »Fließgleichgewicht« genannt. Am Anfang der Begriffsprägung steht die Unterscheidung zwischen einem echten chemischen Gleichgewicht und dem dynamischen Gleichgewicht, in dem sich die Lebewesen als offene Systeme befinden – dem »stationären Zustand« (engl. »steady state«), wie ihn Ostwald seit der Jahrhundertwende nennt (s.u.). Vor diesem Hintergrund und im Zusammenhang mit Untersuchungen zu Oxidations-Reduktions-Systemen bei bio-elektrischen Phänomenen führt E.J. Lund 1928 den Begriff des Fließgleichgewichts ein (»flux equilibrium«¹⁰⁸). Dieses Gleichgewicht ist nicht das eines geschlossenen Systems, wie er betont, sondern das eines Systems, von dem kontinuierlich elektrische Energie frei wird. Ein solches System ist also offen und befindet sich nicht in einem gewöhnlichen stationären Gleichgewicht, es kann aber über ein konstantes elektrisches Potenzial verfügen und in Bezug auf dieses Potenzial sich also in einem Gleichgewicht befinden.¹⁰⁹ Lund stellt auch fest, dass das Vorliegen eines Fließgleichgewichts für viele physiologische Systeme charakteristisch ist, in der anorganischen Natur aber eher die Ausnahme darstellt (als Beispiel für ein anorganisches Fließgleichgewicht führt Lund die konstante Flamme einer Kerze an).

Hill: steady state

In den 1930er Jahren wird der Unterschied zwischen statischem und dynamischem Gleichgewicht von verschiedener Seite zu bestimmen versucht.¹¹⁰ A.V. Hill verwendet in diesem Zusammenhang den zuvor bereits in der Physik gebräuchlichen Ausdruck des *gleichbleibenden Zustands* (»steady state«): Der osmotische Zustand von Krebsen im Wasser befinde sich in einem *steady state* fern des Gleichgewichts mit der Umwelt (»the steady state [...] is very far indeed from an equilibrium«¹¹¹). Gegen diese Formu-

lierung regt sich aber auch Kritik: A. Bethe bemerkt 1934, die Auszeichnung eines besonderen Zustandes als »dynamisches Gleichgewicht« oder »steady state« sei unnötig, weil in der Biologie sowieso alle Gleichgewichte von dieser Art seien.¹¹²

Gemeinsam ist einem chemischen Gleichgewicht und dem stationären Zustand, in dem sich die Lebewesen befinden, die Zeitunabhängigkeit ihrer Beschreibung: Weil sich diese Systeme (die Lebewesen in Idealisierung) über die Zeit konstant erhalten, kann ihr Zustand unabhängig von einem Zeitfaktor beschrieben werden. Unterschieden sind beide Systeme aber dadurch, dass ein chemisches Gleichgewicht ohne Energiedissipation besteht, ein Lebewesen aber für seine Erhaltung auf die Zufuhr von Energie und Materie angewiesen ist und eine Energiedissipation in Form einer Wärmeabstrahlung betreibt.¹¹³ Die Dissipation ist mit einer Verhinderung der Umkehrbarkeit der Prozesse verbunden, so dass der Zustand der Lebewesen als »dissipative Struktur« in der »Thermodynamik irreversibler Prozesse« beschrieben werden kann.¹¹⁴

L. von Bertalanffy

Viel verwendet und allgemein verbreitet wird der Ausdruck »Fließgleichgewicht« seit 1942 durch L. von Bertalanffy. Nach von Bertalanffy ist ein Fließgleichgewicht kennzeichnend für »ein offenes System, das sich in seinen Massenbeziehungen konstant erhält bei fortwährendem Wechsel der es aufbauenden Stoffe und Energien«.¹¹⁵ Das Fließgleichgewicht ist in dieser Beschreibung kein echtes Gleichgewicht, das arbeitsunfähig wäre, sondern nur ein scheinbares Gleichgewicht, »das in einem gewissen Abstand vom wahren konstant erhalten wird, daher arbeitsfähig ist, andererseits aber zur Aufrechterhaltung der Distanz vom wahren Gleichgewicht ständig neu zugeführter Energien bedarf«.¹¹⁶ Das Fließgleichgewicht stellt demnach ein von einem Organismus aufrechterhaltenen Zustand dar, der es dem Organismus ermöglicht, physische Arbeit zu verrichten, z.B. in seiner Fortbewegung. In der Regel wird der Stoff als das Fließende in einem Fließgleichgewicht angesehen, die Form oder eine andere Zustandsgröße des Systems dagegen als das Gleichbleibende, aufgrund dessen das System als ein Gleichgewicht bestimmt werden kann (»Stofffließgleichgewicht«).

Thermodynamische Bezüge

Im 20. Jahrhundert wird das biologische Gleichgewichtskonzept zunehmend von chemisch-thermodynamischen Bezügen bestimmt. Ein System im Zustand des statischen Gleichgewichts sei tot, so der Physio-

loge W.M. Bayliss 1924¹¹⁷; das Leben erhalte sich in einem Zustand fern des thermodynamischen Gleichgewichts; es stelle eben ein dynamisches Gleichgewicht dar. Das Wesen des Lebens bestehe in einem dynamischen Prozess: »Das Tier ist ein Geschehnis«, wie es H.S. Jennings formuliert.¹¹⁸ Der Chemiker F.G. Donnan erklärt 1928 die Arbeitsfähigkeit von Lebewesen analog zu der einer Dampfmaschine damit, dass sich ihre Nahrung (bzw. die Kohle) und der Sauerstoff, die von ihnen aufgenommen werden, nicht im Gleichgewicht befinden: »All living things live and act by utilising some form of nonequilibrium or free energy in their environment.«¹¹⁹ E. Schrödinger findet für diese Verhältnisse 1944 die Formulierung, die Organismen würden sich von »negativer Entropie« (oder »Negentropie«¹²⁰) ernähren.¹²¹ Die vom zweiten Hauptsatz der Thermodynamik geforderte Tendenz zu zunehmender Unordnung (Entropie) in einem geschlossenen System werde von den Organismen dadurch kompensiert, dass sie als offene Systeme die Entropie der von ihnen aufgenommenen Stoffe erhöhen und damit ihre eigene Ordnung erhalten können. Das Prinzip des Lebens beruhe auf »Ordnung aus Ordnung«, wie Schrödinger sagt: Die Ordnung des Organismus werde ermöglicht durch die Ordnung der von ihm aufgenommenen Nahrung. Die Organismen seien quasi dazu in der Lage, ihre eigene Ordnung aufrechtzuerhalten, indem sie »Ordnung trinken«.¹²² Schrödinger versucht mittels des thermodynamischen Entropie- bzw. Ordnungsbegriffs, das Leben allgemein zu charakterisieren: »Das Leben scheint ein geordnetes und gesetzmäßiges Verhalten der Materie zu sein, das nicht ausschließlich auf ihrer Tendenz, aus Ordnung in Unordnung überzugehen, beruht, sondern zum Teil auf einer bestehenden Ordnung, die aufrechterhalten bleibt.«¹²³

Allerdings lassen sich auch anorganische Systeme, wie z.B. die so genannten »chemischen Uhren« oder Konvektionserscheinungen in Flüssigkeiten (»Bénard-Zellen«) thermodynamisch in ähnlicher Weise charakterisieren wie Lebewesen.¹²⁴ Die thermodynamische Betrachtung liefert insofern eine notwendige, aber keine hinreichende Bedingung für eine Bestimmung des Lebendigen – nicht das statische Prinzip der *Ordnung*, sondern das dynamische der *↑Organisation* muss daher als der eigentlich zentrale methodische Begriff an der Basis der Biologie gelten.¹²⁵

Stabilität

Traditionell wird die Vielgestaltigkeit eines Systems mit seiner Perfektion und Stabilität in Verbindung gebracht. Im 18. Jahrhundert wird dies meist allein

auf den einzelnen Organismus und seine Teile bezogen. So heißt es 1749 bei G.L.L. Buffon, der Grad der Perfektion eines organisierten Körpers sei umso größer, je unterschiedlicher seine Teile seien: »plus y aura dans le corps organisé de parties différentes du tout, & différentes entr'elles, plus l'organisation de ce corps sera parfaite.«¹²⁶ Eine ähnliche Beziehung der Vollkommenheit einer Organisation mit der Ungleichartigkeit ihrer Teile sieht C. de Bonnet: »L'Etre, dont les rapports au Tout sont plus variés, plus multipliés, plus féconds, possède une perfection plus relevée.«¹²⁷ Und auch J.W. von Goethe ist der Meinung: »Je vollkommener das Geschöpf wird, desto unähnlicher werden die Teile einander. [...] Je ähnlicher die Teile einander sind, desto weniger sind sie einander subordiniert. Die Subordination der Teile deutet auf ein vollkommneres Geschöpf.«¹²⁸

H. Spencer bezieht die Perfektion eines vielgliedrigen, komplexen Systems 1857 auf seine Stabilität. Spencer betrachtet es als ein allgemeines »Gesetz der Evolution«, dass die Körper sich in Richtung zunehmender Komplexität bei gleichzeitiger Steigerung der Kohärenz und Integration entwickeln. Die Gleichgestaltigkeit der Teile, d.h. die Homogenität eines Systems, macht dieses nach Spencer anfällig für Störungen: »the condition of homogeneity is a condition of unstable equilibrium.«¹²⁹ Die stabilitätssteigernde Differenzierung der Teile sieht Spencer als Konsequenz ihrer unterschiedlichen Umwelt, sie spiegelt also primär eine Umweltdifferenzierung.¹³⁰ In einem Organismus stünden z.B. die inneren und äußeren Teile in unterschiedlichem Verhältnis zur Umwelt des Organismus, und ihre Differenzierung erhöhe die Stabilität, weil jeder Teil spezifisch auf seine Umwelt reagieren könne.¹³¹ Außerdem ermögliche eine Differenzierung der Teile gegeneinander eine Kompensation von Störungen; interne Differenzierung ziehe wechselseitige Abhängigkeit (»mutual dependence«) nach sich¹³², die auch als wechselseitige Stützung interpretiert werden kann. Spencer illustriert das in seiner Sicht universale Gesetz der Evolution an zahlreichen Beispielen aus u.a. der Astronomie, Geologie, Biologie, Psychologie und Soziologie.

In der Biologie des 20. Jahrhunderts wird der Zusammenhang zwischen der Komplexität (↑Diversität) und Stabilität eines Systems v.a. im ökologischen Kontext diskutiert.¹³³ Bis in die 1970er Jahre gilt die These, Diversität ziehe Stabilität nach sich, als unhinterfragt richtig. Häufig wird ein Zusammenhang zwischen der Stabilität und der komplexen Vernetzung von Nahrungsbeziehungen gesehen. So gibt V.E. Shelford 1913 eine der ersten grafischen Darstellungen eines komplexen Nahrungsnetzes und

handelt sie unter der Überschrift des Gleichgewichts ab.¹³⁴ Ausdrücklich erläutert Shelford das Gleichgewicht eines komplexen Nahrungsnetzes mit dem Hinweis, die Erholung des Bestandes einer Art werde möglich, indem ihre Feinde auf Organismen anderer Beutearten übergehen könnten.¹³⁵

In der Mitte des 20. Jahrhunderts sind die führenden Ökologen der Auffassung, es existiere ein positiver Zusammenhang zwischen der Komplexität einer Gemeinschaft – gemessen über die Artenanzahl (Diversität) und Verknüpfungsanzahl (Konnektivität) unter den Organismen – und der Stabilität des Systems. Diese Meinung vertreten u.a. 1953 E.P. Odum¹³⁶, 1955 R.H. MacArthur¹³⁷, 1958 C.S. Elton¹³⁸ und 1959 G.E. Hutchinson¹³⁹. H. Remmert urteilt noch 1984: »Daß ein vernetztes System in sich eine größere Stabilität besitzt als unabhängige Ketten, ist von vornherein klar.«¹⁴⁰

Empirisch wird die Diversitäts-Stabilitäts-These durch den Vergleich verschiedener ökologischer Systeme zu begründen versucht: In den artenreichen tropischen Systemen lägen geringere Schwankungen der Populationsgrößen vor als in den Ökosystemen der artenarmen arktischen, borealen oder gemäßigten Klimazonen; explosionsartiges Wachstum von Populationen finde man außerdem in erster Linie in artenarmen Agrarökosystemen.¹⁴¹

Als theoretisches Argument für diese These wird angeführt, dass in komplexen Systemen zahlreichere und festere Verbindungen zwischen den miteinander interagierenden Organismen bestünden, so dass die Stabilität zunehme. Lügen mehrere Möglichkeiten für einen Energieweg vor, dann falle die Störung eines Wegs weniger ins Gewicht, als wenn nur jeweils ein Energieweg möglich ist – so lautet 1955 MacArthurs Argumentation (»as the number of links in the food web increases the stability should increase«).¹⁴² Der Ausfall einer Art könne also durch andere Arten kompensiert werden. In komplexen, artenreichen Systemen kann ein Räuber z.B. den Ausfall einer Beuteart kompensieren, indem er auf andere Beutearten zurückgreift. Hutchinson deutet diesen Zusammenhang 1959 im Sinne einer einfachen Kausalrelation: Diversität erzeugt Stabilität.¹⁴³ In ein Entwicklungsmodell ökologischer Systeme integriert R. Margalef diesen Zusammenhang: Ökologische Systeme entwickeln sich zu immer diverseren Systemen, weil die diversen Systeme stabiler als die einfacheren seien; in ihnen müsse weniger Energie zur Kompensation einer Störung aufgewendet werden als in den einfachen.¹⁴⁴ P.R. Ehrlich und R.H. Ehrlich erläutern die Diversitäts-Stabilitäts-Theorie 1981 mittels des sogenannten *Nietenmodells* (»rivet-hypothesis«): Ein

Flugzeug werde umso instabiler, je weniger Nieten es habe, mit denen seine Teile zusammengefügt seien; der kompensatorische Ausgleich des Verlustes einer Niete durch eine andere werde immer schwieriger, je weniger Nieten im Flugzeug vorhanden sind.¹⁴⁵ Die Argumente für den Zusammenhang von Diversität und Stabilität sind meist von dieser rein qualitativen und anschaulichen Natur; sie sind nicht eingebettet in quantitative Modelle.

Seit Anfang der 70er Jahre wird die »konventionelle Weisheit« über den Zusammenhang von Diversität und Stabilität in Frage gestellt. Den Anfang machen 1970 M.R. Gardner und W.R. Ashby mit einem Computermodell, in dem sie zeigen, dass Modellsysteme mit einer variablen Anzahl von interagierenden Elementen eine größere Wahrscheinlichkeit der Stabilität aufweisen, wenn sie weniger Elemente enthalten und diese weniger miteinander vernetzt sind, d.h. eine geringere Konnektanz aufweisen.¹⁴⁶ Während diese Untersuchungen noch nicht unmittelbar auf ökologische Systeme bezogen sind, unternimmt R. May es 1972, explizite Simulationen von Modellökosystemen durchzuführen und kommt dabei zu ähnlichen Resultaten: Bei Zunahme der Anzahl der interagierenden Arten in einem System nimmt dessen mathematische Stabilität eher ab.¹⁴⁷ Der Grund hierfür liegt darin, dass in den Modellen Mays mit der Zunahme der Artendiversität auch die Anzahl der Interaktionen, die eine positive Rückkopplung und damit eine Störung des Systems bewirken, zunimmt. Vermieden werden kann dieser Effekt, wenn in Gemeinschaften mit hoher Diversität die Anzahl der Interaktionen pro Kopf nicht zunimmt.

Auch die empirischen Befunde zur Stützung der Diversitäts-Stabilitäts-Theorie werden in den 1970er Jahren bezweifelt. So gilt es nicht mehr als ausgemacht, dass die Populationsschwankungen in den tropischen Systemen generell geringer sind als in den außertropischen.¹⁴⁸ Auch finden sich Belege, dass die späteren Systeme in einer Sukzessionsreihe durchaus nicht immer die artenreicheren sind.¹⁴⁹ Schließlich wird darauf hingewiesen, dass gerade natürliche artenarme Systeme eine sehr lange Geschichte haben können – ein Indiz für ihre Stabilität.¹⁵⁰

Die Einwände gegen die alte These des positiven Zusammenhangs von Diversität und Stabilität führen allerdings nicht zu einer generellen Umkehrung dieses Zusammenhangs. Vielmehr erfolgt im Laufe der Diskussion eine Differenzierung der Begriffe, indem verschiedene Aspekte der Diversität und Stabilität unterschieden werden. In Bezug auf die ↑Diversität wird zwischen *Vielfalt* und *Gleichverteilung* der Arten in einem System differenziert und festgestellt, dass bei-

de in einem unterschiedlichen Verhältnis zur Stabilität stehen können. Die alte These erfährt insofern eine Bestätigung, als zumindest für einige Systeme ein positiver Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum einer Gemeinschaft und ihrer Stabilität gefunden wird.¹⁵¹ So trägt in Pflanzengesellschaften der Artenreichtum offenbar nicht selten zur Stabilität des Systems bei, insofern die Pflanzenfresser in artenreichen Pflanzengesellschaften einen geringeren Einfluss auf die Variation der Biomasseproduktion haben als in artenarmen.¹⁵² Artenreiche Gemeinschaften können außerdem zwar schwankende Populationsgrößen und wechselnde Artenzusammensetzungen aufweisen; in Bezug auf Eigenschaften auf der Gemeinschaftsebene, z.B. der Biomasse, können sie aber aufgrund von Kompensationsmechanismen stabiler sein als weniger diverse Gemeinschaften.¹⁵³ Für diesen Zusammenhang sprechen sowohl theoretische Modellierungen als auch empirische Untersuchungen von Graslandgemeinschaften (D. Tilman)¹⁵⁴ und Analysen der fossilen Überlieferung von Korallenriffen¹⁵⁵.

Auch der Begriff der Stabilität erfährt im Rahmen der Diskussion um die Diversitäts-Stabilitäts-Theorie eine Differenzierung. Als grundlegend gilt in der heutigen Ökologie die Unterscheidung von zwei Formen der Stabilität, die Anfang der 1970er Jahre eingeführt wird: Resilienz und Resistenz. Die **Resilienz** (Elastizität) ist die Fähigkeit eines Systems, nach einer Störung (schnell) wieder zu seinem Zustand vor der Störung zurückzukehren (dynamische Stabilität).¹⁵⁶ Die **Resistenz** bezeichnet dagegen die Eigenschaft eines Systems, Störungen von außen einen großen Widerstand entgegenzusetzen (statische Stabilität).¹⁵⁷ Als Messgröße lässt sich die Resilienz als die Geschwindigkeit definieren, mit der ein System nach einer Störung zu seinem Ausgangszustand zurückkehrt. Die Resistenz kann dagegen als die Widerstandsfähigkeit gegen eine Störung bestimmt werden, messbar entweder als das Ausmaß der Veränderung des Systems als Reaktion auf eine bestimmte Störung oder als die Größe der Störung, die eine Systemänderung hervorruft. Neben diesen beiden Formen der Stabilität können weitere Größen definiert werden, z.B. die *Persistenz* als die Länge der Zeit, über die ein System konstant bleibt.¹⁵⁸

Die Bezeichnungen für die verschiedenen Aspekte der Stabilität werden allerdings nicht einheitlich verwendet. Und auch eine allgemein anerkannte und scharfe Unterscheidung zwischen den Konzepten des Gleichgewichts und der Stabilität fehlt in der heutigen Ökologie: Das Vorliegen eines Gleichgewichts wird nicht selten über die Stabilität des Systems definiert (s.o.).

Schließlich wird auch der bis dahin allgemein gesehene Zusammenhang zwischen der Konstanz und der Stabilität eines Systems in der Folge der Untersuchung von Modellökosystemen und Beobachtungen an natürlichen Ökosystemen fraglich. Gerade konstante Systeme, in denen die Populationen verschiedener Arten keinen großen Fluktuationen unterliegen, wie z.B. der tropische Regenwald, erweisen sich als wenig stabil. In weniger konstanten Systemen, in denen natürlicherweise Bestandschwankungen der Arten auftreten, können dagegen sowohl natürliche als auch vom Menschen bedingte Störungen schneller wieder ausgeglichen werden, d.h. die Elastizität oder Resilienz dieser Systeme ist höher.

Norm

Das deutsche Wort »Norm« (mhd. »norme«) ist von dem lateinischen »norma« »Winkelmaß, Richtschnur, Regel« abgeleitet. Das lateinische Wort entstammt der Geometrie und bezeichnet ursprünglich ein Gerät zur Bestimmung rechter Winkel. Es wird auf das griechische γγνώμων »Kenner, Sachverständiger« zurückgeführt.

Die Ideengeschichte des Begriffs der Normalität ist von der Spannung zwischen Deskriptivem und Präskriptivem beherrscht. Der Begriff bezeichnet den Zustand eines Körpers, der einerseits als natürlich und andererseits als ideal empfunden wird. Bereits bei den Griechen wird das Normale als das Natürliche verstanden, das gleichzeitig einem Idealzustand entspricht, insofern es mit dem gesunden Zustand des Körpers verbunden gedacht wird.¹⁵⁹ Das Streben des Arztes ist darauf gerichtet, das Normale, d.h. das Natürliche, wiederherzustellen.

Die zwei Seiten des Realen und Idealen im Normalen werden besonders in I. Kants Begriff der »ästhetischen Normalidee« deutlich. Diese ist einerseits als »einzelne Anschauung« bestimmt, andererseits wird sie als »das Richtmaß seiner Beurtheilung, als eines zu einer besonderen Thierspecies gehörigen Dinges« verstanden; sie muss nach Kant die »Elemente zur Gestalt eines Thiers von besonderer Gattung aus der Erfahrung nehmen«, aber die dabei unterstellte und als Richtschnur genommene »größte Zweckmäßigkeit in der Construction der Gestalt« liegt doch nur »in der Idee der Beurtheilenden«.¹⁶⁰ Im Anschluss an diese Darstellung Kants ist für den Mediziner J.C. Reil 1815 »das Normal« nicht ein empirischer Gegenstand der Erfahrung, sondern »ein abstractes Product des Verstandes«: »Das Normal bestimmt die Regel, das Ideal das Absolute«.¹⁶¹

Besondere Bedeutung erlangt das Konzept der Normalität in der vergleichenden Anatomie der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts, und zwar ausgehend von seinem Gegenteil, der Anormalität. É. und I. Geoffroy Saint-Hilaire verstehen eine Anomalie deskriptiv als eine Unregelmäßigkeit, als eine Abweichung vom artspezifischen Typus.¹⁶² Darunter fallen sowohl nicht-krankhafte Varietäten und Abarten einer Art als auch Missbildungen und Monstrositäten.¹⁶³ Durch diese Zusammenfassung des Gesunden mit dem Krankhaften distanziert sich Geoffroy mit seinem Anomaliebegriff von der älteren morphologischen Monsterforschung, die von einem normativ ausgezeichneten normalen ↑»Typus« ausgeht. Gleichzeitig bezeichnet der Begriff der ↑Krankheit damit ein zunehmend unscharfes Phänomen.¹⁶⁴ Für das theoretische Programm Geoffroys sind die Missbildungen von besonderer Bedeutung, weil er mit ihnen seine These von einem allen Tieren gemeinsamen Bauplan beweisen möchte und diese seiner Meinung nach außerdem einen Einblick in die natürliche Bildung neuer Arten erlaube: »L'étude des monstres sera [...], pour le physiologiste et pour le philosophe, la recherche des procédés par lesquels la nature opère la génération des espèces«.¹⁶⁵

Die Etablierung der Evolutionstheorie Mitte des 19. Jahrhunderts impliziert mit der Absage an ein Denken, das an der Konstanz von Arten und repräsentativen Typen orientiert ist, auch eine Problematisierung der Vorstellung einer Norm und Normalität (↑Individuum; Population; Evolution). Im Rahmen der Evolutionstheorie erscheint nicht mehr das Typische und Konstante, sondern die Variabilität als das Normale. Realität kann allein die Variation der Formen in einer Population beanspruchen, das Art-typische ist allenfalls als statistische Größe objektiv und real.

Bis heute kann das Normale sowohl in einem populationsbiologisch-statistischen Sinne die durchschnittliche oder modale, d.h. häufigste Form einer Art meinen als auch in einem funktional-normativen Sinne die gesunde Form. In der zweiten Bedeutung kann die Funktionalität im Sinne der vollkommenen Gesundheit als normal bezeichnet werden, selbst wenn sie statistisch in der Minderheit ist oder gar nicht vorkommt. Einen solchen, nicht von der Population ausgehenden, sondern auf das Leben des Individuums bezogenen Normalitätsbegriff (»individuelle Norm«) entwickelt G. Canguilhem in seiner historischen Analyse der Vorstellungen des Normalen und Pathologischen. Verbunden ist damit bei Canguilhem die These von der beobachterunabhängigen Objektivität der Normalität, die mit der

Funktionalität des Lebens gegeben ist und aus der sich unmittelbar ein Wertbegriff ableitet: »Das Leben selbst und nicht erst das medizinische Urteil macht aus dem biologisch Normalen einen Wertbegriff, der mehr als eine bloß statistische Wirklichkeit bezeichnet«.¹⁶⁶ Ein rein statistisches Maß ist bei Canguilhem dagegen die *Normalität* bzw. *Anomalität* (die er nicht von griech. νόμος »Sitte, Regel, Gesetz«, sondern von ὁμαλός »gleich, eben« ableitet). Das Anomale im Sinne des statistisch Seltenen kann damit sehr wohl etwas Normales im Sinne des biologisch Funktionalen sein: »Kurz, nicht jede Anomalie ist pathologisch«¹⁶⁷ (↑Krankheit).

In der aktuellen wissenschaftstheoretischen Diskussion ist das Konzept des Normalen mit dem Funktionsbegriff verbunden. Es wird dafür argumentiert, dass sich das Normale ebenso wie das Funktionale aus der besonderen Struktur eines Systems und nicht aus seiner (evolutionären) Geschichte ergibt: Ob eine Struktur als »normal« angesehen wird, hängt dann davon ab, ob sie zum Funktionieren des Systemganzen, von dem sie ein Teil ist, beiträgt (↑Funktion).¹⁶⁸

Nachweise

- 1 Galilei, G. (1638). Discorsi e dimostrazioni matematiche intorno à due nuove scienze.
- 2 Pascal, B. (1663). *Traité de l'équilibre des liqueurs*.
- 3 Berthollet, C.L. (1801). *Recherches sur les lois de l'affinité*. *Mém. Inst. Nat. Sci. Arts* 3, 1-96.
- 4 Weil, A. (1999). Über den Begriff des Gleichgewichts in der Ökologie – ein Typisierungsvorschlag. *Landschaftsentwickl. Umweltforsch.* 112, 11-97: 17.
- 5 Vgl. Sambursky, S. (1964). Harmony and wholeness in Greek scientific thought. *Mélanges Alexandre Koyré*, Bd. 2, 442-457.
- 6 Hippokrates, *De respiratione*: Teil 1; vgl. Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. *Physiol. Rev.* 41, 737-770: 739f.
- 7 Anaximander (Diels/Kranz) 12A9; nach Simplicios, zu Aristoteles' Physik 24, 17; Übers. nach: Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.). *Um die Begriffswelt der Vorsokratiker*, Darmstadt 1968, 49-87): 82.
- 8 Herodot, *Historiae* III, 108.
- 9 Platon, *Protagoras* 321b.
- 10 a.a.O.: 320d.
- 11 Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. *Quart. Rev. Biol.* 48, 322-350: 328.
- 12 Aristoteles, *Hist. anim.* 567a-b.
- 13 a.a.O.: 579b1-10; vgl. Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. *Isis* 59, 175-189: 183.
- 14 Cicero, *De natura deorum* 128 (II, li).
- 15 Seneca, *Naturales quaestiones* (Darmstadt 1995): 190 (III, 10, 3).
- 16 Vgl. Schäfer, L. (1993). Herrschaft der Vernunft und Naturordnung in Platons *Timaios*. In: ders. & Ströker, E. (Hg.). *Naturauffassungen in Philosophie, Wissenschaft, Technik*, Bd. 1. Antike und Mittelalter, 49-83.
- 17 Leonardo da Vinci (1480-1516). *Trattato della pittura*: Nr. 23; vgl. Bottazzi, F. (1910). Leonardo biologo e anatomico. In: *Conferenze fiorentine*, 181-223: 211; Rádl, E. (1905/13-09). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 150.
- 18 Cudworth, R. (vor 1688). *A Treatise Concerning Eternal and Immutable Morality* (London 1731): 183f.
- 19 Helmont, J.B. van (1648). *Ortus medicinae*; vgl. Rádl (1905-09/13): I, 200.
- 20 Vgl. Pagel, W. (1982). *Joan Baptista van Helmont*: 96ff.
- 21 Baglivi, G. (1703). *De fibra motrice* (*Opera omnia*, Antwerpen 1715): 297.
- 22 Derham, W. (1713/16). *Physico-Theology*: 171 (IV, 10); vgl. Egerton (1973): 333.
- 23 Derham, W. (1730). *Physicotheologie, oder Natur-Leitung zu Gott* (übers. von C. L. W. [C.L. Wiener], durchgesehen von J.A. Fabricius): 339.
- 24 Bradley, R. (1721). *A Philosophical Account of the Works of Nature*: 159.
- 25 Bradley, R. (1720). *New Improvements of Planting and Gardening* (ed. 3, pt. 3): 58; vgl. Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. *Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris* 1968, VII, 41-46: 43.
- 26 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (dt. in Hopfner, E.J.T. (Hg.). *Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft*, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56).
- 27 a.a.O.: 26.
- 28 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature*, 3 Bde. (*Œuvres*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 36 (I, 7).
- 29 a.a.O.: 285.
- 30 a.a.O.: 287.
- 31 Buffon, G.L.L. (1756). Le lièvre. In: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 6, 246-284: 247.
- 32 Duméril, A.-M.-C. (1799). *Mémoire sur les moyens que les insectes emploient pour leur conservation*. *Mag. encyclop.* 5(1), 7-33: 32; vgl. Corsi, P. (1983/88). Oltre il mito, Lamarck e le scienze naturali del suo tempo (frz.: Lamarck. *Genèse et enjeux du transformisme, 1770-1830*, Paris 2001): 90.
- 33 Bernardin de St. Pierre, J.H. (1784). *Études de la nature* (dt. *Betrachtungen über die Natur*, 3 Bde., Görlitz 1795-96): II, 83.
- 34 Vgl. Schramm, E. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). *Arch. Gesch. Naturwiss.* 7, 355-358.
- 35 Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*, Bd. 1: 64.
- 36 a.a.O.: 68.
- 37 Brief von Cuvier an Hartmann vom 18.5.1791. In: Duvernoy, G.L. (1833). *Notice historique sur les ouvrages et la vie de M. le B.^{on} Cuvier*: 125.
- 38 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1822). *Philosophie anatomique*, Bd. 2. *Des monstruosités humaines*.
- 39 Vgl. Limoges, C. (1970). *La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859)*: 151.
- 40 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 67; 71; 74.
- 41 Bronn, H.G. (1843). *Handbuch einer Geschichte der Natur*, Bd. 2: 28.
- 42 Möbius, K. (1877). *Die Auster und die Austernwirtschaft*: 81.
- 43 ebd.
- 44 Clements, F. (1916). *Plant Succession*: 124f.
- 45 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*: 728; Odum, E.P. (1953/59). *Fundamentals of Ecology*: 25; ders. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270: 266; Trojan, P. (1984). *Ecosystem Homeostasis*.
- 46 Elton, C. (1930). *Animal Ecology and Evolution*: 17.
- 47 Francé, R.H. (1926). *Harmonie in der Natur*: 56.
- 48 Howard, L.O. & Fiske, W.F. (1911). The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth. *Bull. Bur. Entomol. U.S. Dep. Agric.* 91, 1-312: 107.
- 49 Smith, H.S. (1935). The rôle of biotic factors in the determination of population densities. *J. Econ. Entomol.* 28, 873-898: 889f.
- 50 Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2, 132-178; Nicholson, A.J. & Bailey,

- V.A. (1935). The balance of animal populations. *Proc. Zool. Soc. London* 551-598.
- 51 Allee et al. (1949): 710.
- 52 Turchin, P. (1995). Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). *Population Dynamics*, 19-41: 26.
- 53 Nicholson (1933); Smith, H.S. (1939). Insect populations in relation to biological control. *Ecol. Monogr.* 9, 311-320.
- 54 Nicholson, A.J. (1957). [Discussion statement] *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22, 216.
- 55 Allee et al. (1949): 332; 336ff.; 495ff.
- 56 Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*: 16ff.
- 57 Wilbert, H. (1962). Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. *Z. Mophol. Ökol. Tiere* 50, 576-615: 605.
- 58 Wilbert (1962): 601; vgl. ähnlich Klomp, H. (1962). The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations. *Arch. Néerl. Zool.* 14, 90-102.
- 59 Solomon, M.E. (1949). The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18, 1-35: 22.
- 60 O'Neill, R.V. (1976). Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. *Ecology* 57, 1244-1253: 1252; Patten, B.C. & Odum, E.P. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. *Amer. Nat.* 118, 886-895: 892.
- 61 Slobodkin, L.B. (1961). *Growth and Regulation of Animal Populations*: 46; Slobodkin, L.B., Smith, F.E. & Hairston, N.G. (1967). Regulation in terrestrial ecosystems, and the imlicit balance of nature. *Amer. Nat.* 101, 109-124; May, R.M. & Seger, J. (1986). Ideas in ecology. *Amer. Sci.* 74, 256-267: 261.
- 62 Ehrlich, P.R. & Birch, L.C. (1967). The "balance of nature" and "population control". *Amer. Nat.* 101, 97-107: 105.
- 63 Vgl. Turchin, P. (1995). Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). *Population Dynamics*, 19-41: 27.
- 64 Cooper, G. (2001). Must there be a balance of nature? *Biol. Philos.* 16, 481-506: 493.
- 65 Orians, G.H. (1962). Natural selection and ecological theory. *Amer. Nat.* 96, 257-263: 261; vgl. Cooper (2001): 499ff.
- 66 Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*: 1.
- 67 May, R. (1986). The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology* 67, 1115-1126: 1117.
- 68 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 78; Volterra, V. (1926). *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. *Mem. Accad. Nazionale Lincei* (ser. 6) 2, 31-113; ders. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together (in: Chapman, R.N. (ed.) (1931). *Animal Ecology*, 409-448): 413.
- 69 Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: Diamond, J. & Case, T.J. (ed.). *Community Ecology*, 229-239: 230.
- 70 Vgl. Armstrong, R.A. & McGehee, R. (1980). Competitive exclusion. *Amer. Nat.* 115, 151-170; Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance variability, history and coexistence. In: Diamond, J.M. & Case, T.J. (eds.). *Community Ecology*, 229-239; DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.* 57, 1-21.
- 71 Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*; Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54, 129-136.
- 72 Vgl. Simberloff, D. (1980). A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. *Synthese* 43, 3-39.
- 73 Vgl. Pickett, S.T.A., Kolasa, J. & Jones, C.G. (1994). *Ecological Understanding*; Capuccino, N. (1995). Novel approaches to the study of population dynamics. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). *Population Dynamics*, 3-18.
- 74 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*: 695.
- 75 Vgl. Gigon, A. (1983). Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität. *Ber. geobot. Inst. ETH Zürich* 50, 149-177; Trojan, P. (1984). *Ecosystem Homeostasis*; Weil, A. (1999). Über den Begriff des Gleichgewichts in der Ökologie – ein Typisierungsvorschlag. *Landschaftsentwickl. Umweltforsch.* 112, 11-97.
- 76 Vgl. Wiens, J.A. (1984). On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.B. (eds.). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, 439-457: 439.
- 77 Huston, M.A. (1994). *Biological Diversity*: 75.
- 78 Schaefer, M. (1983/92). *Ökologie*: 75.
- 79 Weil (1999): 37ff.
- 80 Uexküll, J. von (1940). *Bedeutungslehre*. In: *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre* (Hamburg 1956), 103-161: 132.
- 81 Plessner, H. (1946). *Mensch und Tier* (Gesammelte Schriften, Bd. VIII. *Conditio Humana*, Frankfurt/M. 1983, 52-65): 58; vgl. Langthaler, R. (1992). *Organismus und Umwelt*: 114; nicht in Uexküll, T. von (1980). *Einleitung*. In: ders. (Hg.). *Jakob von Uexküll. Kompositionslehre der Natur*, 17-85.
- 82 Buytendijk, F.J.J. [& Plessner, H.] (1938). *Tier und Mensch. Die neue Rundschau* 49 (10), 313-337: 329.
- 83 Eidmann, H. (1941/70). *Lehrbuch der Entomologie*: 436; noch nicht in 1. Aufl.; vgl. auch Goudge, T.A. (1961). *The Ascent of Life*: 32.
- 84 Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*: 106f.; 166.
- 85 Lund, E.J. (1928). Relation between continuous bioelectric currents and cell respiration. *J. Exp. Zool.* 51, 265-290: 268; vgl. Marsh, G. (1935). Kinetics of an intracellular system for respiration and bioelectric potential at flux equilibrium. *Plant Physiol.* 10, 681-697: 682.

- 86 Vgl. Weiss, B. (1984). Die Entstehung des Begriffs *dynamisches Gleichgewicht*: Pierre Prevosts physikalisches Skizzenbuch aus den Jahren 1788-1792. Sudhoffs Arch. 68, 130-142.
- 87 Vgl. z.B. Eschenmayer, C.A. (1797). Sätze aus der Natur-Metaphysik auf chemische Gegenstände angewandt: 29.
- 88 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 200; vgl. auch Eschenmayer, C.A. (1797). Sätze aus der Natur-Metaphysik auf chemische Gegenstände angewandt: 29; Ritter, J.W. (1798). Beweis, dass ein beständiger Galvanismus den Lebensprocess in dem Thierreich begleite: 172.
- 89 Schelling (1798): 201.
- 90 Cuvier, G. (1817/36). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 7.
- 91 Bayliss, W.M. (1915/24). Principles of General Physiology: 20.
- 92 Lillie, R.S. (1920). The place of life in nature. J. Philos. Psychol. Scient. Methods 17, 477-493: 483.
- 93 Donnan, F.G. (1928). The mystery of life. Nature 122, 512-514: 514.
- 94 Rignano, E. (1930). The Nature of Life: 7.
- 95 Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 116; 193ff.; ders. (1940). Der Organismus als physikalisches System betrachtet. Naturwiss. 28, 521-531: 524.
- 96 von Bertalanffy (1932): 116.
- 97 Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 20.
- 98 Lotze, H. (1842). Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften: 21; ders. (1851). Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens: 136-138; vgl. Pester, R. (1995). Lotzes Teleomechanismus als biophilosophisches Denkmodell. Philos. Nat. 32, 1-25: 10.
- 99 Lotze, H. (1856). Mikrokosmos, Bd. 1: 86.
- 100 Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 313.
- 101 a.a.O.: 315.
- 102 a.a.O.: 319.
- 103 Spencer, H. (1862). First Principles: 395 (3. Aufl. 1870): 486 (§170); ders. (1867). Principles of Biology, vol. 2: 392 (§316); 400 (§321).
- 104 Spencer (1862/70): 499 (§173).
- 105 a.a.O.: 500 (§173).
- 106 Lotka, A.J. (1921). Notes on moving equilibria. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 7, 168-172; ders. (1925). Elements of Physical Biology: 280.
- 107 Lotka (1921). 171.
- 108 Lund, E.J. (1928). Relation between continuous bioelectric currents and cell respiration. J. Exp. Zool. 51, 265-290: 268; vgl. Marsh, G. (1935). Kinetics of an intracellular system for respiration and bioelectric potential at flux equilibrium. Plant Physiol. 10, 681-697: 682.
- 109 Lund (1928): 271.
- 110 Hill, A.V. (1930). Membrane phenomena in living matter: equilibrium or steady state. Trans. Faraday Soc. 26, 667-678; Burton, A.C. (1939). The properties of the steady state compared to those of equilibrium as shown in characteristic biological behavior. J. cellul. comp. Physiol. 14, 327-349.
- 111 Hill, A.V. (1931). Adventures in Biophysics: 68.
- 112 Bethe, A. (1934). Die Salz- und Wasser-Permeabilität der Körperoberflächen verschiedener Seetiere in ihrem gegenseitigen Verhältnis. Pflügers Arch. 234, 629-644: 638.
- 113 Burton (1939): 328.
- 114 Prigogine, I. (1947). Etude thermodynamique des phénomènes irréversibles.
- 115 Bertalanffy, L. von (1942). Theoretische Biologie, Bd. 2: 26.
- 116 a.a.O.: 28.
- 117 Bayliss, W.M. (1915/24). Principles of General Physiology: 31.
- 118 Zitiert nach Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 30; vgl. Klages, L. (1929-33). Der Geist als Widersacher der Seele, Bd. 2 (3. Aufl., Leipzig 1954): 933.
- 119 Donnan, F.G. (1928). The mystery of life. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sci. 96, 659-666: 660; vgl. ders. (1918). La science physicochimique. Décrit-elle d'une façon adéquate les phénomènes biologiques? Scientia 24, 286.
- 120 Brillouin, L. (1950). Thermodynamics and information theory. Amer. Sci. 38, 594-599: 594; vgl. ders. (1949). Life, thermodynamics, and cybernetics. Amer. Sci. 37, 554-568.
- 121 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben?, München 1989): 124.
- 122 a.a.O.: 134.
- 123 a.a.O.: 122.
- 124 Prigogine (1947); Nicolis, G. & Prigogine, I. (1977). Self-organization in Non-equilibrium Systems.
- 125 Wicken, J.S. (1987). Evolution, Thermodynamics, and Information: Extending the Darwinian Paradigm: 48f.; 162.
- 126 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (in: Œuvres Philosophiques de Buffon, Paris 1954, 233-289): 248.
- 127 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9. Neuchâtel 1781): I, 43.
- 128 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 8.
- 129 Spencer, H. (1857). Transcendental physiology (Essays. Scientific, Political, and Speculative, vol. 1, New York 1901, 63-107): 81.
- 130 a.a.O.: 92.
- 131 Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 382.
- 132 a.a.O.: 300.
- 133 Vgl. Goodman, D. (1975). The theory of diversity-stability relationships in ecology. Quart. Rev. Biol. 50, 237-266; Trepl, L. (1995). Die Diversitäts-Stabilitäts-Diskussion in der Ökologie. Berichte ANL Beih. 12 (= Festschrift W. Haber), 35-49.
- 134 Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology (Chicago 1937): 70; 167.
- 135 a.a.O.: 70.
- 136 Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology.
- 137 MacArthur, R.H. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. Ecology

- 36, 533-536.
- 138** Elton, C.S. (1958). The Ecology of Invasions by Animals and Plants: 145.
- 139** Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93, 145-159: 155.
- 140** Remmert, H. (1978/84). *Ökologie. Ein Lehrbuch*: 227.
- 141** Elton (1958).
- 142** MacArthur (1955): 534.
- 143** Hutchinson (1959).
- 144** Margalef, R. (1958). Information theory and ecology. *Gen. Syst.* 3, 36-71; ders. (1968). Perspectives in Ecological Theory; ders. (1969). Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symp. Biol.* 22, 25-37.
- 145** Ehrlich, P.R. & Ehrlich, A.H. (1981). Extinction. The Causes and Consequences of the Disappearance of Species (dt. 1981): 9f.
- 146** Gardner, M.R. & Ashby, W.R. (1970). Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature* 228, 784.
- 147** May, R.M. (1972). Will a large complex system be stable? *Nature* 238, 413-414; vgl. ders. (1973). Stability and Complexity in Model Ecosystems.
- 148** Leigh, E.G. (1975). Population fluctuations, community stability, and environmental variability. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*, 51-73; Wolda, H. (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects. *Amer. Nat.* 112, 1017-1045.
- 149** Drury, W.H. & Nisbet, I.C.T. (1973). Succession. *Arnold Arbor. J.* 54, 331-368.
- 150** Woodward, F.I. (1993). How many species are required for a functional ecosystem? In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*, 271-291.
- 151** King, A.W. & Pimm, S.L. (1983). Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. *Amer. Nat.* 122, 229-239; Tilman, D. & Downing, J.A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363-365.
- 152** McNaughton, S.J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *Amer. Nat.* 111, 515-525.
- 153** Hooper, D.J. & Chapin, F.S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3-35.
- 154** Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363; Tilman, D., Reich, P. & Knops, J.M.H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632.
- 155** Kiessling, W. (2005). Long-term relationships between ecological stability and biodiversity in Phanerozoic reefs. *Nature* 433, 410-413; Naeem, S. & Baker, A.C. (2005). Paradise sustained. *Nature* 433, 370-371.
- 156** Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1-23: 17.
- 157** Patten, B.C. (1975). Discussion statement. In: Dobben, W.H. van & Lowe-McConnell, R.H. (eds.). *Unifying Concepts in Ecology*, 183; vgl. Orians, G.H. (1975). Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: ebd., 139-150.
- 158** Vgl. Orians (1975): 141; Trepl (1995): 43.
- 159** Vgl. Michler, M. (1962). Die praktische Bedeutung des normativen Physis-Begriffs in der hippokratischen Schrift *de fracturis – de articulis*. *Hermes* 90, 385-401.
- 160** Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 233.
- 161** Reil, J.C. (1815). Entwurf einer allgemeinen Pathologie, Bd. 1. Von dem Grunde und der Erscheinung der Krankheit, Erster Theil: 265.
- 162** Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1832). Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux, Bd. 1: 30; vgl. Canguilhem, G. (1943/72). Le normal et le pathologique (dt. Das Normale und das Pathologische, Frankfurt/M. 1977): 87.
- 163** Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1822). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines; vgl. Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1829). Propositions sur la monstruosité, considérée chez l'homme et les animaux: These Nr. XIV.
- 164** Vgl. Becker, T. (2007). Leben als Medium der kalten Normalisierung. In: Ahrens, J., Biermann, M. & Toepfer, G. (Hg.). *Die Diffusion des Humanen. Grenzregime zwischen Leben und Kulturen*, 161-176: 169.
- 165** Geoffroy Saint-Hilaire (1822): 121.
- 166** Canguilhem (1943/72; dt. 1977): 85f.
- 167** a.a.O.: 90.
- 168** Vgl. Davies, P.S. (2003). Norms of Nature. Naturalism and the Nature of Functions.

Literatur

- Jansen, A.J. (1972). An analysis of "balance in nature" as an ecological concept. *Acta Biotheor.* 21, 86-114.
- Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. *Quart. Rev. Biol.* 48, 322-350.
- Goodman, D. (1975). The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quart. Rev. Biol.* 50, 237-266.
- Schramm, E. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). *Arch. Gesch. Naturwiss.* 7, 355-358.
- Pimm, S. (1991). The Balance of Nature.
- Weil, A. (1999). Über den Begriff des Gleichgewichts in der Ökologie – ein Typisierungsvorschlag. *Landschaftsentwickl. Umweltforsch.* 112, 11-97.
- Cuddington, K. (2001). The "balance of nature" metaphor and equilibrium in population ecology. *Biol. Philos.* 16, 463-479.
- Cooper, G. (2001). Must there be a balance of nature? *Biol. Philos.* 16, 481-506.

Hierarchie

Der Begriff der Hierarchie (griech. ἱεραρχία) – wörtlich »die Herrschaft des Heiligen« – wird erstmals von Pseudo-Dionysios Areopagita (um 500 n. Chr.) verwendet, um die Bezogenheit aller weltlichen Dinge auf das göttliche Eine zu bezeichnen.¹ Ursprünglich entstammt der Begriff also theologischen Zusammenhängen. Im christlichen Mittelalter wird er sowohl auf die Ordnung der Welt und dabei insbesondere auf die Stellung des Menschen in ihr als auch auf die institutionelle Stufung der Kirche bezogen.² Erst Ende des 18. Jahrhunderts wird die Bedeutung des Wortes auf profane Bereiche ausgeweitet, bis der Begriff in der streng abgestuften Rangordnung des Militärs und der Bürokratie seine paradigmatische weltliche Anwendung findet. Zu einem Begriff mit einer definierten biologischen Bedeutung wird das Wort mit den Schriften A. Comtes.

Ursprünge des Hierarchiedenkens

In einer anthropologischen Perspektive sind die ersten Vorstellungen einer Hierarchie im sozialen Kontext des Menschen entstanden, weil er sich selbst als Teil eines sozialen Systems auf verschiedenen Stufen begreifen kann: der Familie, des Stammes oder des Staates.³ Bezogen auf die Natur ist der Entwurf einer hierarchischen Ordnung eng verknüpft mit einer Schichtenlehre, wie sie bis in die Antike zurückverfolgt werden kann.⁴ Voltaire wendet das Wort »Hierarchie« in seinem philosophischen Wörterbuch von 1764 auf die Natur an und konstatiert, die naturwissenschaftliche Verwendung sei nicht nur hinsichtlich der Wortherkunft angelehnt an die gesellschaftlichen Hierarchien in Kirche und Staat und könne daher ideologisch missbraucht werden⁵ – eine Auffassung, die sich bis in die Gegenwart hält⁶. Von biologischer Seite ist C. de Bonnet (1770) einer der ersten, der den Ausdruck »Hierarchie« auf die organische Natur bezieht (s.u.).

Dynamische und statische Hierarchien

Gegenüber der religiösen und sozialen Bedeutung ist der Hierarchiebegriff in seiner naturphilosophischen Verwendung abgeleitet. Übereinstimmend

Zentralorgan (Müller 1798) 122
 Hierarchie (Comte 1838) 117
 Enkapsis (Heidenhain 1907) 125
 enkaptisches System [Taxonomie] (Hennig 1949) 125

bezeichnet der Ausdruck in allen Anwendungsbe-reichen das Verhältnis der Über- und Unterordnung von Gegenständen. Während das Wesen einer Hierarchie im religiösen und sozialen Bereich aber in Herrschaftsverhältnissen besteht, also in Verhältnissen der Wirkung oder Abhängigkeit von Einheiten auf verschiedenen Ebenen, betrifft er im natürlichen Zusammenhang meist das statische Verhältnis der gestuften Zusammensetzung eines Gegenstandes aus gleichartigen Teilen. Wegen ihrer Statik sind Hierarchien der Natur in der Regel Ordnungsschemata, die nicht auf der Wirkung der Gegenstände aufeinander beruhen, sondern ihre Zusammensetzung betreffen; sie bezeichnen die Art der Strukturierung von Gegenständen. Natürliche Hierarchien werden damit dort zugeschrieben, wo viele gleichartige Gegenstände zusammen einen Gegenstand anderer Art bilden, der wiederum zusammen mit vielen anderen Gegenständen seiner Art einen Gegenstand dritter Art bildet und so fort. Jede Art von Gegenständen entspricht einer *Ebene* der Hierarchie. Der Hierarchiebegriff findet meist nur bei der Unterscheidung von mindestens drei Ebenen Anwendung; werden nur zwei Ebenen unterschieden, dann wird meist die System-Element- oder Teil-Ganzes-Unterscheidung angewendet.

Strukturhierarchien dieses Typs werden bereits in der Physik beschrieben, am bekanntesten in der Zergliederung der Materie in mikrokosmische Elementareinheiten. Das Verhältnis zwischen diesen physikalischen Gegenständen ist das der sukzessiven Zusammensetzung: Die unbegrenzte Anzahl möglicher *Molekülsorten* besteht aus den 93 in der Natur vorkommenden *Atomsorten* (chemische Elemente); die Atome wiederum sind aus drei Arten von *Elementarteilchen* zusammengesetzt; von diesen sind schließlich die beiden schweren (Protonen und Neutronen) aus Dreierkombinationen von zwei *Quarksorten* zusammengesetzt (es gibt daneben weitere Elementarteilchen, die aber nicht am Aufbau der Materie in niedrigem Energiezustand beteiligt sind).

Im Bereich der Biologie sollte das Verhältnis zwischen den Einheiten auf verschiedenen Hierarchieebenen nicht als mereologische Teil-Ganzes-Beziehung interpretiert werden. Denn es besteht nicht jedes System auf einer biologischen Ebene vollständig und allein aus Systemen der nächst unteren Ebene. Eine solche Interpretation steht dem biologischen Sprachgebrauch entgegen, nach dem z.B. ein Öko-

Eine Hierarchie ist eine vertikale Gliederung eines Systems in Untereinheiten, die in einem gestuften strukturellen, kausalen oder funktionalen Verhältnis zueinander stehen. In einer einseitig gerichteten Weise umfassen, beeinflussen oder bedingen die höher stehenden Untereinheiten die auf einer tiefer liegenden Schicht stehenden (z.B. umfasst ein Gewebe mehrere Zellen oder ein Regulatorgan kontrolliert verschiedene andere Gene).

system nicht allein aus Populationen, sondern auch aus Individuen besteht, oder ein Organismus sich nicht nur aus Organen, sondern auch aus Zellen zusammensetzt.⁷

Das Denken in Hierarchien ist in der Biologie v.a. in zwei Bereichen fest etabliert: in Bezug auf die Ordnung der Lebewesen in einem gestuften taxonomischen System der Ähnlichkeit und »Vervollkommnung« (Stufenleitertheorien) und in Bezug auf den inneren Aufbau der Organismen aus organischen Bausteinen (morphologische Strukturihierarchie).

Hierarchie als taxonomische Stufenleiter

Seinen ältesten Ausdruck findet das hierarchische Denken im Hinblick auf die organische Welt in der Vorstellung einer Stufenleiter der Lebewesen, die sich ins Anorganische fortsetzt und damit zu einer *Stufenleiter der Natur* (»scala naturae«) wird.⁸ Die Stufenleiter reicht dabei vom Einfachen zum Komplexen und spiegelt somit eine Ordnung der zunehmenden Vervollkommnung oder des ↑Fortschritts. In dieser Traditionslinie steht das Bild der *goldenen Kette* (»catena aurea«), das seit Homer für den Zusammenhang einer hierarchisch gestuften Weltordnung, die von Gott bis zu den niedersten Dingen hinab reicht, steht.⁹ Seit den Vorsokratikern wird eine Stufenleiter der Tiere von den Meeresbewohnern über die Landtiere bis zu den Vögeln angegeben; innerhalb der Landtiere reicht die Hierarchie von den Kriechtieren über die Vielfüßer bis zu den Vierfüßern.¹⁰

Im Zusammenhang mit diesem Schichtendenken im Bereich der Lebewesen steht die Unterscheidung mehrerer Seelenteile, deren Verhältnis zueinander im Sinne einer Herrschaft bestimmt wird¹¹: Platon postuliert für den Menschen eine Hierarchie von drei Seelenteilen: den überlegenden (»λογιστικόν«) und begehrenden (»ἐπιθυμητικόν«) und in ihrer Mitte den muthaften Seelenteil (»θυμοειδές«).¹² Er charakterisiert das Verhältnis der Seelenteile zueinander in Herrschaftsverhältnissen¹³ und ordnet später diesen die Körperteile von Kopf, Brust und Unterleib zu.¹⁴

Eine Stufenleiter wird auch von Aristoteles formuliert, indem er die Lebewesen entweder nach zunehmender Differenzierung ihres Körperbaus¹⁵ oder nach dem Grad ihrer Körperwärme¹⁶ in eine Stufung zunehmender Vollkommenheit ordnet. Diese als Kontinuum vorgestellte Stufung reicht bei Aristoteles von den leblosen Körpern über die Pflanzen und Zoo-phyten bis zu den Tieren und deren Spitze, die dem Menschen zugewiesen wird.¹⁷ Mit der körperlichen Vervollkommnung geht nach Aristoteles auch eine Stufung der seelischen Vermögen einher, so in der zunehmenden Brutpflege.¹⁸ Daneben kennt Aristote-

les eine Abstufung in der Klassifikation der Lebewesen, die von seiner Einteilung der Seele in drei Teile ausgeht: An unterster Stelle stehen hier die Pflanzen, die allein über die niederen vegetativen Seelenvermögen der Ernährung und Fortpflanzung verfügen; es folgen die Tiere mit den darüberhinausgehenden Vermögen der aktiven Fortbewegung und der sinnlichen Wahrnehmung; an der Spitze steht der Mensch mit seiner Fähigkeit der Erkenntnis.¹⁹

Im Anschluss an Aristoteles erfreuen sich hierarchische Ordnungen dieser Art besonders in der Stoa einer weiten Beliebtheit, wie sich z.B. in dem bekannten *arbor porphyrii* zeigt. Mit dem Magnetstein, der Eisenspäne an sich zieht und festhält, als sei sie seine Nahrung, wird auch ein Mittelglied zwischen dem Unbelebten und dem Belebten diskutiert.²⁰ Unter christlichem Vorzeichen werden die Stufenleitern als sukzessive Entfaltungen aus dem einen göttlichen Urprinzip interpretiert, so z.B. durch Plotin²¹. Augustinus entwickelt die Stufenleiter zu einer Stufung von Seelen; er nimmt einen Aufstieg über sieben Stufen (»gradus«) an, um von dem vegetativen Leben bis zur beseelten Schau Gottes zu gelangen.²² Prägend bis in die Wissenschaft der Neuzeit bleibt die aristotelische Gliederung der Seele in drei Teile. An ihr orientiert sich auch Albertus Magnus, um eine Ordnung der Tiergruppen gemäß dem Grad ihrer Vollkommenheit zu geben.²³

Seit der Renaissance verbreitet sich die grafische Darstellung von Stufenleitern. Bekannt sind z.B. die Stufenleitern, die Carolus Bovillus 1510 und Ramon Lull 1512 veröffentlichten.²⁴ In Bovillus' Darstellung wird die Unterscheidung von Naturgegenständen mit einer Unterscheidung von Daseinsweisen parallelisiert und auf einer Stufenleiter angeordnet: Sie beginnt mit den Steinen, denen ein Sein (»est«) zugeschrieben wird, steigt über die Pflanzen, die außerdem leben (»vivit«), und die Tiere, die darüberhinaus fühlen (»sentit«), bis zum Menschen, der auch noch denkt (»intelligit«).

In der Neuzeit behalten die Stufenleitervorstellungen bis zum Ende des 18. Jahrhunderts ihre Funktion als zentrales Ordnungsschema für die organische Welt. Im 17. Jahrhundert ist die Stufenleiter dabei besonders mit dem Prinzip der Fülle verbunden. Es wird also die Lückenlosigkeit und Kontinuität der Stufen postuliert. So schreibt J. Locke in seinem Hauptwerk von 1689: »in all the visible corporeal World, we see no Chasmas, or Gaps. All quite down from us, the descent is by easy Steps, and a continued series of Things, that in each remove, differ very little one from the other«²⁵. Ähnlich stellt G.W. Leibniz zu Beginn des 18. Jahrhunderts fest, das allgemeine

Kontinuitätsprinzip der Natur fordere einen Übergang zwischen den verschiedenen Lebensformen, die daher insgesamt eine lückenlose Kette bildeten: »il est nécessaire, que tous les ordres des Etres naturels ne forment qu'une seule chaîne, dans laquelle les différentes classes, comme autant d'anneaux, tiennent [...] étroitement les unes aux autres«²⁶. Die Annahme einer Trennung der Lebewesen in separate Klassen (»la supposition d'une séparation parfaite et absolue des différents ordres des Etres simultanés«²⁷) beruhe daher allein auf unserem unzureichenden, noch vorläufigen Kenntnisstand.

Eine bekannte Darstellung einer Stufenleiter, die von den Mineralien über die Pflanzen und Tiere zum Menschen reicht, stammt von C. Bonnet (»une échelle des êtres naturels«; vgl. Abb. 204).²⁸ Wie bei seinen Zeitgenossen ist die Stufenleiter bei Bonnet meist als statische Ordnung konzipiert. Es verbindet sich mit ihr in der Regel nicht die Vorstellung einer Veränderlichkeit der Arten und eines realen, zeitlichen Übergangs von Wesen einer Stufe auf eine andere. 1770 bezeichnet Bonnet die von ihm beschriebene Stufenleiter auch als »Hierarchie« (»Hiérarchie«).²⁹ Er assoziiert seine Stufenleiter ansatzweise mit einem Fortschrittsdenken und stellt die Auffassung zur Diskussion, auch eine zukünftige Entwicklung könne dazu führen, dass sich aus einem Affen oder Elefanten einmal ein Newton oder Leibniz entwickle.

Vom 16. bis zum 18. Jahrhundert erhält die Vorstellung der linearen kontinuierlichen Abstufung der Ähnlichkeit der Dinge verschiedene Bezeichnungen. Lull³⁰, Bacon³¹, Browne³², Milton³³ und Leibniz³⁴ sprechen von einer *Leiter* (»scala« bzw. »scale«); Leibniz verwendet später das alte Bild einer *Kette* (»chaîne«)³⁵; Locke bedient sich des seit der Renaissance etablierten Bildes der *Stufenfolge* (»descent is by easy Steps«); A. Pope spricht 1733 einfach von der *großen Leiter* (»the great scale«³⁶); Bonnet nennt sie 1745 *Leiter der natürlichen Wesen* (»échelle des êtres naturels«); Kant verwendet 1755 die Formulierung *Leiter der Wesen*³⁷; und J. Hermann spricht 1783 wieder von der *scala*³⁸.

I. Kant kritisiert 1787 die Annahme der realen Existenz einer »continuirlichen Stufenleiter der Geschöpfe«. Diese stelle vielmehr eine bloße Maxime der Vernunft dar, von der keine reale Existenz in der Natur angenommen werden sollte, »denn Beobachtung und Einsicht in die Einrichtung der Natur konnte es [d.i. das Interesse der Vernunft] gar nicht als objektive Behauptung an die Hand geben«.³⁹ Als Regulativ der Vernunft, das den Weg zur systematischen Einheit vorzeichnet, hat die Stufenleitervorstellung aber auch für Kant ihre Berechtigung.

Zur Analyse der Stufenleitervorstellung unterscheidet A. Lovejoy 1936 drei Prinzipien, die ihr zugrunde liegen.⁴⁰ Nach dem *Prinzip der Fülle* bleibt keine Seinsmöglichkeit unverwirklicht: Alles gedanklich Mögliche findet in der Realität auch seine Verwirklichung – bereits Platon spricht davon, die Welt sei von sterblichen und unsterblichen Wesen »vollständig erfüllt«⁴¹ und Leibniz macht die Formel von der *Fülle der Welt* (»plénitude du Monde«) später populär⁴². Nach dem *Prinzip der Kontinuität* liegt keine scharfe Abgrenzung zwischen den Vertretern benachbarter Stufen vor, ihre Merkmale gehen vielmehr stetig ineinander über – Aristoteles behauptet dies bereits von

IDÉE D'UNE ÉCHELLE DES ETRES NATURELS.

L'HOMME.	PLANTES.
Orang-Outang.	Lichens.
Singe.	Moufflures.
QUADRUPÈDES.	Champignons, Agarics.
Ecreviss. volant.	Truffes.
Chauvefouris.	Coraux & Coralloïdes.
Antruche.	Lithophytes.
OISEAUX.	Amianthe.
Oiseaux aquatiques.	Tales, Gyps, Sélénites.
Oiseaux amphibies.	Ardéides.
Poillons volans.	PIERRES.
POISSONS.	Pierres figurées.
Poillons rampans.	Crysalisations.
Anguilles.	SELS.
Serpens d'eau.	Vitriols.
SERPENS.	METAUX.
Linacées.	DEMI-METAUX.
Limaçons.	SOUFRES.
COQUILLAGES.	Bitumes.
Vers à tuyau.	TERRES.
Teignes.	Terre pure.
INSECTES.	E A U.
Gallinées.	A I R.
Tania, ou Saltinire.	F E U.
Polypes.	Matières plus subtiles.
Orties de Mer.	
Sensitive.	

Abb. 204. Stufenleiter der natürlichen Wesen (links oben, rechts unten; im Original nicht in zwei Teile zerschnitten) (aus Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie*, in: *Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Bd. 1, Neuchâtel 1779).

dem Übergang von Pflanzen zu Tieren⁴³, und Leibniz spricht in diesem Zusammenhang von einem *Kontinuitätsgesetz* (»loi de la Continuité«⁴⁴). Das *Prinzip der linearen Hierarchie* schließlich verlange eine einzige aufsteigende Ordnung der Wesen.

Aufgegeben werden die Theorien einer hierarchischen Stufenleiter der Lebewesen in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Wesentlichen Beitrag an der Überwindung dieser Vorstellung hat G. Cuvier, der anfangs selbst Anhänger der Stufenleitervorstellung ist, seit etwa 1810 jedoch keine Unterordnung, sondern eine Nebenordnung der vier von ihm unterschiedenen Typen (»embranchements«) von Tieren, der Wirbeltiere, Weichtiere, Gliedertiere und Strahltiere, postuliert (↑Typus; Phylogenese).⁴⁵ Insgesamt werden die auf eine lineare Hierarchie zielenden Repräsentationsformen der Lebewesen in der Mitte des 19. Jahrhunderts durch andere Formen abgelöst, z.B. das Stammbaumschema, die Verortung der Lebewesen in einem komplexen ökologischen Netzwerk oder ihre Nebenordnung in der vergleichenden Anatomie durch die Identifizierung von Homologien als gleichberechtigt nebeneinander stehende Abwandlungen einer Grundstruktur (↑Fortschritt).

Comte: »Hierarchie« als biologischer Begriff

Zu einem speziell biologischen Begriff wird der Ausdruck »Hierarchie« zuerst 1838 bei A. Comte mit seiner Rede von einer *organischen Hierarchie* (»hiérarchie organique«⁴⁶). Zwar verfügt Comte auch über einen allgemeinen Hierarchiebegriff, insofern er das Verhältnis der sechs von ihm unterschiedenen Wissenschaften – Mathematik, Astronomie, Physik, Chemie, Biologie und Soziologie – in einem Hierarchiegesetz beschreibt (»Loi Encyclopédie ou Hiérarchie des Sciences«).⁴⁷ Er verwendet das Wort aber häufig auch in seinen biologischen Schriften im Sinne einer *biologischen Hierarchie* (»la grande hiérarchie biologique«⁴⁸), die die Anordnung der Lebewesen in einer Stufenleiter von zunehmender Komplexität bezeichnet. Das Studium dieser Hierarchie bildet für Comte einen Teil der statischen Biologie, die *Biota-xie*. Ihr Gegenstand sei die hierarchische Anordnung aller bekannten Organismen (»la coordination hiérarchique de tous les organismes connus«) – wenn möglich in einer einzigen allgemeinen Reihe (»seule série générale«).⁴⁹

Wohl im Anschluss an Comte spricht J.N. von Ringseis im Deutschen 1841 von einer »organischen Hierarchie«. Er bezeichnet damit allerdings nicht, im Sinne Comtes, eine Form der systematischen Anordnung der Arten von Lebewesen, sondern bezieht den Ausdruck auf das Verhältnis der Teile in einem

Organismus, jedoch nicht, dem heutigen Verständnis entsprechend, als eine gestufte, lineare Ordnung, sondern vielmehr den inneren »Zusammenhang« der Teile eines Organismus, bei der »jedes jedem dient und von jedem bedient wird, jedes darum eines Jeden bedürftig [ist]. Sie hängen zusammen, wirken aufeinander, bilden Eine organische Hierarchie«.⁵⁰ Dieses Verständnis des Hierarchiebegriffs rückt ihn in die Nähe von Vorstellungen zur ↑Ganzheit, ↑Wechselseitigkeit und ↑Organisation eines Lebewesens.

Morphologisch-physiologische Hierarchien

Neben den Hierarchien, die zur Ordnung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen aufgestellt werden, stehen also solche Hierarchien, die die innere Ordnung eines Lebewesens betreffen. Auf Anaxagoras geht die Unterscheidung von gleichartigen und ungleichartigen Teilen bei Lebewesen zurück.⁵¹ Aufgenommen wird sie von Platon und v.a. von Aristoteles.

Aristoteles stellt sich den Aufbau der Lebewesen in verschiedenen Hierarchieebenen geordnet vor. Auf der untersten Ebene bestehen sie aus den vier *Elementen* (Feuer, Erde, Wasser, Luft); diese ergeben in verschiedenen Zusammensetzungen die *gleichteiligen (homoiomeren) Gebilde* (Blut, Fleisch, Knochen etc.), die nach heutiger Vorstellung den Geweben entsprechen; und diese setzen sich weiter zu den *ungleichteiligen Gliedern*, d.h. den Organen des Körpers zusammen (Auge, Nase, Finger, Hand, Arm etc.).⁵² Den ungleichteiligen Körperteilen, also den Organen, spricht Aristoteles die eigentlichen organischen Aktivitäten und Funktionen zu.⁵³

In gewisser Abwandlung findet sich diese Hierarchie in der Physiologie Galens wieder. Für Galen bilden die vier Säfte, die wiederum aus den pflanzlichen Nahrungsstoffen gewonnen werden, die unterste organische Hierarchieebene. Die übergeordneten Ebenen werden funktionalistisch geordnet: Die Säfte schließen sich zusammen, um die »einfachste Form des Werkzeugs« (Gewebe) zu bilden, welche dazu geschaffen sind, eine einzige Aktion auszuführen; verschiedene Gewebe schließen sich auf der nächsten Ebene zu »größeren Werkzeugen« (Organen) zusammen, um komplexe Aufgaben zu erfüllen; das Zusammenwirken der Organe schließlich macht nach Galen die Integrität des ganzen Körpers aus.⁵⁴

Auf eine hierarchische Konzipierung des Körpers der Organismen weist auch die antike Vorstellung von einem *Zentralorgan* (»ἡγεμονικόν«) hin (s.u.). Das Zentralorgan als lenkende Instanz wird dabei in verschiedenen Körperteilen lokalisiert⁵⁵, so z.B. bei Empedokles im Blut⁵⁶, bei Parmenides im Thorax⁵⁷ und bei Alkmaion im Gehirn⁵⁸. Bei Aristoteles ist

es die Seele, die sich des Körpers wie eines Organs bedient.⁵⁹ Nach stoischer Lehre (so bei Poseidonios) nimmt auch die sinnliche Wahrnehmung ihren Ausgang vom Zentralorgan⁶⁰ – Cicero lokalisiert das zentrale regulierende Prinzip beim Menschen im Geist, bei Pflanzen in der Wurzel⁶¹.

Auch in der Scholastik wird der Gedanke einer hierarchischen Ordnung der Organe in einem Körper aufgenommen. Albert der Große vergleicht das Herz mit einem Monarchen und bedient sich ausgiebig der Analogie des Miteinanders der Organe im Körper mit dem Verhältnis der Menschen in einem Staatswesen⁶² (†Wechselseitigkeit).

In der Absicht der Erstellung eines natürlichen Systems der Lebewesen ist es seit dem 16. Jahrhundert üblich, die Organe nach ihrer Wichtigkeit einzuteilen (†Systematik). Die taxonomische Wichtigkeit wird dabei anfangs meist an die physiologische Wichtigkeit gebunden. Zu den wichtigsten Organen werden daher die der organischen Kardinalfunktionen der Ernährung und Fortpflanzung gezählt. Im Kontext der komparativen Anatomie der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts übernimmt G. Cuvier die Unterscheidung von wichtigen Organen (»organes principaux«) und weniger wichtigen (»les parties les moins essentielles«).⁶³ Während erstere sich nach Cuvier aus Gründen des besseren Schutzes meist im Inneren des Körpers befinden, sind letztere häufig auf der Oberfläche des Körpers lokalisiert.

Neben der Ordnung nach der funktionalen Wichtigkeit erfolgt eine Hierarchisierung der Organe auch im Rahmen von regulationstheoretischen Überlegungen, v.a. ausgehend von der Steuerungsfunktion des Nervensystems. Physiologische Untersuchungen von A.L. de Lavoisier und anderen erlauben es Ende des 18. Jahrhunderts, die Kontrolle der Aktivitäten von Lebewesen auf *Regulatoren* (»régulateurs«) zurückzuführen, die u.a. Respiration, Transpiration und Digestion steuern (†Regulation).⁶⁴ Cuvier spricht im Anschluss an diese Untersuchungen von *Regulatororganen* (»organes régulateurs«).⁶⁵

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts setzt es sich durch, einen Organismus über die †Wechselseitigkeit der Teile zu bestimmen. An die Stelle des Verhältnisses der Über- und Unterordnung, das an der Analogie von Herrschaftsverhältnissen orientiert ist, tritt die Vorstellung der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile. Empirisch festgestellt wird die teilweise Unabhängigkeit bestimmter Organe von »Zentralorganen«, wie z.B. dem Gehirn, durch deren weitergehende Aktivität nach Aufhebung der Verbindung zu den anderen Körperteilen. Einflussreich sind in dieser Hinsicht besonders die Versuche von R. Whytt: Whytt

hält das Kleinhirn für ein zentrales Koordinationszentrum der Bewegungen bei Wirbeltieren; er beobachtet aber doch ein Fortdauern der Aktivität einiger Organe nach der Trennung vom Kleinhirn. Nicht nur dem Gesamtsystem, sondern auch den Teilen kann daher ein Leben zugeschrieben werden. Whytt unterscheidet dementsprechend auch zwei Ebenen des Todes: den Tod auf der Ebene der Organe und den Tod des Gesamtsystems.⁶⁶

Aufgegriffen werden die Ergebnisse Whytts von D. Diderot, der in einem Organismus ein Leben auf verschiedenen Ebenen beschreibt. Auch die Organe haben nach Diderot – im Anschluss an Bordeu⁶⁷ – ein Leben; er vergleicht sie – unter dem Einfluss des Bildes vom Bienenschwarm als Modell des †Organismus – mit selbständigen Tieren: »Tous nos organes [...] ne sont que des animaux distincts que la loi de continuité tient dans une sympathie, une unité, une identité générale«.⁶⁸ Gesamtorganismus, Organe und organische Moleküle bilden für Diderot drei Ebenen der Lebendigkeit: »Il y a certainement dans un même animal trois vies distinctes: La vie de l'animal entier. La vie de chacun de ses organes. La vie de la molécule ou de l'élément«.⁶⁹ Gemäß diesen verschiedenen Ebenen des Lebens unterscheidet Diderot auch zwei Formen des Todes: den Tod der Teile (»mort momentanée«) und den Tod des Ganzen (»mort absolue«).⁷⁰ Bei Diderot findet sich somit die Vorstellung, dass das Leben (zumindest der höheren, komplexen) Lebewesen ein Phänomen auf verschiedenen Ebenen ist. Das organische Hierarchiekonzept verändert sich damit fort von der Vorstellung einer reinen Kontrollhierarchie hin zum Bild einer funktionalen Hierarchie, die aus der Integration von teilweise selbständigen Subsystemen in ein Gesamtsystem besteht (Kaitaro 1997: »Diderots Holismus«⁷¹).

Mit der Lehre der †Zellen als den physiologischen Einheiten aller Lebewesen findet die Überzeugung vom Leben auf verschiedenen funktionalen Ebenen des Organismus eine feste Verankerung. Einer der Begründer der physiologischen Zellenlehre, M.J. Schleiden, formuliert es 1838 so: »Jede Zelle führt [...] ein zweifaches Leben: ein ganz selbstständiges, nur ihrer eignen Entwicklung angehöriges und ein andres mittelbares, in so fern sie integrierender Theil einer Pflanze geworden«.⁷²

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck »Hierarchie« auf diese Organisationsform der höher entwickelten Lebewesen bezogen. Nach C. Bernard sind die vitalen Prozesse durch einen Determinismus gekennzeichnet, den er *harmonisch hierarchisiert* (»harmoniquement hiérarchisé«) nennt: Die komplexen physiologischen Phänomene

sind durch eine Serie von einfachen konstituiert. Die einfachen Phänomene verweisen nach Bernard wechselseitig aufeinander (»se déterminent les uns les autres en s'associant«), so dass das alte Bild einer Schlange, die sich in den Schwanz beißt, also ein ↑Kreislauf, die angemessene Vorstellung der Sache sei.⁷³ Wegen des reziproken Verhältnisses der Teile zueinander liegt nach Bernard das Leben eigentlich in den Teilen und ihrer Interaktion, und nicht in einer zentralen lenkenden Instanz: »la vie réside dans chaque cellule, dans chaque élément organique, qui fonctionne pour son propre compte. Elle n'est centralisée nulle part dans aucun organe ou appareil du corps«.⁷⁴

Für die Analyse von Krankheiten nutzt R. Virchow in seiner »Cellularpathologie« (1858) hierarchische Vorstellungen zur Differenzierung von Organisationsebenen innerhalb eines Organismus und unter-

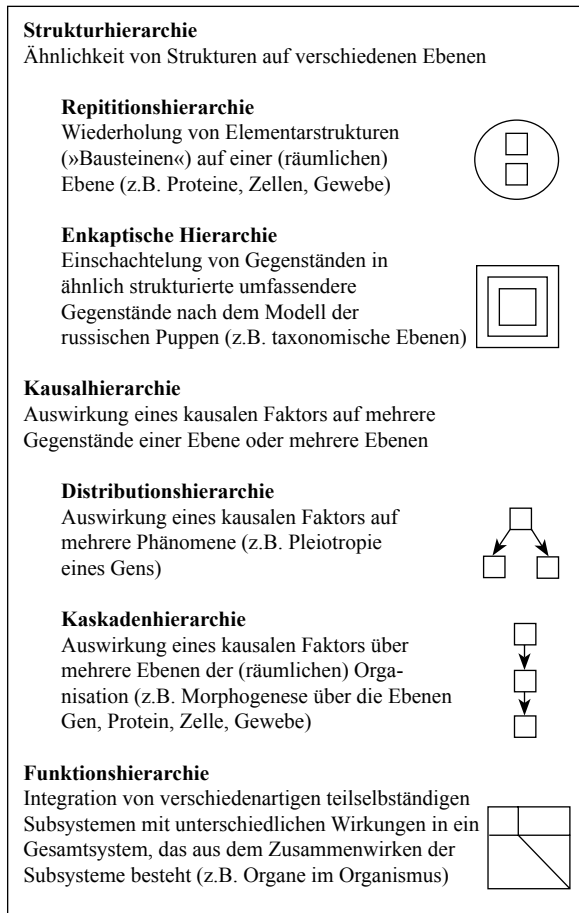
scheidet, aufbauend auf der basalen Stufe der Zellen, eine Hierarchie von pathologischen Ebenen.⁷⁵

Der Ausdruck »Hierarchie« wird im physiologischen Zusammenhang im 19. Jahrhundert aber insgesamt selten verwendet. Zur Bezeichnung der Ordnung der Teile in einem Organismus erscheint das Wort regelmäßig erst seit Beginn des 20. Jahrhunderts (z.B. 1905 bei E. Rádl: Durch die Zuschreibung einer Sensibilität zu den Organen durch T. de Bordeu werde »der Organismus wie zu einer Hierarchie der lebendigen Wesen«⁷⁶). Erst mit Begründung der biologischen Systemtheorie seit den 1930er Jahren ist es in dieser Bedeutung fest etabliert.⁷⁷

»Zentralorgane«

Den antiken Vorstellungen von einem zentralen Organ im Körper folgend (s.o.), wird auch in der Neuzeit einzelnen Organen vielfach eine zentrale Rolle für die Lebensfunktionen zugeschrieben. So geht J.B. van Helmont Mitte des 17. Jahrhunderts von der Regulation der Ernährung durch funktional zentrale Teile des Körpers aus, z.B. den Pylorus im Magen oder allgemein durch einen zentralen *archeus* (↑Regulation).⁷⁸ Nach der Vorstellung van Helmonts besteht eine hierarchische Ordnung von organisierenden Faktoren oder *archeen*, die über den Körper verteilt die verschiedenen Funktionen regulieren.

Bis ins 20. Jahrhundert werden in morphologischer und physiologischer Hinsicht **Zentralorgane** von vergleichenden Anatomen identifiziert. Erste Nachweise des Ausdrucks finden sich am Ende des 18. Jahrhunderts (Müller 1798: »[der Magen als] Centralorgan im Mittelpunkte des Körpers«⁷⁹). Zu Beginn des 19. Jahrhunderts spielt der Begriff eine vorwiegend spekulative Rolle in den Versuchen, Ordnung in das organische Geschehen zu bringen. A. Röschlaub schreibt 1802: »Das Herz scheint als Zentralorgan der zweiten, die Lungen als solche der dritten, und die hauptsächlichsten Organe für die Assimilation unter dem Zwerchfelle als Zentralorgane vierter und etwa fünfter Ordnung angesehen werden zu können«.⁸⁰ Zwei Jahre später bestimmt D. Troxler »Centralorgane« für verschiedene organische Funktionen, z.B. für die Reproduktion.⁸¹ Anderen gilt das Gehirn allgemein als »Centralorgan« des Körpers (Schubert 1807⁸²) oder als »Centralorgan des Nervensystems« (Carus 1814⁸³). Für die Zentralorgane wird die Frage diskutiert, ob sie eine zeitliche Priorität in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht



Tab. 112. Typen von Hierarchien.

aufweisen, ob sie also vor den peripheren Organen gebildet werden.⁸⁴ Eine physiologisch-regulations-theoretische Deutung gibt der Physiologe J. Müller in den 1830er Jahren den »Centralorganen«: Für die Wirbeltiere bezeichnet er Gehirn und Rückenmark als »Centralorgane des Nervensystems«; diesen Organen kommen nach Müller andere Funktionen zu als den Nerven, den »Conductoren des Nervenprinzips«, insofern sie als »selbständige Erreger« fungieren und die »vereinte Thätigkeit aller Nervenfunctionen« bewirken.⁸⁵ Gehirn und Rückenmark gelten als die Zentralorgane, »von welchen aus das Nervenprincip verbreitet wird«, wie es 1839 F.J.F. Meyen formuliert.⁸⁶ Noch 1907 bezeichnet J. Reinke das Gehirn der Tiere und den Zellkern der Zellen als »regulierenden Zentralorgan«.⁸⁷

Im 19. Jahrhundert wird von verschiedenen Autoren das Vermögen einer Empfindung vom Vorliegen eines Zentralorgans abhängig gemacht, so z.B. von dem Botaniker C.H. Schultz, der den Pflanzen im Gegensatz zu den Tieren eine Empfindungsfähigkeit abspricht, eben weil sie über kein zentrales Organ verfügen, sondern ein Aggregat aus vielen selbständigen Teilen darstellen (↑Empfindung).⁸⁸ G.T. Fechner wendet sich später gegen die Sicht, eine Seele und das Empfindungsvermögen an das Vorliegen eines Zentralorgans zu knüpfen und betont, dass er »die ganze Forderung eines Centralsystems oder Centralorganes zum Beseeltsein für eine unberechtigte halte«⁸⁹, denn eine Seele könne auch dezentriert in einem Körper wirken.

Insgesamt geht die Entwicklung der Biologie im 19. und 20. Jahrhundert in die Richtung, sich von der Vorstellung eines Zentralorgans und einer zentrierten Organisation der Lebewesen zu verabschieden. Nicht die zentrale Lenkung und lineare Determination, sondern die verteilte Kontrolle und wechselseitige Abhängigkeit der Teile bildet das Grundprinzip zur Erklärung der Lebensfunktionen.

Struktur-, Kausal- und Funktionshierarchien

Es lassen sich verschiedene Arten von Hierarchien unterscheiden. Als drei grundlegende Typen können Struktur-, Kausal- und Funktionshierarchien gelten (vgl. Tab. 112).

Seit den 1920er Jahren wird ausgehend von der Gestalttheorie eine Hierarchie von anorganischen und organischen Integrationsebenen entwickelt. K. Sapper beurteilt den Organismus 1928 als einen »Stufenbau von Gestalten« mit den Stufen *Elektron*, *Atom*, *Molekül*, *Zelle*, *Gewebe*, *Organ*, *Organismus*.⁹⁰ Den zweiten Teil dieser Reihe nennt L. von Bertalanffy 1932 die »hierarchische Ordnung« des

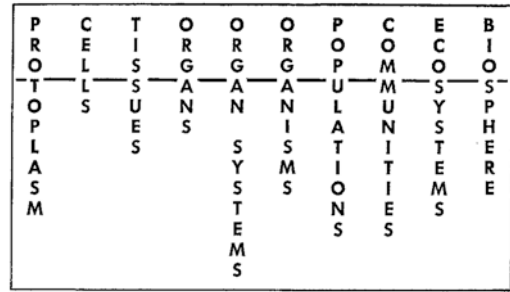


Abb. 205. Ebenen der Organisation biologischer Einheiten, dargestellt als »biologisches Spektrum« (aus Odum, E.P. (1953/59). *Fundamentals of Ecology*: 6).

Lebendigen⁹¹, und er bestimmt den Organismus allgemein als »eine hierarchische Ordnung über dem chemischen Niveau«⁹². Seit der Mitte des Jahrhunderts ist es allgemein üblich, einen Organismus als einen in verschiedenen Ebenen hierarchisch gegliederten Gegenstand zu betrachten.⁹³

Später werden auch organische Einheiten, die oberhalb des Organismus stehen, also solche, die mehrere Organismen umfassen, als Hierarchieebenen beurteilt. A.G. Tansley führt in dieser Absicht bereits 1935 den Begriff des ↑Ökosystems als Hierarchieebene ein (»one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom«).⁹⁴ Für Pflanzen unterscheidet F.E. Egler 1942 fünf Ebenen

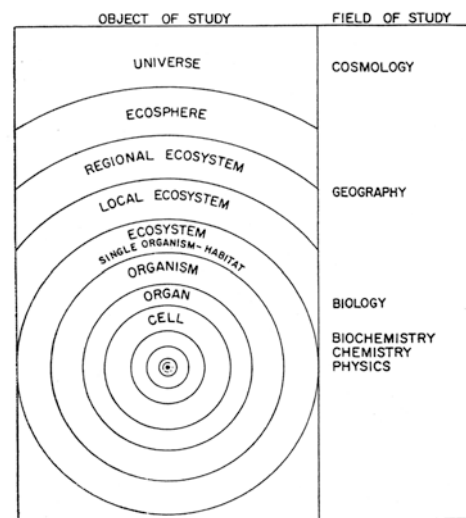


Abb. 206. Hierarchie von Ebenen der Organisation und damit korrespondierende Wissenschaften (aus Rowe, J.S. (1961). *The level-of-integration concept and ecology. Ecology* 42, 420-427: 422).

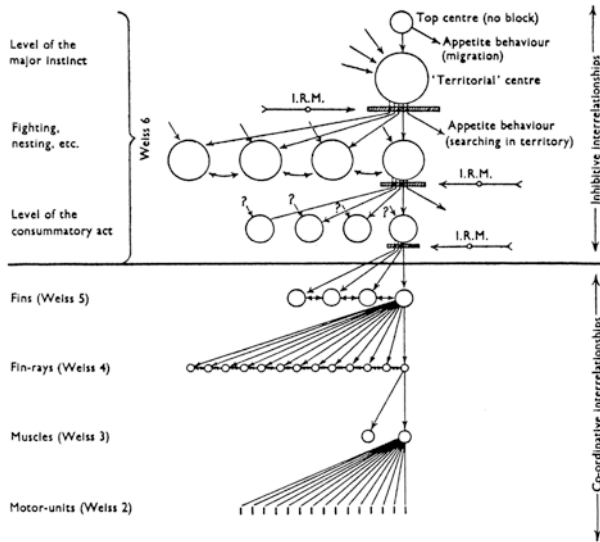


Abb. 207. Modell der Hierarchie von Zentren in der Organisation instinktiven Verhaltens. Die Elemente des Modells sind in traditioneller Weise funktional bestimmte Verhaltenseinheiten (z.B. Kampf, Nestbau, Territorialverhalten). Das Modell ist damit nicht als isomorph zu neuronalen Strukturen konzipiert (aus Tinbergen, N. (1950). *The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour*. *Symp. Soc. Exper. Biol.* 4, 305-312: 309).

einer ökologischen Hierarchie: den individuellen Organismus, die Pflanzengemeinschaft, die biotische Gemeinschaft (Pflanzen und Tiere), die Vegetation (der Zusammenschluss mehrerer Pflanzengemeinschaften) und das Ökosystem (die Organismengemeinschaften und ihre Umwelt). Ein Gegenstand auf jeder dieser Ebenen bildet nach Egler eine emergente Ganzheit mit neuen Systemeigenschaften.⁹⁵ In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erweist sich der Hierarchieansatz in der Ökologie als besonders fruchtbar.⁹⁶

Seit Ende der 1940er Jahre werden von verschiedenen Autoren Tabellen oder Grafiken entwickelt, die die organischen Hierarchieebenen von den Biomolekülen über die Gene, Zellen, Gewebe, Organe, Organismen, Populationen bis zu den Ökosystemen darstellen (vgl. Abb. 205; 206).⁹⁷

Funktionshierarchien

Die Hierarchie der Bauteile im Organismus beruht nur zum Teil auf einer rein strukturellen Grundlage. Vor allem die Elemente der obersten Hierarchieebenen innerhalb eines Organismus, die Organsysteme und Organe, sind meist nicht strukturell, d.h. nach ihrer morphologischen Gestalt, sondern funktional individuiert. So ist ein Fortbewegungs- oder Fortpflan-

zungsorgan über seine Funktion bestimmt. Die Gliederung eines Organismus in hierarchisch geordnete Subsysteme geht also von funktionalen Einheiten aus. An der Spitze der funktionalen Gliederung stehen die beiden organischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung (↑Funktion: Abb. 167). Wird der funktionale Ansatz auch bis zu den tieferen Ebenen verfolgt, entsteht eine Kette von hintereinander geschalteten Mittel-Zweck-Relationen, die in Anlehnung an G. Simmel⁹⁸ als *teleologische Reihen* bezeichnet werden können. Jedem Reihenglied entspricht eine Hierarchieebene in einem System.

Kausalhierarchien: Gene und Neurone

Die paradigmatischen Fälle für kausale Hierarchien in der Biologie können in der Wirksamkeit von Genen und Neuronen gesehen werden. Die frühe Differenzierung von Zellen in der Entwicklung von Mehrzellern wird auf eine Kaskade von Genen zurückgeführt, die nacheinander aktiviert werden und die Differenzierung des Keims bedingen (↑Entwicklung). In diesem Zusammenhang ist von einer *genetischen Hierarchie* die Rede.⁹⁹

Als besonders wertvoll erweist sich der Begriff der Hierarchie in der Neurologie und Ethologie. Bereits 1882 identifiziert H. Jackson eine *Hierarchie nervöser Zentren* (»hierarchy of nervous centres«) beim Menschen.¹⁰⁰ Die nervösen Zentren repräsentieren nach Jackson Bewegungen, nicht einzelne Muskeln. Die höheren Zentren werden dabei für die Koordination komplexer Bewegungsabläufe verantwortlich gemacht, die sich aus einfachen, von niederen Zentren gesteuerten Bewegungsweisen zusammensetzen. Seit den 1920er Jahren erweitert P. Weiss diese Vorstellung zu einem allgemeinen Modell der Steuerung des Verhaltens durch eine Hierarchie nervöser Kontrollzentren. Der Einfluss dieser Zentren erstreckt sich von der Bewegung einzelner motorischer Einheiten über Muskelgruppen bis zu den Extremitäten und schließlich den ganzen Organismus.¹⁰¹

Neben einer neurophysiologischen Hierarchie der Steuerzentren wird in ethologischer Hinsicht eine Hierarchie von funktionalen Ebenen unterschieden. N. Tinbergen erkennt in diesem Sinne 1942 eine »hierarchische Organisation« für den »Fortpflanzungsinstinkt« des Stichlings, die sich über die Ebene von »Kampf«, »Nestbau« etc. bis zur Ebene der »Endinstinkte« zieht, die z.B. in »Beißen« oder »Graben« bestehen.¹⁰² Das Modell von Tinbergen geht also von

funktional bestimmten Verhaltenskategorien aus, nicht von neuronalen Einheiten (vgl. Abb. 207).¹⁰³ P. Baerends entwickelt ähnliche Modelle für das Verhalten der Grabwespe (†Instinkt: Abb. 223).¹⁰⁴ Darauf aufbauend schlägt R. Dawkins 1976 den Begriff der Hierarchie als allgemeines ethologisches Konzept vor.¹⁰⁵

Enkapsis

Der Morphologe M. Heidenhain betrachtet 1907 solche Bestandteile eines Organismus, die zur eigenen Vermehrung befähigt sind, als eigenständige Einheiten und nennt sie *Biosysteme* (z.B. die Zellen, †Fortpflanzung; Ganzheit). Ausgehend von diesen Biosystemen oder Histosystemen beschreibt Heidenhain einen »Stufenbau des Organismus auf der Basis der Fortpflanzungserscheinungen«¹⁰⁶ und spricht von einem »System der Ineinanderschachtelung oder **Enkapsis**«¹⁰⁷, weil die Histosysteme eingeschachtelt vorliegen.

Ausgehend von der Bestimmung durch Heidenhain hat sich der Ausdruck »Enkapsis« in verschiedenen Bereichen der Biologie verbreitet. So verwendet ihn der Ökologe K. Friederichs 1937 für eine »Hierarchie der Seinsstufen«, die vom Elektron bis zum Geist des Menschen reicht. Die Struktur einer »enkaptischen Ordnung« bzw. das »Prinzip der Enkapsis« formuliert Friederichs wie folgt: »Die höheren Stufen schließen die niederen ein, indem sie aus ihnen zusammengesetzt sind.«¹⁰⁸ Auch das Verhältnis der »drei »Bereiche« des Organismus«, »Leib, Psyche, Geist«, kann nach Friederichs als ein Verhältnis der Enkapsis betrachtet werden.

Der Begriff der Enkapsis hat sich besonders in der Taxonomie etabliert. Ein **enkaptisches System**¹⁰⁹ (Hennig 1949: »hierarchisch-enkaptisches System«¹¹⁰), eine »enkaptische Struktur«¹¹¹ oder eine **enkaptische Hierarchie**¹¹² der Klassifikation von Organismen ist eine hierarchisch gestufte Ordnung, die in mehreren Ebenen zu immer umfangreicheren Gruppierungen gelangt (etwa mit den Stufen *Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse, Stamm und Reich*; †Taxonomie). Im Englischen hat sich dieser Ausdruck nicht durchgesetzt; dort wird in diesem Sinne von einer *ingenisteten Hierarchie* (»nested hierarchy«¹¹³), einer *inkluisiven Hierarchie* (»inclusive hierarchy«¹¹⁴) oder einfach von der *linnéschen Hierarchie* (»Linnean hierarchy«¹¹⁵) gesprochen.

Ein enkaptisches System der Taxonomie ist dadurch bestimmt, dass jedes Taxon nur einem Taxon höheren Rangs auf jeder Ebene der Taxonomie angehört, oder anders gesagt: Taxa auf gleicher Ebene besitzen keine gemeinsamen Elemente, d.h. gleiche

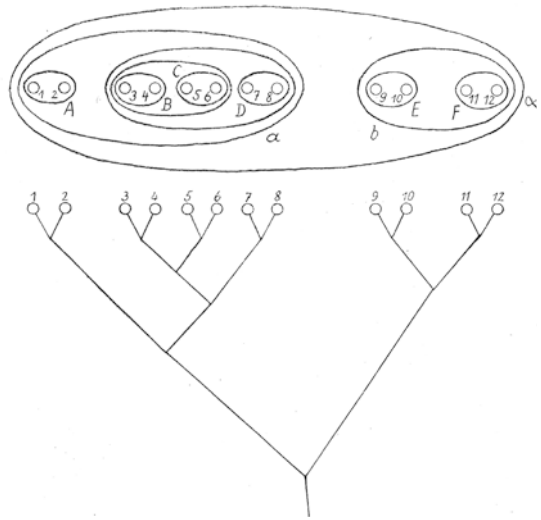


Abb. 208. Die hierarchisch-enkaptische Ordnung systematischer Taxa (oben) als Ergebnis der dichotomen Aufspaltung von Stammeslinien in der Phylogenese (unten). Die Abbildung stellt die Äquivalenz von Venn-Diagrammen (oben) und Kladogrammen (unten) dar. Außerdem wird in dieser Darstellung deutlich, dass die zu beobachtende hierarchische Klassifikation der Organismen (oben) als das Explanandum zu verstehen ist, demgegenüber die (phylogenetische) Systematik das Explanans darstellt: Die beobachtete Hierarchie der Klassifikation wird als phylogenetische Genealogie erklärt (aus Hennig, W. (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*: 204).

Taxa niederen Rangs. Das entsprechende Bild zur Veranschaulichung einer solchen Ordnung besteht in Schachteln verschiedener Größe, die ineinander geschachtelt vorliegen (»ineinandergeschachtelte Stufenfolge«¹¹⁶).¹¹⁷ Als Grund für die Angemessenheit eines enkaptischen Systems zur Klassifikation der Organismen kann ihre Abstammung in Form eines Stammbaums gelten (vgl. Abb. 208; †Systematik: Abb. 503). Eine Klassifikation allein nach dem Kriterium der Ähnlichkeit würde dagegen nicht notwendig ein enkaptisches System ergeben, sondern auch andere Formen ermöglichen, z.B. komplexe Netzwerke.¹¹⁸

Linnés Sexualesystem zur Einteilung der Pflanzen, das er 1735 vorlegt, ist auf der Ebene der Ordnungen und Klassen nicht von enkaptischer, sondern von kombinatorischer Struktur, weil solche Pflanzen, die auf der (untergeordneten) Ebene der Ordnung (die über die Anzahl der Griffel definiert ist) zu dem gleichen Taxon gehören, auf der (übergeordneten) Ebene der Klasse (die über die Anzahl der Staubblätter definiert ist) doch zu verschiedenen Taxa gehören.

Pflanzen der gleichen Ordnung können demnach also verschiedenen Klassen angehören.¹¹⁹

Hierarchie und Emergenz

Eine wissenschaftstheoretische Reflexion auf den Begriff der Hierarchie im biologischen Kontext setzt 1929 mit den Analysen J.H. Woodgers ein. Eine Hierarchie liegt für Woodger dann vor, wenn die Teile eines Systems aufgrund ihrer Relation zu den anderen Teilen des Systems Eigenschaften aufweisen, die sie außerhalb dieser Relation nicht haben. Hierarchisch organisierte Systeme seien daher nur durch eine Untersuchung auf allen Hierarchieebenen vollständig analysierbar: »an entity having the hierarchical type of organization such as we find in the organism requires investigation at all levels, and investigation of one level cannot replace the necessity for investigations of levels higher up in the hierarchy«.¹²⁰ Woodger plädiert damit für die methodologische Eigenständigkeit der biologischen Begriffe, die sich auf einer gegenüber den physikalischen Begriffen höheren Hierarchieebene bewegen. Im Sinne einer vitalistischen Lehre wird dies 1930 von E. Oldekop ausgenutzt, indem er argumentiert, die Organisation auf höheren Ebenen könne nicht durch die physikalischen Gesetze erkannt werden und rechtfertigt daher die Annahme eines vitalen Prinzips.¹²¹

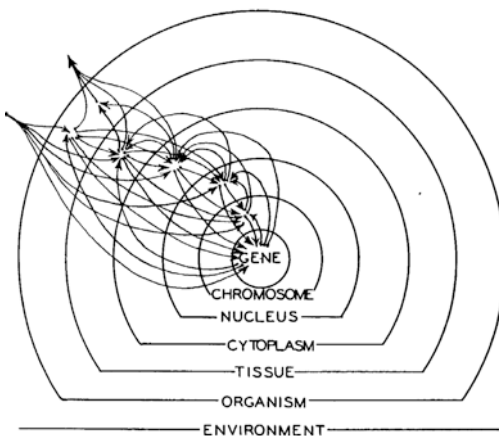


Abb. 209. Hierarchieebenen der Organisation von Lebewesen und ihre Interaktion miteinander. Statt einer einfachen Determination der Entitäten auf den höheren Organisationsebenen (z.B. des Organismus) durch die auf den niederen (z.B. die Gene) liegt eine wechselseitige Abhängigkeit vor, die eine Beeinflussung der Entitäten auf den niederen Ebenen durch die auf den höheren einschließt (aus Weiss, P.A. (1973). *The Science of Life. The Living System – A System for Living*: 11).

Naturalistische Ansätze zur Beschreibung und Erklärung von Hierarchien werden seit den 1920er Jahren im Rahmen von Theorien der Emergenz entwickelt (↑Ganzheit/Emergenz).¹²² Die »neuen Eigenschaften« der Gegenstände auf einer höheren Ebene werden dabei aus der Interaktion ihrer Elemente erklärt.

Hierarchie und Modularität

In einem einflussreichen Aufsatz von 1962 zeigt H. Simon, dass der hierarchische Aufbau der Lebewesen ein wichtiger Faktor in ihrer Evolution gewesen ist. In der Natur, in der komplexe Systeme nur aus einfachen entstehen können, weisen die komplexen Systeme nach Simon eine hierarchische Struktur auf, weil die Stabilität des komplexen Systems durch seine Untergliederung in weniger komplexe, regenerierbare Subsysteme erhöht wird: »complex systems will evolve from simple systems much more rapidly if there are stable intermediate forms than if there are not. The resulting complex forms in the former case will be hierarchic«¹²³. Die sukzessive Entstehung eines Systems aus stabilen Zwischenformen und seine Untergliederung in abgegrenzte Subsysteme oder *Module* (↑Morphologie) mache dieses weniger anfällig für Störungen. Durch Hierarchien werde die Komplexität eines Systems beherrschbar. Anhand eines einfachen Gedankenexperiments macht Simon deutlich, dass die nötige Zeit für die evolutionäre Bildung eines komplexen Systems aus einfachen Elementen entscheidend vom Vorhandensein stabiler Zwischenformen abhängt. Simon vergleicht zwei Uhrmacher, von denen der eine die Uhren Element für Element zusammenfügt, während der andere zunächst stabile Untereinheiten baut. Beide Uhrmacher werden bei ihrer Arbeit durch Telefonanrufe gestört, wobei jeweils die gerade bearbeitete Uhr in ihre Elemente bzw. Untereinheiten zerfällt. Bestehen die Uhren aus tausend Teilen, die stabilen Untereinheiten aus zehn und besteht eine Wahrscheinlichkeit von eins zu hundert, dass ein Uhrmacher bei dem Hinzufügen eines Teiles gestört wird, dann braucht der Uhrmacher, der nicht mit Untereinheiten arbeitet, viertausendmal länger zur Herstellung einer Uhr als der andere.¹²⁴ Die hierarchische Gliederung eines komplexen Systems in Untereinheiten ist demzufolge also ein Faktor, der seine Evolution beschleunigt und seine Stabilität durch die Regeneration der Untereinheiten erhöht.

Einschränkungen und Kontrolle

In den 1960er Jahren bemühen sich verschiedene Autoren um eine Präzisierung des Konzeptes der Hi-

erarchie. P. Weiss versucht den Begriff dadurch zu klären, dass er das Verhältnis zwischen den verschiedenen Ebenen der Hierarchie als das einer *Einschränkung* (»constraint«) der Freiheitsgrade der Elemente der unteren Ebenen durch die der oberen beschreibt (↑Typus).¹²⁵ M. Polanyi ist der Ansicht, die höhere Ebene setze die *Randbedingungen* für die unteren Ebenen.¹²⁶ H. Pattee erläutert dies weiter, indem er von einer *Kontrolle* der unteren Ebenen durch die höheren spricht; die hierarchische Kontrolle wird bei ihm zu einem zentralen Moment der Lebewesen: »hierarchical control is the essential and distinguishing characteristic of life«¹²⁷.

Kritisch wendet R. Rosen 1969 gegen eine solche Sicht ein, dass das spezifisch Biologische gerade nicht in einer hierarchischen Befehlsstruktur wiedergegeben werden könne, sondern auf einer durchgängigen Wechselseitigkeit der Teile eines Ganzen beruhe: »the interaction between functional levels in a biological system is a reciprocal one, not unidirectional as a »bossing« relation must be«.¹²⁸ Allerdings muss nicht jede Hierarchie die kausale Beeinflussung von Gegenständen auf verschiedenen Ebenen bezeichnen. Neben den *Kontrollhierarchien* (eine Form der Kausalhierarchien) für Steuerungsprozesse stehen in der Biologie die *Strukturhierarchien* zur Unterscheidung der morphologischen Bausteine des Organismus und die *Ranghierarchien*, die z.B. in der Taxonomie vorliegen.¹²⁹

Hierarchie und Wechselseitigkeit

Verstanden als ein kausales Prinzip zur Beschreibung des Musters eines Wirkungsgefüges, bildet »Hierarchie« einen Gegenbegriff zu dem zentralen biologischen Konzept der ↑Wechselseitigkeit. Denn in kausaler Bedeutung besteht eine Hierarchie in einer einseitig ausgerichteten Herrschaft oder einsinnigen Determination. Die Struktur von Lebewesen ist in der Regel aber nach dem Prinzip der verteilten Ursachen organisiert, so dass sich die Funktionen aus der Interaktion der Komponenten ergeben und nicht von einem zentralen Steuerzentrum ausgehen. Auch Modelle zur Evolution der Organismen erscheinen angemessener, wenn diese als dezentrierte Strukturen und selbstorganisierende Netzwerke ohne klare hierarchische Ordnung und Kompartimentierung verstanden werden. Modelle zur Selbstorganisation belegen, dass die von H. Simon angenommene Kompartimentierung eines Systems in Module durchaus keine Voraussetzung für seine Evolution ist.¹³⁰

Evolution der biologischen Hierarchie

In traditioneller Perspektive wird die Gliederung von

komplexen Lebewesen in die hierarchisch geordneten Strukturebenen der Gene, Chromosomen, Zellen, Gewebe und Organe als ein elementares Faktum der Biologie behandelt. In den letzten Jahren wird diese Hierarchie aber selbst als ein Produkt der Evolution und Selektion beurteilt.¹³¹ Sofern die Einheiten auf einer Organisationsebene zur eigenen Reproduktion befähigt sind, wie die Gene, Chromosomen und Zellen, kann auf ihrer Ebene auch eine Selektion für die Maximierung der eigenen Reproduktion vorliegen. Diese Einheiten können ihre Fitness entweder durch ihre eigene Reproduktion oder die Unterstützung der Reproduktion der Einheiten auf höheren Ebenen, von denen sie ein Teil sind, befördern. Durch diesen zweiten Weg wird die Strukturierung des Systems in Hierarchien stabilisiert. Die organische Hierarchie etabliert sich nach diesem Modell also durch die Übertragung der Fitness von Einheiten auf einer niedrigeren Organisationsebene auf solche einer höheren Ebene. Sie ist damit letztlich ein Evolutionsprodukt einer Mehrebenenselektion (↑Selektion). Die entscheidende Bedingung für die Etablierung einer Strukturebene liegt in der Unterdrückung der Reproduktion und damit der Konkurrenz auf der Ebene ihrer Teile.

Nachweise

- 1 Pseudo-Dionysios Areopagita, *De caelesti hierarchia* III, 1ff.; *De ecclesiastica hierarchia* I, 3.
- 2 Vgl. Rausch, H. (1974). Hierarchie. *Hist. Wb. Philos.* 3, 1123-1126.
- 3 Leake, C.D. (1969). Historical aspects of the concept of organizational levels of living material. In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). *Hierarchical Structures*, 147-159: 147.
- 4 Vgl. Hartmann, N. (1943). Die Anfänge des Schichtgedankens in der Alten Philosophie. *Abh. Preuß. Akad. Wiss. Phil.-hist. Kl. Nr. 3*; Wagner, H. (1956). Die Schichtentheoreme bei Platon, Aristoteles und Plotin. *Stud. Gen.* 9, 283-291.
- 5 Voltaire (1764). *Chaîne des êtres créés*. In: *Dictionnaire Philosophique* (Complete Works, vol. 35, Oxford 1994, 513-521): 515.
- 6 Vgl. Lepenies, W. (1976). Das Ende der Naturgeschichte: 47f.
- 7 Vgl. Guttman, B.S. (1976). Is "levels of organization" a useful biological concept? *Bioscience* 26, 112-113.
- 8 Vgl. Thienemann, A. (1910). Die Stufenfolge der Dinge, der Versuch eines natürlichen Systems der Naturkörper aus dem 18. Jahrhundert. Eine historische Skizze. *Zoolog. Anz.* 3, 187-274; Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985); Formigari, L. (1968). Chain of being. In: Wiener, P.P. (ed.). *Dictionary of the History of Ideas*, vol. I, 325-335; Barsanti, G. (1988). Le immagini della natura. Scale, mappe, alberi. 1700-1800. *Nuncius* 3, I, 55-125; Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“. Das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.
- 9 Homer, *Ilias* VIII, 18-27; vgl. Ohly, F. (1990). Zur Goldenen Kette Homers. In: Buhr, G., Kittler, F.A. & Turk, H. (Hg.). *Das Subjekt der Dichtung*. Festschrift für Gerhard Kaiser, 411-495.
- 10 Vgl. Empedokles, *Fragmente* (Diels/Kranz) 31 B 127.
- 11 Vgl. Ingensiep, H.W. (1999). Natur als Hierarchie? Zur Geschichte und Aktualität einer Idee. *Philos., Ethik. Z. Didakt. Philos. Eth.* 21, 6-19.
- 12 Platon, *Politeia* 436a; *Timaios* 69c-71a; 89e-90d.
- 13 Platon, *Politeia* 441e.
- 14 Platon, *Timaios* 69d f.
- 15 Aristoteles, *De part. anim.* 655b37-656a6.
- 16 Aristoteles, *De gen. anim.* 732b31; 733a33f.; *De part. anim.* 686a28-31.
- 17 Aristoteles, *Hist. anim.* 588b4-6; *De part. anim.* 681a.
- 18 Aristoteles, *Hist. anim.* 588b24-589a2; *De gen. anim.* 753a7-15.
- 19 Aristoteles, *De an.* 414b; *Hist. anim.* 588b; vgl. Happ, H. (1969). Die Scala naturae und die Schichtung des Seelischen bei Aristoteles. In: Stiebel, R. & Stier, H.E. (Hg.). *Beiträge zur Alten Geschichte und deren Nachleben*. Festschrift für Franz Altheim, Bd. 1, 220-244.
- 20 Nemesios von Emesa (ed. Matthaei) 40, 14-41, 3.
- 21 Plotin, *Enneaden* (Schriften, Bd. 1, Leipzig 1930): 127 (V, 2, 1).
- 22 Augustinus, *De quantitate animae*: XXXIII.
- 23 Vgl. Balss, H. (1947). Albertus Magnus als Biologe: 267ff.
- 24 Carolus Bovillus (1510). *Liber de sapiente*; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 178; Ramon Lull (1512). *De nova logica, de correlativis, necnon de ascensu et descensu intellectus*; vgl. Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“: 58.
- 25 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 446 (bk. III, ch. 6, §12).
- 26 Leibniz, G.W. (1702). Brief an Varignon (*Philosophische Schriften*, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 264.
- 27 a.a.O., 266.
- 28 Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie* (*Œuvres*, Bd. 1, Neuchâtel 1779).
- 29 Bonnet, C. (1770). *Palingénésie philosophique* (*Œuvres*, Bd. 15, Neuchâtel 1783): 220.
- 30 Lull (1512).
- 31 Bacon, F. (1605). Of the Proficiency and Advancement of Learning, Divine and Humane: 28 (nach OED 1989).
- 32 Browne, T. (1643). *Religio medici*: I, §30.
- 33 Milton, J. (1667). *Paradise Lost*: V, 509.
- 34 Leibniz, G.W. (1671). *Hypothesis physica nova* (AA, Bd. VI, II, 219-257): 246; vgl. Belaval, Y. (1981). Leibniz et la chaîne des êtres. In: Ales Bello, A. (ed.). *The Great Chain of Being and Italian Phenomenology*, 59-68.
- 35 Leibniz, G.W. (1702). Brief an Varignon (*Philosophische Schriften*, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 264; vgl. auch Sprat, T. (1667). *The History of the Royal Society of London for the Improving of Natural Knowledge*: 165.
- 36 Pope, A. (1733). *Essay on Man*: 243.
- 37 Kant, I. (1755). *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels* (AA, Bd. 1, 215-368): 359.
- 38 Hermann, J. (1777-83). *Tabula affinitatum animalium*: 25.
- 39 Kant, I. (1781/87). *Kritik der reinen Vernunft*: B696.
- 40 Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 69-78; zur Kritik an Lovejoy vgl. Wilson, D.J. (1987). Lovejoys *The Great Chain of Being* after fifty years. *J. Hist. Ideas* 48, 187-206.
- 41 Platon, *Timaios* 92c.
- 42 Leibniz, G.W. (1714). *Les principes de la nature et de la grâce, fondés en raison* (*Philosophische Schriften*, Bd. 1. Frankfurt/M. 1996, 414-438): 416; vgl. Hintikka, J. (1972). Leibniz on plenitude, relations, and the 'reign of law'. In: Frankfurt, H.G. (ed.). *Leibniz. A Collection of Critical Essays*.
- 43 Aristoteles, *Hist. anim.* 588b.
- 44 Leibniz (1702): 264.
- 45 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.
- 46 Comte, A. (1838). *Cours de philosophie positive*, Bd. 3: 291; vgl. 92; 117.
- 47 Comte, A. (1844). *Discours sur l'Esprit Positif* (Paris 1974): 157 (§71); vgl. auch Broad, C.D. (1925). *The Mind and its Place in Nature*: 77.
- 48 Comte (1838): 375.
- 49 a.a.O.: 425.

- 50 Ringseis, J.N. von (1841). *System der Medicin*: 36.
- 51 Aristoteles, *De caelo* 302a29ff.; Platon, Protagoras 329d-e.
- 52 Aristoteles, *De part. anim.* 646a, b.
- 53 Aristoteles, *Hist. anim.* 489a26.
- 54 Galen, *De elementis ex Hippocrate* (ed. K.G. Kühn, Leipzig 1821-33): I, 479-481 (I, 8f.).
- 55 Vgl. Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung: 48.
- 56 Empedokles, *Fragmente* (Diels/Kranz) A 30, 97.
- 57 Parmenides, *Fragmente* (Diels/Kranz) A 45.
- 58 Alkmaion, *Fragment* (Diels/Kranz) 24 A 8.
- 59 Vgl. z.B. Aristoteles, *Ethica Eudemia* 1241b; *De an.* 415b.
- 60 Vgl. Galen, *De Hippocratis et Platonis placitis* 7, 2; Sambursky, S. (1965). Das physikalische Weltbild der Antike: 207-209.
- 61 Cicero, *De natura deorum* 29 (II, 11).
- 62 Albertus Magnus, *De principiis motus processivi* (*Opera omnia*, Aschendorff 1955, Bd. 12): 68 (2. Buch, Kap. 8); vgl. ders. *Quaestiones de animalibus* (*Opera omnia*, Bd. 12): 96 (1. Buch, Frage 22).
- 63 Cuvier, G. (1800/35). *Leçons d'anatomie comparée*, Bd. 1: 59.
- 64 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (*Œuvres de Lavoisier*, Bd. 2, Paris 1862, 688-703): 700.
- 65 Cuvier (1800/35): 60.
- 66 Whytt, J. (1751). *An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals*: 377.
- 67 Bordeu, T. (1751). *Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action* (*Œuvres complètes*, 2 Bde., Paris 1818): I, 164f.
- 68 Diderot, D. (1769). *Le rêve de d'Alembert* (*Œuvres complètes*, Bd. 17, Paris 1987, 87-209): 122.
- 69 Diderot, D. (1774). *Le manuscrit de Pétersbourg* (*Œuvres complètes*, Bd. 17, Paris 1987, 213-260): 226; vgl. ders. (1778). *Éléments de physiologie* (*Œuvres complètes*, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 310f.
- 70 Diderot (1774): 226; (1778): 312.
- 71 Kaitaro, T. (1997). Diderot's Holism: 130.
- 72 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 5, 137-176: 138.
- 73 Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*: 151.
- 74 Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 367.
- 75 Virchow, R. (1858). *Die Cellularpathologie*.
- 76 Rádl, E. (1905-09). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 94 (2. Aufl. 1913: 213); vgl. (1. Aufl.) 66; 191f.; 200; 229.
- 77 Bertalanffy, L. von (1932). *Theoretische Biologie*, Bd. 1: 13.
- 78 Helmont, J.B. van (1648). *Pylorus rector*: § 22, in: *Ortus Medicinae*; vgl. Rádl (1905-09): I, 197; Pagel, W. (1944). *The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont's Science and Medicine*: 36ff.
- 79 Müller, J.V. (1798). *Orthodoxie und Heterodoxie, oder Bemerkungen über den richtigen Gebrauch der Arzneymittel*, Bd. 1: 242.
- 80 [Röschlaub, A.] (1802). Parallele zwischen dem Universum und dem Individuum. *Magazin zur Vervollkommenheit der Medizin* 7, 133-134: 133; vgl. [ders.] (1802). Über die angebliche Nützlichkeit gewisser Krankheiten für die Erhaltung und Verlängerung des Lebens. *Magazin zur Vervollkommenheit der Medizin* 7, 242-276: 244.
- 81 Troxler, D. (1804). *Kreislauf des thierischen Lebens unter Wachen und Schlafen*. In: ders., *Versuche in der organischen Physik*, 433-498: 455.
- 82 Schubert, G.H. (1807). *Ahnungen einer allgemeinen Geschichte des Lebens*, 2. Theil, Bd. 1: 247.
- 83 Carus, C.G. (1814). Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondere des Gehirns: 222.
- 84 Mayer, C. (1826). Sind die peripherischen Theile eines organischen Systems vorhanden, wenn die entsprechenden Centraltheile dieses Systems mangeln? *Arch. Anat. Physiol.* 228-237: 229.
- 85 Müller, J. (1833/38). *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1: 803 (vgl. 1. Aufl.: 817).
- 86 Meyen, F.J.F. (1839). *Neues System der Pflanzen-Physiologie*, 3 Bde.: III, 570.
- 87 Reinke, J. (1907). *Die Natur und Wir*: 110.
- 88 Schultz, C.H. (1823). *Die Natur der lebendigen Pflanze*, Erster Theil. *Das Leben des Individuums*: 119.
- 89 Fechner, G.T. (1848/99). *Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen*: 218.
- 90 Sapper, K. (1928). *Naturphilosophie. Philosophie des Organischen*: 89.
- 91 Bertalanffy, L. von (1932). *Theoretische Biologie*, Bd. 1: 100.
- 92 a.a.O.: 113.
- 93 Novikoff, A.B. (1945). The concept of integrative levels and biology. *Science* 101, 209-215.
- 94 Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16, 284-307: 299.
- 95 Egler, F.E. (1942). Vegetation as an object of study. *Philos. Sci.* 9, 245-260: 247-249.
- 96 Vgl. Allen, T.F.H. & Starr, T.B. (1982). *Hierarchy. Perspectives for Ecological Complexity*; O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.F.H. (1986). A Hierarchical Concept of Ecosystems; Wiegand, G. (1996). Konzepte der Hierarchie-Theorie in der Ökologie. In: Mathes, K., Breckling, B. & Ekschmitt, K. (Hg.). *Systemtheorie in der Ökologie*, 7-24.
- 97 Vgl. außerdem Bertalanffy, L. von (1949). Vom Molekül zur Organismenwelt: 11; Wright, S. (1953). Gene and organism. *Amer. Nat.* 87, 5-18: 10.
- 98 Simmel, G. (1900/07). *Philosophie des Geldes* (Gesamtausgabe, Bd. 6, Frankfurt/M. 1989): 254ff.
- 99 Sturtevant, M.A. (1995). Analysis of the genetic hierarchy guiding wing vein development in *Drosophila*. *Development* 121, 785-802; Mathew, S. (2008). The genetic hierarchy that controls gastrulation in *Drosophila*. *Developmental Biol.* 319, 476.
- 100 Jackson, J.H. (1882). On some implications of dissolution of the nervous system (*Selected Writings of John Hughlings Jackson*, vol. 2, hg. v. J. Taylor, 29-44): 29; vgl.

- ders. (1884). Croonian Lectures on the Evolution and Dissection of the Nervous System (hg. v. O. Sittig, Berlin 1927): 38.
- 101** Weiss, P. (1941). Self-differentiation of the basic patterns of coordination. *Comp. Psychol. Monogr.* 17, 1-96.
- 102** Tinbergen, N. (1942). An objectivistic study of the innate behaviour of animals. *Biblioth. Biotheor.* 1, 39-98; ders. (1951). *The Study of Instinct* (dt. *Instinktlehre*, Berlin 1953): 96.
- 103** Tinbergen, N. (1950). The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. *Symp. Soc. Exper. Biol.* 4, 305-312.
- 104** Baerends, P. (1941). Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. *Tijdschr. Entomol.* 84, 68-275.
- 105** Dawkins, R. (1976). Hierarchical organisation: a candidate principle for ethology. In: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (eds.). *Growing Points in Ethology*, 7-54.
- 106** Heidenhain, M. (1923). Formen und Kräfte in der lebenden Natur (= Vortr. Aufs. *Entwicklungsmech. Org.* 32): 22; vgl. 42.
- 107** Heidenhain, M. (1907). Plasma und Zelle, 1. Abt. *Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse*, 1. Lief. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Centren und die Granulalehre (= *Handbuch der Anatomie des Menschen*, Bd. 8, Teil 1): 92.
- 108** Friederichs, K. (1937). Ökologie als Wissenschaft von der Natur, oder, biologische Raumforschung: 24.
- 109** Siewing, R. (1978). Biologische Evolution – Einführung in die Problematik. In: Siewing, R. (Hg.). *Evolution*, 95-118: 104.
- 110** Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Grundbegriffe der phylogenetischen Systematik. *Forsch. Fortschr.* 25, 136-138: 136; Gruner, H.-E. (1980). Einführung. In: *Lehrbuch der speziellen Zoologie*, Bd. 1, 1, 15-156: 33.
- 111** Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. *Stud. Gen.* 4, 376-389: 384.
- 112** Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. *Philosophische Grundlagen der Taxonomie*: 31.
- 113** Vgl. z.B. Queiroz, K. de (1988). Systematics and the Darwinian revolution. *Philos. Sci.* 55, 238-259: 251.
- 114** Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 206.
- 115** Mayr, E. (1969). *Principles of Systematic Zoology*: 89; ders. (1982): 436.
- 116** Löther (1972): 31.
- 117** Vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 29.
- 118** Vgl. Hennig, W. (1947). Probleme der biologischen Systematik. *Forsch. Fortschr.* 21/23, 276-279: 276; Mayr (1982): 437; Queiroz (1988): 251.
- 119** Vgl. Müller-Wille (1999): 59f.
- 120** Woodger, J.H. (1929). *Biological Principles*: 316.
- 121** Oldekop, E. (1930). Über das hierarchische Prinzip in der Natur und seine Beziehungen zum Mechanismus-Vitalismus Problem.
- 122** Vgl. Stephan, A. (1999). Emergenz. Von der Unvorhersagbarkeit zur Selbstorganisation: 23ff.
- 123** Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 106, 467-482: 473.
- 124** a.a.O.: 470ff.
- 125** Weiss, P. (1967). $1 + 1 \neq 2$. In: Quarten G.C., Melnechuk, T. & Schmitt, F.O. (eds.). *The Neurosciences*, 801-821: 808.
- 126** Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. *Science* 160, 1308-1312: 1311.
- 127** Pattee, H.H. (1970). The problem of biological hierarchy. In: Waddington, C.H. (ed.). *Towards a Theoretical Biology*, vol. 3, 117-136: 120.
- 128** Rosen, R. (1969). Comments on the use of the term hierarchy. In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). *Hierarchical Structures*, 52-53: 52.
- 129** Vgl. Grene, M. (1969). Hierarchy: one word, how many concepts? In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). *Hierarchical Structures*, 56-58.
- 130** Vgl. Zawidzki, T.W. (1998). Competing models of stability in complex, evolving systems: Kauffman vs. Simon. *Biol. Philos.* 13, 541-554.
- 131** Michod, R.E. (1999). *Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*; Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*: 16f.

Literatur

- Novikoff, A.B. (1945). The concept of integrative levels and biology. *Science* 101, 209-215.
- Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.) (1969). *Hierarchical Structures*.
- Weiss, P.A. (ed.) (1971). *Hierarchically Organized Systems in Theory and Practice*.
- Pattee, H.H. (ed.) (1973). *Hierarchy Theory. The Challenges of Complex Systems*.
- Patrides, C.A. (1973). Hierarchy and order. In: Wiener, P.P. (ed.). *Dictionary of the History of Ideas*, vol. I, 434-449.
- Salthe, S.N. (1985). *Evolving Hierarchical Systems. Their Structure and Representation*.
- Grene, M. (1987). Hierarchies in biology. *Amer. Sci.* 75, 504-510.
- Zylstra, U. (1992). Living things as hierarchically organized structures. *Synthese* 91, 111-133.

Homologie

›Homologie‹ ist ein Wort, das sich bis in die Antike zurückverfolgen lässt (vgl. griech. »ὁμολογία« »Übereinstimmung, Bekenntnis«). Aristoteles verwendet es bereits in einem der modernen biologischen Bedeutung verwandten Sinn. Zu einem biologischen Terminus wird es aber erst mit R. Owens morphologischen Studien seit den 1830er Jahren.¹

Antike

Platon bezeichnet den sich in einem Dialog einstellenden Konsens der Meinungen als ›Homologie‹.² Aristoteles nennt allgemeiner Dinge, die einander entsprechen, ›Homologien‹³ und bezeichnet im zoologischen Kontext solche Körperteile die sich bei Organismen verschiedener Tierarten an entsprechenden Stellen im Körper befinden, als ›homolog‹ (»ὁμολόγως«)⁴. Von den gleichen Körperteilen bei verschiedenen Individuen, z.B. den Augen und Nasen verschiedener Menschen, sagt Aristoteles daneben, sie seien »spezifisch identisch«.⁵ Auch der folgende Satz von Aristoteles ist im Sinne der Unterscheidung von Analogie und Homologie interpretiert worden: »In der Regel haben nämlich Tiere einer andern Gattung auch meist verschiedenartige Glieder, und diese entsprechen sich entweder nur, sind jedoch gattungsmäßig verschieden [Analogie], oder sie gehören zur selben Gattung, aber zu einer andern Art [Homologie]«.⁶ Aristoteles' Terminologie in dieser Sache ist allerdings nicht immer konsistent.⁷ Auffallend ist, dass das Wort ›Homologie‹ nicht latinisiert wurde.

Renaissance und Frühe Neuzeit

Lange vor ihrer terminologischen Benennung sind Entsprechungen im Aufbau von äußerlich sehr verschieden gestalteten Organismen bekannt. Von dieser Kenntnis zeugen grafische Darstellungen von Homologien im Skelettaufbau verschiedener Wirbeltiere durch Leonardo (vgl. Abb. 210) und später Belon (†Anatomie: Abb. 10)⁸ im 16. Jahrhundert. Auch von Seiten der frühen ↑Systematik wird gesehen, dass ein »natürliches System« der Organismen morphologisch, d.h. aufgrund der Ähnlichkeit in Form und Lageverhältnisse der Organe, begründet werden kann.

Eine Homologie ist eine Relation der Ähnlichkeit oder »Identität«, die zwischen verschiedenen Teilen eines Organismus oder verschiedener Organismen besteht. Sie wird traditionell im Rahmen der vergleichenden Anatomie als eine morphologische Gleichwertigkeit verstanden (›Homomorphie«); in evolutionstheoretischer Perspektive wird sie durch gemeinsame Abstammung erklärt oder auch über diese definiert (›Homophylie«).

Organisationsmerkmale (Malte-Brun 1822) 138
 Homologienwissenschaft
 (Geoffroy Saint Hilaire 1824) 150
 homomorph (Burnett 1835) 147
 Homomorphismus (Burnett 1835) 147
 homonom (Burmeister 1835) 137
 Homologie (Owen 1836) 131
 Homomorphie (Fée 1843) 146
 Homotypie (Raspail 1843) 135
 serielle Homologie (Owen 1846) 135
 homonym (Bronn 1858) 137
 Isomorphismus (Parker & Jones 1860) 147
 Homodynamie (Haeckel 1866) 138
 homotop (Haeckel 1868) 147
 Homogenie (Lankaster 1870) 138
 Homoplasie (Lankaster 1870) 138
 Partialhomologie (Owen 1871) 143
 Homophylie (Haeckel 1872) 146
 funktionale Homologie (Giard 1874) 147
 Homöomorphie (Buckman 1901) 150
 Homoiologie (Plate 1902) 150
 Homologienlehre (Naef 1913) 150
 Isophylie (Poll 1920) 146
 Homotelia (Spitzer 1933) 147
 genetische Anatomie (Böker 1937) 150
 Homologienbiologie (Koeppke 1956) 150
 Paralogie (Hunter 1964) 150
 Traditionshomologien (Wickler 1965) 144
 Erbhomologien (Wickler 1967) 144
 Tiefenhomologie (Tabin et al. 1996) 148
 Organisationshomologie (Müller 2003) 145

Seit Mitte des 17. Jahrhunderts wird im Englischen von ›Homologien‹ im Sinne von Entsprechungen oder Übereinstimmungen gesprochen.⁹ Auch J. Ray verwendet den Ausdruck angeblich bereits.¹⁰ Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort nicht selten in einem mathematischen Kontext (›l'identité de l'espèce entre deux ou plusieurs racines«¹¹).

Ursprung in der Vergleichenden Anatomie

Die Bildung des Konzepts der Homologie im Rahmen der Biologie geht aus von der vergleichenden ↑Anatomie und ↑Morphologie zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Für den Ansatz der Morphologie ist die Betrachtung der Organismen als ganzheitliche Systeme aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen entscheidend. Dieser Ansatz ermöglicht es der Morphologie, über die Umwandlung der organischen Baupläne hinweg, einzelne Teile zu identifizieren, die in Organismen verschiedener Arten eine ähnliche Stellung im gesamten Gefüge einnehmen. Diese Teile können jeweils anders geformt sein und eine jeweils andere Funktion übernehmen, ihre Lage in dem Ganzen des Systems ermöglicht aber doch ihre Identifikation als das jeweils »gleiche« Organ.

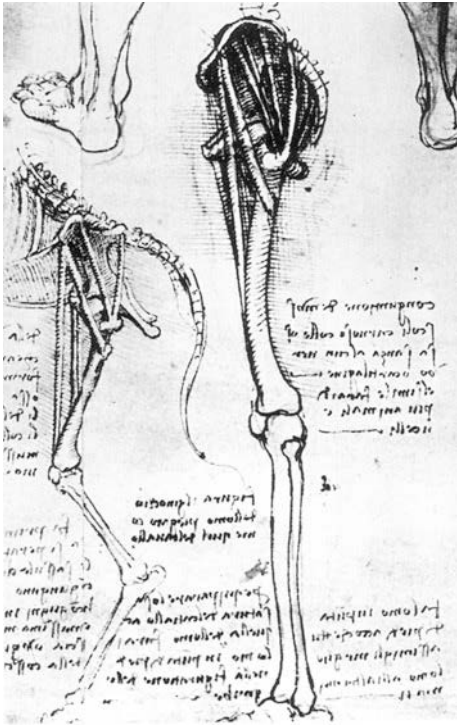


Abb. 210. Ähnlichkeit im Aufbau der Knochen der hinteren Extremitäten von Pferd und Mensch (nach Leonardo da Vinci [ca. 1506-07], aus *Anatomische Zeichnungen aus der königlichen Bibliothek auf Schloß Windsor, Hamburg 1979: 42*).

Der morphologische Ansatz zeigt, dass die Organismen nicht aus frei miteinander kombinierbaren Merkmalen zusammengesetzt sind und dass für die organischen Funktionen nicht jeweils neue, quasi maßgeschneiderte Organe geschaffen werden – wie von einem rein funktionalistischen oder kreationistischen Ansatz zu erwarten wäre –, sondern dass die in den Gestalten vorhandenen Organe für die jeweiligen Funktionen abgewandelt werden.

Goethe: »Schöpfer des Homologiebegriffes«

Der Sache nach kann J.W. von Goethes Lehre der $\uparrow$ Metamorphose der Blattorgane als Begründung des Homologiekonzepts interpretiert werden.¹² Auch die vergleichenden Untersuchungen Goethes zur Anatomie der Wirbeltiere, in der er die Ähnlichkeiten der *Strukturen*, nicht der *Funktionen* herausarbeitet, können als sachliche Anfänge der Homologielehre gelten. Bei Goethe findet sich auch bereits eine Differenzierung zwischen zwei Formen der Homologie: Einerseits hält er fest, »daß sämtliche Wirbelknochen

eines Tieres einerlei Organe sind« und dass es sich dabei um »identische Teile« handle, die »verschieden umgeformt« wurden; andererseits beschreibt Goethe auch die Transformation von Organen durch eine Veränderung der Arten, insofern »die in dem Typus benannten einzelnen Teile durch alle Tiergeschlechter und Arten immerfort verändert werden«.¹³ Weil im ersten Fall die Transformationsstadien in einem einzelnen Organismus zeitgleich nebeneinander vorliegen, spricht Goethe von einer »simultanen Metamorphose« ($\uparrow$ Metamorphose).¹⁴ Aufgrund der klaren Darstellungen Goethes schreibt W. Lubosch 1919: »Goethe ist der Schöpfer des Homologiebegriffes gewesen, der sich aus der Ähnlichkeit und Vergleichbarkeit der »Gestalten« ohne Rücksicht auf die Vergleichbarkeit der Leistungen ergibt«.¹⁵ Den Ausdruck »Homologie« verwendet Goethe allerdings nicht.

Wortgeschichte vor 1820

In terminologischer Verwendung erscheint der Ausdruck »Homologie« erst seit den 1820er Jahren in biologischen Schriften. Vorher ist er zwar vereinzelt bereits in Gebrauch; er wird dabei aber entweder in allgemeiner Bedeutung verwendet (Herder 1799: »jene große Homologie der Natur, im Kleinsten und Größten ein allenthalben neu entspringendes Eins in Vielem, das Geschäft aller Organisationen«¹⁶) oder in einem zwar auf die spätere Bedeutung vorausweisenden, aber noch nicht sehr spezifischen Sinne, so bei D.G. Kieser. Dieser spricht 1817 von der »Homologie« der »Organe und Systeme des Menschen«¹⁷, und er bezieht diese Homologie auf die Entsprechung der menschlichen Körperteile mit denen anderer Organismen. Kieser argumentiert ausgehend von der Annahme einer »genetischen Entwicklung«, die alle Organismen miteinander verbinde: »da denselben Entwicklungsgesetzen die Erde und alle ihre Erzeugnisse unterliegen, ist der menschliche Organismus nur die Blüte und höchste Entwicklungsstufe des organischen Bildungsprocesses der Erde, und er trägt alle früheren Entwicklungsstufen der Erde, in den verschiedenen Organen und Systemen dargestellt, in sich«.¹⁸ Homologe Organe sind für Kieser allerdings in erster Linie funktionsähnliche, also nach späterer Terminologie analoge Organe: 1819 bezeichnet er die in Lebewesen verschiedener Arten eine »gleichnamige Stelle einnehmenden Körper« als »homolog« und er sagt von ihnen, sie hätten »die selbe Bedeutung in den verschiedenen Bildungsprocessen und stünden »in spezifischer Verwandtschaft zueinander«.¹⁹

Das Adjektiv »homolog« ist bereits im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts in der Sprache der ver-

gleichenden Anatomen etabliert. L. Oken verwendet es in verschiedenen Schriften und versteht es dabei einerseits im Sinne von Entsprechungen zwischen den Teilen eines Organismus, andererseits im Sinne von Korrespondenzen zwischen den Teilen eines Organismus und seiner Umwelt. 1805 erläutert Oken seinen Begriff des Homologen im Rahmen einer naturphilosophischen Schrift mit dem Titel ›Abriß des Systems der Biologie‹: »die Glieder einer Reihe [...], welcher zu einer Grundfigur gehört, nenne ich homolog, wie Erde, Metall, Korall, oder Luft, Schwefel, Pflanze.«²⁰ Eine Homologie besteht damit zwischen einem Organ und dem Medium, auf das es bezogen ist (1809: »ein Organ [...], welches ganz der Luft homolog ist [das Blatt der Pflanzen]«²¹). 1806 verwendet Oken den Ausdruck im Sinne einer Entsprechung von Teilen innerhalb eines Organismus in der Vorrede einer gemeinsam mit Kieser herausgegebenen Zeitschrift (»das ganze Aug. [...] homolog dem ihm vorgebildeten Hautorgan«).²²

Geoffroy St.-Hilaire: »Einheit des Plans«

Für die Zoologie formuliert É. Geoffroy Saint-Hilaire Vorstellungen zur Ähnlichkeit anatomischer Strukturen mittels des von ihm aufgestellten *Verbindungsprinzips* (»principe des connexions«). Nach diesem Prinzip werden einander entsprechende Körperteile verschiedener Organismen aufgrund ihrer ähnlichen topologischen Lage, d.h. ihrer Beziehung zu benachbarten anatomischen Strukturen, identifiziert. Im Vergleich von Organismen verschiedener Arten liegt nach Geoffroy viel häufiger eine Veränderung der Form eines Organs als eine Transposition seiner Lage relativ zu den anderen Organen vor (»un organe est plutôt altéré, atrophie, anéanti, que transposé«²³). Geoffroy meint daher, eine *Einheit des Plans* (»l'unité de composition«²⁴) bei sehr unterschiedlich gebauten Organismen feststellen zu können. Nach Geoffroy gelten Organe als homolog, wenn sie einander in ihrer Entwicklung entsprechen, d.h. wenn sie aus einem gleichen Bildungsprinzip (»principe de formation«) entstanden sind.²⁵ Außerdem heißt es bei Geoffroy, homologe Organe seien in der Weise ihrer Entwicklung analog zueinander (»analogues dans leur mode de développement«²⁶; vgl. Tab. 113).²⁷ Die Betrachtung des Vorderfußes von Tieren könne genauso gut im Hinblick auf seine verschiedenen Verwendungen (Fliegen, Schwimmen, Springen, Laufen usw.) wie auf seine verschiedenen Metamorphosen (»métamorphoses«) erfolgen.²⁸ Der Begriff der Metamorphose in diesem Zusammenhang deutet auf die Vorstellung einer langfristigen phylogenetischen Umbildung von Strukturen, die Geoffroy aber nicht

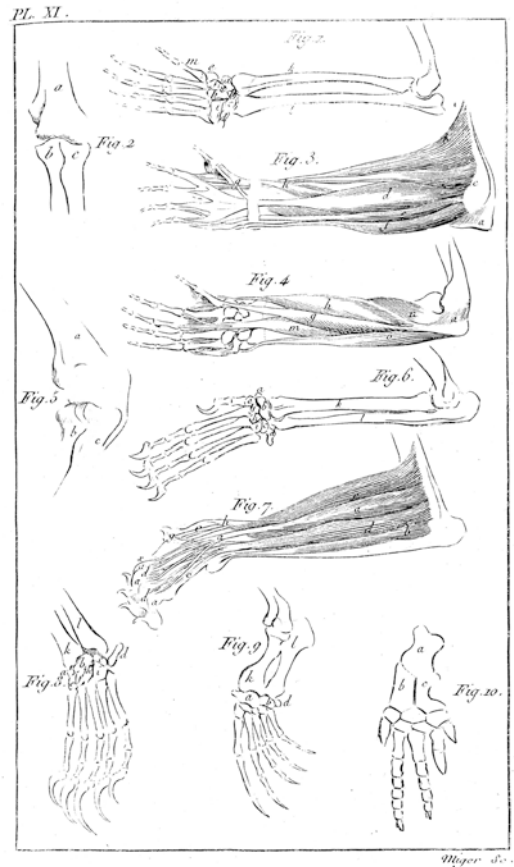


Abb. 211. Vergleich der Muskeln und Knochen der Vorderextremität bei Affe (Fig. 1-4), Katze (Fig. 5-7), Bär (Fig. 8), Seehund (Fig. 9) und Delphin (Fig. 10) (aus Cuvier, G. (1805). *Leçons d'anatomie comparée*, Bd. 5: pl. XI).

eindeutig formuliert. Das Studium der Strukturähnlichkeiten von Teilen innerhalb desselben Tieres (»on compare dans le même Animal«) bezeichnet Geoffroy als die *Wissenschaft der Homologie* (»la science des Homologies«).²⁹ Diese Wissenschaft besteht im Wesentlichen im Vergleichen solcher Strukturen eines Organismus, die einander ähnlich sind und insofern als »identisch« gelten (»appliquées aux identités que présentent certaines parties, considérées dans le même être«), z.B. die verschiedenen Wirbel eines Wirbeltiers.

Für den Ursprung des von ihm verwendeten Ausdrucks der Homologie verweist Geoffroy auf deutsche Morphologen, die er aber nicht weiter benennt.³⁰ Die deutschen Morphologen haben den Ausdruck offenbar allein auf die später so genannten »seriellen Homologien«, d.h. Strukturäquivalenzen innerhalb eines Organismus verwendet.³¹ Auf welchen deut-

Homomorphie (Homoplasie):**Gestalt- und Lageähnlichkeit**

»[T]he same organ in different animals under every variety of form and function« (Owen 1843, 379).

»[T]he organs of two animals or families are homologous when their structure is identical, or when the differences between them may be accounted for by the simple laws of growth« (Huxley 1849, 425).

»Organe, die in Bau und Zusammensetzung, in der Lage und Anordnung und Beziehung zu anderen Nachbarschaftsorganen bis zu einem gewissen Grade übereinstimmen und daher gewöhnlich auch die gleiche Funktion und Verwendung im Organismus darbieten, bezeichnet der vergleichende Anatom als einander *homolog*« (Hertwig 1906, 151).

»[D]ie Übereinstimmung von Organen in morphologischer Hinsicht, ohne Rücksicht auf die Funktion; beruht auf Abstammung« (Schmidt 1912, 233).

»Organe, die in einem Bauplan oder dessen Grundform-Teilen denselben Bestandteil verkörpern, nennen wir, unbekümmert um etwaige Form- und Funktionsunterschiede, *homolog*« (Jacobshagen 1924, 260).

»Homologie ist (in der systematischen Biologie) die formale (ideelle) Beziehung zwischen bestimmten Teilen der Gesamterscheinung mehrerer ähnlicher Organismen (oder ähnlicher Ausschnitte der Gesamterscheinung eines einzigen), welche sich (sachbegrifflich) daraus ergibt, daß diese Teile den andern der zugehörigen verglichenen Ganzen (oder Ausschnitte) im naturgegebenen Zusammenhang in übereinstimmender Weise zugeordnet sind, und, der Allgemeinheit (Gesetzmäßigkeit) dieser Zuordnung nach, unter einen einzigen festen Begriff gefaßt werden können« (Naef 1927, 188f.).

»Homologie ist anatomische Gleichwertigkeit. Anatomische Gleichwertigkeit aber gründet sich auf die Übereinstimmung der grundlegenden ursprünglichen Lagebeziehungen der Teile zueinander. Die grundlegenden ursprünglichen Lagebeziehungen sind in allererster Linie der Genese zu entnehmen« (Fuchs 1927, 318).

»[W]hen we say that two characters are operationally homologous we imply that they are very much alike in general and particular« (Sokal & Sneath 1963, 70).

»[The] statement of homology is the result of a decision about the degree of resemblance between the structures concerned, a decision taken only after a complex comparison has been carried out« (Ingilis 1970, 219).

Homophylie: Herkunftsgleichheit

»[D]as Verhältnis zwischen zwei Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind« (Gegenbaur 1859/70, 80).

»[Es ist] die Homologie die Folge der Vererbung von gemeinsamen Stammformen [...]. Die wirklich homologen Organe (im engeren Sinne) sind zugleich homophyletisch,

auf gleichen Ursprung zurückzuführen« (Haeckel 1894, 10).

»The only decisive test of homology is historic community of derivation (i.e., homogeny« (Osborn 1902, 270).

»[T]he sole condition which organs must fulfil to be homologous is to be descended from one and the same representative in a common ancestor« (de Beer 1928, 478).

»Übereinstimmung von Organen im Hinblick auf ihre Entwicklungsgeschichte ohne Rücksicht auf ihre Funktion« (Kosmos Lexikon der Naturwissenschaften, 1953, 1251).

»Homology is resemblance due to inheritance from a common ancestry« (Simpson 1961, 78).

»Corresponding features in different members of a monophyletic taxon or of a particular phylogenetic lineage are homologous by definition« (Bock 1969, 415).

»Entities are homologous when they are elements of members of a group of precursors and derivatives having a common source, and when these entities can, in principle, be traced back through the derivational series to the same element of a precursor from which the members derive« (Ghiselin 1976, 138).

»Homology is resemblance caused by a continuity of information« (Van Valen 1982, 305).

Homogenie: Entwicklungsähnlichkeit

»Les organes des sens sont homologues [...], c'est-à-dire qu'ils sont analogues dans leur mode de développement, s'il existe véritablement en eux un même principe de formation« (Geoffroy Saint-Hilaire 1825, 341f.).

»That relation between parts which results from their development from corresponding embryonic parts, either in different animals, as in the case of the arm of man, the foreleg of a quadruped, and the wing of a bird; or in the same individual, as in the case of the fore and hind legs in quadrupeds, and the segments or rings and their appendages of which the body of a worm, a centipede, &c., is composed. The latter is called serial homology« (Darwin 1859/72, 434).

»[Der »entwicklungsphysiologische« Homologiebegriff bedeutet], daß »homolog« Organe sind, die in gleicher Lage, d.h. unter entsprechenden organisierenden Beziehungen entstanden sind« (von Bertalanffy 1936, 168).

»[T]he basis of homology in the broad sense is the sharing of pathways of development, which are controlled by genealogically related genes« (Roth 1984, 13).

»[S]tructures from two individuals or from the same individual are homologous if they share a set of developmental constraints, caused by locally acting self-regulatory mechanisms of organ differentiation« (Wagner 1989, 62).

»Homology is defined by an equivalence relation over the members of a set, defined by a transformation that takes any member into any other member within the set« (Goodwin 1993, 307).

Tab. 113. Definitionen des Homologiebegriffs.

der Homologie später doch in deren Nähe und hält die gemeinsame Abstammung für die am besten verständliche Interpretation der Homologie: »The most intelligible idea of homologous parts in such series is that they are due to inheritance«.⁴⁶

Ähnlich wie Owen definiert T.H. Huxley 1849 die Homologie als Identität der Struktur: »the organs of two animals or families are homologous when their structure is identical, or when the differences between them may be accounted for by the simple laws of growth«.⁴⁷

Darwin: Genealogische Erklärung

C. Darwin interpretiert die Positions- und Strukturähnlichkeit homologer Organe als das Ergebnis einer gemeinsamen Abstammung. Homologe Organe sind für ihn also abstammungsidentische Organe. Andere (abgeleitete) Organe dagegen, die eine ähnliche Struktur aufweisen und auch die gleiche Funktion ausüben, aber nur in entfernt miteinander verwandten Organismen vorkommen, bezeichnet Darwin als »analog« oder »adaptiv«, z.B. die elektrischen Organe einiger Fischarten.

Die genealogische Perspektive liefert für Darwin eine *Erklärung* für das Vorkommen homologer Organe. Identifiziert werden diese Organe aber nicht über genealogische, sondern über morphologische Kriterien, nämlich ihre Entsprechung im Bauplan; sie sind, in Darwins Worten, in Lage und Gestalt einander ideell ähnlich (»ideally similar«, in position and structure«⁴⁸), so z.B. die Schwimmblase der Fische und die Lungen der höheren Wirbeltiere. Unter der Annahme eines gemeinsamen Vorfahren (»ancient progenitor«) könne die Gemeinsamkeit im Bauplan, z.B. von Gliedmaßen der Wirbeltiere, auch dann erklärt werden, wenn sie unterschiedliche Funktionen wahrnehmen (»we can at once perceive the plain significance of the homologous construction of the limbs throughout the whole class«⁴⁹).

Privilegierung der Homologien vor den Analogien

Darwin setzt sich in seiner phylogenetischen Erklärung von Homologien ausdrücklich von solchen Theorien zur Systematik der organischen Vielfalt ab, die nicht das Kriterium der Verwandtschaft, sondern ein anderes zu ihrer Grundlage nehmen. So verhält sich Darwin zu einer Typologie auf der Grundlage von ↑*Lebensformen* explizit ablehnend: »It might have been thought (and was in ancient times thought) that those parts of the structure which determined the habits of life, and the general place of each being in the economy of nature, would be of very high importance in classification. Nothing can be more false.

No one regards the external similarity of a mouse to a shrew, of a dugong to a whale, of a whale to a fish, as of any importance. These resemblances, though so intimately connected with the whole life of the being, are ranked as mereley »adaptive or analogical characters««.⁵⁰

Darwin vollzieht damit eine starke Bewertung hinsichtlich Homologien und Analogien als den zwei Typen von Ähnlichkeit zwischen Merkmalen von Organismen. Die eigentlichen und wesentlichen Übereinstimmungen beruhen auf gemeinsamer Abstammung, sind also Homologien, so Darwin. Die gemeinsame Abstammung (»community of descent«) bildet für Darwin die eigentliche Ursache für die Ähnlichkeit der Organismen (»the one known cause of close similarity in organic beings«); und sie liefert damit auch die tiefere Verbindung in Systemen der Klassifikation als die bloße Ähnlichkeit (»some deeper bond is included in our classifications than mere resemblance«).⁵¹ Die aufgrund von Homologien einander ähnlichen Organe verschiedener Organismen sind nach Darwins Erfahrung meist die inneren Organe, die mehr die interne Organisation als den Bezug zur Umwelt betreffen. Diese seien also die für ein »natürliches System« diagnostisch relevanten Merkmale. Ähnlichkeiten in der Lebensweise würden dagegen v.a. Modifikationen der äußeren Organe betreffen und seien daher ungeeignet für den Aufbau eines solchen Systems. Darwin zitiert 1859 Owen mit seinen Worten aus dem Jahr 1838: »The generative organs being those which are most remotely related to the habits and food of an animal, I have always regarded as affording very clear indications of its true affinities. We are least likely in the modifications of these organs to mistake a merely adaptive for an essential character«.⁵²

Es stellt allerdings eine nicht in allen Fällen sinnvolle Vorentscheidung dar, allein die auf gemeinsamer Abstammung beruhende Ähnlichkeit von Organismen für wesentlich zu halten. Andere Systematisierungen, die nicht von der Verwandtschaft ausgehen, erweisen sich in vielen Kontexten als fruchtbar und haben die weitere Entwicklung der Biologie grundlegend beeinflusst: Für die Etablierung der ↑Ethologie und ↑Ökologie ist die phylogenetische Perspektive zwar nicht ohne Relevanz – die elementaren Kategorien dieser Disziplinen, die Arten des ↑Verhaltens und die Typen ökologischer ↑Rollen, beruhen aber ebenso wenig auf einer genealogischen Klassifikation wie die in der ↑Physiologie abgegrenzten Systeme von ↑Organen. Es bestehen also mehrere gleichberechtigte Systematisierungen nebeneinander, von denen viele auf Funktionsähnlichkeiten beruhen, d.h.

Analogien darstellen. So beurteilt E. von Hartmann 1875 die »genealogische Verwandtschaft nur als eine der natürlichen Vermittelungsweisen zur Realisirung ideell verwandter Typen«.⁵³

Die Notwendigkeit für eigene Begriffssysteme der gegenüber phylogenetisch begründeten Ansätzen alternativen systematischen Wissenschaften wird in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts von manchen Biologen betont. In diesem Sinne unterscheidet E. Ungerer 1922 eine auf phylogenetischen Homologien aufbauende »Grundformenlehre« von einer auf Analogien beruhenden »Funktionsformenlehre« und betont: »Es muß deutlich werden, daß die »Analogien« nicht nur Irrtümer innerhalb der Grundformenlehre darstellen, sondern Anzeichen einer andern Art der Ordnung der Formteile des Organismus«.⁵⁴ Ebenso unterstreicht A. Meyer 1926 die Unabhängigkeit der auf Analogien aufbauenden Klassifikation von der auf Homologien beruhenden, und er übernimmt auch die Gegenüberstellung von Grundformenlehre und Funktionsformenlehre für seine »Einteilung der Typologie«.⁵⁵ Zu einer umfassenden systematischen Darstellung gelangt die Funktionsformenlehre in den systematischen Ansätzen für eine Wissenschaft der »Lebensformen«.⁵⁶

Gegenbaur und Haeckel

Der allmähliche Übergang von morphologischen zu genealogischen Kriterien zur Bestimmung von Homologien lässt sich bei dem Anatomen C. Gegenbaur nachzeichnen. Im Anschluss an Owen nimmt Gegenbaur in der ersten Auflage seiner »Vergleichenden Anatomie« von 1859 eine explizite Gegenüberstellung von Homologie und Analogie vor: »In dem einen Falle messen wir die Organe unter einander nach ihrem physiologischen Werthe, und treffen hier bei gleicher Function bei selbst noch so sehr verschiedenem Baue die *Analogie* der Theile an. Im andern Falle prüfen wir die Gleichartigkeit der Organe nach ihrer Entstehung und nach ihrer Einrichtung im fertigen Zustande, d.h. wir prüfen sie von ihrer morphologischen Seite, und finden dann die *Homologien* derselben heraus«.⁵⁷ Eine Homologie liegt nach Gegenbaur bei »Thieren von einem gleichen Typus« vor.⁵⁸ Der Typus ist für Gegenbaur zunächst rein morphologisch bestimmt, in der zweiten Auflage seines Werks aus dem Jahr 1870 interpretiert Gegenbaur – im Anschluss an Darwin und Haeckel – den Typusbegriff aber in einem genealogischen Sinne zur Bezeichnung des Vorfahren einer Abstammungsgemeinschaft.⁵⁹ Homologe Organe sind danach Organe verschiedener Organismen, die durch Vererbung auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen; in Ge-

genbaurs Worten: »das Verhältnis zwischen zwei Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind«.⁶⁰

In ähnlicher Weise stellt auch E. Haeckel Homologie und Analogie als zwei Gründe für die Übereinstimmung in der Struktur von Organismen einander gegenüber: Bei der Homologie sei die Übereinstimmung »durch gemeinsame Abstammung erhalten«, bei der Analogie »durch gleichartige Anpassung erworben«.⁶¹ Später hält Haeckel fest, dass homologe Organe »im engeren Sinne« zugleich »homophyletisch«, d.h. »auf gleichen Ursprung zurückzuführen« seien.⁶²

Homonomie, Homotypie, Homonymie

Neben »Homologie« werden in der Mitte des 19. Jahrhunderts eine ganze Reihe weiterer Ausdrücke geprägt, um die Ähnlichkeiten von Organismen auf den Begriff zu bringen. So bezeichnet der Entomologe H. Burmeister 1835 gleichgestaltete Körperteile eines Individuums als *homonom* (»Flügel theils homonom (Homoptera, Latr.) theils heteronom (Heteroptera, Latr.)«⁶³). 1850 gebraucht H.G. Bronn den Ausdruck für solche Teile von Tieren, die nach einem einheitlichen Plan oder Gesetz gestaltet sind (»gleich-gesetzlich«), und er bildet dazu das Substantiv *Homonomie*.⁶⁴ Insbesondere die ähnlich geformten, aber teilweise unterschiedliche Funktionen wahrnehmenden Teile eines Individuums (z.B. die Vorder- und Hinterbeine eines Tiers) beschreibt Bronn mit diesem Ausdruck. 1858 differenziert er zwischen zwei Arten der Homonomie: Als *homotypisch* kennzeichnet Bronn solche Organe, die »nach der Grund-Form des Typus oder System-Kreises, wozu sie gehören, eine ganz identische Stelle im Individuum einnehmen«.⁶⁵ Das Bein eines Säugetiers z.B. ist danach homotypisch mit dem Bein eines anderen Säugetiers oder eines Vogels. Im Unterschied dazu nennt Bronn die ähnlichen Teile eines und desselben Tieres, die in der Lage voneinander abweichen und in der Hauptachse des Körpers hintereinander liegen oder in der Querachse nebeneinander liegen, als *homonym* – gleichnamig, weil sie üblicherweise den gleichen Namen tragen: z.B. das rechte und linke Bein eines Menschen oder das Vorder- und Hinterbein eines Hundes.⁶⁶ Die Terminologie ist allerdings verwirrend, weil Bronns Homonymien eine Ähnlichkeit bezeichnen, die Owen »Homotypien« nennt (s.o.): die morphologische Ähnlichkeit von Organen innerhalb eines Organismus.

Haeckel übernimmt von Bronn den Begriff der *homonymen Teile*, schränkt seine Bedeutung aber ein: *Homonymien* (bei Gegenbaur »Homonomien«) sind für Haeckel Verhältnisse zwischen sich wiederho-

lenden Teilen, die senkrecht zur Körperachse liegen, z.B. zwischen den Abschnitten der Extremitäten der Wirbeltiere (*Epimere*); **Homodynamien** betreffen dagegen in einem Organismus sich wiederholende Segmente längs der Körperachse, also die von Haeckel auch *Metamere* genannten Teile, z.B. die Segmente der Ringelwürmer (↑Morphologie).⁶⁷ Der Ausdruck *Homodynamie* wird später – der Etymologie entsprechend – meist gleichbedeutend mit ›Analogie‹ im Sinne von »Teilen derselben Funktion« verwendet.⁶⁸

Lankester: Homogenie und Homoplasie

Einflussreich für die Deutung der Homologie als ein auf die Abstammung bezogenes Konzept ist eine Arbeit von E.R. Lankester aus dem Jahr 1870: Lankester nennt das Verhältnis zwischen solchen Organen verschiedener Organismen, deren Ähnlichkeit auf gemeinsamer Abstammung beruht, **Homogenie** (›homogeny‹).⁶⁹ Genauer bezeichnet der Begriff die Relation zwischen Strukturen in verschiedenen Organismen, die genetisch verwandt sind, insofern sie eine Entsprechung in einem gemeinsamen Vorfahren haben (›Structures which are genetically related, in so far as they have a single representative in a common ancestor, may be called *homogenous*. We may trace an *homogeny* between them, and speak of one as the *homogen* of the other‹).⁷⁰ Die Integration der Erklärung der morphologischen Ähnlichkeit von Organen durch ihre gemeinsame Abstammung in die Definition des Homologiebegriffs stellt eine Ausweitung der Definition von der Beschreibung zur Erklärung dar: Der Begriff der Homologie verliert nach dieser Ausweitung den Status eines reinen Beschreibungsbegriffs und wird zu einem Erklärungsbegriff, indem er Ähnlichkeit durch gemeinsame Abstammung erklärt.⁷¹ Mit dem Begriff sind also zwei im Prinzip verschiedene Phänomene verbunden – morphologische Ähnlichkeit und Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren –, die in Konflikt zu einander treten können, wenn die abstammungsidentischen Strukturen eine Transformation durchmachen (z.B. in Folge eines Funktionswechsels; ↑Funktion).⁷² Weil der Begriff der Homologie in seiner seit dem frühen 20. Jahrhundert dominanten Bedeutung genau das bezeichnet, was Lankester ›Homogenie‹ nannte, wird dafür plädiert, den letzteren Begriff ganz aufzugeben.⁷³ Eine andere sinnvolle Option besteht jedoch darin, ›Homologie‹ als neutrales übergeordnetes Konzept beizubehalten und ›Homogenie‹ (oder ›homophylie‹; s.u.) als eine seiner Spezifikationen beizubehalten.⁷⁴

Lankester kontrastiert die Homogenie mit einem anderen Konzept, das er **Homoplasie** nennt (›homo-

plasis« oder »homoplasia«⁷⁵; 1855 erscheint der Ausdruck bereits im medizinischen Kontext⁷⁶). Darunter fasst er das Verhältnis von Organen, die einander ähneln, aber nicht auf eine gemeinsame Verwandtschaft zurückgehen. Im Vergleich zu ›Analogie‹ ist ›Homoplasie‹ für Lankester der engere Begriff, weil er allein auf einander ähnliche Strukturen angewendet wird, ›Analogie‹ nach Lankester aber das Verhältnis von zwei Strukturen beschreibt, die funktionsähnlich sind, unabhängig von ihrer morphologischen Ähnlichkeit.⁷⁷

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts versteht H.F. Osborn das Konzept der Homoplasie so, dass es Elemente des Homologiebegriffs enthält.⁷⁸ Nachdem Lankester sich gegen diese Interpretation wehrt (›Homoplasia does not demand an element of homology‹⁷⁹), identifiziert Osborn Homoplasie mit ›Analogie‹, ›Parallelismus‹ und ›Konvergenz‹: »Lankester's homoplasia is equivalent to analogous evolution, to parallelism, or convergence«⁸⁰. Diese Identifikation ist in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts verbreitet.⁸¹ Von anderer Seite wird aber auf der alten Unterscheidung von Lankester bestanden und eine Analogie als reine Funktionsähnlichkeit unabhängig von strukturellen Verhältnissen bestimmt.⁸²

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird ›Homoplasie‹ oft als Gegenbegriff zu ›Homologie‹ verwendet, also in der Bedeutung von »Nicht-Homologie« für parallele, konvergente oder analoge Merkmale.⁸³ Allgemein gilt damit jede abgeleitete Ähnlichkeit, die nicht das Ergebnis von gemeinsamer Abstammung ist, als Homoplasie (Wake 1999: »derived similarity that is not the result of common ancestry«⁸⁴).

Nägeli: Organisations- und Anpassungsmerkmale

Parallel zur terminologischen Differenzierung zwischen Homologie und Analogie besteht auch die Unterscheidung von Organisations- und Anpassungsmerkmalen, die besonders durch den Botaniker C. von Nägeli (1884) propagiert wird. **Organisationsmerkmale** sind nach Nägeli solche artkonstanten Eigenschaften, die ihren Grund in der gemeinsamen Abstammung von einer Stammart haben, sich also aus dem Bauplan ergeben; sie sind in den Worten Nägelis durch eine »selbständige Umbildung des Idioplasmas bedingt«.⁸⁵ Anpassungsmerkmale sind dagegen durch eine (demgegenüber kurzfristige) Veränderung des Organismus als Reaktion auf die Eigenschaften seiner Umwelt entstanden (↑Analogie). Die die Fortpflanzung betreffenden generativen Eigenschaften, z.B. die Art und Anordnung der Blütenorgane, sind oftmals Organisationsmerkmale, während die Anpassungsmerkmale eher vegetative

Teile des Organismus betreffen. Die Unterscheidung ist aber nicht als eine prinzipielle, sondern nur als eine relative zu nehmen. Eine für eine Art als Organisationsmerkmal gewertete Eigenschaft kann für ihre Stammart ein Anpassungsmerkmal dargestellt haben. Evolutionstheoretisch betrachtet waren viele Organisationsmerkmale zunächst Anpassungsmerkmale.⁸⁶

Der Ausdruck »Organisationsmerkmale« findet bereits vor von Nägeli Verwendung (Malte-Brun 1822: »The Ostrich of Africa and Arabia, the cassiowary of Java, of the neighbouring islands, and of New Holland, and the Touyou or Ostrich of Brazil, exhibit, in very distinct species, the same general features of organization«⁸⁷; de Lamennais 1840: »les organisations caractéristiques des races«⁸⁸; dt. Übers. 1841: »die charakteristischen Organisationsmerkmale der verschiedenen Racen [des Menschen]«⁸⁹; Chambers 1847: »terrestrial crocodile-like animals, with some features of organization recalling the lacertilia«⁹⁰; dt. Übers. 1851: »crocodilartige Landthiere, mit einigen an die Lacertinen erinnernden Organisationsmerkmalen«⁹¹). Wie die Zitate deutlich machen, werden bis zum Ende des 19. Jahrhunderts unter Organisationsmerkmalen allgemein Ähnlichkeiten im Bauplan verstanden, die nicht Homologien entsprechen müssen.

Anwendung in der Botanik

Auch das Konzept der Homologie wird in der Botanik angewendet. Es wird in diesem Zusammenhang aber nicht immer auf eine Ähnlichkeit aufgrund von gemeinsamer Abstammung zurückgeführt. So unterscheidet E. Strasburger 1902 drei Typen der Homologien: *architypische Homologien* entstehen durch Vererbung von einem gemeinsamen Vorfahren; *phytotypische* und *zootypische Homologien* sind dagegen Ähnlichkeiten, die nicht durch gemeinsame Abstammung, sondern durch die gleichen Bildungsgesetze bedingt sind (z.B. die Ähnlichkeit im Bau des Vegetationspunktes der vielzelligen Pflanzen); als *pantypische Homologien* bezeichnet Strasburger schließlich Ähnlichkeiten, die zwischen allen Organismen bestehen (z.B. die Kern- und Zellteilungsvorgänge).⁹²

Homologie versus Analogie

In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verändert sich das Verhältnis von Homologie- und Analogiebegriff: Owen versteht es noch so, dass sie sich nicht gegenseitig ausschließen (»homologous parts may be, and often are, also analogous parts in a fuller sense, viz., as performing the same function«⁹³). Diese Auffassung findet sich später auch bei Ge-

genbaur und Haeckel.⁹⁴ Und G. Seidlitz bringt den Unterschied zwischen Homologie und Analogie 1871 knapp auf die Formel: »Homologie beruht [...] auf genealogischer Gleichwerthigkeit, Analogie auf physiologischer.«⁹⁵ Homologien können damit allein zwischen Organismen, die »gemeinsame Vorfahren besitzen«; Analogien dagegen zwischen allen Organismen zugeschrieben werden, auch zwischen Pflanzen und Tieren. Und eine gleichzeitige physiologische und genealogische »Gleichwerthigkeit« ist nicht ausgeschlossen. Die Kiemen der Fische und Amphibien können beispielsweise gleichzeitig einander homologe und analoge Körperteile sein.

Später werden die Konzepte dagegen häufig unter gegenseitigem ausschließendem Bezug zueinander definiert. Einflussreich ist für diese Gegenüberstellung die Parallelisierung von »Homologie« und »Analogie« zu den von Lankester 1870 eingeführten Begriffen »Homogenie« und »Homoplasie«, die dieser als Alternativen bestimmt (s.u.). Dementsprechend definiert E. Jacobshagen 1925 ausdrücklich solche Ähnlichkeiten als analog, die nicht homolog sind (↑Analogie).⁹⁶ Die Konzepte der Homologie und Analogie gelten spätestens seitdem im Allgemeinen als Grundlage alternativer Erklärungen für die Ähnlichkeit von Strukturen oder Funktionen.⁹⁷ Sie als miteinander vereinbar (»not mutually exclusive«) zu betrachten, ist im 20. Jahrhundert eine Minderheitenposition.⁹⁸

Die Betrachtung der Organismen in funktionaler und in genealogischer Hinsicht, die den Begriffen Analogie und Homologie zugrunde liegt, wird seit Ende des 19. Jahrhunderts in der Gliederung der meisten Lehrbücher der Biologie verwendet: Es wird ein »allgemeiner Teil«, in dem es um die Organsysteme in funktionaler Hinsicht geht, von einem »speziellen Teil«, der die Organismen nach ihrer Verwandtschaft systematisch darstellt, unterschieden (↑Biologie: allgemeine versus spezielle Biologie). Nach diesem Prinzip verfahren fast alle klassischen Lehrbücher der Zoologie, die zwischen 1880 und 1980 erscheinen.⁹⁹ Der spezielle Teil ist in diesen Lehrbüchern meist sehr viel umfangreicher als der allgemeine Teil. Die gleiche Einteilung findet sich für die Botanik im »Strasburger« zwischen 1894 und 1998.¹⁰⁰ Die allgemeinen Lehrbücher der Biologie beschränken sich dagegen meist auf eine Darstellung der organischen Funktionssysteme und verzichten auf einen (umfangreichen) speziellen Teil.¹⁰¹

Homologie und Entwicklungsbiologie

Als Konsequenz aus dem »biogenetischen Grundgesetz«, nach dem die Ontogenese eine Rekapitulation

der Phylogenese darstellt (↑Entwicklung), wird am Ende des 19. Jahrhunderts vorgeschlagen, solche Organe als »homolog« zu bezeichnen, die aus ähnlichen Vorgängerstadien in der individuellen Entwicklung hervorgegangen sind. Die ontogenetischen Vorgängerstadien sollen dann phylogenetischen Vorgängern entsprechen. In den 1890er Jahren lehnt E.B. Wilson diese Vorschläge für ein »embryologisches Kriterium der Homologie« aber ab, weil phylogenetisch homologe Strukturen in der individuellen Entwicklung verschieden gebildet werden könnten. Nach Wilson können embryologische Untersuchungen grundsätzlich kein ausschlaggebendes Kriterium für das Vorliegen einer Homologie liefern: »embryological development does not in itself afford any absolute criterion what ever for the determination of homology«. ¹⁰² Homologien seien daher nicht im Rahmen einer vergleichende Embryologie, sondern allein durch die vergleichende Anatomie zu identifizieren: »comparative anatomy not comparative embryology, is the primary standard for the study of homologies, and hence of genealogical descent«. ¹⁰³

Trotzdem wird eine Anbindung des Homologiekonzepts an entwicklungsbiologische Untersuchungen weiterhin angestrebt: Es bildet ein Programm der Homologienforschung im 20. Jahrhundert, die Homologie der morphologischen Merkmale durch die Homologie der genetischen Strukturen und der Entwicklungswege zu erklären. ¹⁰⁴ Die Homologie von Genen, im Sinne des gemeinsamen Erbes eines Chromosomenabschnitts von einem gemeinsamen Vorfahren, schlägt L.C. Dunn 1921 vor. Er entwickelt seine Anschauungen dabei aus der Untersuchung von Ähnlichkeiten in der Variation der Augen- und Felfärbungen, die in verschiedenen Gruppen von Nagetieren auftreten. ¹⁰⁵

Von dem genetischen ist ein entwicklungsbiologisches Kriterium der Homologie zu unterscheiden. Auf letzteres zielen zahlreiche Homologiedefinitionen aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts. So heißt es 1920-21 bei E. Jacobshagen: »homolog sind homomorphe Bildungen innerhalb eines Tiertypus, die ontogenetisch aus korrespondierenden Anlagen der abstrakten Urgestalt dieses Typus oder irgendeiner seiner anatomisch-systematischer Untergruppen hervorgehen«. ¹⁰⁶ Und H. Fuchs ist 1927 der Ansicht, die »grundlegenden ursprünglichen Lagebeziehungen«, die eine Homologie ausmachen, seien »in allererster Linie der Genese zu entnehmen«. ¹⁰⁷ Auch L. von Bertalanffy verfolgt 1936 einen »entwicklungsphysiologischen« oder »dynamischen« Homologiebegriff, nach dem diejenigen Organe homolog sind, die »unter entsprechenden organisierenden Bezie-

hungen entstanden sind«. ¹⁰⁸ Nicht die Materialität der Bestandteile und auch nicht unbedingt die Herkunft von einem gemeinsamen Vorfahren, sondern allein die Gleichheit der entwicklungsbiologischen Organisationsbeziehungen definiert danach die Homologie von Organen. Homologen Strukturen liegen, nach einer anderen Formulierung, ein homologes »genetisches Entscheidungssystem« zugrunde. ¹⁰⁹

G. de Beer weist allerdings 1971 darauf hin, dass es keine Voraussetzung für die Homologie von Strukturen ausgewachsener Organismen ist, dass auch ihre frühen Stadien zueinander homolog sind. Die Gleichheit von Genen (aufgrund eines gemeinsamen Erbes) garantiert nicht die Homologie der Strukturen, weil die Gene aufgrund der Kontextabhängigkeit ihrer Wirkung in verschiedener Weise in die Entwicklung eingreifen könnten. ¹¹⁰ Und umgekehrt können auch als homolog angesehene Strukturen verschiedener Arten auf sehr unterschiedlichen Entwicklungswegen gebildet worden sein. ¹¹¹ F. Baltzer spricht 1950 von dem morphologischen »Beharrungsvermögen« und der »Selbständigkeit der Form« gegenüber dem Weg ihrer Entstehung. ¹¹² In neuerer Terminologie ist von der evolutionären *Robustheit von Mustern* (»robustness of patterns«) die Rede. ¹¹³ Offensichtlich existiert vielfach eine erhebliche Variation in der Entwicklung homologer Strukturen. Entwicklungsähnlichkeit kann daher nicht das Kriterium für (morphologische) Homologie sein. Es besteht eine Stabilität von »Modulen« der Entwicklung bei gleichzeitiger Variabilität der genetischen Ressourcen, die zu ihrem Aufbau führen (s.u.).

Die Anwendung des genealogisch bestimmten Homologiebegriffs auf Gene bietet allerdings einen Vorteil gegenüber seiner Anwendung auf Organe: Für Gene ist die Rede von gemeinsamen Vorfahren und einer Ähnlichkeit durch Abstammung angemessen, weil sie in einem direkten Abstammungsverhältnis zueinander stehen können. Gene (und Organismen), nicht aber Organe können direkte gemeinsame Vorfahren haben und insofern homolog zueinander sein. ¹¹⁴ In der Homologie von Organen ist dagegen immer ein Entwicklungssystem dazwischengeschaltet, das eine morphologische Ähnlichkeit auf unterschiedlichem Entwicklungsweg und eine morphologische Verschiedenheit trotz ähnlicher (und abstammungsidentischer) genetischer Ausstattung bedingen kann.

Morphologische Definitionen

Besonders in der deutschsprachigen Biologie setzt sich der mit Darwins Theorie initiierte deszendenztheoretische Homologiebegriff nur sehr langsam

durch. Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts wird weiter daran festgehalten, Homologien rein morphologisch zu bestimmen. Für E. Jacobshagen ist die Evolutionstheorie noch 1925 eine zu ungesicherte Theorie, als dass auf ihr einer der morphologischen Grundbegriffe begründet werden könnte. Die Homologie müsse in dem »Tatsächlichen der Morphologie« verankert werden und dürfe nicht aus einer anderen Theorie, auch wenn deren Geltung wahrscheinlich sei, abgeleitet werden. Homologe Organe werden von Jacobshagen dem entsprechend als »morphologisch gleichbedeutend« definiert¹¹⁵: »Organe, die in einem Bauplan oder dessen Grundformteilen denselben Bestandteil verkörpern, nennen wir, unbekümmert um etwaige Form- und Funktionsunterschiede, homolog«¹¹⁶.

Eine ähnliche, nicht auf der Deszendenztheorie aufbauende Definition formuliert A. Naef 1927: »Homologie ist (in der systematischen Biologie) die formale (ideelle) Beziehung zwischen bestimmten Teilen der Gesamterscheinung mehrerer ähnlicher Organismen (oder ähnlicher Ausschnitte der Gesamterscheinung eines einzigen), welche sich (sachbegrifflich) daraus ergibt, daß diese Teile den andern der zugehörigen verglichenen Ganzen (oder Ausschnitte) im naturgegebenen Zusammenhang in übereinstimmender Weise zugeordnet sind, und, der Allgemeinheit (Gesetzmäßigkeit) dieser Zuordnung nach, unter einen einzigen festen Begriff gefaßt werden können«.¹¹⁷ Die Homologie wird demnach also an die (gesetzmäßige) relative Lagebeziehung der Teile in einem Ganzen gebunden. Die Homologie gilt als unabhängig von der genetischen Verwandtschaft oder »Blutsverwandtschaft«, wie A. Kälin 1936 schreibt¹¹⁸; sie wird stattdessen als »Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen«¹¹⁹ interpretiert. Homologienforschung bestehe nicht in der Untersuchung von Stammbäumen, sondern gehe dieser voraus, urteilt auch L. Berg 1922.¹²⁰

Vorwurf der Zirkularität

Auch O. Hertwig vertritt 1906 einen rein morphologisch bestimmten Homologiebegriff (vgl. Tab. 113). Er ist darüber hinaus der Auffassung, die definitivische Verbindung des Begriffs der Homologie mit dem der gemeinsamen Abstammung führe in einen »circulus vitiosus«. Hertwig argumentiert, »daß die vergleichende Anatomie und die Entwicklungsgeschichte uns ja allein das wissenschaftliche Material liefern, auf Grund dessen wir ein natürliches System der Tiere errichten und Hypothesen über Abstammungsverhältnisse aufstellen können. Die Feststellung einer Homologie kann daher selbst nicht wieder

von einem Verhältnis abhängig gemacht werden, das ich erst auf Grund von Homologien als etwas Hypothetisches erschlossen habe. Die Homologie ist ein durch Vergleichung gewonnenes Denkergebnis, das unter allen Umständen zu Recht besteht, mag die Homologie in gemeinsamer Abstammung oder in Gesetzmäßigkeiten, nach welchen sich die Formbildung der Organismen vollzieht, ihre Erklärung finden«.¹²¹ Hertwig plädiert also dafür, »Homologie« als einen deskriptiven Begriff zu verstehen, der für genealogische Untersuchungen das Explanandum liefert.

Auch später im 20. Jahrhundert wird dieser Vorwurf der Zirkularität im Verständnis der Homologie als Erklärungsbegriff immer wieder vorgebracht: Die Homologie könne nicht durch gemeinsame Abstammung definiert werden, wenn sie im Anschluss daran als empirischer Beleg der gemeinsamen Abstammung herangezogen werden soll. Nach S. Woodger kommt dem Homologiebegriff eine *deskriptive* Aufgabe zu; Aufgabe der Evolutionstheorie sei dagegen die *Erklärung* morphologischer Phänomene. Woodger hält es daher nicht für sinnvoll, in die phänomenale Beschreibung bereits die Erklärungsgrundlage aufzunehmen, indem Homologien als morphologische Korrespondenzen über gemeinsame Abstammung definiert werden.¹²² Auch von Seite der Taxonomie wird darauf hingewiesen, dass der Nachweis der gemeinsamen Abstammung schwierig ist und daher eine Definition der Homologie über Abstammungsverhältnisse wenig praktikabel sei.¹²³

Zumindest der Zirkel in der Begriffsbestimmung kann aber vermieden werden, wenn bereits die Feststellung der Homologie von Strukturen als empirische Aussage über deren Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren und nicht nur über ihre morphologische Ähnlichkeit verstanden wird – dies aber nicht als ein Beleg für ihre Verwandtschaft gewertet wird.¹²⁴

Remane: Homologiekriterien

Werden Homologien als Hinweise auf Verwandtschaft verstanden und sollen Merkmale im Hinblick auf ihren diagnostischen Wert für die Verwandtschaft gewichtet werden, dann bedarf es besonderer Kriterien für die Ermittlung von Homologien. Die von dem Zoologen A. Remane 1952 so genannten *Homologiekriterien* dienen als ein solches Mittel zur Bewertung von Merkmalen. Sie geben einen operationalen Maßstab zur Identifikation von Homologien an die Hand. Remane nennt drei Homologiekriterien für biologische Strukturen: die Kriterien der Lage, der speziellen Qualität und der Verknüpfung durch Zwischenformen (vgl. Tab. 114).¹²⁵ Der Sache nach wird

»A. Hauptkriterien«

»1. Kriterium der Lage«

»Homologie ergibt sich bei gleicher Lage in vergleichbaren Gefügesystemen«.

»2. Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen«

»Ähnliche Strukturen können auch ohne Rücksicht auf gleiche Lage homologisiert werden, wenn sie in zahlreichen Sondermerkmalen übereinstimmen [...]. Die Sicherheit wächst mit dem Grad der Komplikation und Übereinstimmung der verglichenen Strukturen«.

»3. Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen (Stetigkeitskriterium)«

»Selbst unähnliche und verschieden gelagerte Strukturen können als homolog erklärt werden, wenn zwischen ihnen Zwischenformen nachweisbar sind, so daß bei Betrachtung zweier benachbarter Formen die unter 1 bzw. 2 angegebenen Bedingungen erfüllt sind. Die Zwischenformen können der Ontogenie der Strukturen entnommen sein oder echte systematische Zwischenformen sein«.

»B. Hilfskriterien«

»4. Selbst einfache Strukturen können als homolog erklärt werden, wenn sie bei einer großen Zahl nächstständlicher Arten auftreten«.

»5. Die Wahrscheinlichkeit der Homologie einfacher Strukturen wächst mit dem Vorhandensein weiterer Ähnlichkeiten von gleicher Verbreitung bei nächstständlichen Arten«.

»6. Die Wahrscheinlichkeit der Homologie von Merkmalen sinkt mit der Häufigkeit des Auftretens dieses Merkmals bei sicher nicht verwandten Arten«.

Tab. 114. Homologiekriterien (aus Remane, A. (1952). *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I*: 63f., 33ff.).

insbesondere das erste Kriterium bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts dazu verwendet, »identische« Teile bei Organismen verschiedener Arten zu bestimmen. So stellt schon Goethe 1795 fest, dass im zwischenartlichen Vergleich »das Beständigste der Platz« ist, den ein Knochen »in der Organisation einnimmt«. ¹²⁶ Und in eine ähnliche Richtung weist Geoffroy St.-Hilaires *Prinzip der Verbindungen* (»principe des connexions«) (s.o.).

Diese Kriterien ermöglichen ausgehend von einer strukturellen Analyse einen (hypothetischen) Schluss auf die phylogenetische Verwandtschaft. Die Homologie kann als ein *Index* der Verwandtschaft betrachtet werden, insofern sie in einem kausalen Zusam-

menhang mit der Verwandtschaft steht, ohne aber eine Ursache von ihr zu sein (so wie das Fallen der Barometernadel einen Index für einen Wetterwechsel darstellt). Homologien können daher lediglich als epistemische Gründe, nicht aber als reale Ursachen der Verwandtschaft gelten. Weil der Prozess der Abstammung meist nicht direkt beobachtbar ist, erfolgt die Feststellung der Verwandtschaft von Organismen aber nicht anders als durch den Nachweis der Homologie ihrer Merkmale.

Es ist allerdings umstritten, ob die Homologiekriterien als *Definition* oder lediglich zur *Indikation* von Homologien zu verstehen sind, ob Homologien also morphologisch oder genealogisch zu definieren sind. Die ältere, bis ins frühe 20. Jahrhundert dominierende Meinung favorisiert die erste Möglichkeit (vgl. auch Remane 1955: »Nicht die Phylogenie entscheidet über die Homologie, sondern die Homologie über die Phylogenie«¹²⁷); in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird dagegen die zweite bevorzugt. So ist E. Mayr 1982 der Auffassung, die Kriterien würden eine *Evidenz* für Homologie begründen, aber nicht die *Definition* der Homologie liefern.¹²⁸ Die Definition der Homologie müsse eine phylogenetische, nicht eine morphologische sein (s.u.). Explizit in diese Richtung weist auch die Definition des Konzepts, die W.J. Bock 1988 gibt: »Homologous features (or conditions of the features) in two or more organisms are those that stem phylogenetically from the same feature (or condition) in the immediate common ancestor of these organisms«¹²⁹ (vgl. auch Tab. 113). Definiert werden Homologien danach auf phylogenetischer Grundlage; morphologische Ähnlichkeit ist dagegen der (einzige) empirische Test für eine Hypothese der Homologie.¹³⁰

Grade der Homologie

Werden Homologien nicht als Identitäten, sondern als Ähnlichkeiten verstanden, ist es naheliegend, Grade der Homologie zu unterscheiden. O. Hertwig spricht 1906 ausdrücklich von »Graden der Homologie« und diskutiert die Möglichkeit der Differenzierung zwischen einer »kompletten und inkompletten Homologie«. ¹³¹ Dieser Vorschlag wird von verschiedener Seite kritisiert.¹³² S.J. Gould ist 1988 der Meinung, eine Homologie sei nicht eine quantitative Größe, sondern vielmehr ein qualitatives Merkmal, das auf dem Vorliegen einer genealogischen Verwandtschaft beruhe: »true homology is not a number on a continuum; it is a quality of relationship based on evolutionary descent. [...] Let homology be likeness due to evolutionary descent, and let similarity be similarity«. ¹³³

Auch ausgehend von Remanes Kriterien der Homologie ergibt sich die Frage, wie mit solchen Merkmalen zu verfahren ist, die nicht alle drei, sondern nur ein oder zwei Kriterien erfüllen. Und für einen an der Deszendenz orientierten Homologiebegriff entsteht das Problem daraus, dass viele Strukturen Elemente von verschiedenen Vorgängerstrukturen miteinander kombinieren. Auch für solche Fälle scheint es unvermeidlich, Grade der Homologie zuzulassen. Es ist daher nicht unüblich, den Begriff der *Partialhomologie* (»partial homology«) zu verwenden.¹³⁴ Dieser Ausdruck findet bereits Mitte des 19. Jahrhunderts im Rahmen der klassischen Morphologie Verwendung, ohne dass damit auf Abstammungsverhältnisse Bezug genommen wird (Owen 1871: »partial homology« für ein »less developed homologue«¹³⁵). Als Partialhomologien können Klassen von solchen Organen oder komplexen Merkmalen verstanden werden, die nur in Teilen homolog zueinander sind.¹³⁶ Besondere Bedeutung kommt diesem Konzept in der Feststellung von Homologien auf molekulargenetischer Ebene zu: Der Prozentsatz der Gleichheit der Basensequenz von zwei DNA-Strängen gilt gleichzeitig als Maß für den Grad der Homologie dieser beiden Stränge. Denn es wird argumentiert, dass die unabhängige Entstehung der gleichen Sequenz sehr unwahrscheinlich ist.¹³⁷

Deszendenztheoretische Bestimmungen

Deszendenztheoretische Bestimmungen des Homologiebegriffs setzen sich im 20. Jahrhundert allmählich durch. Homologien werden über die Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren definiert. Bei K. Peter heißt es 1922, homolog seien »Gebilde gleicher Abstammung«.¹³⁸ Ähnliche Definitionen geben 1928 G. de Beer, 1961 G.G. Simpson und 1976 M. Ghiselin (vgl. Tab. 113).

Es besteht allgemein die Tendenz, jedes gemeinsame abgeleitete Merkmal von zwei Organismen als homolog zueinander zu beschreiben. Im Rahmen der kladistischen Terminologie wird das Konzept der Homologie damit synonym zum Begriff der *Synapomorphie* (↑Systematik).¹³⁹ C. Patterson nennt den auf dieser Grundlage der Abgrenzung monophyletischer Taxa gebildeten Homologiebegriff 1982 *taxische Homologie* (»taxic homology«)¹⁴⁰ und bestimmt eine Homologie als eine Ähnlichkeit, die monophyletische Gruppen kennzeichnet, oder kurz als ein Merkmal dieser Gruppen (»homology is the property of monophyletic groups«¹⁴¹). Von der systematischen Schule der Kladistik wird ein solches Verständnis der Homologie bevorzugt, weil damit Homologien ausgehend von realen Prozessen der Natur bestimmt

sind und nicht auf der bloß subjektiven Einschätzung einer Ähnlichkeit beruhen.¹⁴² Ebenso wie das hierarchische (enkaptsche) System der Verwandtschaft der Organismen sollen nach dem Vorschlag mancher Autoren auch die Homologien in einem hierarchischen System angeordnet werden (Bock 1963: »Homologous features and conditions form a hierarchy that corresponds to the taxonomic hierarchy of groups«¹⁴³). Die Homologien spiegeln auf diese Weise unmittelbar die Ordnung der Organismen in monophyletische Gruppen. Diese taxonomische Analyse ist aber nicht direkt mit einer phylogenetischen Aussage verbunden; sie ist vielmehr auf das Aufstellen von Kladogrammen gerichtet; und diese haben nicht notwendig eine phylogenetische Konnotation (↑Systematik).¹⁴⁴

Der Nachweis der taxischen Homologie von zwei Strukturen erfolgt durch eine kladistische Analyse, d.h. durch die Auszeichnung von Gruppen von Organismen, die einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren haben, auf den die Entstehung der fraglichen Struktur ursprünglich zurückgeht. In dieser Analyse spielen andere Strukturen, die mit den beiden fraglichen gemeinsam auftreten, eine wichtige Rolle, weil sie die Hypothese der Monophylie stützen können. Damit erlangt Remanes zweites »Hilfskriterium« für den Nachweis einer Homologie eine zentrale Rolle (die später so genannte *Kongruenz*¹⁴⁵): Die Wahrscheinlichkeit der Homologie von Strukturen (nicht nur einfacher) wächst mit dem Vorhandensein weiterer Ähnlichkeiten von gleicher Verbreitung, weil auf diese Weise die Hypothese der Monophylie gestützt wird.¹⁴⁶

Würden tatsächlich allein Synapomorphien als Homologien verstanden, dann wären viele andere Korrespondenzen zwischen Strukturen, die traditionell als Homologien interpretiert wurden, aus dieser Kategorie ausgeschlossen. Um dies zu vermeiden, schlägt A.L. Panchen 1992 in einer umfassenden Gliederung der verschiedenen Formen der Homologie vor, neben der Kategorie der taxischen Homologie eine andere Kategorie, die *Transformationshomologie* (»transformational homology«), zu bilden. Zu dieser Gruppe zählt er alle Korrespondenzen von Strukturen, die als phylogenetische Transformationen einer Vorgängerstruktur interpretiert werden können, auch wenn sie nicht als Synapomorphien eine monophyletische Gruppe charakterisieren (vgl. Tab. 115).¹⁴⁷ Die Ermittlung taxischer Homologien ist nach der Auffassung Panchens als ein Teil der Methodologie der Klassifikation von Organismen zu betrachten; taxische Homologien bilden damit nicht eine Evidenz für Evolution, sondern gehören im Gegenteil zu dem

I Transformationshomologie

Korrespondenz von Strukturen, die als phylogenetische Transformationen einer Vorgängerstruktur interpretiert werden

A. Einzelhomologie

Korrespondenz einer Struktur in einem Individuum mit der in einem anderen, dem Referenzindividuum

1. Generelle Einzelhomologie

Korrespondenz einer Struktur in einem Individuum mit einer in einem hypothetischen Referenzindividuum (Vorfahren oder Archetyp)

z.B. Herz eines Säugetiers und eines frühen Tetrapoden-Vorfahrens

2. Spezielle Einzelhomologie

Korrespondenz einer Struktur in einem Individuum mit einer in einem realen anderen Individuum

z.B. Herz eines Säugetiers und eines Froschs

B. Iterative Homologie (Homonomie)

Korrespondenz einer Struktur mit anderen, die zusammen eine Serie bilden

1. Generelle Iterative Homologie

Korrespondenz einer in einem Individuum wiederholten Struktur mit einer hypothetischen Referenzstruktur (in einem Vorfahren oder Archetyp)

z.B. Korrespondenz des Schultergürtels der Wirbeltiere mit einem Kiemenbogen ihrer Vorfahren

2. Spezielle Iterative Homologie

Korrespondenz einer Struktur mit anderen, die in demselben Individuum (oder anderen Individuen) wiederholt erscheinen

z.B. ein Wirbel eines Wirbeltiers im Verhältnis zu den anderen Wirbeln desselben Tiers

II Taxische Homologie

Diagnostische Strukturen, die zur Klassifizierung taxonomischer Gruppen dienen

A. Autapomorphie

Korrespondierende Strukturen der Mitglieder eines Taxons, die ein »Merkmal« des Morphotyps dieses Taxons bilden

z.B. die fünffingerigen Gliedmaßen der Tetrapoden

B. Synapomorphie

Korrespondierende Strukturen der Mitglieder zweier Schwestertaxa, die allein diese Individuen charakterisieren und damit ein »Merkmal« des übergeordneten monophyletischen Taxons sind

z.B. die fünffingerigen Gliedmaßen der Amphibien und Amnioten (Säugetiere, Vögel und Reptilien)

C. Symplesiomorphie

Korrespondierende Strukturen der Mitglieder verschiedener Taxa, die diese Individuen nicht exklusiv charakterisieren

z.B. die fünffingerigen Gliedmaßen der Vögel und Säugetiere, die nicht allein diesen eigen sind (sondern auch den Amphibien und Reptilien)

Explanandum, das durch die Theorie der Phylogenese als Explanans erklärt wird.¹⁴⁸

Verbunden mit der monophyletischen Definition von Taxa ist seit den 1960er Jahren häufig die Auffassung von Taxa nicht als Klassen, sondern als ontologische Individuen (↑Art). Im Rahmen dieser Auffassung können die Homologien als Relationen zwischen den *Teilen* eines *Ganzen* (des monophyletischen Taxons) und nicht zwischen den Mitgliedern einer Klasse (wie die Analogien) bestimmt werden.¹⁴⁹

Deszendenztheoretisch ist auch die Bestimmung von Homologien als Einheiten der *Evolutionsfähigkeit* (»evolubility«), die I. Brigandt 2007 vorschlägt.¹⁵⁰ Homologien sind danach Merkmale, die im Laufe der Phylogenese eine Veränderung erfahren und in verschiedenen Merkmalszuständen vorliegen können. Gegeneinander abgegrenzt werden Homologien durch das Kriterium der weitgehend unabhängig voneinander erfolgenden Variation, so dass sie zu Einheiten der phänotypischen Variation werden (»quasi-independent units of phenotypic variation«).¹⁵¹

Homologie und Informationsübertragung

Nicht nur phylogenetisch bedingte genetische Verwandtschaft wird als Grundlage zur Bestimmung von Homologien angenommen. W. Wickler unterscheidet 1967 allgemein zwischen phylogenetisch bedingten *Erb-Homologien*¹⁵² (1965: »phyletische Homologien«¹⁵³) und durch individuelle Erfahrung erworbenen *Traditions-Homologien*¹⁵⁴. Vererbung und Tradition bilden für Wickler zwei Wege des Weiterreichens von Information; gemeinsam ist ihnen, dass »historische Reste« der älteren Strukturen in den späteren Merkmalen vorhanden sind (↑Information: Abb. 217).

Im Anschluss daran definiert G. Osche 1973: »Homolog sind [...] Strukturen, deren nicht zufällige Übereinstimmung auf gemeinsamer Information beruht«.¹⁵⁵ Unbestimmt bleibt dabei, auf welchem Wege die »gemeinsame Information« erworben ist; sie kann durch gemeinsame Abstammung oder individuelle Erfahrung, also Lernen, bedingt sein.

Auch im englischen Sprachraum findet sich unabhängig von diesen Überlegungen eine vielfach zitierte Definition L.M. Van Valens, der den Homologiebegriff 1982 bestimmt als eine Korrespondenz (»correspondence«) oder Ähnlichkeit von Merkmalen, die durch Kontinuität von Information verursacht ist (»Homology is resemblance caused by a continuity of information«).¹⁵⁶

Tab. 115. Übersicht über Formen der Homologie (verändert nach Panchen, A.L. (1992). *Classification, Evolution and the Nature of Biology*: 72-74).

Homologie und Entwicklung

Im Gegensatz zu der heute vorherrschenden Interpretation des Homologiebegriffs als Bezeichnung für Strukturen, die das Ergebnis einer Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren sind, stehen solche Ansätze, die an die Stelle des phylogenetisch gleichen Ursprungs den ontogenetisch gleichen Weg der Bildung der Struktur setzen und diese zum definierenden Element des Homologiebegriffs machen. Ausgangspunkt dieser Analysen bilden häufig nicht die Homologien zwischen verschiedenen Organismen, sondern die Homologie von Strukturen in einem Organismus (also die »Homonomien« oder »seriellen Homologien«; s.o.). Dass es sich bei Homologien und Homonomien um parallele Fälle handelt, wird mit der Gleichheit der ontogenetischen Mechanismen zur Bildung der Strukturen begründet – in dem einen Fall laufen sie in einem Organismus ab, in dem anderen in verschiedenen.

L. Roth, die einen solchen entwicklungsbiologisch bestimmten Homologiebegriff 1984 vertritt, versteht unter einer Homologie die Gemeinsamkeit von Entwicklungswegen, die durch genealogisch verwandte Gene gesteuert werden (»sharing of pathways of development, which are controlled by genealogically related genes«).¹⁵⁷ Weil die Ähnlichkeit von Entwicklungswegen eine Abstufung in Graden zulässt, ist Roth auch der Meinung, die Homologie zwischen zwei Strukturen sei eine Frage des Grades.¹⁵⁸

Einen entwicklungsbiologisch bestimmten Homologiebegriff entwickelt auch G.P. Wagner seit Ende der 1980er Jahre. An den herkömmlichen Homologiedefinitionen, die über die »gemeinsame Abstammung« von Strukturen erfolgen, kritisiert Wagner, dass Strukturen nicht in einem direkten Abstammungsverhältnis zueinander stehen, sondern in jeder Generation in der Entwicklung eines Organismus neu gebildet werden.¹⁵⁹ Weil Organe und allgemein Strukturen von Organismen nicht direkt voneinander kopiert werden, sie also keine »Replikatoren« sind (↑Selektion), können sie auch nicht von einem gemeinsamen Modell abstammen. Morphologische Strukturen stammen immer nur vermittelt über andere Strukturen voneinander ab. In seinem entwicklungsbiologischen Ansatz, der dem von Roth ähnelt, definiert Wagner *biologische Homologien* als Strukturen des gleichen Organismus oder verschiedener Organismen, die den gleichen Satz von Entwicklungseinschränkungen (»developmental constraints«) teilen, welche wiederum durch die gleichen lokal wirksamen Selbstregulationsmechanismen der Organdifferenzierung verursacht sind (vgl. Wagners Definition in Tab. 113).¹⁶⁰ Die Entwicklungseinschränkungen

entstehen aus hierarchischen Netzwerken von Entwicklungsfaktoren oder aus zyklischen Anordnungen von Faktoren, die aufgrund ihrer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander eine besondere Widerständigkeit gegenüber Veränderungen aufweisen.¹⁶¹ Diese Widerständigkeit führt nach der Theorie Wagners zur Erhaltung von modularen morphologischen Einheiten (»building blocks«), die individualisierte und in ihrer Entwicklung weitgehend autonome Teile darstellen (»individualized and developmentally autonomous part of the phenotype«) und die in der Evolution über viele Jahrmillionen erhalten bleiben.¹⁶² Selbst solche Strukturen, die genealogisch nicht auf die gleiche Vorgängerstruktur zurückgehen, können nach Wagners Verständnis als homolog, d.h. morphologisch identisch gelten. Wegen der Komplexität der Entwicklungsprozesse stimmt aber Wagners Kriterium für »biologische Homologien« meist mit dem historischen Kriterium überein.

Trotzdem ist mit diesem entwicklungsbiologisch bestimmten Homologiebegriff das Kriterium der gemeinsamen Abstammung verlassen und eine Rückkehr zu den traditionellen morphologischen, und nicht phylogenetisch-historischen Bestimmungen vollzogen. Im Anschluss an diese entwicklungsbiologischen Bestimmungen wird im Rahmen der »rationalen Morphologie« (↑Morphologie) versucht, Homologien als Ausdruck invarianter Gesetze der Formbildung zu deuten, die nicht durch gemeinsame Abstammung, sondern durch morphologische Faktoren selbst bedingt sind.¹⁶³ B. Goodwin definiert eine Homologie als eine Äquivalenzrelation, die zwischen den Mitgliedern einer Menge von Organismen besteht, deren Gestalten ineinander transformiert werden können (vgl. Tab. 113). Den Homologiebegriff will Goodwin ausdrücklich nicht mehr als genealogisches, sondern als rein morphologisches Konzept verstehen (»homological equivalence is independent of history. [...] it provides the basic tool for a logical classification of forms in terms of their generative principles«).¹⁶⁴

»Organisationshomologie«

Ebenfalls ohne phylogenetische Grundlage kommen solche Konzeptionen des Homologiebegriffs aus, die diesen mit morphologischen »Modulen« in Verbindung bringen (↑Morphologie). In dieser Hinsicht werden Homologien als entwicklungsbiologisch und evolutionär robuste morphologische Einheiten bestimmt, die trotz Variationen in genetischer Hinsicht morphologisch »identisch« sind. G.B. Müller spricht in diesem Zusammenhang 2003 von *Organisationshomologien* (»organizational homology concept«)

a) typologogische Homologie

Homolog sind Teile, die im Bauplan die gleichen Lagebeziehungen besitzen, unabhängig von Form und Abstammung,

b) typologisch-ontogenetische Homologie

Die Embryonalentwicklung wird zur Feststellung der typologischen Beziehung herangezogen,

c) phylogenetische Homologie

(= Homogenie Ray Lankester)

Homolog sind Organe, die die gleiche Abstammung besitzen (von gleichen Vorfahren ererbt),

d) entwicklungsphysiologische Homologie

(v. Bertalanffy)

Homolog sind Organe, die unter vergleichenden organisierenden Beziehungen entstanden sind. Dieser Begriff schließt zwangsläufig a, b, c in sich ein [?],

e) erbbiologische Homologie

Homolog ist, was durch homologe Mutation homologer Gene entstanden ist (J. Huxley). Blutsverwandtschaft kann also fehlen.

Tab. 116. Fünf Typen von Homologiebegriffen (nach Meyer, A. (1926). *Logik der Morphologie*: 197ff.; verändert durch Starck, D. (1950). *Wandlungen des Homologiebegriffes. Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie* (Klatt-Festschrift), 957-969: 967).

und versteht darunter strukturelle Identitäten, die sich aus gleichen bauplanbedingten Entwicklungseinschränkungen (»constraints«) und anderen morphologischen Organisationsprozessen ergeben.¹⁶⁵ Homologien sind nach dieser Auffassung nicht an bestimmte genetische oder molekularbiologische Mechanismen gebunden, sondern gerade durch die Loslösung morphologischer Prinzipien von einer bestimmten materiellen Verkörperung gekennzeichnet: »Homology is the product of an increasing automization of a design principle from its mechanistic underpinning«¹⁶⁶. Zwar will auch Müller die Organisationshomologie als »biologisches« Homologiekonzept verstanden wissen, das sich auf einen biologischen (morphologischen) Mechanismus stützt und damit unterschieden ist von den »genealogischen« oder »historischen« Homologiekonzepten, die sich primär an der »Abstammungsidentität« von Merkmalen orientieren, – er betont aber andererseits, dass Homologien Identitäten und keine Ähnlichkeiten sind.¹⁶⁷ Insofern nur solche räumlich getrennte Strukturen, die zu einem früheren Zeitpunkt miteinander verbunden waren, als »identisch« gelten können, würde aber auch dieses Homologiekonzept eine gewisse genealogisch-historische Komponente enthalten.

Typen der Homologie

Bis heute besteht keine Einigkeit darüber, ob der Begriff der Homologie als ein historisches oder morphologisches Konzept verstanden werden soll. Paradigmatisch stehen sich Interpretationen gegenüber, die in Homologien ein (morphologisches) Muster (»pattern«) oder einen (genealogischen) Vorgang (»process«) sehen. Unterschieden werden kann damit zwischen dem Typ der »topographischen Homologie« und dem der »phylogenetischen Homologie«.¹⁶⁸ Weil auch kaum Hoffnung besteht, den alten terminologischen Streit beizulegen, erscheint es sinnvoll, den Begriff der Homologie als ein umfassendes Dachkonzept zu verwenden, das in verschiedener Weise spezifiziert werden kann (ein Vorschlag, den schon H. Spemann 1915 macht¹⁶⁹). Allgemein kann unter einer Homologie somit eine Entsprechung der Strukturen verschiedener Organismen verstanden werden, die im Rahmen verschiedener Theorien identifiziert und erklärt werden kann. In diesem Sinne wird auch vorgeschlagen, die Homologie allgemein als *Gleichheit* hinsichtlich eines bestimmten Kriteriums zu bestimmen, das als *universaler Garant* (oder universaler Bürge: »universal guarantor«) bezeichnet wird.¹⁷⁰ Ein solcher universaler Garant zur Festlegung der Gleichheit kann z.B. ein als ideal ausgezeichnete Bauplan (»Archetyp«), ein gemeinsamer Vorfahre oder ein bestimmter Entwicklungsweg sein. Sinnvoll erscheint es vor allem, drei Arten der Gleichheit zu unterscheiden: Gleichheit im Sinne von gemeinsamer Abstammung, morphologische Gleichheit und Gleichheit der Funktion (vgl. Tab. 117).

Eine genealogisch bestimmte Homologie kann dann entweder – im Anschluss an Lankester (1870)¹⁷¹ – als *Homogenie* (s.o.) oder – im Anschluss an Haeckel (1872)¹⁷², Palmén (1884)¹⁷³ und Fürbringer (1888)¹⁷⁴ – als *Homophylie* bezeichnet werden (Haeckel nennt die Homophylie »die wirklich phylogenetisch begründete Homologie«; Palmén erläutert »homophyl« mit »monophyletisch entstanden«). H. Poll verwendet 1920 in diesem Sinne den Ausdruck *Isophylie*¹⁷⁵, der u.a. von K. Lewin (1922) und A. Meyer-Abich (1963) aufgegriffen wird¹⁷⁶.

Eine morphologisch bestimmte Ähnlichkeit, die sich auf die gleiche Gestalt von Merkmalen bezieht, ist im Gegensatz dazu entweder, in der Terminologie Lankesters, eine *Homoplasie* (s.o.) – oder – wie Fée (1843), Alefeld (1863), Haeckel (1872) und Fürbringer (1888)¹⁷⁷ sie treffender nennen – eine *Homomorphie*. Fée verwendet den Ausdruck in Bezug auf die Fiederblätter bei Farnen (»L'homomorphie ou l'hétéromorphie des pinnules«¹⁷⁸), Alefeld für die Blüten der Blütenpflanzen (»Homomorphie. Lauter

gleichgestaltige Zwitterbl.«¹⁷⁹); nach Haeckel ist eine Homomorphie eine Homologie, »welcher die genealogische Begründung fehlt«¹⁸⁰.

Auch der Ausdruck *homomorph* (engl. »homomorphous«) erscheint bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, so 1835 in einer Einführung in die Botanik (Burnett 1835: »certain groups [of plants], having similar forms, have similar qualities; i.e. are both homomorphous and homogeneous«¹⁸¹). Owen gebraucht das Wort 1843 im Glossar seines Werks, in dem er die Konzepte »Homologie« und »Analogie« einführt. Owen und die Autoren vor ihm verwenden den Ausdruck aber in einem allgemeinen, nicht streng terminologischen Sinn (Owen: »of similar form«).¹⁸² Palmén gebraucht »homomorph« 1884 für ähnliche Strukturen, die »polyphyletisch sich entwickelt haben«.¹⁸³ Ebenso versteht Gegenbaur unter »Homomorphien« 1898 jene Bildungen, »welche einander zwar mehr oder minder ähnlich [sind], aber in keinem phylogenetischen Nexus stehen«.¹⁸⁴ Das Konzept rückt damit in die Nähe von Lankesters Kategorie der Homoplasie.¹⁸⁵ M. Nowikoff hält »Homomorphie« 1936 für den methodisch grundlegenden Begriff der vergleichenden Morphologie.¹⁸⁶ Daneben ist auch der Terminus *Homomorphismus* verbreitet (Burnett 1835: »the doctrine of homomorphism«).¹⁸⁷

Zur Betonung der gleichen Lage von Teilen in einem morphologischen Gefüge wird der Terminus *homotop* verwendet (Haeckel formuliert 1868 ein »Gesetz der gleichhörlichen oder homotopen Vererbung«¹⁸⁸; seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist »Homotopie« daneben ein in der Mathematik erscheinender Ausdruck für eine Abbildungsrelation¹⁸⁹).

Als Alternative zu »Homomorphie« wird außerdem gelegentlich der Ausdruck *Isomorphismus* gebraucht. Die Bezeichnung entstammt ursprünglich der Mineralogie und meint dort seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Formähnlichkeit von Kristallen. Mitte des 19. Jahrhunderts wird das Wort in die Biologie übernommen (Parker & Jones 1860: »similarity of form, or isomorphism [of Foraminifera]«¹⁹⁰; Parker 1868: »its [i.e. the serima's] isomorphism with the Grallae is so great as to have misled some of the greatest ornithologists«¹⁹¹). Fürbringer verwendet in Anlehnung an den englischen Ausdruck im Deutschen 1888 das Wort *Isomorphie*¹⁹² – es erscheint aber insgesamt selten.¹⁹³ Ebenso wie »Homomorphie« wird »Isomorphie« als ein rein morphologisches, nicht primär auf Abstammungsverhältnisse bezogenes Konzept verstanden. Bezeichnet werden damit in erster Linie Ähnlichkeiten im äußeren Habitus. Nach Fürbringer sind Isomorphien »Convergenz-Analogien«, d.h. parallele Umbildung

P	M	T	Kategorie (Beispiel)
+	+	+	Homologie (funktionsanalog) (Hundehinterbein/Menschenbein)
+	+	–	Homonomie (Vogelflügel/Menschenarm)
+	–	+	?
+	–	–	Homologie (funktionsdisanalog) (Kieferknochen/Gehörknöchel)
–	+	+	Parallelismus (Vogelflügel/Fledermausflügel)
–	+	–	Aggressive Mimikry (Putzerfisch/Parasit)
–	–	+	Konvergenz (Kakteen/Wolfsmilch)
–	–	–	–

Tab. 117. Dreidimensionale Kreuzklassifikation von Ähnlichkeiten zur Unterscheidung von Homologien und Analogien. Die drei Dimensionen sind: die Gestalt (morphologische Ähnlichkeit: Homomorphie: M), die Abstammung (phylogenetische Verwandtschaft: Homophylie: P) und die Funktion (funktionale Ähnlichkeit: Homotolie: T) (Einteilung in Anlehnung an Patterson, C. (1982). *Morphological characters and homology*. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, 21-74: 47).

(durch »Züchtung und Anpassung«) der Körperteile von Organismen »von theilweise sehr abweichender Abstammung«.¹⁹⁴ Gegen den Ausdruck wird eingewandt, dass er eine vollkommene Identität von Formen voraussetzt, die in der Natur nicht zu finden sei.¹⁹⁵ Als allgemeinen Begriff zur Bezeichnung einer Ähnlichkeit von organischen Formen (besonders in der äußeren Erscheinung), ohne damit eine Aussage über die Art ihrer Entstehung zu verbinden, schlägt H. Klähn 1921 den Ausdruck *Isophanie* vor.¹⁹⁶

Die traditionell als »Analogie« bezeichnete Funktionsähnlichkeit schließlich stünde im Rahmen dieser Terminologie besser unter dem Namen *Homotolie*. A. Spitzer, der diesen Ausdruck 1933 vorschlägt, bezieht ihn in erster Linie auf entwicklungsbiologische Phänomene: »Homotolie« von Organen ist für ihn »die Gleichheit ihrer entwicklungsgeschichtlichen Ziele«.¹⁹⁷ In ähnlicher Bedeutung wird auch der Begriff *funktionale Homologie* neben die Kategorie der morphologischen oder strukturellen Homologie gestellt.¹⁹⁸ Der Ausdruck »funktionale Homologie« wird vereinzelt seit den 1870er Jahren verwendet

(Giard 1874: »il n'ya pourtant, entre ces deux organes [dem Verdauungskanal eines Einzellers und eines Weichtieres], qu'une homologie fonctionnelle«¹⁹⁹; Bathurst Woodman 1875: »The splenic enlargement is explained by the well-known functional homology of these organs – the lymphatics being found enlarged in cases in which the spleen is removed from animals«²⁰⁰). Seit den 1880er Jahren erscheint die Formulierung insbesondere in Bezug auf die Funktionsähnlichkeit von Gehirnteilen bei verschiedenen Säugetieren (Sterne 1881: »die schönen Arbeiten von Fritsch, Hitzig und Munck in Berlin über die funktionelle Homologie der Gehirnteile bei Menschen und Säugethieren«²⁰¹; Franck 1883: »die topographische oder funktionelle Homologie der Lappen [des Großhirns] von Mensch und Thier«²⁰²). Funktional homologe Körperteile werden seit den 1870er Jahren *funktionale Homologa* (»functional homologues«) genannt (Ferrier 1876: »The pigeon without its cerebral hemispheres is not the functional homologue of the dog without its hemispheres, but of the dog still retaining its optic thalami and corpora striata«²⁰³; Wiley 1894: »the Tunicate eye is the functional homologue of the pineal eye of the higher Vertebrates, as Spencer suggested«²⁰⁴). In der Botanik wird seit der Wende zum 20. Jahrhundert von funktionalen Homologa gesprochen (Dunn 1900: »the antipodals [of *Delphinium*] as a partial and functional homologue of

the prothallus«²⁰⁵). Im Kontext der Chemie erscheint die Formulierung aber bereits seit den 1850er Jahren (Hunt 1852: »The alcohols differ from water by $(CH_2)_n$, and water is their functional homologue«)²⁰⁶ – und auch in der Biologie wird der Ausdruck nicht in streng terminologischer Bedeutung verwendet. Angemessen ist es, als »funktionale Homologien« nur solche Strukturen zu bezeichnen, deren gleiche Funktion auf gemeinsamer Verwandtschaft beruht (Wake 2003: »particular functions may be homologous as characters if shared among taxa due to common ancestry«²⁰⁷). Funktional homolog sind also die Wirbelsäulen bei Vögeln und Fledermäusen, nicht aber ihre Flügel.

Die Gliederung der allgemeinen Homologie in die drei grundlegenden Konzepte der *Homophylie*, *Homomorphie* und *Homotelie* kann als Folge des Organismus als eines in der Zeit bestehenden Phänomens gedeutet werden, wobei jedes der drei Konzepte jeweils eine der drei Dimensionen der Zeit betrifft: die Homophylie die Vergangenheit (phylogenetische Verwandtschaft), die Homomorphie die Gegenwart (räumliche Ähnlichkeit der gegenwärtigen Strukturen) und die Homotelie die Zukunft (Ausübung einer ähnlichen Funktion). Diesen Gedanken äußert 1933 A. Spitzer in einer etwas abweichenden Terminologie: »Die Homophylie bezieht sich auf eine Übereinstimmung (Gleichheit) in der Vergangenheit, die Homotopie in der Gegenwart, die Homotelie in der Zukunft«.²⁰⁸

Für Homologien, die über Hunderte von Jahrmillionen der Evolution erhalten bleiben (z.B. die an der Bildung der Augen und Extremitäten von Insekten und Wirbeltieren beteiligten Entwicklungswege), ist seit Mitte der 1990er Jahre der Ausdruck *Tiefenhomologie* in Gebrauch (Tabin et al. 1996: »»deep homology« between fly and vertebrate appendages«).²⁰⁹

Form	Congruence	Function	Growth	Example
isomorphic	homologous	adaptive	conformational	Stabilising Selection
isomorphic	homologous	adaptive	nonconformational	Directional Selection
isomorphic	homologous	nonadaptive	conformational	Evolutionary Novelty
isomorphic	homologous	nonadaptive	nonconformational	Developmental Evolution
isomorphic	homoplastic	adaptive	conformational	Adaptive Parallelism
isomorphic	homoplastic	adaptive	nonconformational	Classic Analogy
isomorphic	homoplastic	nonadaptive	conformational	Channeling Constraint
isomorphic	homoplastic	nonadaptive	nonconformational	Nonadaptive Parallelism
allomorphic	homologous	adaptive	conformational	Developmental Flexibility
allomorphic	homologous	adaptive	nonconformational	Homeotic Transformation
allomorphic	homologous	nonadaptive	conformational	Phenotypic Plasticity
allomorphic	homologous	nonadaptive	nonconformational	Genomic Evolution
allomorphic	homoplastic	adaptive	conformational	Regulatory Genes (Nonhierarchical)
allomorphic	homoplastic	adaptive	nonconformational	Regulatory Genes (Hierarchical)
allomorphic	homoplastic	nonadaptive	conformational	Tissue Inductions
allomorphic	homoplastic	nonadaptive	nonconformational	Superficial Identity

Abb. 213. Klassifikation von Formen der Ähnlichkeit nach vier Kriterien, entwickelt als System zum Testen von ökologisch-entwicklungsbiologisch-evolutionstheoretischen Hypothesen. Die vier Kategorien sind: Form (isomorph versus allomorph), Kongruenz (homolog, d.h. synapomorph, also gemeinsames abgeleitetes Merkmal eines monophyletischen Taxons, versus homoplastisch, d.h. nicht synapomorph), Funktion (adaptiv versus nicht-adaptiv) und Entwicklungstyp (konform, d.h. ähnlicher Entwicklungsweg, versus nicht-konform, d.h. unterschiedlicher Entwicklungsweg) (aus Stone, J.R. & Hall, B.K. (2006). *A system for analysing features in studies integrating ecology, development, and evolution. Biol. Philos.* 21, 25-40: 33).

Strukturalismus versus Funktionalismus

In anderer Hinsicht erscheint es aber auch sinnvoll, die morphologische Ähnlichkeit (Homomorphie) auf einer anderen

Ebene anzusiedeln als die gemeinsame Abstammung und die Funktionsähnlichkeit. Denn letztere können als alternative Erklärungs-begriffe für die morphologische Ähnlichkeit von Organismen verstanden werden: Organismen sind einander ähnlich, weil sie miteinander verwandt sind und ähnliche Entwicklungswege in ihrer Gestaltbildung vorliegen oder weil sie über ähnliche funktionale Systeme verfügen, die als Anpassungen entstanden sind.

Abstammung und Anpassung können damit als zwei alternative Ansätze zur Erklärung organischer Formen voneinander unterschieden werden. Der eine bezieht sich auf die phylo- und ontogenetischen und allgemein die innerorganismischen Verhältnisse eines Organismus (Strukturalismus), der andere versucht die Relation des Organismus zu seiner Umwelt als Erklärungsgrund für die Formen anzuführen, die Formen also als Anpassungen zu deuten (Funktionalismus). Es stehen sich damit zwei Forschungsprogramme einander gegenüber: »the structuralist research program seeks to explain the material and mechanical basis of development, the functionalist research program is designed to explain the cause of specific form and function in relations to the conditions of existence.«²¹⁰

Homologie und Ähnlichkeit

Die Entwicklung im 20. Jahrhundert geht dahin, das Phänomen der Homologie nicht nur über die gemeinsame Abstammung zu erklären, sondern auch darüber zu definieren.²¹¹ Das Kriterium der Ähnlichkeit der Form wird damit zweitrangig. Organe können also auch dann homolog zueinander sein, wenn sie sich nicht ähneln.²¹² Andererseits bildet die Ähnlichkeit von Strukturen (unterschiedlicher Funktionen) doch häufig den Ansatzpunkt sowohl für den Bedarf nach einer Erklärung als auch für die Erklärung selbst. So ist es die Ähnlichkeit der Gehörknöchelchen der Säugetiere mit den Kiefergelenkknochen mancher Fische, die nach Erklärung verlangt und gleichzeitig den Ansatz für eine Erklärung durch gleiche Abstammung liefert (diese Erklärung wurde historisch allerdings nach der bereits 1837 durch C.B. Reichert²¹³ gegebenen morphologischen Entsprechung der Strukturen gegeben). Viele vergleichende Morphologen halten daher an einer begrifflichen Verbindung von Homologie und Ähnlichkeit fest (»without some similarity, we should not even dream of homology«²¹⁴).

Die Homologie kann damit als eine von mehreren möglichen Erklärungen für die Ähnlichkeit von organischen Formen gelten (†Analogie: Tab. 6). R. Riedl ordnet die Homologie 1975 in eine Liste von sieben Formen der biologischen Ähnlichkeit. Neben (1) Ho-

mologie sind dies: (2) Analogie, (3) Homologie mit analogen Substrukturen (Homoilogie), (4) Homologie der Wirkung (Homodynamie), (5) Homologie oder Analogie molekularer Bausteine (Isologie), (6) Homologie von Bauteilen innerhalb des Individuums (Homonomie) und (7) Symmetrie.²¹⁵ Diese Konzepte sind nicht immer scharf gegeneinander abgegrenzt.

Eine systematischere Einteilung der Homologien gibt A. Meyer 1926.²¹⁶ Er unterscheidet homologe Gebilde danach, wo sie auftreten: an ein und demselben Individuum, an verschiedenen Individuen derselben Spezies oder an verschiedenen Individuen verschiedener Spezies. Innerhalb dieser Gruppen wird weiter danach unterschieden, ob sich die Homologien in der Ontogenese oder im adulten Zustand zeigen.

Objekte der Homologie

Traditionell werden Homologien auf der Ebene von Organen ermittelt. Sukzessive hat der Begriff aber eine Ausweitung auf andere Entitäten erfahren. So werden Homologien gleichfalls auf mikroskopische oder sogar molekularbiologische Strukturen bezogen.²¹⁷ Außerdem können auch ganze Organismen oder sogar Taxa als zueinander homolog beschrieben werden.²¹⁸ Schließlich wird der Homologiebegriff nicht allein auf räumliche Strukturen, sondern auch auf Funktionen und Verhaltensweisen bezogen.²¹⁹ K. Lorenz erstellt 1941 einen Stammbaum von Enten und Gänsen auf der Grundlage von Verhaltenseinheiten der Balz, die er als Homologien deutet (†Ethologie: Abb. 122).²²⁰ Homologien auf einer Ebene müssen nicht mit Homologien auf einer anderen Ebene einhergehen; so muss z.B. eine phänotypische Homologie in einer morphologischen Struktur keine Entsprechung auf genetischer oder entwicklungsbiologischer Ebene aufweisen, weil die morphologisch gleiche Struktur auf verschiedenen Wegen gebildet werden kann. Empfohlen wird daher, bei der Identifizierung von etwas als Homologie eine genaue Spezifizierung hinzuzufügen (Hall 2003: »homologous as limbs, homologous as digits, homologous developmental process, homologous as a gene network, etc.«²²¹).

Basierend auf Funktionen oder Verhaltensweisen lassen sich demnach andere Homologien feststellen als auf morphologischer Grundlage: Die Funktion des Fliegens mittels der Vorderextremitäten ist bei allen Fledermäusen beispielsweise homolog, insofern diese Funktion von ihrer Verwirklichung bei einem allen Fledermäusen gemeinsamen Vorfahren abgeleitet werden kann. Nicht homolog ist aber die Funktion des Fliegens mittels Vorderextremitäten bei Fledermäusen und Vögeln, weil sie nicht auf die Funktion

bei einem gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden kann. Homolog sind die Vorderextremitäten dieser Tiere allein in morphologischer Hinsicht, denn sie bilden eine Synapomorphie der Gruppe der Wirbeltiere. Man kann daher auch sagen: Die Vorderextremitäten von Fledermäusen und Vögeln sind zwar als Extremitäten (morphologisch oder strukturell bestimmt), nicht aber als Flügel (ethologisch oder funktional bestimmt) zueinander homolog.

Funktional homolog zueinander sind auch die basalen organischen Funktionen, die alle Lebewesen charakterisieren (Ernährung, Schutz, Fortpflanzung): Diese Funktionen können auf einen allen Lebewesen gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden, von dem aus sie sich seit einigen Milliarden Jahren auf der Erde erhalten und in mannigfaltigen Formen modifiziert haben.

Homologienbiologie

Der Begriff der Homologie gilt bis heute als ein wichtiges oder sogar als das zentrale Konzept der Biologie (Wake 1994: »Homology is the central concept for *all* of biology«²²²). Strukturen und Prozesse auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie, von Sequenzen der Makromoleküle (und Gene) bis zu Verhaltensweisen, können als homolog zueinander beurteilt werden. Aufgrund eines gemeinsamen methodischen Ansatzes können die Untersuchungen der Homologien in diesen verschiedenen Feldern zu einer eigenen biologischen Subdisziplin zusammengefasst werden.

Bereits É. Geoffroy Saint-Hilaire weist den morphologischen Verfahren zur Bestimmung von Homologien den Status einer Wissenschaft zu und verwendet 1824 die Formulierung **Homologienwissenschaft** (»la science des Homologies«).²²³ Auch C. Darwin bedient sich 1862 dieses Ausdrucks (»science of Homology«).²²⁴ Als eine eigenständige biologische Disziplin, nämlich als »Lehre von den typischen Ähnlichkeiten«, versteht auch A. Naef 1913 das Studium der Homologien und nennt es **Homologienlehre**.²²⁵ H. Böker fasst 1937 allgemein die biologischen Subdisziplinen, die es mit Fragen der Genese zu tun haben – also v.a. die Genetik und Deszendenzlehre, aber auch die Typologie (Taxonomie) –, als **Homologienlehre** oder **genetische Anatomie** zusammen.²²⁶ (C.G. Carus bezieht diesen letzteren Ausdruck 1834 auf die Ontogenese: »Der Organismus wird nach der Geschichte seiner einzelnen Lebensstadien und nach dem Zustande jedes besondern Organs in diesen verschiedenen Lebensstadien beschrieben: geschichtliche oder genetische Anatomie.«²²⁷) In ähnlicher Absicht führt H.-W. Koepcke 1956 für die historisch-

evolutionstheoretisch orientierten Subdisziplinen der Biologie die Bezeichnung **Homologienbiologie** ein und kontrastiert sie mit einer um den Begriff der Analogie zentrierten Lebensformenlehre, der **Analogienbiologie** (↑Analogie).²²⁸

Homöomorphie

Der Terminus »Homoömorphie« wird 1901 von S.S. Buckman eingeführt (»homoeomorphy«²²⁹), nachdem er bereits 1895 das zugehörige Adjektiv »homöomorph« (»homoeomorphous«) verwendet hat.²³⁰ Die Homöomorphie ist nach Buckman das Phänomen der oberflächlichen Ähnlichkeit, aber im Detail erheblichen Unterschiedlichkeit von Organismen verschiedener Arten (»the phenomenon of species nearly alike so far as superficial appearance is concerned, but unlike when particular structural details are closely examined«).²³¹ Als Erklärung dieser Ähnlichkeit wird eine konvergente oder parallele Evolution (↑Analogie) oder Mimikry angegeben.²³² Der Ausdruck wird in erster Linie von Paläontologen verwendet²³³ und ist insgesamt wenig verbreitet. O.H. Schindewolf erläutert ihn 1940 als »Formähnlichkeit homologer Organe, die durch parallele oder divergente Entwicklung entstanden ist«.²³⁴ Er grenzt ihn ab von der »Konvergenz« als der Erscheinung der »Formähnlichkeit analoger Organe, die durch konvergente Entwicklung entstanden ist«²³⁵ (↑Analogie).

Paralogie

Als einen zu »Homologie« und »Analogie« komplementären Begriff führt I.J. Hunter 1964 den Terminus »Paralogie« ein. Er versteht darunter die morphologische oder anatomische Ähnlichkeit von Strukturen, die nicht auf gleicher Abstammung beruhen (also keine Homologien darstellen) und auch nicht die gleiche Funktion wahrnehmen (also auch nicht im Verhältnis der Analogie zueinander stehen: »Paralogy, then, refers only to anatomical similarity and has no phylogenetic or functional implications«²³⁶). Der Ausdruck wird nur relativ selten verwendet; seine Bedeutung entspricht weitgehend der des älteren Worts »Homomorphie« (s.o.).

Homoiologie

Eine Homoiologie ist ein Verhältnis zwischen Merkmalen, die zueinander homolog sind, aber in unabhängiger Entwicklung voneinander ähnliche Funktionen wahrnehmen. Der Ausdruck geht auf L. Plate zurück, der ihn 1902 einführt. Plate erläutert: »Or-

gane desselben Thieres oder nahe verwandter Formen, welche einander ähnlich sind, weil sie *einem* Bildungstriebe entstammen, welche aber dabei von Anfang an morphologisch nicht gleichwertig sind, will ich *homoiolog* nennen im Gegensatz zu *homologen* Organen, welche von derselben Ausgangsform sich ableiten. [...] Es sind Producte ähnlicher Wachsthumsgesetze, die aber an verschiedenen Körperregionen zu differenten Bildungen führen mussten«. ²³⁷ 1922 bestimmt Plate die Homoiologie als »unabhängig erworbene morphologische und physiologische Aehnlichkeit oder Gleichheit bei Tieren, welche sich unabhängig voneinander von derselben Stammform ableiten. Sie besitzen eine Anzahl gleicher Erbfaktoren und haben daher die Tendenz, sich in ähnlicher Weise weiter zu entwickeln«²³⁸. In ähnlicher Bedeutung konstatiert T. Eimer 1889 eine »unabhängige Entwicklungsgleichheit«²³⁹ bei Schmetterlingen und führt in einer Diskussion der Mimikry Beispiele von »grosser Ähnlichkeit der Eigenschaften nicht unmittelbar blutsverwandter Formen« an²⁴⁰.

R. Riedl erklärt Homoiologien 1975 kurz als »Analogien auf homologer Basis«.²⁴¹ Ein Beispiel dafür bilden die Flossenbildungen der Ichtyosaurier und Wale, die auf der bei ihnen homologen Tetrapodenextremität aufbauen.

Nachweise

- 1 Owen, R. (1836). Cephalopoda. In: Todd, R.B. (ed.). The Cyclopædia of Anatomy and Physiology, vol. 1, 517-562: 525; ders. (1837). The Hunterian Lecture in Comparative Anatomy (Chicago 1992).
- 2 Platon, Phaidon 93d; Gorgias 480b.
- 3 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1115a.
- 4 Aristoteles, De part. anim. 665b.
- 5 Aristoteles, Hist. anim. 486a17f.; vgl. 486b18f.
- 6 a.a.O.: 497b9-13; vgl. Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 161f.
- 7 Vgl. Peck, A.L. (1965). Notes on terminology. In: ders. (ed.). Aristotle, History of Animals, 3 vols.: I, lxiiif.
- 8 Belon, P. (1555). L'histoire de la nature des oyseaux.
- 9 Vgl. Blount, T. (1656). Glossographia (nach OED 1989).
- 10 Ray, J. (1682). Methodus plantarum nova; vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 101.
- 11 Rossi, G. (1802). Le compas de proportion: 122; Arbogast, F.A. (1800). Du calcul des dérivations: xvi.
- 12 Vgl. Butterfass, T. (1985). Goethe und die Wissenschaft von der Pflanze. In: Kimpel, D. & Pompetzki, J. (Hg.). Allerhand Goethe, 165-180: 167.
- 13 Goethe, J.W. von (1796). Vorträge über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 193-209): 209; vgl. LA, Bd. II, 9B, 458.
- 14 ebd.
- 15 Lubosch, W. (1919). Was verdankt die vergleichend-anatomische Wissenschaft den Arbeiten Goethes? Jahrb. Goethe-Ges. 6, 157-191: 161.
- 16 Herder, J.G. (1799). Verstand und Erfahrung. Eine Metakritik zur Kritik der reinen Vernunft, Bd. I: 125.
- 17 Kieser, D.G. (1817). System der Medicin, zum Gebrauche bei akademischen Vorlesungen und für practische Aerzte, Bd. 1: 172.
- 18 a.a.O.: 171f.
- 19 Kieser, D.G. (1819). System der Medicin, zum Gebrauche bei akademischen Vorlesungen und für practische Aerzte, Bd. 2: 571 (§510).
- 20 Oken, L. (1805). Abriß des Systems der Biologie: 10; vgl. ders. (1805). Die Zeugung: 182.
- 21 Oken, L. (1809). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 1: 70.
- 22 Oken, L. & Kieser, D.G. (1806). Vorrede. Beiträge zur vergleichenden Zoologie, Anatomie und Physiologie 1, i-xiv: xiii.
- 23 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, 2 Bde.: I, XXX; vgl. Boyden, A. (1943). Homology and analogy: A century after the definition of 'homologue' and 'analogue' of Richard Owen. Quart. Rev. Biol. 18, 228-241: 235.
- 24 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1820). Mémoires sur l'organisation des insectes. Premier mémoire sur un squelette chez les insectes, dont toutes les pièces identiques entre elles dans les divers ordres du système entomologique,

correspondent à chacun des os du squelette dans les classes supérieures. *Journal complémentaire du dictionnaire des sciences médicales* 5, 340-351: 341.

25 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1825). Composition de la tête osseuse de l'homme et des animaux: 20f.; vgl. ders. (1824). Composition de la tête osseuse de l'homme et des animaux. *Ann. Sci. Nat.* 3, 173-192; 245-299: 174.

26 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1825). Mémoire sur la structure et les usages de l'appareil olfactif dans les poissons, suivi de considérations sur l'olfaction des animaux qui odorent dans l'air. *Ann. Sci. Nat.* 6, 322-354: 342.

27 Nachweise für Tab. 113: Owen, R. (1843). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*: 379; Huxley, T. (1849). On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. *Philos. Trans. Roy Soc. Lond.*: 413-434: 425; Hertwig, O. (1906). Ueber die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. In: *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Bd. 3, Teil 3, 149-180: 151; Schmidt, H. (1912). *Wörterbuch der Biologie*: 233; Jacobshagen, E. (1924). Begriff und Formen der morphologischen Homologie. *Verh. anat. Ges. (Erg.-Bd.)* 58, 257-262: 260; Naef, A. (1927). Die Definition des Homologiebegriffes. *Biol. Zentrbl.* 47, 187-190: 188f.; Fuchs, H. (1927). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschultergürtels der Wirbeltiere, 7. Mitteilung. *Anatom. Anz.* 64, 305-350: 318; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). *Principles of Numerical Taxonomy*: 70; Inglis, W.G. (1970). The observational basis of homology. *Syst. Zool.* 19, 219-228: 219; Gegenbaur, C. (1859/70). *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*: 80; Haeckel, E. (1894). *Systematische Phylogenie*, Bd. 1: 10; Osborn, H.F. (1902). Homoplasy as a law of latent or potential homology. *Amer. Nat.* 36, 259-271: 270; de Beer, G.R. (1928). *Vertebrate Zoology*: 478; *Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie*, Bd. 1 (1953): 1251; Simpson, G.G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*: 78; Bock, W.J. (1969). Comparative morphology in systematics. In: *Systematic Biology*, 411-448: 415; Ghiselin, M. (1976). The nomenclature of correspondence: A new look at 'homology' and 'analogy'. In: Masterton, R.B., Hodos, W. & Jerison, H. (eds.). *Evolution, Brain, and Behavior: Persistent Problems*, 129-142: 138; Van Valen, L.M. (1982). Homology and causes. *J. Morphol.* 173, 305-312: 305; Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1825). Mémoire sur la structure et les usages de l'appareil olfactif dans les poissons, suivi de considérations sur l'olfaction des animaux qui odorent dans l'air. *Ann. Sci. Nat.* 6, 322-354: 341f.; Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 434; Bertalanffy, L. von (1936). Wesen und Geschichte des Homologiebegriffes. *Unsere Welt* 28, 161-168: 168; Roth, V.L. (1984). On homology. *Biol. J. Linn. Soc.* 22, 13-29: 13; Wagner, G.P. (1989). The biological homology concept. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20, 51-69: 62; Goodwin, B. (1993). Homology and a generative theory of biological form. *Acta Biotheor.* 41, 305-314: 307.

28 Geoffroy Saint-Hilaire (1818-22): I, XXII f.

29 Geoffroy Saint-Hilaire (1824): 174.

30 ebd.

31 Vgl. Appel, T. (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate: 70; 106f.

32 a.a.O.: 70.

33 Vgl. Friedrich, H. (1932). Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie. *Ergebn. Anat.* 29, 25-86: 35.

34 Vicq d'Azyr, F. (1775). Mémoires sur les rapports qui se trouvent entre les usages et la structure des quatre extrémités dans l'homme et dans les quadrupèdes (*Euvres*, Bd. 4, Paris 1805, 313-337).

35 Candolle, A.-P. de (1813/19). *Théorie élémentaire de la botanique*: 185 (§ 150).

36 Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1832-37). *Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux*, Bd. 1: 59.

37 Owen, R. (1836). *Cephalopoda*. In: Todd, R.B. (ed.). *The Cyclopædia of Anatomy and Physiology*, vol. 1, 517-562: 525f.

38 Owen, R. (1843). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*: 379; vgl. ders. (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: 7; Haupt, H. (1935). Das Homologieprinzip bei Richard Owen. Ein Beitrag zur Geschichte des Platonismus in der Biologie. *Sudhoffs Arch.* 28, 143-228.

39 Friedrich (1932): 39.

40 Owen (1848): 6.

41 a.a.O.: 7.

42 Owen (1848): 8; ders. (1849). On the Nature of the Limbs: 19; vgl. Gegenbaur, C. (1898). Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1: 23.

43 Owen, R. (1846). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrate Animals*, vol. 1. Fishes: 41; ders. (1846). Observations on Mr. Strickland's article on the structural relations of organized beings. *Philosophical Magazine and Journal of Science* 27, 525-27: 526; ders. (1848): 8.

44 Vgl. z.B. Ghiselin, M. (1976). The nomenclature of correspondence: A new look at 'homology' and 'analogy'. In: Masterton, R.B., Hodos, W. & Jerison, H. (eds.). *Evolution, Brain, and Behavior: Persistent Problems*, 129-142: 139.

45 Raspail, F.V. (1843). *Histoire naturelle de la santé et de la maladie*, 3 Bde.: I, xlviii.

46 Owen, R. (1866). On the Anatomy of Vertebrates, I. Fishes and Reptiles: XXXVI.

47 Huxley, T. (1849). On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. *Philos. Trans. Roy Soc. London*, 413-434: 425.

48 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 191.

49 a.a.O.: 435.

50 a.a.O.: 414.

51 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 365.

52 Darwin (1859): 414; vgl. Owen, R. (1839). [Note at the Proceedings of the Zoological Society, 27 March 1838]. *Annals Nat. Hist.* 2, 300-307: 305.

53 Hartmann, E. von (1875). Wahrheit und Irrthum im Darwinismus: 17; vgl. ders. (1869-77/1923). *Philosophie des Unbewussten*, 3 Bde.: III, 345.

- 54 Ungerer, E. (1922). Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie: 83.
- 55 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 188.
- 56 Vgl. z.B. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.
- 57 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 35.
- 58 ebd.
- 59 Gegenbaur, C. (1859/70). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 77.
- 60 a.a.O.: 80; vgl. ders. (1898). Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1: 22.
- 61 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde: II, 411.
- 62 Haeckel, E. (1894). Systematische Phylogenie, Bd. 1: 10.
- 63 Burmeister, H. (1835). Handbuch der Entomologie, Bd. 2: 39; vgl. ders. (1837). Handbuch der Naturgeschichte, Bd. 2. Zoologie: 424; 592.
- 64 Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 105; vgl. auch Naef, A. (1917). Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Ursache ihrer Stammesgeschichte: 19; Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 84ff.
- 65 Bronn, H.G. (1858). Morphologische Studien über Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere: 410.
- 66 ebd.
- 67 Haeckel (1866): I, 316; vgl. Gegenbaur, C. (1898). Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1: 23.
- 68 Naef (1917): 20.
- 69 Lankester, E.R. (1870). On the use of the term "homology" in modern zoology, and the distinction between "homogenetic" and "homoplastic" agreements. Ann. Mag. Nat. Hist. 6, 34-43: 36.
- 70 ebd.
- 71 Donoghue, M.J. (1992). Homology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 170-179: 171.
- 72 Vgl. Boyden, A. (1947). Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology. Amer. Midl. Nat. 37, 648-669: 649.
- 73 Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 328.
- 74 Vgl. Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: Die Kultur der Gegenwart 3. Teil, IV, 1, 63-86: 81.
- 75 Lankester (1870): 41.
- 76 Gleisberg, M. (1855). Ueber die trophischen Veränderungen der tierischen Gewebe, ueber Neoplasmen ueberhaupt. Magazin für die gesammte Thierheilkunde 21, 129-198: 172.
- 77 Lankester (1870): 40f.
- 78 Osborn, H.F. (1902). Homoplasmy as a law of latent or potential homology. Amer. Nat. 36, 259-271.
- 79 Lankester, E.R. [Letter to Osborn]. In: Osborn, H.F. (1907). Evolution of Mammalian Molar Teeth to and from the Triangular Type, 238-239.
- 80 Osborn, H.F. (1905). The ideas and terms of modern philosophical anatomy. Science 21, 959-961: 959; vgl. Haas & Simpson (1946): 322.
- 81 Dendy, A. (1923). Outline of Evolutionary Biology: 246; 258; Tait, J. (1928). Homology, analogy and plasis. Quart. Rev. Biol. 3, 151-173: 159f.; Hubbs, C.L. (1944). Concepts of homology and analogy. Amer. Nat. 78, 289-307: 296.
- 82 Haas & Simpson (1946): 324.
- 83 Hubbs (1944): 296; Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy; Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74: 45.
- 84 Wake, D. (1999). Homoplasmy, homology and the problem of "sameness" in biology. In: Bock, G.R. & Cardew, G. (eds.). Homology, 24-33: 31.
- 85 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 327.
- 86 Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 248f.
- 87 Malte-Brun, M. (1822). Universal Geography, vol. 1, Improved by the Addition of the Most Recent Information, Derived from Various Sources: 511.
- 88 Lamennais, F.R. de (1840). Esquisse d'une philosophie, Bd. 3: 72 (7. Buch, 5. Kap.).
- 89 Lamennais, F.R. de (1841). Grundriß einer Philosophie, Bd. 3: 60.
- 90 Chambers, R. (1844/47). Vestiges of the Natural History of Creation: 66.
- 91 Chambers, R. (1851). Natürliche Geschichte der Schöpfung des Weltalls der Erde und der auf ihr befindlichen Organismen (übers. v. C. Vogt): 88; vgl. 305.
- 92 Strasburger, E. (1902). Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. wiss. Bot. 37, 477-526: 522.
- 93 (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: 7.
- 94 Vgl. Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I: 88; Bäumer, Ä. (1989). Die Entstehung des modernen biologischen Analogiebegriffes im 19. Jahrhundert. Sudhoffs Arch. 73, 156-175: 174.
- 95 Seidlitz, G. (1871). Die Darwin'sche Theorie: 164.
- 96 Jacobshagen, E. (1925). Allgemeine und vergleichende Formenlehre der Tiere: 198.
- 97 Simpson in: Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 323.
- 98 Haas in: Haas & Simpson (1946): 325.
- 99 Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie; Boas, J.E.V. (1890/1922). Lehrbu-

- ch der Zoologie; Hertwig, R. (1892/1931). Lehrbuch der Zoologie; Fleischmann, A. (1898). Lehrbuch der Zoologie; Kühn, A. (1922/64). Grundriß der allgemeinen Zoologie; Stempell, W. (1926/35). Zoologie im Grundriss; Wurm-bach, H. (Hg.) (1957-62/68-70). Lehrbuch der Zoologie; 2 Bde.; Siewing, R. (Hg.) (1980-85). Lehrbuch der Zoologie, 2 Bde.; ohne speziellen Teil: Steche, O. (1919). Grundriß der Zoologie.
- 100** Strasburger, E. et al. (1894/1998). Lehrbuch der Botanik.
- 101** Hertwig, O. (1893-98/1923). Allgemeine Biologie; Nussbaum, M., Karsten, G. & Weber, M. (1911/14). Lehrbuch der Biologie für Hochschulen; Hartmann, M. (1927/53). Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben; Simpson, G.G., Pittendrigh, C.S. & Tiffany, L.H. (1957). Life. An Introduction to Biology; Czihak, G., Langer, H. & Ziegler, H. (Hg.) (1976/96). Biologie. Ein Lehrbuch; Campbell, N.A. (1987/96). Biology.
- 102** Wilson, E.B. (1894). The embryological criterion of homology. Biol. Lect. Woods Hole 3, 101-124: 113.
- 103** a.a.O.: 114; vgl. Baxter, A.L. (1977). E.B. Wilson's "destruction" of the germ-layer theory. Isis 68, 363-374.
- 104** Vgl. Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: Die Kultur der Gegenwart 3, Teil, IV, 1, 63-86.
- 105** Dunn, L.C. (1921). Unit character variation in rodents. J. Mammal. 2, 125-140.
- 106** Jacobshagen, E. (1920-21). Die Homologie der Wirbeltierkiemen. Jena. Z. Naturwiss. 50, 87-142: 130.
- 107** Fuchs, H. (1927). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschulgürtels der Wirbeltiere, 7. Mitteilung. Anatom. Anz. 64, 305-350: 318.
- 108** Bertalanffy, L. von (1936). Wesen und Geschichte des Homologiebegriffes. Unsere Welt 28, 161-168: 168.
- 109** Kaspar, R. (1977). Der Typus – Idee und Realität. Acta Biotheor. 26, 181-195: 193.
- 110** Beer, G. de (1971). Homology, an unsolved problem. Oxford Biology Readers 11, 1-16; vgl. Laubichler, M.D. (2000). Homology in development and the development of the homology concept. Amer. Zool. 40, 777-788.
- 111** Sander, K. (1983). The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis. In: Goodwin, B.C., Holder, N. & Wylie, C.C. (eds.). Development and Evolution, 137-159: 143.
- 112** Baltzer, F. (1950). Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution. Rev. suisse Zool. 57, 451-477: 457f.
- 113** Szucsich, N.U. & Wirkner, C.H.S. (2007). Homology: a synthetic concept of evolutionary robustness of patterns. Zoologica Scripta 36, 281-289.
- 114** Sattler, R. (1984). Homology: a continuing challenge. Syst. Bot. 9, 382-394: 385.
- 115** Jacobshagen, E. (1925). Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere: 77.
- 116** a.a.O.: 81; gleichlautend in: Jacobshagen, E. (1924). Begriff und Formen der morphologischen Homologie. Verh. anat. Ges. (Erg.-Bd.) 58, 257-262: 260.
- 117** Naef, A. (1927). Die Definition des Homologiebegriffes. Biol. Zentrabl. 47, 187-190: 188f.
- 118** Kälin, A. (1936). Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Beurteilung für die Erforschung von Bauplänen im Tierreich. Compt. Rend. 12e Congrès Int. Zool. (Lissabon) 1935, 647-664.
- 119** Kälin, J.A. (1945). Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen. Bull. Soc. Fribourgeoise Sci. Nat. 37, 5-31.
- 120** Berg, L. (1922). Nomogenesis (russ.; engl. 1926).
- 121** Hertwig, O. (1906). Ueber die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. In: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. 3, Teil 3, 149-180: 151.
- 122** Woodger, J.H. (1945). On biological transformations. In: LeGros Clark, E. & Medawar, P.B. (eds.). Essays on Growth and Form, 95-120: 108f.
- 123** Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973). Numerical Taxonomy: 76.
- 124** Vgl. Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 323; Ghiselin, M. (1966). An application of the theory of definitions to taxonomic principles. Syst. Zool. 15, 127-130; Hull, D. (1967). Certainty and circularity in evolutionary taxonomy. Evolution 21, 174-189.
- 125** Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 31ff.; vgl. auch Eckhardt, T. (1964). Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. Phytomorphol. 14, 79-92; Froebe, H.A. (1982). Homologiekriterien oder Argumentationsverfahren. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 95, 19-34.
- 126** Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 142.
- 127** Remane, A. (1955). Morphologie als Homologienforschung. Zool. Anz., Suppl. 18, 159-183: 172f.
- 128** Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 233.
- 129** Bock, W.J. (1989). The homology concept: its philosophical foundation and practical methodology. Zool. Beitr. N.F. 32, 327-353: 331.
- 130** a.a.O.: 335.
- 131** Hertwig (1906): 151.
- 132** Peter, K. (1922). Über den Begriff „Homologie“ und seine Anwendung in der Embryologie. Biol. Zentralbl. 42, 308-327: 314; vgl. auch Naef, A. (1927). Die Definition des Homologiebegriffes. Biol. Zentrbl. 47, 187-190.
- 133** Gould, S.J. (1988). The heart of terminology. Natural History 2/1988, 24-31: 31.
- 134** Brink, R.A. (1935). Cytogenetic evolutionary processes in plants. Amer. Nat. 69, 97-14: 107; Sattler, R. (1984). Homology: a continuing challenge. Syst. Bot. 9, 382-394: 388; vgl. ders. (1966). Towards a more adequate approach to comparative morphology. Phytomorphol. 16, 417-429: 424f.
- 135** Owen, R. (1871). On the fossil mammals of Australia, part IV. Dentition and Mandible of *Thylacoleo carnifex*,

- with remarks on the arguments for its herbivory. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 161, 213-266: 252.
- 136** Baltzer, F. (1950). Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution. *Rev. suisse Zool.* 57, 451-477: 463.
- 137** Fitch, W.M. (1966). An improved method of testing evolutionary homology. *J. molec. Biol.* 16, 9-16; Doolittle, R.F. (1981). Similar amino-acid sequences: chance or common ancestry? *Science* 214, 149-159; Dayhoff, M.O., Barker, W.C. & Hunt, L.T. (1983). Establishing distant homologies in protein sequences. *Methods in Enzymology* 91, 524-545; vgl. Patterson, C. (1988). Homology in classical and molecular biology. *Molec. Biol. Evol.* 5, 603-625.
- 138** Peter, K. (1922). Über den Begriff „Homologie“ und seine Anwendung in der Embryologie. *Biol. Zentralbl.* 42, 308-327: 313.
- 139** Vgl. Wiley, E.O. (1975). Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Syst. Zool.* 24, 233-243: 235; Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, 21-74.
- 140** Patterson (1982): 66.
- 141** a.a.O.: 65.
- 142** Rieppel, O. (1980). Homology, a deductive concept? *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 18, 315-319; ders. (1994). Homology, topology, and typology: the history of modern debates. In: Hall, B.K. (ed.). *Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, 63-100; Wiley, E.O. (1981). *Phylogenetics*; Nelson, G. & Platnick, N. (1981). *Systematics and Biogeography*.
- 143** Bock, W. (1963). Evolution and phylogeny in morphologically uniform groups. *Amer. Nat.* 97, 265-285: 268; vgl. ders. (1977). Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Syst. Zool.* 22, 375-392; Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen: 65f.; Patterson (1982): 33f.
- 144** Patterson (1982): 67.
- 145** a.a.O.: 38; Rieppel, O. (1996). Testing homology by congruence: the pectoral girdle of turtles. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 263, 1395-1398.
- 146** Vgl. Wiley (1975): 236f.; Rieppel (1980); Donoghue, M.J. (1992). Homology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 170-179: 175f.
- 147** Panchen, A.L. (1992). Classification, Evolution and the Nature of Biology: 72ff.
- 148** a.a.O.: 76.
- 149** Ghiselin, M. (1969). The distinction between similarity and homology. *Syst. Zool.* 18, 148-149: 148; ders. (1984). 'Definition', 'character' and other equivocal terms. *Syst. Zool.* 33, 104-110: 109.
- 150** Brigandt, I. (2007). Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biol. Philos.* 22, 709-725.
- 151** a.a.O.: 713.
- 152** Wickler, W. (1967). Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hg.). *Die Evolution der Organismen*, Bd. 1, 420-508: 428.
- 153** Wickler, W. (1965). Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. *Naturwiss.* 52, 441-444: 442.
- 154** Wickler (1965): 441; ders. (1967): 442.
- 155** Osche, G. (1973). Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. In: *Phylogenetische Rekonstruktionen – Theorie und Praxis*, 155-165: 156.
- 156** Van Valen, L.M. (1982). Homology and causes. *J. Morphol.* 173, 305-312: 305; vgl. Remane, J. (1989). Die Entwicklung des Homologie-Begriffs seit Adolf Remane. *Zool. Beitr. N.F.* 32, 497-503.
- 157** Roth, V.L. (1984). On homology. *Biol. J. Linn. Soc.* 22, 13-29: 13.
- 158** a.a.O.: 18f.
- 159** Wagner, G.P. (1989). The biological homology concept. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20, 51-69: 54.
- 160** a.a.O.: 62.
- 161** Wagner, G.P. (1989). The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43, 1157-1171: 1165.
- 162** a.a.O.: 1169; 1158.
- 163** Vgl. Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. *J. theor. Biol.* 97, 43-55; ders. (1993). Homology and a generative theory of biological form. *Acta Biotheor.* 41, 305-314: 307.
- 164** Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. *J. theor. Biol.* 97, 43-55: 51.
- 165** Müller, G.B. (2003). Homology: the evolution of morphological organization. In: ders. & Newman, S.A. (eds.). *Origination of Organismal Form*, 52-69: 64f.
- 166** a.a.O.: 64.
- 167** a.a.O.: 54; 64.
- 168** Rieppel, O. (1983). Kladismus oder die Legende vom Stammbaum: 179; vgl. ders. (1988). *Fundamentals of Comparative Biology*.
- 169** Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: *Die Kultur der Gegenwart* 3. Teil, IV, 1, 63-86: 81.
- 170** Kleisner, K. (2007). The formation of the theory of homology in biological sciences. *Acta Biotheor.* 55, 317-340: 332.
- 171** Lankester, E.R. (1870). On the use of the term "homology" in modern zoology, and the distinction between "homogenetic" and "homoplastic" agreements. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6, 34-43: 36.
- 172** Haeckel, E. (1872). *Biologie der Kalkschwämme*: 462.
- 173** Palmén, J.A. (1884). Über paarige Ausführungsorgane der Geschlechtsorgane bei Insecten. Eine morphologische Untersuchung: 17.
- 174** Fürbringer, M. (1888). *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*, Bd. 2 Allgemeiner Theil (Bijdragen tot de diërkunde 15, 2): 1122.
- 175** Poll, H. (1920). Pfäusmischlinge nebst einem Beitrag zur Kern- Erbräger-Lehre (Mischlingsstudien VIII). *Arch. mikroskop. Anat.* 94 (= Festschrift Hertwig), 365-458: 439; 440.
- 176** Lewin, K. (1922). Der Begriff der Genese in Physik, Biologie und Entwicklungsgeschichte: 185; Meyer-Abich,

- A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 260; vgl. auch Shaw, A.J. (2000). Phylogeny of the Sphagnopsida based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Bryologist* 103, 277-306: 302.
- 177** Fürbringer (1888): 1122.
- 178** Fée (1843). [Sur la classification des fougères]. Congrès scientifique de France, dixième session, Bd. 1, 174-178: 178.
- 179** Alefeld, F. (1863). Ueber Triöcie und Trimorphie. *Botan. Zeitung* 21: 417.
- 180** Haeckel (1872): 462.
- 181** Burnett, G.T. (1835) *Outlines of Botany*, 2 vols.: I, 263.
- 182** Owen, R. (1843). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*: 379.
- 183** Palmén (1884): 17.
- 184** Gegenbaur, C. (1898). *Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen*, Bd. 1: 25.
- 185** Vgl. Osborn, H.F. (1902). Homoplasy as a law of latent or potential homology. *Amer. Nat.* 36, 259-271: 262.
- 186** Novikoff, M. (1936). L'homomorphie comme base méthodologique d'une morphologie comparée. *Bull. Assoc. Russe Rech. Sci., Prague* 4, Sect. Sci. Nat. Math. (19); vgl. ders. (1935). Homomorphie, Homologie und Analogie. *Anat. Anzeiger* 80, 388-392; ders. (1938). Das Studium der Homomorphien als eine wissenschaftliche Methode. *Biol. gen.* 14, 85-110.
- 187** Burnett, G.T. (1835). Introductory to the course of botanical demonstrations. *London Medical and Surgical Journal* 7, 457-463: 461; ders. (1835). *Outlines of Botany*, 2 vols.: II, 985; Nicholson, H.A. (1870). *A Manual of Zoology for the Use of Students*: 233; ders. (1872). *Introduction to the Study of Biology*: 50f.
- 188** Haeckel, E. (1868/98). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, 2 Bde.: I, 197.
- 189** Dehn, M.W. & Heegegaard (1907). Analysis Situs. In: *Ecyklopädie der mathematischen Wissenschaften*, Bd. III, I, I: 164.
- 190** Parker, W.K. & Jones, T.R. (1860). On the nomenclature of the Foraminifera, part III. The species enumerated by von Fichtel and von Moll. *The Annals and Magazine of Natural History, Zoology, Botany, and Geology* 5 (3rd ser.), 98-116: 98; vgl. 115.
- 191** Parker, W.K. (1868). *A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-Girdle and Sternum of the Vertebrata*: 167; vgl. ders. (1885). On Mammalian Descent: 196.
- 192** Fürbringer (1888): 1478f.; 1122: Verweis auf W.K. Parker; vgl. Woodger, J.H. (1945). On biological transformations. In: LeGros Clark, E. & Medawar, P.B. (eds.). *Essays on Growth and Form*, 95-120: 104.
- 193** Vgl. Fürbringer (1888): 1122.
- 194** Fürbringer (1888): 1478f.; vgl. Schindewolf, O.H. (1940.1). „Konvergenzen“ bei Korallen und Ammonoiten. *Fortschr. Geol. Palaeont.* 12, 389-492: 470.
- 195** Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 90, 319-347: 329.
- 196** Klähn, H. (1921). Die Foraminiferengeschlechter *Rhabdogonium*, *Fronicularia* und *Cristellaria* der elsässischen und badischen Juraschichten (Habilitationsschr. Freiburg): 7; vgl. Schindewolf (1940.1): 474.
- 197** Spitzer, A. (1933). Der Generationswechsel der Vertebraten und seine phylogenetische Bedeutung. *Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch.* 30, 1-239: 22.
- 198** Smith, D.S. (1961). The structure of insect fibrillar flight muscle. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 10 (Suppl.), 123-158: 123; Johnson, E.A. & Sommer, J.R. (1967). A strand of cardiac muscle: its ultrastructure and the electrophysiological implications of its geometry. *J. Cell Biol.* 33, 103-129: 123; vgl. Love, A.C. (2007). Functional homology and homology of function: biological concepts and philosophical consequences. *Biol. Philos.* 22, 691-708.
- 199** Giard, A. (1874). Les controverses transformistes. L'embryogénie des ascidies et l'origine des vertébrés, Kowalevsky et Baer. *La Revue scientifique* 4 (sér. II): 25-35: 34.
- 200** Bathurst Woodman, W. (1875). Klob on a peculiar affection of the bowels, lymphatic glands, and lacteals (*Allgemeine Wiener Medicinische Zeitung* 15. Dez. 1874). *London Medical Record* 3, 70-71: 71.
- 201** Sterne, C. (1881). Darwinismus und Mythologie. Die Gegenwart. *Wochenschrift für Literatur, Kunst und öffentliches Leben* 20 (Nr. 35), 135-138: 136.
- 202** Franck, L. (1883). *Handbuch der Anatomie der Haustiere, mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes*: 982.
- 203** Ferrier, D. (1876). *The Functions of the Brain*: 214.
- 204** Wiley, A. (1894). *Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates*: 209.
- 205** Dunn, L.B. (1900). The development of the ovule in *Delphinium exaltatum* Ait. *Proceedings of the section of botany at the New York meeting of the American Association. Science* 12, 584-585: 585.
- 206** Hunt, T.S. (1852). On the homologies of the alcohols and their derivatives. *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.* 6, 216-217: 216f.
- 207** Wake, D.B. (2003). Homology and homoplasy. In: Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.). *Key Words and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, 191-201: 196.
- 208** Spitzer, A. (1933). Der Generationswechsel der Vertebraten und seine phylogenetische Bedeutung. *Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch.* 30, 1-239: 22.
- 209** Tabin, C., Marigo, V., Laufer, E. & Riddle, B. (1996). Signals patterning the vertebrate limb. *Abstracts of Papers Presented at the 1996 Meeting on Mouse Molecular Genetics, August 28-September 1, 1996 (Cold Spring Harbor Laboratory)*: 9; Fitch, D.H.A. & Thomas, W.K. (1997). Evolution. In: Riddle, D.L. et al. (eds.). *C. elegans* II, 815-850: 830; vgl. Schaffner, K.F. (1998). Model organisms and behavioral genetics. A rejoinder. *Philos. Sci.* 65, 276-288: 279; Shubin, N., Tabin, C. & Carroll, S. (2009). Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457, 818-823.
- 210** Rieppel, O. (1990). Structuralism, functionalism, and the four aristotelian causes. *J. Hist. Biol.* 23, 291-320: 308; vgl. auch Rheinberger, H.-J. (1986). Aspekte des Bedeu-

- tungswandels im Begriff organischer Ähnlichkeit vom 18. zum 19. Jahrhundert. *Hist. Philos. Life Sci.* 8, 237-250: 247.
- 211** Vgl. Mindell, D.P. & Meyer, A. (2001). Homology evolving. *Trends Ecol. Evol.* 16, 434-440.
- 212** Ghiselin, M. (1966). An application of the theory of definitions to taxonomic principles. *Syst. Zool.* 15, 127-130: 129.
- 213** Reichert, C.B. (1837). Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. *Arch. Anat. Physiol. wissenschaftl. Med.* 120-222.
- 214** Stevens, P.F. (1984). Homology and phylogeny: morphology and systematics. *Syst. Bot.* 9, 395-409: 403; vgl. auch Ghiselin, M. (1969). The distinction between similarity and homology. *Syst. Zool.* 18, 148-149; Inglis, W.G. (1970). The observational basis of homology. *Syst. Zool.* 19, 219-228.
- 215** Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen: 58ff.
- 216** Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 196.
- 217** Rieger, R. & Tyler, S. (1979). The homology theorem in ultrastructural research. *Amer. Zool.* 19, 315-319; Winter, W.P. et al. (1968). Homology as applied to proteins. *Science* 162, 1433; vgl. aber Reeck, G.R. et al. (1987). Homology. *Cell* 50, 667.
- 218** Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, 21-74; Nelson, G. (1989). Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* 5, 275-289.
- 219** Hubbs, C.L. (1944). Concepts of homology and analogy. *Amer. Nat.* 78, 289-307: 297; 304; Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 90, 319-347; Cracraft, J. (1981). The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics. *Amer. Zool.* 21, 21-36; Lauder, G.V. (1986). Homology, analogy, and the evolution of behavior. In: Nitecki, M.H. & Kitchell, J.A. (eds.). *Evolution of Animal Behavior*, 9-40; Ereshefsky, M. (2007). Psychological categories as homologies: lessons from ethology. *Biol. Philos.* 22, 659-674.
- 220** Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 13-113): 113.
- 221** Hall, B.K. (2003). Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biol. Rev.* 409-433: 425.
- 222** Wake, D. B. (1994). Comparative terminology. *Science* 265, 268-269: 268; vgl. ders. (1999). Homoplasy, homology and the problem of "sameness" in biology. In: Bock, G.R. & Cardew, G. (eds.). *Homology*, 24-33; Sattler, R. (1966). Towards a more adequate approach to comparative morphology. *Phytomorphol.* 16, 417-429: 423.
- 223** Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1824). Composition de la tête osseuse de l'homme et des animaux. *Ann. Sci. Nat.* 3, 173-192; 245-299: 174.
- 224** Darwin, C. (1862). On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing: 287.
- 225** Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. *Fortschr. Ergebn. Zool.* 3 (H. 4), 329-462: 345.
- 226** Böker, H. (1937). Form und Funktion im Lichte der vergleichenden biologischen Anatomie. *Folia Biotheor.* 1, Ser. B, 27-41: 28.
- 227** Carus, C.G. (1818/34). Lehrbuch der vergleichenden Zootomie, Bd. 1: 5.
- 228** Koepcke, H.-W. (1956). Zur Analyse der Lebensformen. *Bonner Zool. Beitr.* 7, 151-185: 151.
- 229** Buckman, S.S. (1901). Homoeomorphy among Jurassic Brachiopoda. *Cotteswold Natur. Field Club* 13, 231-290: 231.
- 230** Buckman, S.S. (1895). The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. *Quart. J. Geol. Soc.* 41, 388-462: 456.
- 231** Buckman (1901): 231f.
- 232** ebd.; vgl. Schindewolf, O.H. (1940.2). „Konvergenzen“ bei Korallen und Ammonoiten. *Palaeontol. Zentralbl.* 15, 228-231: 230.
- 233** Cloud, P.E. (1941). Homeomorphy, and a remarkable illustration. *Amer. J. Sci.* 239, 899-904.
- 234** Schindewolf, O.H. (1940.1). „Konvergenzen“ bei Korallen und Ammonoiten. *Fortschr. Geol. Palaeont.* 12, 389-492: 473.
- 235** ebd.
- 236** Hunter, I.J. (1964). Paralogy, a concept complementary to homology and analogy. *Nature* 204, 604.
- 237** Plate, L. (1902). Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. (Fortsetzung.) *Zool. Jahrb. Suppl.* IV, 281-600: 502.
- 238** Plate, L.H. (1922). Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre: 7.
- 239** Eimer, T. (1889). Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen: 8; 68.
- 240** a.a.O.: 72; vgl. ders. (1897). Orthogenesis der Schmetterlinge: 19.
- 241** Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen: 60.

Literatur

- Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: Die Kultur der Gegenwart, 3. Teil, IV, 1, 63-86.
- Friedrich, H. (1932). Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie. *Ergebn. Anat.* 29, 25-86.
- Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 90, 319-347.
- Boyden, A. (1947). Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology. *Amer. Midl. Nat.* 37, 648-669.
- Starck, D. (1950). Wandlungen des Homologiebegriffes. *Zool. Anz.* 145, 957-969.
- Inglis, W.G. (1966). The observational basis of homology. *Syst. Zool.* 15, 219-228.
- Beer, G. de (1971). Homology, an unsolved problem. *Oxford Biology Readers* 11, 1-16.
- Wagner, G.P. (1989). The biological homology concept. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20, 51-69.
- Jardine, N. (1967). The concept of homology in biology. *Br. J. Philos. Sci.* 18, 125-139.
- Donoghue, M.J. (1992). Homology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 170-179.
- Goodwin, B. (1993). Homology and a generative theory of biological form. *Acta Biotheor.* 41, 305-314.
- Rieppel, O. (1994). Homology, topology, and typology. The history of modern debates. In: Hall, B.K. (ed.). *Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, 63-100.
- Panchen, A.L. (1999). Homology – history of a concept. In: Bock, G.R. & Cardew, G. (eds.). *Homology*, 5-17.
- Kleisner, K. (2007). The formation of the theory of homology in biological sciences. *Acta Biotheor.* 55, 317-340.

Individuum

Das lateinische Wort »individuum« ist eine Lehnübersetzung des griechischen »ἄτομον« »ungeteilt, unteilbar«. Der Ausdruck bezieht sich ursprünglich allgemein auf unteilbare Arten und die von Demokrit und Leukipp als letzte Einheiten der Materie angenommenen Atome. Nach der Lehre der Atomisten bilden die Atome die Grundlage des Aufbaus und der Veränderung der Welt; die Atome selbst werden als unendlich viele, unveränderlich und selbst nicht wahrnehmbar beschrieben.¹ Aristoteles, der sich entschieden gegen diese Auffassung wendet und von der Teilbarkeit jeder kontinuierlichen Größe ausgeht², verwendet den Ausdruck allein kritisch in Auseinandersetzung mit den Atomisten. Die Übersetzung des griechischen Ausdrucks ins Lateinische erfolgt spätestens durch Cicero.³

Konkretheit, Einzigartigkeit, Unteilbarkeit

Erst im Neuplatonismus erfährt der Ausdruck eine Einengung der Bedeutung auf einen einzelnen kontinuierlich identifizierbaren Gegenstand in Raum und Zeit. Um 200 nach Christus charakterisiert Alexander von Aphrodisias Individuen durch die Eigenschaft, dass auf sie gezeigt werden kann⁴ – eine Kennzeichnung, die in der Spätantike in vielen Variationen erscheint (z.B. bei Marius Victorinus: »Individuum est enim, quod oculis digitoque monstratur«⁵). Wenig später definiert Porphyrios Individuen (»ἄτομα«) als Wesen, die jedes für sich aus Eigentümlichkeiten (»ἑξ ἰδιότητων«) bestehen, die sich bei keinem anderen finden.⁶ Ausdrücklich bezeichnet Porphyrios einzelne Menschen (so Sokrates) als Individuen.⁷

Ein Individuum ist ein einmaliges und ganzheitliches Einzelwesen. Das paradigmatische Beispiel eines Individuums ist ein Lebewesen, dessen Einzigartigkeit auf seiner raum-zeitlich konkreten und komplexen Struktur und dessen Ganzheitlichkeit auf der funktionalen Differenzierung und Integration seiner Teile beruht; letztere bedingt es, dass einem Individuum kein Teil genommen werden kann, ohne es zu zerstören, zumindest zu verletzen. Kennzeichnend für ein lebendes Individuum ist seine Fähigkeit, zumindest einige Lebensgrundfunktionen (wie Ernährung, Schutz oder Fortpflanzung) selbständig, d.h. ohne Mitwirkung anderer Lebewesen der gleichen Art, auszuführen. In selektionstheoretischer Perspektive stellt ein Individuum eine Einheit auf einer besonderen Selektionsebene dar: Unter den Einheiten dieser Ebene besteht zwar eine intensive Konkurrenz und Selektion, nicht aber unter den Teilen dieser Einheiten, weil diese durch konfliktvermeidende Mechanismen minimiert werden. In der Regel bildet daher ein mehrzelliger Organismus ein Individuum, nicht aber eine seiner Zellen oder eine Gruppe von Organismen.

Individuum (lat.) 159
Geburt (8. Jh.) 162
Zooïd (Huxley 1851) 176
Dividuum (Braun 1853) 175
Zoon (Spencer 1864) 177
Bion (Haeckel 1866) 165
genealogische Individualität (Haeckel 1866) 163
Morphon (Haeckel 1878) 165
anthropologisches Individuum (Kühnemann 1899) 175
Bioïd (Kronthal 1902) 177
Genidentität (Lewin 1922) 174
Ramet (Stout 1929) 166
Genet (Sarukhán & Harper 1973) 166
Individuoid (van Valen 1978) 176

Neben diesem Kriterium der Einzigartigkeit und raum-zeitlichen Konkretheit wird zur Definition des Ausdrucks auch das – mit dem Wortlaut unmittelbar verbundene – Kriterium der *Unteilbarkeit* verwendet: Kennzeichnend für Individuen sei es, so Ammonios Hermeiu im fünften Jahrhundert, dass sie nicht wie Gattungen oder Arten in Gleichartiges oder Ungleichartiges geteilt werden könnten, sondern vielmehr »mit der Teilung vernichtet werden« (»τῇ τομῇ φθείρεται«)⁸. Die Fähigkeit zur Erhaltung der Art (»σώζειν τὸ οἰκεῖον εἶδος«⁹) wird von David im sechsten Jahrhundert als das zentrale Merkmal eines Individuums angesehen: Weil die Teile eines Organismus (z.B. die Teile von Sokrates) diese Fähigkeit nicht besitzen, gelten sie nicht als Individuen. Besonders einflussreich und einschlägig wird die in diese Richtung weisende Definition eines Individuums durch Boethius: Ein Individuum wird das genannt, was nicht zerschnitten werden kann (»dicitur individuum, quod omnino secari non potest«¹⁰) (wie z.B. eine Einheit oder der Geist).¹¹

Die Unteilbarkeit bezieht sich dabei nicht auf ein Individuum als physischen Körper, sondern als funktional organisiertes Lebewesen: Es sind die Lebensfunktionen, die durch die Teilung unmöglich werden. Die Teilung zerstört mit dem Leben also das Wesen des Gegenstandes (allerdings bemerkt schon Aristoteles, dass zahlreiche Organismen teilbar sind, ohne dass ihnen dadurch das Leben genommen wird, z.B. viele Pflanzen und Würmer¹²; s.u.). Unteilbar ist demnach nicht der physische Körper des Individuums, sondern seine Form und Funktionen, insofern die Glieder nicht außerhalb des Individuums bestehen können und die Funktionen wechselseitig voneinander abhängen.¹³ Weil der Organismus nur durch das Funktionieren seiner Teile besteht, diese aber mit seiner Teilung ihre Funktion verlieren, gehören seine Teile einem anderen Typ von Gegenstand an als er selbst: Sie sind (in der Regel) keine Lebewesen mehr.

Aristoteles bezeichnet ein Individuum, wie z.B. einen bestimmten Menschen oder ein bestimmtes Pferd, als eine »erste Substanz« und grenzt sie von dem Menschen oder Pferd als Gattung, der »zweiten Substanz« ab. Die Grenzen eines Individuums bestimmt Aristoteles als Geburt und Tod: »die Geburt ist der Schritt vom Nichtsein zum Sein, der Tod der Schritt vom Sein zum Nichtsein.«¹⁴ Zwar betrachtet Aristoteles auch die ↑Fortpflanzung als eine Grundfunktion der Lebewesen und ist der Auffassung, nur über den Zyklus der Generationen könnten die Lebewesen am Ewigen und Göttlichen teilhaben – die eigentlichen Wesen sind für Aristoteles aber die Individuen, und nicht die Arten: »es zeugt der einzelne und auch die Gattung, aber mehr das einzelne, da dies Wesen ist.«¹⁵

Ungeachtet der funktionalen Grundlage in der Bestimmung eines Individuums als unteilbare Einheit ist es seit der Antike üblich, von einem morphologischen Begriff des Individuums auszugehen. Deutlich wird dies z.B. bei Galen, wenn er feststellt, dass jedes Tier *eines* sei, weil es eine bestimmte Abgrenzung aufweise und nicht mit anderen Tieren in dauernder physischer Verbindung stehe.¹⁶

Seit der Renaissance dient das Wort »Individuum« sowohl in lateinischen als auch in deutschen Texten zur Bezeichnung des einzelnen Menschen. Wegen seiner Entgegensetzung zum Begriff der Gemeinschaft tritt in dem Ausdruck neben der Bedeutung der Unteilbarkeit die der Besonderheit und Einmaligkeit des Einzelwesens hervor.

Einzigkeit des Individuums

In Bezug auf Tiere und Pflanzen wird der Aspekt der Einzigartigkeit im Begriff des Individuums durch das bis ins 19. Jahrhundert fest verankerte typologische Denken (↑Typus) verdeckt. Aber trotz dieser Verbreitung des typologischen Denkens und der Vorstellung der Ewigkeit und Unveränderlichkeit der Arten (↑Art; Evolution) findet sich bereits in den naturhistorischen Schriften des 18. Jahrhunderts auch die Ansicht von der Einzigartigkeit jedes Individuums. Besonders deutlich wird diese bei G.L.L. Buffon, wenn er im Rahmen einer Analyse der Faktoren, die eine Veränderung von Organismen bewirken können, die einzelnen Vertreter einer Tierart als Formen beschreibt, die sich nie vollständig ähneln (»dans toute la Nature il n'y a pas un seul individu qui soit parfaitement ressemblant à un autre, il se trouve d'autant plus de variété dans les animaux«¹⁷).

Ausgehend von Feststellungen dieser Art entwickelt sich eine konzeptionelle Entgegensetzung der Individualität im Bereich des Organischen gegenüber

der Gesetzlichkeit im Bereich des Physikalischen. Einen deutlichen Ausdruck findet diese Polarisierung zu Beginn des 19. Jahrhunderts in den Schriften des Physiologen X. Bichat. Weil die Vielgestaltigkeit und die Abwandlungen das für die organischen Phänomene Typische seien, nimmt Bichat eine Gegenüberstellung von »physischen« und »vitalen Eigenschaften« vor, der eine Differenzierung zwischen physikalischen und physiologischen Wissenschaften korrespondiert (»sciences physiques« versus »sciences physiologiques«): Für die Phänomene der ersten Wissenschaften sei kennzeichnend, dass sie konstant und unveränderlich seien, unter allen Einflüssen die gleichen und dass man sie daher folglich voraussehen, voraussagen und berechnen könne (»les prévoir, les prédire, les calculer«).¹⁸ Im Gegensatz dazu unterlägen alle vitalen Funktionen einer Variation, so dass es für sie keine exakte Berechnung, sondern immer nur eine Annäherung geben könne: »toutes les fonctions vitales sont susceptibles d'une foule de variétés. Elles sortent fréquemment de leur degré naturel; elles échappent à toute espèce de calcul.«¹⁹ Die Abweichungen vom Typischen, die Bichat besonders diskutiert, sind die Krankheiten. Von einer ↑Krankheit und Therapie kann nach Bichat allein in Bezug auf physiologische Eigenschaften, nicht aber in Bezug auf physikalische Eigenschaften die Rede sein, denn diese wichen nicht von dem Typischen ab. Für die physiologischen Phänomene sei aber eben gerade die Abweichung vom Typischen das Charakteristische. Die Instabilität dieser Eigenschaften mache daher eine eigene Wissenschaft von ihnen notwendig (»un ordre tout particulier de sciences«²⁰). Aus diesem Grund sei es auch nicht möglich, die Physiologie ausgehend von der Physik zu verstehen: »appliquer les sciences physiques à la physiologie, c'est expliquer par les lois des corps inertes, les phénomènes des corps vivants.«²¹ Bichat plädiert also für eine Pluralität von Wissenschaften mit je eigenen grundlegenden Konzepten: Elastizität und Gravitation für die Physik, Affinität für die Chemie und Sensibilität und Kontraktilität für die Physiologie.

Unter dem Einfluss des dominanten typologischen Denkens werden Individuen aber trotzdem bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts meist als *Repräsentanten* eines Artypus gesehen und damit nicht unbedingt als einzigartige Entitäten, die eine einmalige Kombination von Merkmalen aufweisen. Von einigen Morphologen wird der Ausdruck »Individuum« für nicht-menschliche Organismen ganz vermieden. Um einzelne Organismen zu bezeichnen, verwenden sie stattdessen das Wort *Exemplar*.²² N. Hartmann argumentiert noch 1950, biologische Individuen sollten

besser als »Exemplare« bezeichnet werden, weil sie nach einem gleichbleibenden Muster innerhalb einer Art gebildet seien. Sie stehen damit im Gegensatz zu den ↑Arten, die für Hartmann aufgrund ihrer tatsächlichen Einmaligkeit die eigentlichen Individuen der Natur darstellen: »Das Gesamtleben der Art [...] hat genau die Einzigkeit und unwiederholbare Einmaligkeit, die das in ihm auftretende Individuum nicht hat und als bloßes Exemplar auch nicht haben kann. Erst das Leben der Art ist ein wirklich individuelles.«²³

Es ist C. Darwin, der mit dieser Tradition radikal bricht und Individuen gerade im Hinblick auf ihre Einzigartigkeit in seine Theorie der Evolution integriert. Darwin gelangt zu dieser Neueinschätzung des Individuumbegriffs ausgehend von seinen naturkundlichen Einsichten in die natürliche Variation der Individuen einer Art und seinen Erfahrungen mit der Zucht von Tieren, die vom Individuum ausgehen. Für Darwins Theorie ist die Einzigartigkeit der Individuen von Bedeutung, weil damit der Mechanismus der ↑Selektion an der Verschiedenheit der Individuen angreifen kann und die ↑Konkurrenz zwischen den Individuen ihre Wirkung für eine Transformation der Arten entfaltet. Man kann geradezu von einer Umkehrung der Bedeutung von Individuum und Gruppe (oder Typus) in der Theorie Darwins sprechen: Während nach alter Konzeption der Typus die Norm abgibt, von dem aus das Individuum als ein Repräsentant entworfen wird, erklärt Darwin das Typische einer Gruppe gerade ausgehend von Prozessen, die sich auf der Ebene der Individuen vollziehen.²⁴ Darwins Vorstellung von der Einzigartigkeit eines Individuums wird auch daran deutlich, dass er in seinem Notizbuch festhält, jedes Individuum könne als das Ergebnis einer Urzeugung gesehen werden (»My view would make every individual a spontaneous generation«²⁵). In seinem Hauptwerk erläutert er ausführlich die Bedeutung der Individuen und ihrer Variation für seine Theorie: »The many slight differences which appear in the offspring from the same parents, or which it may be presumed have thus arisen, from being observed in the individuals of the same species inhabiting the same confined locality, may be called individual differences. No one supposes that all the individuals of the same species are cast in the same actual mould. These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited, as must be familiar to every one; and they thus afford materials for natural selection to act on and accumulate«²⁶. Den für seine Theorie wichtigen Begriff der Varietät (↑Art/Varietät) verwendet Darwin vorwiegend zur Bezeichnung von lokalen Subspezies; daneben aber auch für Variationen, die ein einzel-

nes Individuum charakterisieren.²⁷ Auch daran wird deutlich, dass Darwin die Selektion am Individuum angreifen lässt.

Individualität aufgrund von Komplexität

Als der wesentliche Grund der Einmaligkeit biologischer Individuen gilt ihre Komplexität. Die Komplexität der Organismen zieht es nach sich, dass kein Organismus einem anderen gleicht. Die Biologie hat es daher, im Gegensatz zur Physik, mit stark heterogenen Klassen von Gegenständen zu tun – die Elemente einer Klasse, z.B. die Individuen einer Art, unterscheiden sich erheblich voneinander, und dieser Unterschied ist für viele Theorien, insbesondere die Evolutionstheorie, von zentraler Bedeutung.

Allein die genetische Ebene ermöglicht selbst bei sehr individuenreichen Arten bereits eine Einmaligkeit jedes Individuums: E.O. Wilson weist 1988 auf die Unwahrscheinlichkeit hin, dass von den 10^{15} zu einem Zeitpunkt lebenden Ameisenindividuen (verteilt über 10^4 Arten) zwei davon genetisch vollkommen gleich sind.²⁸

Seit den 1950er Jahren baut W.M. Elsasser auf dieser Einsicht seinen Begriff der »finiten Klassen« auf, die die Biologie charakterisieren: Die Vielfalt der möglichen Konfigurationen eines Organismus einer Art sei stets unermesslich viel größer als die Zahl von tatsächlich existierenden artgleichen Organismen. Bei Elsasser heißt es 1958: »Classes of organisms are immensely small as compared to the number of microscopic configurations that the members of the class may assume. The dynamics of these systems is such that biotonic laws can exist compatible with any possible physical prediction for the class; the membership of the class will be exhausted before a statistical proof of contradiction can be achieved«.²⁹ Die Komplexität der Organismen macht es nach Elsasser unmöglich, sie in einer homogenen Klasse zusammenzufassen und mittels statistischer Mittelwerte Gesetze über sie zu formulieren. An der immensen Komplexität hängt also die Individualität der biologischen Gegenstände.³⁰ Die strukturelle und dynamische Komplexität der Organismen werden von Elsasser als Kontingenzen interpretiert, die, weil sie nie vollständig kausal durchleuchtet sein können, einen Freiraum gegenüber den jeweils bekannten physikalischen Determinationen eröffnen.³¹ Die Individualität erlaubt es nicht, den einzelnen Organismus als Mitglied einer homogenen Menge experimentell zu untersuchen. Diese experimentelle Unerreichbarkeit der Organismen in ihrer Individualität macht es für Elsasser umgekehrt möglich, dass es besondere, nur den Organismen eigene Gesetze gibt, die er *biotoni-*

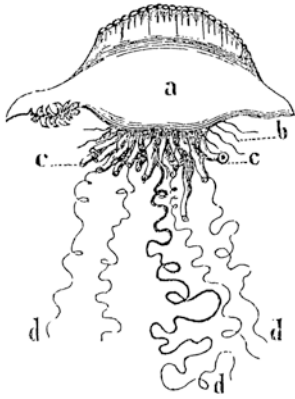


Abb. 214. Ein Organismus zwischen Individuum und Kolonie: »Die Familie der Seblasen (*Physalida*) besteht aus großen blasenförmigen Körpern von gelatinöser Beschaffenheit [a], aus deren unterem Raum eine Menge von wurmförmigen Saugmündungen [c], Fühlern [b] und ungemein verlängerten Fangfäden [a] hervorthängen. Der blasenförmige Körper besteht eigentlich aus zwei in einander geschachtelten Blasen, von welchen die innere vollkommen geschlossen und mit Luft gefüllt ist, während die äußere einen obern Kamm hat, welchen das Thier beim Schwimmen wie ein Segel benutzt. Diese äußere Knorpelblase dient außerdem als Decke für die Fangfäden und die Saugmündungen, welche sich darin zurückziehen können« (aus Vogt, C. (1851). *Zoologische Briefe. Naturgeschichte der lebenden und untergegangenen Thiere*: 138f.).

sche Gesetze oder später organismische Funktionen nennt.³²

Auch wenn die spezifisch biologischen Gesetze den physikalischen Gesetzen nicht widersprechen, sind sie nach Elsasser ihnen gegenüber doch zufällig und bilden in ihrer physikalischen Zufälligkeit und Komplexität die eigentliche Basis der Biologie: »complexity and variability are not incidental properties of life; they are the very soil within which life thrives, since they, and they only, provide occasions for the appearance of the numerous effective contingencies without which life would soon revert to dead matter«.³³ Aufgrund der Komplexität der biologischen Objekte bzw. der Inhomogenität ihrer Klassenbegriffe hält Elsasser die Biologie für eine »nicht-cartesische Wissenschaft«³⁴, die Raum lasse für Begriffe wie Spontaneität, Kreativität und Irrationalität³⁵. Die Bedeutung der Singularität führt die Biologie nach Elsasser in ein gewisses methodisches Dilemma: Einerseits mache es die Individualität der Organismen unmöglich, über einen einzelnen Organismus aufgrund der Untersuchung anderer Organismen und der anschließenden statistischen Mittelwert-

bildung etwas auszusagen. Auf der anderen Seite sei die Erforschung des einzelnen Organismus nur um den Preis seiner Zerstörung möglich, die Zerstörung verhindere aber gerade eine weitere Untersuchung.

Singularität und Gesetzlichkeit

Die Bedeutung von Individualität und Singularität in der Biologie lässt immer wieder einen Zweifel an der Formulierbarkeit von Gesetzen und der Mathematisierbarkeit der Biologie entstehen. Viele Biologen zeigen eine grundsätzliche Skepsis an der Rolle der Mathematik für ein Verständnis der grundlegend biologischen Phänomene. Auch nach vielen Erfolgen der mathematischen Modellierung von biologischen Phänomenen und ihrer Erklärung durch bereichsspezifische Gesetze äußern noch im 20. Jahrhundert viele Biologen ihre Skepsis gegenüber dem Wert dieses Ansatzes. So hält der Entomologe W.R. Thompson 1948 aufgrund der Einmaligkeit und Komplexität biologischer Einheiten ihre Erklärung durch allgemeine Gesetze und eine Vorhersage grundsätzlich für problematisch: Die Vielfalt der Faktoren und ihrer Interaktionen bedinge eine *echte Unvorhersagbarkeit* (»genuine unpredictability«) vieler biologischer Prozesse.³⁶ Und E. Mayr stellt 1959 die provokante Frage, ob es einen methodischen Fehler darstelle, auf das Feld der Evolution, in der es um individuelle Ereignisse gehe, mathematische Techniken anzuwenden (»Is it not perhaps a basic error of methodology to apply such a generalizing technique as mathematics to a field of unique events, as is organic evolution?«).³⁷ J. Beatty bezeichnet die Abwesenheit von Gesetzen in der Evolution 1995 als die *evolutionäre Kontingenzthese*: Weil alle evolutionären Veränderungen auch Zufallseffekte einschließen, lassen sich keine Gesetze für die Evolution formulieren (↑Evolution).³⁸

Grenzen des Individuums

Ein grundsätzliches Problem des biologischen Begriffs ist seine zeitliche und räumliche Abgrenzung. Solange ein Mensch, also ein hoch differenzierter Organismus, als Paradigma eines Individuums genommen wird, bestehen nur begrenzte Schwierigkeiten in der Begriffsbestimmung. Über Jahrhunderte galt ein Individuum als eindeutig begrenzt in einer Lebensspanne, die sich zwischen den beiden Ereignissen der ↑*Befruchtung* oder *Geburt* (ahd. »giburt; griech. »τόκος«³⁹; lat. »partus«) und des ↑*Todes* erstreckt. Schwierigkeiten der Abgrenzung bestehen bei den hoch organisierten Lebewesen nicht für entwickelte, fortpflanzungsfähige Organismen, sondern für die Grenze bei den embryonalen Formen und dem Übergang vom Leben zum Tod. Beides sind keine schar-

fen Übergänge, sondern Prozesse: der kontinuierliche Vorgang der physischen und funktionalen Lösung des Embryos vom Elternorganismus bzw. das sich nicht selten in mehreren Stufen vollziehende Geschehen des Sterbens. Weil der Begriff des Individuums einen Wertbegriff bildet, sind mit diesen unscharfen Grenzen erhebliche ethische Probleme verbunden (s.u.).

Darüber hinaus gehende Schwierigkeiten bestehen aber bei der Anwendung des Begriffs des Individuums auf weniger stark differenzierte Lebewesen und insbesondere solche Organismen, die zu einer ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung oder vegetative Ableger in der Lage sind. Als problematisch gilt daher seit langem die Rede von »Individuen« bei Pflanzen und pflanzenähnlichen, in Kolonien lebenden und miteinander verbundenen Tieren (wie den Korallen).

Individuen bei Pflanzen

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entwickelt sich eine Diskussion darüber, wie ein Individuum zu definieren ist, d.h. auf welche Weise verschiedene Individuen gegeneinander abgegrenzt werden können. Als schwierig erweist sich die Antwort auf diese Frage bei Pflanzen, weil sich viele Pflanzen nicht nur über ein einzelliges Stadium fortpflanzen, sondern auch durch Abtrennung mehrzelliger Körperteile (Fragmentation). G. Gallesio empfiehlt daher 1816, die durch vegetative Teilung entstandenen Pflanzenstöcke nicht als Individuen anzusehen; Individuen seien alle die organischen Körper, die aus einer befruchteten Eizelle hervorgegangen seien.⁴⁰ Ähnlich sehen es später englische Biologen, die alle Organismen, die Teil eines Lebenszyklus sind, (z.B. alle asexuell sich fortpflanzenden Blattläuse) zusammen als ein Individuum ansehen.⁴¹ Für die Entstehung eines Individuums ist nach dieser Auffassung eine sexuelle Befruchtung notwendig. T.H. Huxley formuliert es 1852 so: »The individual animal is the sum of the phenomena presented by a single life: in other words, it is all those animal forms which proceed from a single egg taken together.«⁴² Anfang und Ende des Lebens eines Individuums wird nach dieser Definition durch einen Akt der geschlechtlichen Fortpflanzung gegeben; alle dazwischen liegenden Formen gehören zu einem Individuum. Bei Lebensformen, die einen ↑Generationswechsel durchmachen und sich phasenweise allein asexuell fortpflanzen, würden also alle asexuell sich fortpflanzenden, räumlich getrennten und physiologisch voneinander unabhängigen Organismen zusammen ein Individuum ausmachen.

Auch von deutschen Zoologen wird diese Ansicht z.T. übernommen. So bezeichnet H.A. Pagenstecher

»Jeder dieser Leiber [die Polypenfäden der Siphonophoren] ist unabhängig in seinen Bewegungen. Während der Eine seine Fangfäden aussendet, zieht der Andere sie ein – wenn der Eine schluckt, saugt sich der Andere an, dieser bläht sich auf, Jener zieht sich zusammen, der Dritte krümmt sich in Schlangenwindungen, der Vierte stülpt sich um und zieht sein Vorderende wie einen Handschuh über den Rest des Leibes hinüber [...]. [Es gilt außerdem, dass bei einigen] Polypen es Individuen gibt, welche bis jetzt immer als besondere Geschlechtsindividuen, nicht als Organe angesehen wurden [...], andererseits gilt], daß solche Geschlechtsknospen bei noch andern Polypen vorkommen, wo sie nur aus einer feinen, nicht einmal contractilen Haut gebildet sind. [...] Es finden allmähliche Uebergänge Statt. Die Individualisation nimmt nach und nach zu«.

Tab. 118. Beschreibung einer Seeblase (aus Vogt, C. (1852). *Bilder aus dem Thierleben*: 162f.).

den Generationswechsel 1870 als einen »Polymorphismus der Generationen« und meint, in einem solchen Fall »geben erst mehrere Generationen den vollen Begriff der Art und des Individuums«.⁴³ E. Haeckel spricht in Bezug auf Individuen dieser Art 1866 von *genealogischer Individualität*⁴⁴ und nennt sie später *genealogische Individuen*⁴⁵.

Kritisiert wird diese Bestimmung des Begriffs des Individuums u.a. von H. Spencer. Er hält es für unstatthaft, eine Anzahl von gesondert lebenden Körpern als ein Individuum anzusehen; ein Individuum bestehe vielmehr aus einem einheitlichen Körper.⁴⁶ In diesem spencerschen Sinne vermeidet es schon R. Leuckart 1851, die in einem Tierstock (z.B. bei Nesseltieren) vereinten Individuen zusammen wiederum ein Individuum zu nennen, auch wenn die Teile des Stocks allein nicht lebens- oder fortpflanzungsfähig sind. Er spricht stattdessen von einem »Verein von Individuen« und gesteht ein, dass allein unterschiedliche, funktionell differenzierte Individuen zusammen (die verschiedenen Generationen angehören) die vollständige Art repräsentieren: »Die einzelnen Individuen erscheinen als bloße mehr oder weniger reiche Bruchstücke aus der Lebensgeschichte dieser Geschöpfe, als einzelne Glieder aus einer ganzen Reihe zusammengehörender Darstellungen«.⁴⁷ Die verschiedenen organischen Funktionen wie Nahrungsaufnahme, Bewegung, Verteidigung, geschlechtliche Fortpflanzung und ungeschlechtliche Vermehrung seien hier auf verschiedene Individuen verteilt.⁴⁸ Je nach ihren spezifischen Funktionen spricht Leuckart u.a. von »vegetativen Individuen«, proliferierenden Individuen« oder »locomotiven Individuen«.⁴⁹

Nicht-biologische Individualität:**Materieeinheit (Aggregat; Hylon)**

Ein Körper, der aus gleich bleibenden Bestandteilen (den gleichen chemischen Molekülen) besteht, ein konkretes Quantum Stoff (z.B. die Leiche eines Organismus)

Biologische Individuen tauschen ihre Bestandteile beständig aus (Stoffwechsel mit der Umwelt).

Formeinheit (Morphon)

Ein Körper mit einer bestimmten Gestalt oder Struktur (z.B. ein toter Baum)

Biologische Individuen behalten oft ihre Identität trotz des Wandels ihrer Gestalt (Metamorphose).

Biologische Individualität:**Abgrenzungseinheit (Horon)**

Ein Körper, der vom Beginn seines Lebens bis zu seinem Tod eine kontinuierliche Grenze mit der Umwelt aufrechterhält, auch wenn seine Teile ausgetauscht werden und seine Form sich wandelt

Funktionseinheit (Allelon)

Ein System als selbständige Einheit der Organisation und Regulation, d.h. eine Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen und Prozessen, die sich als ein räumlich zusammenhängendes und funktional geschlossenes Ganzes stabilisiert

Fortpflanzungseinheit (Genon)

Ein System als eine zur Reproduktion befähigte Entität, d.h. als eine Einheit, die andere, ähnliche Einheiten herstellen kann (z.B. eine Pflanze, die sich durch vegetative Ausläufer vermehrt)

Entwicklungs- oder Evolutionseinheit (Metamorphon)

Eine Entität, die einen Entwicklungszyklus durchläuft, einschließlich einer Phase, in der kleine Veränderungen das ganze System beeinflussende Wirkungen nach sich ziehen können (z.B. ein Organismus, dessen Leben in einem Einzellstadium beginnt, der eine Metamorphose durchläuft und einzelne Fortpflanzungszellen hervorbringt und dessen Leben mit dem Zerfall seines Hauptkörpers endet)

Tab. 119. Typen von Individualitäten, die auf unterschiedlichen Identitäts- und Persistenzbedingungen beruhen und die bei Organismen nicht vorliegen (oben) bzw. vorliegen (unten). Gemeinsam ist allen Typen der Bezug auf eine raum-zeitlich konkrete Entität.

Formen der pflanzlichen Individualität

Verschiedene terminologische Unterscheidungen innerhalb des Begriffs der Individualität haben sich im Rahmen dieser Diskussionen etabliert. A. Steinheil spricht 1836 von der nur *relativen Individualität* der Pflanzen gegenüber der nicht vorhandenen Individualität der Mineralien und der *absoluten Individualität* der Tiere.⁵⁰ F.A. Spring unterscheidet 1838 zwischen

systematischem und *physiologischem* Individuum, wobei ersterem allein ein Stadium der Entwicklung eines Organismus zu Grunde liegt und zweiteres alle Stadien der Metamorphose umfasst.⁵¹ A.P. de Candolle differenziert 1832 für die höheren Pflanzen zwischen verschiedenen Ebenen der Individualität. Er unterscheidet *Zellenindividuum* (»l'individu-cellule«), *Knospenindividuum* (»l'individu-bourgeon«), *Ablegerindividuum* (»l'individu-bouture«), *Stockindividuum* (»l'individu-végétal«) und *Embryonenindividuum* (»l'individu-embryon«)⁵² (die deutschen Bezeichnungen nach A. Brauns Darstellung von 1854⁵³).

Eine räumliche Bestimmung des Begriffs des pflanzlichen Individuums gibt der Botaniker F.T. Kützing 1852: »Individuum heisst hier ein einzelner Pflanzenkörper, der nicht mit einem andern gleichartigen Pflanzenkörper in organischer Verbindung steht«.⁵⁴ Wenig später widerspricht A. Braun dieser Bestimmung, weil es durch Sprossbildung verbundene, aber selbständige Pflanzen gebe und weil »Verwachsungen ursprünglich getrennter Stöcke keine Seltenheit« seien.⁵⁵ Braun argumentiert, dass nach Kützings Definition die Bäume eines Tannenwaldes nicht als Individuen anzusehen seien, weil sie über die Wurzeln miteinander in Verbindung stünden. Brauns eigene Definition des Individuums geht vom Spross der Pflanze aus: »Der Sproß ist das (morphologische) Individuum der Pflanze«. Denn von einem Individuum sei zu fordern, »daß das individuelle Ganze von Einem Centrum aus in direkter Fortentwicklung gebildet sei, also seinem Ursprunge nach in allen Theilen auf ein Centrum sich beziehe. Dieß ist aber der Charakter des Sproßes«.⁵⁶ Weiter bestimmt Braun ein Individuum als eine Einheit, die »alle Seiten des spezifischen Lebens in seiner Entwicklung darstellt [...] somit den ganzen Plan, die ganze Bestimmung der Art vor Augen führt«.⁵⁷ Ein Individuum ist für Braun damit eine entwicklungsbiologische oder physiologische Einheit, nicht aber eine morphologische. Bei zweihäusigen Pflanzen bilden erst zwei Pflanzen verschiedenen Geschlechts zusammen das vollständige Individuum. Auch einige Zoologen sehen bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Tieren keine »volle Individualität« für jeden einzelnen Organismus.⁵⁸ Einen primär physiologischen Individualitätsbegriff hat auch C. Nägeli, der das als Individuum bestimmt, was selbständig für sich leben kann.⁵⁹

Bion, Morphon und Metamorphon

Einen großen Einfluss auf die Terminologie zur Benennung verschiedener Formen von Individuen hat in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts E. Haeckel.

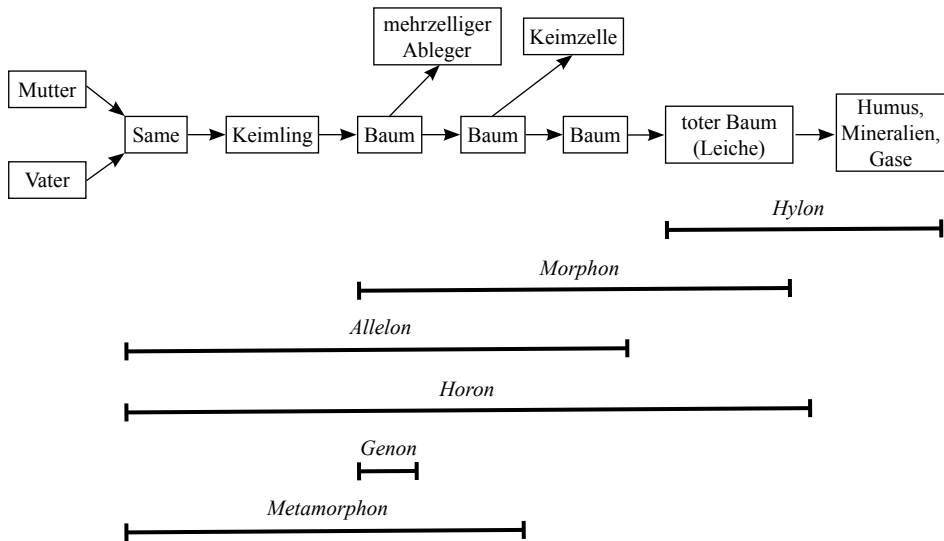


Abb. 215. Stadien in der Entwicklung eines Baums und sechs Begriffe eines Individuums mit unterschiedlichem Umfang.

Grundlegend für Haeckel ist die Unterscheidung von physiologischen und morphologischen Individuen. Ein »physiologisches Individuum« oder **Bion** (auch *Biont*) erläutert Haeckel 1866 als »diejenige Formerscheinung, welche vollkommen selbständig längere oder kürzere Zeit hindurch eine eigene Existenz zu führen vermag.«⁶⁰ Die Selbständigkeit bezieht Haeckel in erster Linie auf die Fähigkeit zur Selbsterhaltung, nicht notwendig aber auf die Fortpflanzung. Auch Organismen eines Geschlechts von sexuell sich fortpflanzenden Arten bilden also ein physiologisches Individuum.

Unterschieden davon ist bei Haeckel der Begriff des »morphologischen Individuums« oder **Morphon** (auch *Morphont*).⁶¹ Haeckel unterscheidet sechs verschiedene »Ordnungen« der morphologischen Individualität: *Plastiden* (Zellen), *Organe*, *Antimere* (Gegenteile oder homotype Teile, z.B. die eine Hälfte eines bilateralsymmetrischen Tieres), *Metamere* (Folgestücke oder homodyname Teile, z.B. die Segmente der Gliedertiere), *Personen* (Sprosse der Pflanzen, Organismen der höheren Tiere) und *Cormen* (Stöcke oder Kolonien, z.B. Bäume, Polypenstöcke).⁶² Später bezeichnet Haeckel *Zelle*, *Person* und *Stock* als die drei »Hauptstufen« der Individualität.⁶³

Parallel zu »Morphon« für ein biologisches Individuum mit einer bestimmten Gestalt kann der Ausdruck **Metamorphon** für ein Individuum, das eine Gestaltveränderung durchmacht, verwendet werden. Ein Metamorphon ist die Einheit, die über verschiedene Gestaltungen hinweg persistiert. Insbesondere

solche Entitäten, die einen Entwicklungszyklus unter Einschluss einer ↑Metamorphose durchlaufen, können so bestimmt werden (vgl. Tab. 119; Abb. 215). Eine Parallelbildung zu »Morphon« und »Metamorphon« auf der Ebene von ↑Populationen sind die Begriffe »Demon« und »Metademon«.

O. Hertwig: Individuum als »Lebenseinheit«

Kritisch wendet sich am Ende des 19. Jahrhunderts O. Hertwig gegen die Ausweitung des Individuumbegriffs auf alle sich wiederholenden Formteile in einem Organismus: »Organische Individuen, seien es physiologische oder anatomische, können nur auf dem Wege der Zeugung entweder durch Teilung oder Knospung ihren Ursprung nehmen. Organe, Metamere und Antimere aber entstehen durch einen Sondernungs- oder Differenzierungsprozeß in einer individualisierten Zellenmasse.«⁶⁴ Nur solche Teile von Organismen stellen für Hertwig Individuen dar, von denen es frei lebende Homologa gibt. Allgemein definiert er: »Unter pflanzlichem und tierischem Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebenseinheit, die nach außen abgegrenzt, sich selbst zu erhalten imstande ist, weil sie mit den Grundfunktionen des Lebens [...] ausgerüstet ist, mit der Funktion, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Außenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagieren.«⁶⁵ In morphologischer Hinsicht konstatiert Hertwig »allergrößte Verschiedenheiten« zwischen Individuen. Das morphologische Individuum bezeichnet er als eine

»[D]icitur individuum, quod omnino secari non potest« (Boethius ca. 520, 97c).

»The individual animal is the sum of the phenomena presented by a single life: in other words, it is all those animal forms which proceed from a single egg taken together« (Huxley 1852, 188).

»Das Individuum ist [...] eine einheitliche Gemeinschaft, in der alle Theile zu einem gleichartigen Zwecke zusammenwirken« (Virchow 1859, 45).

»Unter pflanzlichem und tierischem Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebenseinheit, die nach außen abgegrenzt, sich selbst zu erhalten imstande ist, weil sie mit den Grundfunktionen des Lebens [...] ausgerüstet ist, mit der Funktion, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Außenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagieren« (Hertwig 1893-98/1906, 371).

»[L]'individu vivant est donc un corps qui ne peut être divisé sans que l'une au moins des parties résultant de la division perde la vie« (Le Dantec 1896/1908).

»[L]'être vivant est surtout un lieu de passage« (Bergson 1907, 129).

»[W]herever a recurring cycle exists [...] there must be a kind of individuality« (Huxley 1912, 25).

»Individuum ist [...] eine unteilbare Einheit, eine einheitliche Formerscheinung, die ein in sich abgeschlossenes und zusammenhängendes Ganzes bildet, wovon man keinen Teil wegnehmen, das man auch nicht in Teile zerlegen kann, ohne das Wesen der Form zu vernichten« (Fitting 1917, 10).

»[D]as Individuum ist überhaupt nicht als etwas Stationäres zu fassen, sondern nur phasenhaft. Das Individuum als Ganzheit ist der »Individualzyklus« (Harms 1924, 3).

»[T]he living individual [is] the fundamental unity of biology [...] the individual is essentially a functional unity, whose activities are co-ordinated and directed towards the development, maintenance and reproduction of the form and modes of action typical of the species to which it belongs« (Russell 1930, 166).

»Der Begriff des biologischen Individuums [...] meint [...] ein Lebensganzes, das unteilbar ist und sich in Raum und Zeit sowie auch dynamisch von der gesamten Umwelt und damit auch von allen anderen »Individuen« abhebt und unterscheidet« (von Natzmer 1935-36, 305).

»Individuen, die materielle Gegenstände sind, sind Funktionsgefüge. Sie sind *Gefüge*, insofern sie aus Teilen bestehen, die sich ihrer Struktur nach voneinander unterscheiden (nämlich so, daß es zu jedem Teil einen strukturverschiedenen Teil gibt), die in einem kausalen Verhältnis zueinander stehen und die aufgrund ihrer verschiedenen strukturellen Eigenschaften so interagieren, daß sie eine persistierende und als solche identifizierbare Gesamtheit bilden, die der Welt als etwas Eigenständiges gegenübertritt, das nicht auf den Moment der Konfrontation mit ihr eingeschränkt ist. [...] Dieses dynamische Gefüge ist ein *Funktionsgefüge* insofern, als die Gesamtheit nur persistiert, wenn die Teile ihren Beitrag leisten, d.h. wenn sie gemäß ihrer strukturellen Eigenschaft zu bestimmten Zeiten in bestimmter Intensität aktiv sind« (Buddensiek 2006, 279).

Tab. 120. Definitionen des Individuumbegriffs.

Formeinheit, »welche zwar morphologisch, das heißt nach Aussehen, Struktur und Zusammensetzung, einem physiologischen Individuum gleicht, aber nicht in physiologischer Beziehung; denn es stellt keine selbständige Lebenseinheit mehr dar; es ist als ein abhängiger Teil in eine höhere physiologische Individualität eingegangen oder mit anderen Worten zu einem anatomischen Element von ihr geworden.«⁶⁶ Für das morphologische Individuum spricht Hertwig von *Individualitätsstufen*; er unterscheidet drei Ebenen der organischen Individualität: frei lebende oder in einen Organismus eingebundene *Zellen*, vielzellige *Organismen* (oder *Personen*), bei denen die Zellen zu physiologisch differenzierten, dem Ganzen untergeordneten Teilen werden, und *Stöcke* aus vielzelligen Organismen, bei denen auch die Organismen funktionell differenziert vorliegen und spezialisierte Aufgaben wahrnehmen (z.B. die Staatsquallen; vgl. Abb. 214).⁶⁷

»genet« und »ramet«

Weil die genetische und morphologische Individualität (v.a. bei Pflanzen) häufig auseinanderfällt, etablieren sich für die beiden Formen eigene Bezeichnungen. Viele Pflanzen reproduzieren sich regelmäßig vegetativ und können ein ganzes Feld von morphologisch unterschiedenen »Individuen« bilden. So können alle Blumen des Löwenzahns auf einer Wiese vegetativ auseinander hervorgegangen sein und insofern zusammen ein genetisches Individuum darstellen. Um diesen Unterschied begrifflich zu markieren, führen J. Sarukhán und J.L. Harper 1973 für die Botanik die Unterscheidung von **Genet** (engl. »genet«) und **Ramet** (engl. »ramet«) ein.⁶⁸ Ein Genet ist ein genetisches Individuum, d.h. eine Pflanze, die aus einer Zygote hervorgegangen ist; ein Ramet dagegen eine vegetative Einheit, d.h. ein Teil eines Genets, z.B. ein einzelner Löwenzahn auf einer Wiese. Einige Botaniker argumentieren dafür, dass die genetische

Ebene die entscheidende ist und daher alle vegetativ auseinander hervorgegangenen morphologische Einheiten einer Pflanze, z.B. alle Löwenzahnblumen auf einer Wiese, eigentlich *ein* Individuum darstellen.⁶⁹ Auf selektionstheoretischer Grundlage kann für die weite Verbreitung der asexuellen Vermehrung bei Pflanzen argumentiert werden (↑Fortpflanzung: Abb. 146).

Die von Sarukhán und Harper gewählte Terminologie baut auf älteren Bezeichnungen auf: Der Ausdruck »Ramet« für die morphologischen Grundbausteine eines genetisch einheitlichen Organismus (eines Klons) wird 1929 von A.B. Stout eingeführt.⁷⁰ Das Wort steht ursprünglich im Gegensatz zu *Ortet* (engl. »ortet«) zur Bezeichnung der aus einem Samen entstandenen Mutterpflanze, von der alle Mitglieder eines Klons abstammen. Ramets bilden also die durch vegetative Vermehrung entstandenen Untereinheiten (»vegetative divisions«) eines Organismus⁷¹; sie können mit dem Mutterorganismus morphologisch verbunden bleiben (wie die Äste eines Baums) oder physisch und physiologisch selbständig sein (wie die durch vegetative Vermehrung entstandenen und dann getrennten Pflanzen eines Klons).

Entscheidend ist das Genet v.a. in evolutionsbiologischer Hinsicht.

Denn evolutionär relevante Mutationen, die sich auf den gesamten Organismus auswirken (Dawkins 1982: »a return back to the drawing board«), können am ehesten am Flaschenhals der Reproduktion durch eine Zelle auftreten.⁷² Eine »radikale Reorganisation« wird für ein Organ und einen Organismus v.a. dann möglich, wenn die Entwicklung von einem einzelligen Ursprung ausgeht.⁷³ Nicht die morphologische Kohäsion oder die genetische Uniformität, sondern die Organisation der Entwicklung in einem Kreislauf mit dem Engpass des Einzellstadiums bildet insofern das evolutionsbiologisch entscheidende Kriterium der Abgrenzung von Individuen. R. Dawkins ist sogar geneigt, selbst den Organismus durch sei-

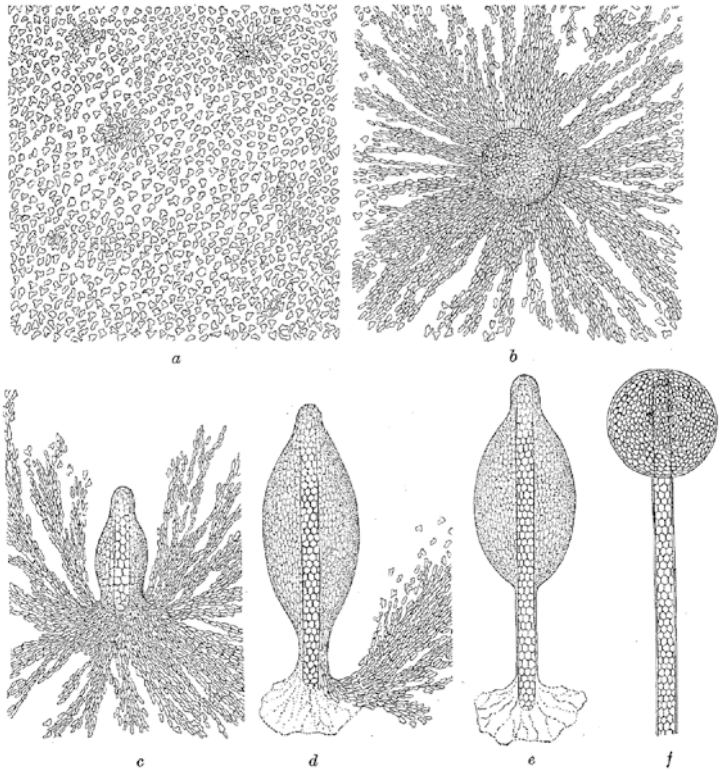


Abb. 216. Zwei Ebenen der Individualität innerhalb einer Art. Die selbständig lebenden Amöben der Gattung *Dictyostelium* fließen sternförmig zusammen und bilden – ohne weitere Zellteilungen – ein mehrzelliges Aggregat, das sich koordiniert fortbewegt, sich später in verschiedene Organe differenziert und einen Fruchtkörper hervorbringt (aus Kühn, A. (1943). Die Ausprägung organischer Formen in verschiedenen Dimensionen und die Grundfragen der Entwicklungsphysiologie. *Naturwiss.* 31, 373-383; 381, nach Fotografien von Arndt, A. (1937). *Rhizopodenstudien III, Untersuchungen über Dictyostelium mucoroides* Brefeld. *Roux' Arch. Entw. Mech. Org.* 136, 681-744; eine ähnliche, weiter stilisierte Abbildung in Bonner, J.T. (1947). Evidence for the formation of cell aggregates by chemotaxis in the development of the slime mold *Dictyostelium discoideum*. *J. exp. Zool.* 106, 1-26: 4).

nen Entwicklungsursprung in einem Einzellstadium zu definieren: »We are moving towards a definition of the organism as the unit which is initiated by a new act of reproduction via a single-celled developmental »bottleneck«.«⁷⁴

Gegen diese Sicht könnte allerdings eingewendet werden, dass letztlich jede Zelllinie auf einen einzelligen Ursprung zurückgeht. Also auch ein mehrzelliges Gewebe, das sich von einem Organismus ablöst und einen neuen Organismus bildet, hat ein einzelliges Stadium als Vorläufer. Mutationen, die eine Umorganisation des ganzen Organismus nach sich ziehen, können also auch hier wirksam werden. Und ein sich vom Elternorganismus lösender vielzelliger

Körper kann damit in gleichem Maße Angriffspunkt für evolutionäre Reorganisationen sein wie ein einzelliger (allein die morphologische Bindung an den Mutterorganismus könnte radikale Neuerungen erschweren). Entscheidend für die Möglichkeit der radikalen Umstrukturierung ist nicht die Zellenanzahl des sich absplittenden Teils, sondern sein Ursprung in einer einzigen totipotenten Vorläuferzelle (Fagerström et al. 1998: »[A] multi-cellular precursor – such as a meristem – is found to be equally acceptable as a vehicle for evolutionary change under natural selection as is a single-celled one«⁷⁵).

Individuum und Ganzheit

Als das zentrale definierende Merkmal von biologischen Individuen gilt seit langem die Ganzheit des Organismus, d.h. seine Zusammensetzung aus Teilen, die nur in ihrem Zusammenwirken eine funktionale Einheit bilden. Ein Lebewesen stellt also nur insofern ein Individuum dar, als es aus heterogenen, funktional differenzierten Teilen besteht. Weil besonders bei Pflanzen die Teile selbst wieder ein vollständiges Individuum bilden können, erscheint ein pflanzliches Individuum als ein Gefüge von verselbständigungsfähigen Teilen (die Pflanze als »Dividuum«; s.u.). 1807 formuliert dies J.W. von Goethe auf folgende Weise: »Jedes Lebendige ist kein Einzelnes, sondern eine Mehrheit; selbst insofern es uns als Individuum erscheint, bleibt es doch eine Versammlung von lebendigen selbständigen Wesen«.⁷⁶ Mit der Entwicklung der Zellenlehre seit den 1830er Jahren gewinnt diese Auffassung weiter an Boden: Nicht nur der mehrzellige Organismus, sondern auch jede Zelle kann als Individuum gelten, insofern sie Träger zentraler Lebensfunktionen wie Stoffwechsel und Vermehrung ist. Ausgehend von der Zellenlehre bestimmt R. Virchow ein Individuum 1859 als »eine einheitliche Gemeinschaft, in der alle Theile zu einem gleichartigen Zwecke zusammenwirken«.⁷⁷ Die eigentlich das Leben tragenden Elemente sind für Virchow die Zellen. Die vielzelligen Organismen bilden für ihn daher ein »innerlich Vielfaches«, und auch vom Menschen sagt Virchow vor diesem Hintergrund: »das menschliche Individuum ist eine Gemeinschaft«.⁷⁸

In vielen Definitionen von »Individuum« im 20. Jahrhundert spielt das Moment der Ganzheit eine zentrale Rolle (vgl. Tab. 120).⁷⁹ So sind für H. Driesch Individualitäten 1909 »konstruktive Ganzheiten«, die über ein inneres finales Prinzip zu charakterisieren sind. Driesch will »Individualität« als »Kategorie« biologischer Erkenntnis einführen, denn ohne sie »wäre eine Erfahrung hier überhaupt unmöglich. Eben deshalb ist »Individualität« nicht weniger »kon-

stitutiv« als Kausalität«⁸⁰. P.N. van Kampen bestimmt ein Individuum 1917 als einen Organismus, der zu unabhängigem Leben in der Lage ist und dessen Teile zum Leben des Ganzen beitragen.⁸¹ Verschiedene Listen der Lebensfunktionen, die wesentlich für Individuen sind, werden gegeben. F.J.J. Buytendijk führt in seiner Liste von Merkmalen eines Individuums 1922 an: eine definierte Form, die Zusammensetzung aus Teilen, die Funktionalität der Teile im Dienst für das Ganze und ein Gefühl des Selbst.⁸² G. von Natzmer erwägt 1935-36, ein Individuum zu bestimmen als »ein Lebensganzes, das unteilbar ist und sich in Raum und Zeit sowie auch dynamisch von der gesamten Umwelt und damit auch von allen anderen »Individuen« abhebt und unterscheidet«.⁸³ Nach von Natzmers eigener Einschätzung wird diese Definition der Vielfalt der biologischen Einheitsformen jedoch nicht gerecht, weil jeder mehrzellige Organismus sich einerseits aus Teilen zusammensetzt, die selbst als Individuen angesehen werden können, und er andererseits ein funktionales Glied in einem übergeordneten Ganzen spielen kann, dem auch eine Individualität zukommt. Es müssten daher viele »Individualitätsstufen« unterschieden werden und eine Entscheidung darüber, ob einem Lebensganzes »Individualitätswert« zukomme oder nicht, sei oft nicht möglich. Die Ganzheit des Individuums kann auch auf die Einheit des Prozesses der Entwicklung bezogen werden. So behauptet J.W. Harms 1924, »das Individuum ist überhaupt nicht als etwas Stationäres zu fassen, sondern nur phasenhaft. Das Individuum als Ganzheit ist der »Individualzyklus««.⁸⁴

Mit dem Kriterium der Ganzheit hängt die *Unteilbarkeit* von Individuen zusammen. F. Le Dantec bestimmt ein Individuum 1908 als einen Körper, der nicht geteilt werden kann, ohne dass einer der Teilungsprodukte das Leben verliert (»l'individu vivant est donc un corps qui ne peut être divisé sans que l'une au moins des parties résultant de la division perde la vie«).⁸⁵ Die Einheit des Individuums ist nach der »neuen Lebenstheorie« Le Dantecs durch das Vorhandensein eines Nervensystems bedingt: Die Nervenzentren bilden die Kernpunkte der Individualität, weil von ihnen die Koordination aller Lebensfunktionen ausgehe. Eine in die gleiche Richtung weisende Bestimmung gibt der Neukantianer H. Rickert: »Organismen z.B. können nicht geteilt werden, wenn sie nicht aufhören sollen, Organismen zu sein«.⁸⁶ Und der Botaniker H. Fitting definiert 1917 ein Individuum (in Anlehnung an Nägeli und Haeckel) wie folgt: »Individuum ist [...] eine unteilbare Einheit, eine einheitliche Formerscheinung, die ein in sich abgeschlossenes und zusammenhängendes

Ganzes bildet, wovon man keinen Teil wegnehmen, das man auch nicht in Teile zerlegen kann, ohne das Wesen der Form zu vernichten«⁸⁷. Zur Pflanze als Individuum gehören demnach z.B. auch die Wurzel, weil die Pflanze nur mit ihrer Wurzel ein »Ganzes« bildet – auch wenn aus Zweigen oder Knospen wieder eine ganze Pflanze werden kann, bilden sie doch nicht für sich schon eine solche. Die Unteilbarkeit eines Individuums ist also Ausdruck der Arbeitsteilung der Organe in der Hervorbringung der Lebensfunktionen: Weil kein Teil diese allein erzeugen kann, bedeutet die Teilung des Individuums den Verlust seiner definierenden Merkmale. Oder wie es D. Wandschneider 1988 formuliert: Es gelte, »daß der Organismus ebendarum ›In-dividuum‹, Unteilbares, ist, weil die Teilung wesentlich Aufhebung seiner Artallgemeinheit, d.h. seiner spezifischen Wesensbestimmtheit [nämlich als Lebewesen; G.T.] wäre, mit anderen Worten: *Das Individuum ist gerade insofern Individuum, als es sich zugleich als Allgemeines erhält*«. ⁸⁸ Auch in seiner Fortpflanzung erhalte sich ein Individuum als Lebewesen mit einer spezifischen Organisation, aber doch nicht als Individuum, sondern nur der Art nach (↑Arterhaltung). Mit Hegel kann ein Individuum daher als »konkretes Allgemeines« bestimmt werden.⁸⁹

Wiederholt wird aber auch darauf hingewiesen, dass die Individualität im Sinne der Unteilbarkeit für ein Individuum nicht vollkommen sein kann, weil dies die Fortpflanzung unmöglich machen würde. H. Bergson schreibt 1907: »Wäre die Individualität vollkommen, kein vom Organismus abgetrennter Teil dürfte gesondert zu leben vermögen. Doch würde damit die Fortpflanzung unmöglich. Denn was in der Tat ist diese, wenn nicht Aufbau eines neuen Organismus aus einem abgetrennten Bruchstücke des früheren? Im eigenen Hause also herbergt die Individualität ihren Feind«. ⁹⁰ Und auch für L. von Bertalanffy ist eine »vollständige Individualität«, d.h. eine vollkommene »Zentralisation« und Unteilbarkeit eines Organismus 1949 biologisch ausgeschlossen, weil diese eine Fortpflanzung unmöglich machen würde. Der Begriff des Individuums sei daher biologisch allein als »Grenzbegriff« zu definieren.⁹¹ Biologisch gehe jeder Organismus aus einem Teilstück eines anderen Organismus hervor. Insofern eine Abspaltung von Teilen möglich ist, ist ein Organismus also kein vollständiges Individuum im Wortsinne.

Individuum und Organismus

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts ist der biologische Begriff des Individuums am Begriff des ↑Organismus orientiert. Besonders deutlich wird dies in den

drei Bedingungen für ein biologisches Individuum in der Definition, die J. Huxley 1912 dem Begriff gibt: Nach Huxleys *minimalem Konzept eines Individuums* (»minimum conception of an individual«) bildet dieses (1) eine Zusammensetzung aus heterogenen Teilen, deren Funktionen nur im Zusammenspiel mit den jeweils anderen des Körpers, also als Komponenten des Ganzen vorhanden sind; (2) es hat eine gewisse Unabhängigkeit gegenüber seiner Umgebung; und (3) es muss für seine eigene Erhaltung Arbeit leisten und bringt andere Individuen hervor, die ebenfalls in der Lage sein müssen, sich zu erhalten.⁹² Wesentlich für den biologischen Individuumsbegriff ist nach Huxley die Verbindung von innerer Heterogenität und Einheit des Ganzen: Im Gegensatz zu aggregierten Systemen aus gleichförmigen Teilen (wie nach Huxley z.B. Gebirgen oder dem Sonnensystem) bestehe die Individualität eines Organismus gerade auf der strukturellen Unterschiedlichkeit und dem kausal-funktionalen Aufeinanderangewiesensein der Teile: Einem Berg könne ein Teil entnommen werden und er bleibe doch ein Berg, einem Organismus könnten aber nur sehr begrenzt Teile genommen werden, ohne ihn ganz zu zerstören.⁹³ Für das Vorliegen eines Individuums ist also eine Mehrzahl von Funktionen notwendig (»diverse functions necessary«), die sich wechselseitig aufeinander beziehen; aufgrund ihrer verschiedenen Funktionen sind auch die Teile verschieden und nicht homogen (»nothing homogeneous can be an individual«).⁹⁴ Huxley setzt also die Begriffe »Individuum« und »Organismus« weitgehend synonym. Steine sind damit für ihn ausdrücklich keine Individuen.⁹⁵ – Allerdings ist es seit langem durchaus verbreitet, den Begriff des Individuums auch auf anorganische Körper, die eine begrenzte raum-zeitliche Existenz haben, zu beziehen (z.B. Steine, Sterne und Planeten) (Oken 1810: »Auch das Mineralreich hat Individuen«⁹⁶). – Die Forderung nach der funktionalen wechselseitigen Abhängigkeit der Teile eines Individuums bedingt es, dass Individuen in der Konzipierung durch Huxley als kausale Systeme, die in einem Prozess begriffen sind, bestimmt werden. Individuen bestehen überall dort, wo ein Kreislauf von Prozessen vorliegt: »wherever a recurring cycle exists [...] there must be a kind of individuality«⁹⁷. Neben der Individualität von einzelnen Organismen steht nach Huxley die *Artindividualität* (»species-individuality«) (↑Art).⁹⁸ Wegen des zeitlichen Nacheinanders der Teile bilde diese eine Individualität in der Zeit (»individuality in time«), im Gegensatz zur räumlichen Individualität (»spatial individuality«) eines Organismus, bei der alle Teile des Ganzen synchron koexistieren.

<i>kleinere zeitliche Phase</i>	<i>basale Einheit</i>	<i>umfassender zeitlicher Prozess</i>
geologische Epoche	Biosphäre	Evolution
Ökosystemstadium	Ökosystem	Sukzession
Generation	Population	Populationsfolge
Lebensstadium	Organismus	Abstammung
Entwicklungsphase	Merkmal	Homologiefolge

Tab. 121. Fünf Organisationsebenen biologischer Individualität in drei zeitlichen Dimensionen: in der Mitte die basalen Typen von Individuen, links kleinere zeitliche Phasen von ihnen, die in verschiedenen Individuen parallel durchlaufen werden (bis auf die erste), rechts umfassendere Prozesse, von denen die basalen Individuen zeitliche Teile bilden. In ihren zeitlichen Phasen (Stadien) sind die basalen Einheiten jeweils ganz da; letztere bilden jedoch keine Phasen, sondern zeitliche Teile der umfassenderen Prozesse (erweitert und verändert nach: Griffiths, G.C.D. (1974). *On the foundation of biological systematics. Acta Biotheor.* 23, 85-131: 95).

Auch bei anderen Autoren im 20. Jahrhundert ist es verbreitet, ein biologisches Individuum als »funktionale Einheit« oder als »Organismus« zu bestimmen. So heißt es 1930 bei E.S. Russell: »the living individual [is] the fundamental unity of biology [...] the individual is essentially a functional unity, whose activities are co-ordinated and directed towards the development, maintenance and reproduction of the form and modes of action typical of the species to which it belongs.«⁹⁹

Es ist insgesamt in der Biologie allgemein üblich, Individuen als Organismen anzusehen – umgekehrt muss aber nicht jeder Organismus ein Individuum im Sinne einer einzigartigen und unteilbaren funktionalen Einheit sein. Einzigartigkeit und Unteilbarkeit sind keine notwendigen Bestimmungsstücke des Organismusbegriffs: Auch zwei Organismen, die einander exakt gleichen – soweit das von zwei verschiedenen Gegenständen überhaupt möglich ist – können weiterhin als »Organismen« bestimmt werden; und auch die (begrenzte) Teilbarkeit eines Organismus (z.B. eines Einzellers) ändert nichts an seinem Status als Organismus. Aufgrund der Komplexität des Aufbaus von Organismen sind sie aber faktisch singulär. Diese Singularität erschwert es, allgemeine Gesetze zu formulieren, die alle Organismen betreffen, oder auch den weiteren Verlauf der Evolution zu bestimmen.

Individualität auf allen Organisationsebenen

Neben dem Organismus als Ebene der Individualität werden in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts Phänomene der Individualität auch auf den anderen Ebenen der biologischen Hierarchie bestimmt. Individualität gilt also als ein allgemeines Charakteristikum von biologischen Gegenständen, angefangen von den

organischen Molekülen über die Zellen, Gewebe und Organe bis hin zu den Populationen, Biozönosen und Ökosystemen. Die basale Ebene der Individualität ist dabei die der Biochemie (Williams 1956: »biochemical individuality«). Die Komplexität auf biochemischer Ebene bedingt es auch, dass jeder Mensch ein Individuum und in bestimmter Hinsicht eine Abweichung von der Norm darstellt (»practically every human being is a deviate in some respects«).¹⁰⁰

Individuum und Evolution

Mit der Betonung der Reproduktion und Überlegungen zur Evolution etabliert sich am Ende des 18. Jahrhunderts in der Biologie eine individuenübergreifende Perspektive. Im Rahmen dieser Perspektive gelten die Individuen als sekundär im Lebensprozess: Langfristig stabilisiert, d.h. erhalten werden nicht die Individuen, sondern die Arten oder die Organisationsform des Lebens insgesamt. So formuliert G. Forster 1781: »Ein Individuum, zu welcher Gattung es auch gehören mag, ist in dem Weltalle gleichsam für nichts zu rechnen. Hundert solche einzelne Geschöpfe, ja tausend, sind noch nichts. Die Gattungen selbst (collective), sind die einzigen Wesen der Natur.«¹⁰¹ Angesichts der funktionalen Dominanz der ↑Fortpflanzung und des massenhaften Sterbens in der Natur liegt es für viele Biologen nahe, mit F.W.J. Schelling zu schließen, bei dem es 1799 heißt: »Das Individuum also muß Mittel, die Gattung Zweck der Natur scheinen.«¹⁰² Gut einhundert Jahre später baut H. Bergson diese Sicht zu einer Grundüberzeugung der »Lebensphilosophie« aus, nach der die Entwicklung als das Wesentliche und die entscheidende Eigenschaft des Lebens gilt.¹⁰³ Ein Individuum bildet danach lediglich ein Durchgangsstadium eines übergreifenden Prozesses, nämlich des Fließens des »Lebensstroms«, der sich über die Folge der Generationen erstreckt (»l'êtré vivant est surtout un lieu de passage«¹⁰⁴) (↑Leben).

Andere Biologen sehen es am Ende des 19. Jahrhunderts so, dass nicht das Leben durch die Individuen hindurch strömt, sondern die Folge der Organismen vielmehr selbst ein großes Individuum darstellt. Bei C. von Nägeli heißt es 1884: »Der gesamte

Stammbaum [»von der einfachsten bis zur complicirtesten Pflanze, von dem niedersten bis zum höchsten Thier«] ist im Grunde ein einziges aus Idioplasma bestehendes, continuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d.h. einen neuen individuellen Leib bildet«. ¹⁰⁵ Gerechtfertigt sieht Nägeli diese Anschauung dadurch, dass die eigentliche Substanz der Lebewesen in ihrem Keimmaterial, dem »Idioplasma« liege, das in den Körpern der einzelnen Lebewesen lediglich eine jeweilige Ausprägung erfahre.

In selektionstheoretischer Perspektive kann ein mehrzelliges Individuum als Ergebnis der Selektion auf unterschiedlichen Ebenen interpretiert werden: Der Selektion auf der Ebene der Zellen und Zelllinien steht eine Selektion auf Ebene des Gesamtsystems gegenüber. ¹⁰⁶ L. Buss deutet 1987 viele Muster der Entwicklung ausgehend von einer Selektion auf der Ebene von Zelllinien, bei der die eine Linie das Wachstum der anderen Linie unterdrückt, um dadurch die eigene Reproduktion steigern zu können. Kontrolliert und integriert in das Gesamtsystem werde diese Konkurrenz auf Zellebene anfangs durch eine »maternale Kontrolle«, die in der frühen Embryonalentwicklung wirksam sei. Die bei vielen Tieren frühzeitig in der Entwicklung erfolgende Ausgliederung von Zellen, die der späteren Reproduktion des Gesamtorganismus dienen (»Keimbahn«; ↑Genotyp/Phänotyp), interpretiert Buss als einen Mechanismus, der die Konkurrenz unter den Zelllinien minimiert, weil alle somatischen Zellen damit von vornherein von einer Reproduktion im Sinne der Erzeugung eines neuen Organismus ausgeschlossen sind. Angesichts der potenziellen Selbständigkeit (als eigenständige Lebewesen) seiner Teile stellt die Integration und der Zusammenhalt eines mehrzelligen Individuums also selbst das Ergebnis eines Selektionsprozesses dar.

Transitionen der Individualität

In evolutionärer Perspektive kann die Entstehung von hochorganisierten Individuen als das Ergebnis einer Mehrebenenselektion (↑Selektion) verstanden werden. Als *evolutionäres Individuum* (Michod & Nedelcu 2003: »evolutionary individual«¹⁰⁷) kann dabei jedes Kollektiv von reproduktionsfähigen Elementen verstanden werden, z.B. ein mehrzelliger Organismus, in dem Mechanismen zur Unterdrückung von Konflikten auf der Ebene der Teile, z.B. der Zellen, bestehen. Eine Konkurrenz unter den Elementen liegt hier insofern vor, als diese selbst zur Reproduktion fähig sind und damit Einheiten einer Selektion

A	E	H	Beispiele
+	+	+	Amöbe
+	+	–	Gepfropfte Bäume (Chimären)
+	–	+	Eineiige Zwillinge (Klone)
+	–	–	einige Pflanzen und Einzeller
–	+	+	sterile Kasten sozialer Insekten
–	+	–	?
–	–	+	sterile Kasten sozialer Insekten
–	–	–	einige Rotalgen und Pilze

Tab. 122. Kreuzklassifikation von Typen von Individuen in drei Dimensionen: der Autonomie (A), d.h. der Selbständigkeit in der Ausführung der Lebensfunktionen, der genetischen Einmaligkeit (E) und der genetischen Homogenität (H) (geändert nach Santelices, B. (1999). *How many kinds of individuals are there?* Trends Ecol. Evol. 14, 152-155).

darstellen. Diese Elemente, z.B. die Zellen, können ihre Fitness entweder durch ihre eigene Reproduktion oder die Unterstützung der Reproduktion des Kollektivs, von dem sie ein Teil sind, z.B. des mehrzelligen Organismus, befördern. Durch diesen zweiten Weg wird das Kollektiv in seiner Integrität stabilisiert und etabliert sich selbst als eine Einheit der Selektion, insofern es mit anderen Kollektiven, d.h. anderen mehrzelligen Organismen, in Konkurrenz steht. Die entscheidende Bedingung für die Etablierung einer Einheit auf der Ebene des Kollektivs liegt in der Unterdrückung der Reproduktion und damit der Konkurrenz auf der Ebene ihrer Teile. Das mehrzellige Individuum ist damit letztlich ein Evolutionsprodukt einer Mehrebenenselektion. ¹⁰⁸ In dieser Perspektive lässt sich eine ganze ↑Hierarchie von evolutionären Individuen identifizieren, bei der jede Ebene der Hierarchie jeweils aus reproduktionsfähigen Elementen besteht, die zusammen Einheiten der Kooperation auf einer höheren Ebene bilden. Unterhalb der Ebene des Organismus wären dies die Ebenen der Zellen, Chromosomen und Gene, oberhalb die Ebenen der Gruppen und Arten. Die Etablierung jeder höheren Ebene der Individualität geht dabei mit einer Übertragung der Fitness der Einheiten auf der niederen Ebene zu den Einheiten auf der höheren Ebene einher. R.E. Michod und D. Roze sprechen 1997 in diesem Zusammenhang von evolutionären *Transitionen der Individualität* (»transitions in individuality«). ¹⁰⁹ In einer solchen Transition erfolgt eine zunehmende Arbeitsteilung unter den Einheiten auf den niederen Organisationsebenen, d.h. ihre Spezialisierung auf einzelne Komponenten der Fitness (z.B. von einigen Zellen der Mehrzeller oder einiger Insekten eusozia-

»Erster Punkt: Individuen haben Charakteristika, sie sind aber keine Charakteristika. Von Individuen sagt man etwas aus, wodurch man sie charakterisiert; aber Individuen selbst sagt man von nichts aus; man verwendet sie nicht zur Charakterisierung von irgendetwas.

[...]

Zweiter Punkt: Von Individuen gilt, dass sie nicht als Ganze an verschiedenen Orten zur selben Zeit sein können. Denn erstens gilt klarerweise von räumlichen Individuen, dass sie nicht als Ganze an verschiedenen Orten zur selben Zeit sein können; und zweitens gilt trivialerweise auch von nichträumlichen Individuen, dass sie nicht als Ganze an verschiedenen Orten zur selben Zeit sein können, da es nichträumlichen Individuen überhaupt unmöglich ist, irgendwann irgendwo zu sein.

[...]

Dritter Punkt: Individuen sind so genannte »gesättigte Entitäten«, oder mit einem Wort: *Objekte*. [...] Es sind Entitäten, die keine intrinsische Ergänzungsbedürftigkeit aufweisen, die in sich abgeschlossen sind.«

Tab. 123. Drei Punkte zur Charakterisierung des Begriffs des Individuums als ontologischer Kategorie (aus Meixner, U. (2004). *Einführung in die Ontologie*: 35f.).

ler Kolonien auf Schutzfunktionen und anderen auf Reproduktionsfunktionen).¹¹⁰

Ontologie des Individuums

Eine Präzisierung erfährt der Begriff des Individuums in der philosophischen Ontologie.¹¹¹ »Individuum« wird dabei vielfach als ein ontologischer Grundbegriff verstanden, der nicht allein auf Lebewesen Anwendung finden kann, sondern auch auf andere Körper (z.B. Artefakte oder Steine), Eigenschaften (als »Eigenschaftsindividuen«, z.B. die Instanziierung einer Länge in meiner momentanen Körpergröße) oder nichtphysische Entitäten (z.B. Personen). Als die drei alle Individuen kennzeichnenden Merkmale gelten die Eigenschaften (1) keine Charakteristika von etwas anderem zu sein, (2) nicht als Ganze an verschiedenen Orten zur selben Zeit sein zu können und (3) nicht ergänzungsbedürftige Objekte zu sein (vgl. Tab. 123).

Eine basale Unterscheidung für Typen von Individuen ist die von dem Logiker W. Johnson 1921 vorgeschlagene Differenzierung zwischen *Kontinuanten* (»continuants«) und *Okkuranten* oder *Vorkommnissen* (»occurents«).¹¹² In analoger Weise unterscheidet D. Lewis 1986 zwischen Dingen, die in der Zeit währen (»endure«) und solchen, die andauern (»perdure«)¹¹³. Während Kontinuanten in zeitliche Stadien gegliedert werden können, aber zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da sind, also eine Existenzweise haben, die währt (»endure«), bestehen Okkuranten

aus zeitlichen Teilen, die erst zusammen das Ganze der Einheit ausmachen und insofern andauern (»perdure«). Biologische Individuen gelten allgemein als die paradigmatischen Fälle von Kontinuanten, weil sie zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz als Ganzes vorhanden sind. Demgegenüber werden organische Entwicklungsprozesse als Okkuranten angesehen, eben aufgrund ihrer Eigenschaft der Unvollständigkeit in jedem einzelnen Moment und ihrer Ausrichtung auf einen definierten Endzustand, in dem sie erst vollendet vorliegen. Nach einem konsequent perdurantistischen Standpunkt sind dagegen die zeitlichen Teile eines Individuums gleich real wie die räumlichen; auch ein Individuum existiert nach dieser Auffassung daher zu einem Zeitpunkt nicht als Ganzes. Und eine diachrone Identität, d.h. die Identität von Individuen durch die Zeit, kann es damit nicht geben, weil sie immer bereits als vierdimensionale Einheiten verstanden werden.¹¹⁴

Verbreiteter ist aber die endurantistische Sicht, nach der Individuen zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da sind und zeitliche Phasen ihres Lebens unterschieden werden können. (Im Endurantismus liegt allerdings eine gewisse Paradoxie, insofern, von etwas, das zu verschiedenen Zeitpunkten existiert, behauptet wird, es sei zu jedem Zeitpunkt seiner Existenz »ganz« da.¹¹⁵) Individuen dieser Art lassen sich auf den verschiedenen Stufen der biologischen Hierarchie identifizieren (vgl. Tab. 121). Es handelt sich dabei jeweils um über die Zeit bestehende Einheiten, deren Existenz sich aus zeitlichen Phasen zusammensetzt (in denen die Einheiten jeweils ganz da sind) und die in umfassenden Prozessen gebildet wurden.

Verbreitet ist es in der Biologie außerdem, Individuen als raum-zeitlich konkrete Entitäten zu verstehen, die nicht über eine Menge von Eigenschaften definiert werden, sondern aufgrund ihrer einmaligen Entstehung als ein Organismus, der seine Organisation über eine gewisse Zeitspanne entfaltet und erhält. In ontologischer Hinsicht können Individuen daher über einen Akt der Taufe auf einen Namen festgelegt werden, so dass auch bei umfassendem Wechsel ihrer Eigenschaften mittels starrer Designatoren (»rigid designators«) auf sie referiert werden kann.¹¹⁶

Typen der Individualität

Seit Ende des 19. Jahrhunderts setzt sich zunehmend die Einsicht durch, dass sich eine klare und einheitliche Definition eines biologischen Individuums nicht geben lässt. Es werden daher verschiedene Typen der Individualität unterschieden. So differenziert E. von Hartmann Ende des 19. Jahrhunderts fünf Arten der

Einheit eines Individuums: »1) räumliche Einheit (der Gestalt), 2) zeitliche Einheit (Continuität des Wirkens), 3) Einheit der (inneren) Ursache, 4) Einheit des Zweckes, 5) Einheit der Wechselwirkung der Theile unter einander.«¹¹⁷ Diese letzte Einheit wird später *Wirkungseinheit* genannt (↑Ganzheit) und ist die Form der Einheit, die ein Individuum als einen Organismus definiert. Bei den hoch differenzierten Lebensformen fallen die verschiedenen Formen der Einheit in der Regel zusammen. Weniger differenzierte Organismen können dagegen eine Einheit nicht zugleich in allen Hinsichten bilden, z.B. eine Einheit der Gestalt, aber keine zeitliche Einheit. Wenn die zeitliche Einheit im Sinne einer Continuität der Aktivität oder des Wirkens eines Organismus aufgehoben ist (wie dies z.B. bei austrocknungsfähigen Organismen der Fall sein kann; ↑Schlaf: Anabiose), dann plädiert von Hartmann dafür, dass nicht ein, sondern mehrere Individuen (im Sinne zeitlicher Einheiten) vorliegen: »man hat dann eben zwei Individuen, die durch die Pause in der Lebensthätigkeit geschieden sind«¹¹⁸. Ausgeschlossen wird damit also die intermittierende Existenz eines Lebewesens: Nach dem Ende seiner Lebensprozesse kann das gleiche Individuum sein Leben nicht fortsetzen, sondern es entsteht ein neues Individuum.

Eine andere Einteilung der Arten biologischer Individuen geht von den verschiedenen Formen der Homogenität und Selbständigkeit der Individualität aus.¹¹⁹ Als Dimensionen der Individualität gelten: (1) die *Autonomie* des Organismus, d.h. seine Fähigkeit zur selbständigen Ausführung der verschiedenen Lebensfunktionen (Ernährung, Schutz, Fortpflanzung), die z.B. bei den sozialen Insekten (aber auch schon bei allen sich sexuell fortpflanzenden Organismen) eingeschränkt ist; (2) die *genetische Einmaligkeit* des Organismus, d.h. seine genetische Unterschiedenheit von anderen Organismen seiner Population, die z.B. bei Klonen nicht gegeben ist; und (3) die *genetische Homogenität* des Organismus, d.h. die genetische Einheitlichkeit seiner Teile, die z.B. chimären Organismen fehlt. B. Santelices entwickelt 1999 eine Systematik, in der jeder Organismus gemäß dieser drei Kriterien in eine von acht Gruppen fällt (vgl. Tab. 122).¹²⁰ Ein vollkommenes Individuum wäre nach dieser Klassifikation ein Organismus, der in allen seinen Lebensfunktionen autonom, genetisch einmalig und in sich genetisch homogen wäre, d.h. ein sich asexuell fortpflanzender Organismus. Zumindest die Autonomie und die Einmaligkeit sind jedoch nicht unabhängig voneinander: Die (genetische) Individualität der sich sexuell fortpflanzenden Organismen (z.B. des Menschen) beruht zumindest

1. Raum-zeitliche Konkretheit

Individuen existieren als konkrete Körper im Raum und in der Zeit.

2. Kontiguität und Begrenztheit

Individuen bilden eine kontinuierliche räumliche und zeitliche Einheit. Ihre Teile sind nicht durch räumliche Lücken voneinander getrennt und weisen in ihrem Zusammenhalt eine kontinuierliche Grenze mit der äußeren Welt auf. Auch in zeitlicher Hinsicht weist ihre Existenz keine Lücken auf; Individuen können nach ihrem Tod nicht wiedergeboren werden.

3. Modifikabilität

Ein Individuum kann sich in der Zeit verändern, es kann also zu verschiedenen Zeiten unterschiedliche Eigenschaften und Qualitäten aufweisen.

4. Numerische Identität

Ein Individuum besteht kontinuierlich und wird während seiner Existenz nicht zu einem anderen Individuum.

5. Fortpflanzungsfähigkeit

Ein Individuum kann Teile von sich abspalten, aus denen andere Individuen hervorgehen; bei Teilung eines Individuums in gleich große Produkte kommt die Existenz eines Individuums an sein Ende, und zwei neue Individuen entstehen.

6. Wechselseitigkeit der Teile (Organisation)

Die Teile des Individuums stehen in einem Verhältnis der kausalen Wechselseitigkeit und wechselseitigen Abhängigkeit zueinander, d.h. die Existenz jedes Teils ist nur unter dem Einfluss der anderen Teile möglich.

7. Materielle und energetische Offenheit

Für seine Existenz ist ein Individuum auf den Austausch von Stoffen und Energien mit seiner Umwelt angewiesen.

8. Stoffwechsel

Trotz des Wechsels seiner materiellen Bestandteile, bleibt das Individuum über die Zeit seiner Existenz ein und dasselbe.

9. Selbsterhaltung (Regulation)

Ein Individuum verfügt über interne Mechanismen, die eine Stabilisierung des inneren Milieus bewirken und darauf gerichtet sind, den Bestand des Individuums aufrechtzuerhalten.

10. Einbettung in eine Umwelt (Nische)

Ein Individuum verfügt über eine charakteristische spezifische Umwelt, mit deren Eigenschaften seine Merkmale korrespondieren (Anpassung).

Tab. 124. Zehn Merkmale biologischer Individuen.

z.T. darauf, dass sie ihre Autonomie im Hinblick auf ihre Fortpflanzung aufgegeben haben und sich zur Fortpflanzung paaren müssen. Ein auch im Hinblick auf die Fortpflanzung autonomer Organismus (z.B. viele Einzeller) weist dagegen eine geringe genetische

sche Einmaligkeit auf (allein aufgrund der unvermeidlichen Mutationen bei der Replikation der DNA liegen keine vollständigen Klone vor). Die funktionale Einheit eines Individuums muss auch nicht mit der genetischen Homogenität zusammenfallen: Ein funktionales Individuum (Organismus) kann aus Zellen mit unterschiedlichem Genotyp bestehen, wenn es aus dem Zusammenschluss verschiedener (nicht verwandter) Zellen (z.B. bei Schleimpilzen: *Dictyostelium*) oder verschiedener mehrzelliger Organismen (z.B. bei Staatsqualen: *Siphonophora*) hervorgeht oder wenn im Laufe seiner Entwicklung Mutationen in seinen Zellen stattfinden. Ein solches funktionales Individuum besteht dann also aus verschiedenen genetischen Individuen. Umgekehrt kann auch ein genetisches Individuum aus verschiedenen funktionalen Individuen bestehen, was etwa bei ein-eiigen Zwillingen der Fall ist.

In der Folge der Generationen ist es in einigen Fällen nicht möglich, aufgrund der Kriterien der Autonomie, genetischen Einmaligkeit und genetischen Homogenität zu einer Abgrenzung von Einheiten zu gelangen: In einem Klon von asexuell sich fortpflanzenden, genetisch homogenen Organismen besteht über die Generationen hinweg eine Kontinuität der funktionalen Integration, der genetischen Einmaligkeit und der genetischen Homogenität. Individuen können in diesen Fällen als Einheiten der *Entwicklung* abgegrenzt werden, d.h. als Systeme, die eine charakteristische Transformation (im Extremfall: eine Metamorphose) ihres Körpers im Laufe ihres Lebens durchlaufen. Ein so bestimmtes *Entwicklungsindividuum* (Wilson 1999: »developmental individual«¹²¹) besitzt – wie es in der philosophischen Terminologie heißt – *Genidentität* (Lewin 1922: »die Beziehung, in der Gebilde stehen, die existentiell auseinander hervorgegangen sind«¹²²; »eine Existentialbeziehung der Gebilde im Nacheinander«¹²³).

Das Entwicklungsindividuum weist eigene Identitätsbedingungen auf, die von denjenigen der anderen Individuentypen unterschieden sind. Bei mehrzelligen Organismen endet das Leben eines Entwicklungsindividuums mit dem Tod des mehrzelligen Körpers, der in der Entwicklung aus einer Zelle gebildet wurde. Sowohl genetisch als auch funktional kann ein Individuum aber über das Ende des Entwicklungsindividuums in dessen Nachkommen fortbestehen: Pflanzte es sich asexuell fort, dann reicht seine genetische Individualität über seine Entwicklungsindividualität hinaus. Behalten Teile von ihm die funktionale Integrität bei, dann überlebt auch seine funktionale Individualität den Tod des Entwicklungsindividuums. In funktionaler Hinsicht besteht

also ein Organismus über den Tod seines mehrzelligen Körpers fort, wenn er sich fortgepflanzt hat, wenn sich also Teile seines Körpers abgelöst haben und seine funktionale Organisation fortführen. Dies gilt im Prinzip auch bei sexueller Fortpflanzung. Bei sexueller Fortpflanzung verliert der Organismus nach dem Tod seines mehrzelligen Körpers neben seiner Entwicklungsindividualität nur zusätzlich noch seine genetische Individualität, und die funktionale Individualität wird modifiziert durch die Verschmelzung mit einer anderen, ähnlichen funktionalen Einheit. Auf einer sehr grundsätzlichen Ebene hat sich die funktionale Organisation der Lebewesen mit ihren charakteristischen Eigenschaften der Ernährung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung seit der Entstehung des Lebens auf der Erde erhalten, so dass alle Lebewesen zusammen ein funktional definiertes Individuum bilden, das eine über Jahrmilliarden sich erstreckende Metamorphose durchläuft.

Seit den 1970er Jahren ist es in der Biologie üblich, nicht allein Organismen, sondern auch andere Entitäten, wie z.B. Arten als Individuen zu beschreiben. Als zentrales Kriterium der Individualität gilt die raum-zeitliche Kontinuität und Einmaligkeit einer Entität. Den verschiedenen Aspekten des Individualitätsbegriffs entsprechend, lässt sich von den *Stilen der Individualität* (»styles of individuality«) sprechen.¹²⁴ Für die organismische Form der Individualität ist die räumliche physische Kohärenz (Kontinuität) und die funktionale wechselseitige Abhängigkeit der Teile voneinander (Interdependenz) charakteristisch; für andere Formen der Individualität, z.B. die von Genen und Arten, ist dies aber nicht der Fall. Allgemein charakteristisch für biologische Individuen ist aber die Unmöglichkeit, sie über rein materielle oder morphologische Kriterien zu definieren. Im Gegensatz zu anorganischen Körpern existieren biologische Individuen nicht als ein Quantum Materie (das *Hylon* genannt werden könnte) oder eine Einheit der Form (*Morphon*). Charakteristisch sind vielmehr andere Merkmale, wie eine kontinuierliche Grenze zur Umwelt (*Horon*) oder die Bestimmung des Individuums als Einheit der Funktion (*Allelon*), der Fortpflanzung (*Genon*) oder der Evolution (*Metamorphon*) (vgl. Tab. 119).

In der heutigen Biologie herrscht ein operationalistisches Verständnis des Individuumbegriffs vor: Nicht absolut und theorieübergreifend, sondern allein im Rahmen einer jeweiligen Theorie oder eines praktischen Ansatzes wird festgelegt, was ein Individuum ist. Deutlich wird dieses Vorgehen insbesondere bei der Untersuchung symbiotischer Systeme, bei denen eine Individualität auf verschiedenen Ebenen

vorliegt, insofern die Symbiosepartner ein mehr oder weniger selbständiges Leben auch unabhängig voneinander führen können: »the delineation of organic units, be they genes, plasmids, cells, organisms, genomes or colonies, is a tool of investigation and communication and not an absolute ideal«¹²⁵.

Ethik der Individualität

Ethische Bedeutung erlangt der Begriff des Individuums in der bioethischen Debatte um die Empfängnisverhütung und das Klonen. Hier wird vorgeschlagen, einen »anthropologischen Individuumsbegriff«¹²⁶ zu entwickeln, der moralisch aufgeladen ist und die Unteilbarkeit des so bestimmten organischen Körpers einschließt: »Solange zusammengesetzt und auseinandergenommen werden kann, besteht noch kein Individuum im anthropologischen Sinn«¹²⁷. Abzugrenzen sei davon der biologische Individuumsbegriff oder Organismusbegriff, der einen organischen Körper auch insofern bezeichnet, als dieser eine Teilbarkeit bei Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen aufweist.

Dieses Verständnis des Begriffs eines anthropologischen Individuums widerspricht allerdings der Begriffstradition, die sich seit Ende des 19. Jahrhunderts etabliert. Der Ausdruck *anthropologisches Individuum* geht zurück auf den Philosophen E. Kühnemann, der ihn 1899 einführt. Kühnemann setzt das anthropologische Individuum in Gegensatz zum »wissenschaftlichen Bewußtsein«, das gerade nicht individuell verkörpert vorliege; das anthropologische Individuum sei aber eben ein individueller Körper und insofern »das Objekt der Physiologie«¹²⁸ und damit »im Grunde nicht viel mehr als ein Tier«¹²⁹. Die historische Entwicklung sei darauf gerichtet, durch die Ausbildung eines »Denkbewußtseins«, die immer ein »Denk-Allgemeinbewußtsein« sei, die Ebene des anthropologischen Individuums zu überschreiten: »Der Mensch als das wissenschaftliche Bewußtsein löst den Menschen als anthropologisches Individuum ab«.¹³⁰ In ähnlicher Weise ordnet der Soziologe F. Oppenheimer in den 1920er Jahren das anthropologische Individuum einer subsozialen Stufe und damit der Anthropologie zu und grenzt es von dem Menschen auf der sozialen Stufe als dem Gegenstand der Soziologie ab (»Triebe des anthropologischen Individuums« im Gegensatz zu den »Trieben des vergesellschafteten Menschen« und den »Trieben der freien Persönlichkeit«).¹³¹

In ontogenetischer Hinsicht stellt sich die ethisch relevante Frage, wann das Leben eines Individuums beginnt. Eine einfache Antwort darauf setzt den Beginn des Lebens eines Individuums mit dem Verlust

seiner Teilbarkeit in gleich große Teilungsprodukte an. Ontologisch gesehen stellt dieser Zeitpunkt einen Einschnitt dar, weil bei äqualen Teilungen (Zwillingsbildungen) das Problem entsteht, mit welchem der beiden Teilungsprodukte das vorher bestehende Individuum identifiziert wird. Bei inäqualen Teilungen kann dieses Identitätsproblem insofern gelöst werden, als der größere Teil als der durchgehende Kontinuant angesehen wird und insofern über die Teilung hinweg seine Identität behält (als Elternindividuum), der kleinere Teil dagegen neu ins Leben tritt (als Nachkommenindividuum). So überlebt z.B. ein Mensch in der Regel die Akte seiner Fortpflanzung. Bei äqualen Teilungen endet dagegen das Leben eines Individuums und zwei neue entstehen. (Wird in diesem Sinne der Verlust der Fähigkeit zur Teilung in gleich große Teilungsprodukte als Kriterium der echten Individualität genommen, dann verfügen also viele Einzeller und auch manche komplex organisierte Organismen, wie einige Pflanzen, nicht über eine echte Individualität.) In der Embryonalentwicklung des Menschen endet die Fähigkeit zur äqualen Teilung spätestens am Ende des Blastulastadiums des Embryos mit dem Beginn der Gastrulation um den 16. Tag nach der Befruchtung.¹³² Zwar verläuft die frühe Ontogenese nicht in scharf gegeneinander abgrenzbaren Etappen und die funktionale Differenzierung der Zellen vollzieht sich kontinuierlich – als eindeutig integrierte Einheit mit funktional differenzierten Teilen wird der Embryo im Allgemeinen aber erst im Gastrulastadium angesehen. Die zeitlichen Grenzen eines (mehrzelligen) Individuums liegen also im Zeitpunkt des Verlusts seiner äqualen Teilungsfähigkeit (als Beginn des Lebens) und im Zeitpunkt der Desintegration seines Körpers, d.h. der Auflösung seiner funktionalen Einheit (als Ende seines Lebens).

Statt dieser allgemeinen Definition der Grenzen eines Individuums kann aber auch eine für jedes Individuum spezifische Festlegung seiner zeitlichen Grenzen gegeben werden. So könnte bei Menschen, die keine eineiigen Zwillingsgeschwister haben, der Beginn ihres Lebens auch vor dem 16. Tag nach der Befruchtung angesetzt werden, z.B. eben mit dem Zeitpunkt der Befruchtung, also der Verschmelzung von Ei- und Samenzelle.¹³³

Dividuum

Dividual und *Dividualität* sind seit langem gebräuchte Bezeichnungen für teilbare materielle Körper und abstrakte Gegenstände (z.B. Zahlen).¹³⁴ Bei Novalis findet sich 1798 der rätselhafte Satz »Das ächte Dividuum ist auch das ächte Individuum«.¹³⁵ Der Bota-

niker A. Braun führt den Ausdruck ›Dividuum‹ 1853 in die Biologie ein, um damit allgemein eine Pflanze zu bezeichnen, die sich aus selbständigen Gliedern zusammensetzt: »[Es] ist der Organismus der Pflanze eher ein Dividuum, als ein Individuum, mehr eine Vielheit, als eine Einheit, d.h. ein Ganzes, dessen Theile sich selbst wieder Individuen ähnlich verhalten, an und für sich aber ebensowenig untheilbare Kreise darstellen, als das Ganze«. ¹³⁶

F. Nietzsche ist 1878 der Auffassung, der Mensch behandle sich in moralischen Fragen nicht als Individuum, sondern als »dividuum«, und zwar deshalb, weil er mit hohem moralischen Anspruch etwas anstrebe, das ihn häufig doch nur vernichte, »dass er also sein Wesen zertheilt und dem einen Theil den anderen zum Opfer bringt«: »Moral als Selbstzertheilung des Menschen«. ¹³⁷

H. Plessner bezieht sich 1928 auf einen »großen Botaniker«, der eine Pflanze ein ›Dividuum‹ genannt habe, und er spricht von der »Dividualität der pflanzlichen Organisationsform«. ¹³⁸ Mitte des 20. Jahrhunderts verwendet L. von Bertalanffy das Wort. ¹³⁹ Es dient ihm zur Beschreibung von Einzellern oder niederen Tieren, die sich ungeschlechtlich durch Teilung oder Knospung fortpflanzen können (z.B. Süßwasserpolyphen) oder deren Teile nach einer experimentellen Trennung fortbestehen.

Bereits Aristoteles ist sich bewusst, dass einige Lebewesen – er nennt allgemein die Pflanzen und einige Insekten – auch nach einer Teilung weiterleben können; sie sind also nicht im strengen Sinne als Individuen anzusehen. Aristoteles geht davon aus, dass in jedem der selbständigen Teile alle Teile der Seele weiterhin vorhanden sind. ¹⁴⁰ Theophrast stellt fest, dass die Anzahl der Teile einer Pflanze – im Gegensatz zum Tier – unbestimmt ist und ständig wechselt. ¹⁴¹ Besonders jeder einzelne Trieb einer Pflanze wird seit der Antike immer wieder als ein Individuum angesehen. ¹⁴² Diese Auffassung wird aus der Beobachtung abgeleitet, dass die Blätter einiger Pflanzen oder Äste von Bäumen, wenn sie abgeschnitten und in die Erde gesteckt werden, weiterwachsen. Im 17. Jahrhundert verstehen M. Malpighi ¹⁴³ und R. Bradley ¹⁴⁴ Äste und Zweige von Bäumen ausdrücklich als eigenständige Pflanzen, die auf einander wachsen. N.E. Dahlberg, ein Schüler C. von Linnés, vergleicht im 18. Jahrhundert die Bildung des Stammes und der Äste bei Pflanzen mit dem Wachstum von Polypen und Korallen, die aus einzelnen Individuen zusammengesetzt sind. Jede Knospe schaffe ein »neues Leben«, das aber an das bestehende gebunden bleibe. ¹⁴⁵ Für J. von Goethe stellen die »Seitenzweige« einer Pflanze potenziell eigenständige Individuen

dar: »Die Seitenzweige [...], welche aus den Knoten der Pflanzen entspringen, lassen sich als besondere Pflänzchen, welche ebenso auf dem Mutterkörper stehen, wie dieser an der Erde befestigt ist, betrachten«. ¹⁴⁶ Allgemein ist Goethe der Meinung, dass »eine Pflanze nicht eine Einheit, sondern ein aus mehreren Einheiten zusammengesetztes Geschöpf ist«. ¹⁴⁷ E. Darwin betrachtet wenig später jede Knospe als eine individuelle Pflanze (»every bud of a tree is an individual vegetable being; and [...] a tree therefore is a family or swarm of individual plants, like the poly-pus, with its growing young out of its sides«). ¹⁴⁸ C. Darwin übernimmt diese Anschauung (»buds must be considered as individual plants«). ¹⁴⁹ G.W.F. Hegel formuliert die Auffassung von der Individualität der Pflanzenteile so: »jeder Teil der Pflanze kann unmittelbar als das vollständige Individuum existieren [...] Eine Pflanze ist so eigentlich ein Aggregat einer Menge von Individuen, die ein Individuum ausmachen, dessen Teile aber vollkommen selbständig sind. Diese Selbständigkeit der Teile ist die Ohnmacht der Pflanze«. ¹⁵⁰ Daher komme die Pflanze »noch nicht zum Fürsichsein, sondern berührt nur die Grenze der Individualität«. ¹⁵¹ Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird die Dividualität der Pflanze als ihre »offene Organisationsform« bestimmt (↑Pflanze).

Individuoid

Die Bezeichnung ›Individuoid‹ führt L. van Valen 1978 ein, um einen Organismus zu bestimmen, der sowohl freilebend als auch als Teil (Organ) eines umfassenderen Organismus (»Colonoid«) existieren kann (»Individuoids are parts of an organism which have the general structure of whole free-living individuals but which connect with each other to form a colonoid. A colonoid usually has the same genes throughout and functions as a single individual«). ¹⁵² Kolonoide Organismen, bestehend aus Individuoiden, finden sich häufig bei Pflanzen, Schleimpilzen und in einigen Tiergruppen, z.B. Hohltieren (Staatsquallen) und Moostierchen.

Für die miteinander verbundenen Tiere in einer Kolonie wird auch der ältere Ausdruck **Zooïd** verwendet. Der Terminus erscheint Mitte des 19. Jahrhunderts zuerst als Adjektiv zur Beschreibung tierähnlicher, weil im Wasser frei beweglicher Pflanzen (Leidy 1849: »zooïd plants«). ¹⁵³ T.H. Huxley, der das Wort wenig später als Substantiv einführt, versteht es ausgehend von dem Phänomen des Generationswechsels: Als ›Zooïd‹ bezeichnet er einen Organismus, der in einer Phase eines Generationswechsels auftritt und von dem anders geformten Organismus

der nächsten Phase des Generationswechsels (einem anderen Zooid) unterschieden ist. Alle Zooide eines vollständigen Zyklus einer Art bilden für Huxley ein Individuum; das Individuum, das einen Generationswechsel durchläuft, umfasst also mehrere Zooide.¹⁵⁴ Später wird der Begriff weniger mit der zeitlichen Abfolge verschieden gestalteter Organismen in einem Generationswechsel verbunden als mit dem räumlichen Nebeneinander von morphologisch differenzierten Organismen in einer Kolonie (z.B. den funktional in Nähr- und Geschlechtszooide differenzierten Hydroidpolypen).¹⁵⁵

Für H. Spencer bildet »Zooid« den Gegenbegriff zu *Zoon*. Ein *Zoon* definiert er als einen Organismus, der sich aus einer befruchteten Eizelle entwickelt, ohne dass aus der gleichen Eizelle weitere Organismen hervorgehen.¹⁵⁶ Die Individuen der Säugetiere und Vögel stellen danach meist *Zoa* dar; die Individuen, die in einen Generationswechsel integriert sind, oder solche, die aus einer asexuellen Vermehrung hervorgegangen sind, sind dagegen Zooide.

Bioid

Ein anderer verschiedentlich verwendeter Ausdruck zur Bezeichnung der Einheiten des Lebens lautet »Bioid«. Das Wort findet sich in einer Abhandlung über die Zellenlehre von P. Kronthal von 1902. Kronthal versteht unter den Bioiden die »geformten Substanzen« als die »eigentlichen Träger des Lebens in der Zelle«.¹⁵⁷ Sie bilden also diejenigen Bestandteile der Zelle, die diese zu einer lebendigen Einheit machen, in den Worten Kronthals: »diejenigen Körper, an die das Leben geknüpft ist« oder einfach »die lebendige Substanz«.¹⁵⁸

In einem anderen Kontext schlagen P. Decker und A. Speidel den Ausdruck »Bioid« Ende der 1960er Jahre als Terminus vor: Sie verwenden das Wort allgemein für offene Systeme, die zwischen verschiedenen Zuständen eines Fließgleichgewichts wechseln können (»open systems which can mutate between several steady states«).¹⁵⁹ Einfache autokatalytische chemische Reaktionen bilden für die Autoren ein Modell für Biode als Illustrationen der kybernetischen Grundstruktur von Lebewesen. Über die Fähigkeit des Wechsels von einem Zustand in einen anderen (»mutation«) wird diesen Systemen die Fähigkeit zugeschrieben, »Informationen« anzureichern und einer langfristigen Evolution zu unterliegen.

Nachweise

- 1 Leukipp (Diels/Kranz): 67A8; 14.
- 2 Aristoteles, *Physica* 232a23-25; 233b16f.
- 3 Cicero, *De finibus* 1, 17.
- 4 Alexander von Aphrodisias, In Aristotelis metaphysica commentaria 677, 24; 464, 36.
- 5 Marius Victorinus, *Explanaciones in Ciceronis Rhetoricam* (in: *Rhetores Latini Minores*, ed. K. Halm, Leipzig 1863, 153-304): 212, 5f. (1, 22).
- 6 Porphyrios, *Isagoge*: 7, 21-23.
- 7 a.a.O.: 2, 17.
- 8 Ammonios Hermeiu, In Porphyrii *Isagogen* (ed. A. Busse, Berlin 1891): 63, 17.
- 9 David, In Porphyrii *Isagogen commentarium* (ed. A. Busse, Berlin 1904): 98, 4f.
- 10 Boethius, *Commentaria in Porphyrii* (Migne, *Patrologia Latina*, Bd. 64, 71-158): 97c; vgl. Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: I, 29, 4.
- 11 Vgl. Kobusch, T. (1976). Individuum, Individualität. *Hist. Wb. Philos.* 4, 300-304.
- 12 Aristoteles, *De an.* 411b; 413b.
- 13 Vgl. Windelband, W. (1914). Einleitung in die Philosophie: 61f.
- 14 Aristoteles, *De gen. anim.* 741b.
- 15 a.a.O.: 767b.
- 16 Galen, *De usu partium corporis humani* (engl. ed. M. Tallamge May, 2 vols, Ithaca 1968): I, 67 (I, 1).
- 17 Buffon, G.L.L. (1766). *De la dégénération des animaux* (*Euvres Philosophiques*, Paris 1954, 394-413): 399.
- 18 Bichat, X. (1801). *Anatomie générale appliqué à la physiologie et à la médecine*, Bd. 1: lii.
- 19 a.a.O.: liii.
- 20 a.a.O.: liv.
- 21 ebd.
- 22 Vgl. z.B. Döderlein, L. (1902). Über die Beziehungen nahe verwandter „Thierformen“ zu einander. *Z. Morph. Anthropol.* 4, 394-442: 397ff.
- 23 Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 566.
- 24 Vgl. Ghiselin, M. (1971-72). The individual in the Darwinian revolution. *New Lit. Hist.* 3, 113-134: 122; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 486f.
- 25 Darwin, C. (1836-44). *Notebooks*. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*: 373 (D 132).
- 26 Darwin, C. (1859/69). *On the Origin of Species*: 50.
- 27 Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 415; vgl. aber Stamos, D.N. (2003). *The Species Problem. Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*: 225.
- 28 Wilson, E.O. (1988). The current state of biological diversity. In: Wilson, E.O. (ed.). *Biodiversity*, 3-18: 7.
- 29 Elsasser, W.M. (1958). *The Physical Foundation of Biology. An Analytical Study*: 159f.
- 30 Vgl. Elsasser, W.M. (1970). The role of individuality in biological theory. In: Waddington, C.H. (ed.). *Towards a Theoretical Biology*, vol. 3. *Drafts*, 137-166: 152.
- 31 Elsasser, W.M. (1975). *The Chief Abstractions of Biology*: 26.

- 32 Elsasser, W.M. (1964). Synopsis of organismic theory. *J. theor. Biol.* 7, 53-67: 63; ders. (1975): 16.
- 33 Elsasser (1975): 28.
- 34 a.a.O.: 164.
- 35 a.a.O.: 27.
- 36 Thompson, W.R. (1948). Can economic entomology be an exact science? *Canad. Entomol.* 80, 49-55: 55; vgl. Kingsland, S. (1985). *Modeling Nature*: 140.
- 37 Mayr, E. (1959). Where are we? *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 24, 1-14: 6.
- 38 Beatty, J. (1995). The evolutionary contingency thesis. In: Wolters, G. & Lennox, J. (eds.). *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences*, 45-81.
- 39 Aristoteles, *Hist. anim.* 542a25.
- 40 Galesio, G. (1816). *Teoria della riproduzione vegetale*.
- 41 Carpenter, W. (1948). On the development and metamorphosis of zoophytes. *Brit. Foreign Med. Chirurg. Rev.* 1848, 183-214; Burnett, W.I. (1854). Research on the development of viviparous aphids. *Amer. J. Sci.* 17, 62-78.
- 42 Huxley, T.H. (1852). Upon animal individuality. *Proc. Roy. Inst.*, 184-189: 188.
- 43 Pagenstecher, H.A. (1870). Die Individualität im Tierreich. *Pollichia* 28-29, 1-32: 24.
- 44 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 263; II, 26.
- 45 Haeckel, E. (1904). *Die Lebenswunder*: 172.
- 46 Spencer, H. (1864-67/98-99). *The Principles of Biology*, 2 vols.: I, 248 (§73).
- 47 Leuckart, R. (1851). Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur: 30.
- 48 a.a.O.: 11.
- 49 a.a.O.: 25; 26; 19.
- 50 Steinheil, A. (1836). De l'individualité considérée dans le règne végétal. *Soc. Hist. Nat. Strasbourg Mém.* II: 4.
- 51 Spring, F.A. (1838). Ueber die naturhistorischen Begriffe von Gattung, Art und Abart und über die Ursachen der Abartungen in den organischen Reichen.
- 52 De Candolle, A.P. de (1832). *Physiologie végétale*, 3 Bde.: II, 957f.
- 53 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Generationsfolge, Generationswechsel und Generationsteilung der Pflanze. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin* 1853, 19-122: 49.
- 54 Kützing, F.T. (1851-52). *Grundzüge der philosophischen Botanik*, 2 Bde.: II, 1.
- 55 Braun (1854): 22.
- 56 a.a.O.: 69.
- 57 a.a.O.: 30.
- 58 Pagenstecher, H.A. (1870). Die Individualität im Tierreich. *Pollichia* 28-29, 1-32: 6.
- 59 Nägeli, C. (1856). Die Individualität in der Natur mit vorzüglicher Berücksichtigung des Pflanzenreiches. *Monatschr. Wiss. Ver. Zürich* 1, 171-226: 187.
- 60 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 266.
- 61 Haeckel, E. (1878). Ueber die Individualität des Thierkörpers. *Jena. Z. Naturwiss.* 12, 1-20: 1; ders. (1904). *Die Lebenswunder*: 169.
- 62 Haeckel (1866): I, 266.
- 63 Haeckel (1904): 170f.
- 64 Hertwig, O. (1893-98/1906). *Allgemeine Biologie*: 372.
- 65 a.a.O.: 371.
- 66 a.a.O.: 372.
- 67 a.a.O.: 373ff.
- 68 Sarukhán, J. & Harper, J.L. (1973). Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61, 675-716: 677; vgl. Kays, S. & Harper, J.L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.* 62, 97-105: 97.
- 69 Janzen, D.H. (1977). What are dandelions and aphids? *Amer. Nat.* 111, 586-589.
- 70 Stout, A.B. (1929). The clon in plant life. *J. New York Bot. Garden* 30, 25-37: 33.
- 71 Davis, P.H. & Heywood, V.H. (1963) *Principles of Angiosperm Taxonomy*: 345.
- 72 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 258f.
- 73 a.a.O.: 258.
- 74 ebd.
- 75 Fagerström, T., Briscoe, D.A. & Sunnucks, P. (1998). Evolution of mitotic cell-lineages in multicellular organisms. *Trends Ecol. Evol.* 13, 117-120: 120.
- 76 Goethe, J.W. von (1807). *Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet* (LA, Bd. I, 9, 6-10): 8.
- 77 Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (in: *Vier Reden über Leben und Kranksein*, Berlin 1862, 35-76): 45.
- 78 a.a.O.: 71.
- 79 Nachweise für Tab. 120: Boethius, *Commentaria in Porphyrium* (Migne, *Patrologia Latina*, Bd. 64, 71-158): 97c; Huxley, T.H. (1852). Upon animal individuality. *Proc. Roy. Inst.*, 184-189: 188; Virchow, R. (1859). *Atome und Individuen* (in: *Vier Reden über Leben und Kranksein*, Berlin 1862, 35-76): 45; Hertwig, O. (1893-98/1906). *Allgemeine Biologie*: 371; Le Dantec, F. (1896/1908). *Théorie nouvelle de la vie*; Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice* (Paris 1948): 129; Huxley, J. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 25; Fitting, H. (1917). Die Pflanze als lebender Organismus: 10; Harms, J.W. (1924). Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens: 3; Russell, E.S. (1930). The Interpretation of Development and Heredity. A Study in Biological Method: 166; Natzmer, G. von (1935-36). Individualität und Individualitätsstufen im Organismenreich. *Z. ges. Naturwiss.* 1, 305-316: 305; Buddensiek, F. (2006). Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge: 279.
- 80 Driesch, H. (1909). *Philosophie des Organischen*, 2 Bde.: II, 320f.
- 81 Kampen, P.N. van (1917). Het individu in het dierenrijk: 26.
- 82 Buytendijk, F.J.J. (1922). Individualiteit.
- 83 Natzmer, G. von (1935-36). Individualität und Individualitätsstufen im Organismenreich. *Z. ges. Naturwiss.* 1, 305-316: 305.
- 84 Harms, J.W. (1924). Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens: 3.

- 85 Le Dantec, F. (1896/1908). *Théorie nouvelle de la vie*.
- 86 Rickert, H. (1896-1902/1929). *Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften*: 317.
- 87 Fitting, H. (1917). *Die Pflanze als lebender Organismus*: 10.
- 88 Wandschneider, D. (1988). Kants Problem der Realisierungsbedingungen organischer Zweckmäßigkeit und seine systemtheoretische Auflösung. *Z. allg. Wissenschaftstheor.* 19, 86-102: 95.
- 89 Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M 1986): II, 497 (§366).
- 90 Bergson, H. (1907). *L'Évolution créatrice* (dt. Schöpferische Erkenntnis, Jena 1921): 20.
- 91 Bertalanffy, L. von (1949). *Das biologische Weltbild*: 57.
- 92 Huxley, J. (1912). *The Individual in the Animal Kingdom*: 28.
- 93 a.a.O.: 10-12.
- 94 a.a.O.: 10.
- 95 a.a.O.: 9; vgl. Hull, D.L. (1992). Individual. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 180-187: 181.
- 96 Oken, L. (1810). *Lehrbuch der Naturphilosophie*, 3 Bde., Bd. 2: 13 (Nr. 832).
- 97 Huxley (1912): 25.
- 98 ebd.
- 99 Russell, E.S. (1930). *The Interpretation of Development and Heredity. A Study in Biological Method*: 166.
- 100 Williams, R.J. (1956). *Biochemical Individuality*: 3.
- 101 Forster, G. [1781]. *Ein Blick in das Ganze der Natur* (Kleine Schriften, Theil 3, Leipzig 1794, 311-354): 336.
- 102 Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 106.
- 103 Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice* (dt. Schöpferische Erkenntnis, Jena 1921): 29.
- 104 Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice* (Paris 1948): 129.
- 105 Nägeli, C. von (1884). *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*: 275.
- 106 Buss, L. (1987). *The Evolution of Individuality*: 31.
- 107 Michod, R.E. & Nedelcu, A.M. (2003). On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. *Integrative and Comparative Biology* 43, 64-73: 64.
- 108 Vgl. Michod, R.E. (1997). Evolution of the individual. *Amer. Nat.* 150, S5-S21; ders. (1997). Cooperation and conflict in the evolution of individuality, I. Multilevel selection of the organism. *Amer. Nat.* 149, 607-645; ders. (1999). Darwinian Dynamics. *Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*.
- 109 Michod, R.E. & Roze, D. (1997). Transitions in individuality. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 264, 853-857; vgl. Michod & Nedelcu (2003).
- 110 Michod, R.E. (2005). On the transfer of fitness from the cell to the multicellular organism. *Biol. Philos.* 20, 967-987: 988.
- 111 Vgl. Scharck, M. (2005). *Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie*; Jansen, L. (2008). Kategorien: Die *top level* Ontologie. In: ders. & Smith, B. (2008). *Biomedizinische Ontologie*, 85-112.
- 112 Johnson, W. (1921). *Logic*, part 1: 199.
- 113 Lewis, D.K. (1986). On the Plurality of Worlds: 202.
- 114 Vgl. Runggaldier, E. & Kanzian, C. (1998). *Grundprobleme der Analytischen Ontologie*: 99; 155.
- 115 Darauf wies mich Ulrich Hentschke hin.
- 116 Kripke, S.A. (1972/80). *Naming and Necessity* (dt. Frankfurt/M. 1993): 59.
- 117 Hartmann, E. von (1869/90). *Philosophie des Unbewußten*, Bd. 2: 126; 147 (Kap. C, VI).
- 118 a.a.O.: 127.
- 119 Vgl. Wilson, J. (1999). *Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entities*.
- 120 Santelices, B. (1999). How many kinds of individuals are there? *Trends Ecol. Evol.* 14, 152-155.
- 121 Wilson (1999): 60.
- 122 Lewin, K. (1922). *Der Begriff der Genese in Physik, Biologie und Entwicklungsgeschichte*: 10; vgl. Becker, M. (1998). Zum Begriff der Genidentität. Eine Untersuchung der wissenschaftstheoretischen Schriften von Kurt Lewin.
- 123 Lewin (1922): 18.
- 124 Gould, S.J. & Lloyd, E.A. (1999). Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 96 (21), 11904-11909: 11905.
- 125 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. *Physiol. Rev.* 32, 403-430: 424.
- 126 Böckle, F. (1968). Diskussionsbeitrag. In: Kepp, R. & Köster, H. (Hg.). *Empfängnisverhütung aus Verantwortung*: 41.
- 127 a.a.O.: 48.
- 128 Kühnemann, E. (1899). *Grundlehren der Philosophie. Studien über Vorsokratiker, Sokrates und Plato*: 177.
- 129 a.a.O.: 224.
- 130 a.a.O.: 207.
- 131 Oppenheimer, F. (1922-26). *System der Soziologie*, 3 Bde.: I, 245; vgl. Hintze, O. (1964/82). *Soziologie und Geschichte. Gesammelte Abhandlungen zur Soziologie, Politik und Theorie der Geschichte*: 246.
- 132 Ford, N.M. (1988). When did I Begin? Conception of the Human Individual in History, Philosophy and Science; Smith, B. & Brogaard, B. (2003). Sixteen days. *J. Med. Philos.* 28, 45-78.
- 133 Quante, M. (2002). *Personales Leben und menschlicher Tod. Personale Identität als Prinzip der biomedizinischen Ethik*: 63f.; Knell, S. & Weber, M. (2009). *Menschliches Leben*: 24.
- 134 Vgl. OED.
- 135 Novalis (1798-99). *Das allgemeine Brouillon* (Schriften, Bd. 3, hg. v. R. Samuel, Stuttgart 1983, 207-478): 451 (Nr. 952).
- 136 Braun, A. (1854). *Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species*: 33; vgl. Troll, W. (1948/73). *Allgemeine Botanik*: 29; Ingensiep, H.W. (2001). *Geschichte der Pflanzenseele*: 547.
- 137 Nietzsche, F. (1878). *Menschliches, Allzumenschliches I* (KSA, Bd. 2, 9-366): 76.

- 138** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 220.
- 139** Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 55.
- 140** Aristoteles, De an. 411b; 413b.
- 141** Theophrast, *Historia plantarum*: 1.1.2.
- 142** Vgl. Arber, A. (1950). The Natural Philosophy of Plant Form.
- 143** Malpighi, M. (1675). *Anatome plantarum*.
- 144** Bradley, R. (1721). A Philosophical Account of the Works of Nature; vgl. White, J. (1979). The plant as a meta-population. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145: 112.
- 145** Dahlberg, N.E. (1755). *Metamorphosis plantarum*; vgl. Guédès, M. (1969). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale: Des origines à Goethe et Batsch. *Rev. Hist. Sci. Appl.* 22, 323-363.
- 146** Goethe, J.W. (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären (LA, Bd. I, 9, 23-61): 49; vgl. Arber, A. (1946). Goethe's botany. *Chron. Bot.* 10 (2), 63-126.
- 147** Goethe, J.W. (ca. 1788). Gesetze der Pflanzenbildung (LA, Bd. I, 10, 55-63): 59.
- 148** Darwin, E. (1800). *Phytologia; or the Philosophy of Agriculture and Gardening*: 1.
- 149** Darwin, C. (1839/45). The Voyage of the Beagle: 193.
- 150** Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 385.
- 151** Hegel, G.W.F. (1807/31). *Phänomenologie des Geistes* (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M 1986): 190.
- 152** Valen, L. van (1978). Arborescent animals and other colonoids. *Nature* 276, 318.
- 153** Leidy, J. (1849). On the intimate structure and history of the articular cartilages. *Amer. J. Med. Sci.* 34, 277-294: 287; auch in: *New York Journal of Medicine* 3 (1849), 112-116: 114.
- 154** Huxley, T.H. (1851). Report on the researches of Prof. Müller into the anatomy and development of the Echinoderms. *Ann. Nat. Hist.* 8, 1-19: 15; ders. (1852). Upon animal individuality. *Proc. Roy. Inst.*, 184-189: 189.
- 155** Rolleston, G. (1870). *Forms of Animal Life*: lxxxvi; Jones, T.R. (1841/71). *A General Outline of the Animal Kingdom and Manual of Comparative Anatomy*: 98 (nach OED 1989).
- 156** Spencer, H. (1864/98). *Principles of Biology*, vol. 1: 248 (§73).
- 157** Kronthal, P. (1902). Von der Nervenzelle und der Zelle im Allgemeinen: 72.
- 158** a.a.O.: 98.
- 159** Decker, P. & Speidel, A. (1972). Open systems which can mutate between several steady states ("bioids") and a possible prebiological role of the autocatalytic condensation of formaldehyde. *Z. Naturforsch.* 27b, 257-262; vgl. Decker, P. (1970). 6th FEBS Meeting, Madrid 1969, Abstracts Volume: 146.

Literatur

- Haering, T.L. (1926). Über Individualität in Natur- und Geisteswelt.
- Wilson, J. (1999). Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entities.
- Santelices, B. (1999). How many kinds of individuals are there? *Trends Ecol. Evol.* 14, 152-155.

Information

Das Substantiv geht auf das lateinische ›informatio‹ »Bildung, Gestaltung« zurück und findet sich seit dem 16. Jahrhundert mit der Bedeutung »Auskunft, Belehrung« in der deutschen Sprache. Bereits im klassischen Latein weist das Wort seine übertragene Bedeutung auf, in der es nicht mehr auf die Formung von Materiellem bezogen ist, sondern auf die Bedeutung von Wörtern. So spricht Cicero von der ›informatio‹, wenn es um die Klärung des Gehalts eines Wortes und dessen Unterrichtung geht.¹ In der Scholastik gewinnt der Ausdruck die allgemeinere Bedeutung der Gestaltung eines Materiellen durch seine Form, wobei damit sowohl der Prozess der Gestaltung als auch sein Resultat bezeichnet wird. In diesem Sinne verwendet Thomas von Aquin den Ausdruck für den Prozess einer allgemeinen Formgebung oder speziell für die Formung der Vernunft.² Im 16. Jahrhundert bezeichnen J.L. Vives und später J. Huarte de San Juan die angeborenen Formen, aufgrund derer die Wirklichkeit der Dinge erkannt werden kann, als ›informationes‹.³ F. Suárez schreibt Ende des 16. Jahrhunderts der Seele jedes Lebewesens eine besondere *Informationskraft* (›vis informativa‹) zu: Es sei eine Leistung der Seele, das Materielle des Körpers auf natürliche Weise zu informieren (›naturaliter informare‹).⁴ Eine engere Bedeutung des Informationsbegriffs findet sich bei R. Descartes, insofern er ihn auf die Formung des Mentalen durch die in der Wahrnehmung veränderten Teile des Gehirns bezieht.⁵

20. Jh.: Informationstheorie

Nachdem die Information in den 1920er Jahren von R.A. Fisher als besondere statistische Größe definiert wird⁶ und bereits Ende der 20er Jahre eine physikalische (nicht-psychologisch-semantische) Definition des Konzepts im Nachrichtentechnischen Zusammenhang vorgeschlagen wird (von R.V.L. Hartley)⁷, entwickelt sich der Begriff zu einem zentralen theoretischen Konzept in der seit Mitte des 20. Jahrhunderts sich etablierenden *Informationstheorie*. Hier wird ›Information‹ als eine mathematisch bestimmte Quantität verstanden, die ein Maß für die Freiheit zur Auswahl eines Zeichens aus einer Menge bezeichnet. N. Wiener identifiziert den Informationsgehalt 1948 mit dem negativen Wert der Entropie.⁸

Eine Information ist eine Struktur mit einem Bedeutungsgehalt, die in einem kausalen Prozess nach festen Regeln (einem Code) in eine andere Struktur umgewandelt wird.

Entwicklungsprogramm (van Cleave 1932) 189
genetischer Code (Schrödinger 1944) 190
Information (Ephrussi et al. 1953) 181
Tripletcode (Brenner 1957) 190
genetisches Programm (Upton 1960) 189
Codon (Crick 1963) 190

In dem grundlegenden Werk zur Informationstheorie, das C.E. Shannon im Wesentlichen 1940 verfasst, das aber erst 1948-49 mit Kommentaren von W. Weaver versehen erscheint⁹, wird die Information als rein syntaktisch bestimmte Größe eingeführt, die nichts mit der Bedeutung eines Zeichens zu tun habe. Es gehe allein um das »technische Problem« der Genauigkeit der Symbolübermittlung, und nicht um die Bedeutungsebene, wie es heißt.¹⁰ Der Informationswert eines Zeichens ist danach umso größer, je unwahrscheinlicher sein Auftreten ist. Nach der bekannten Anschauung Wieners stellt die Information eine dritte Seinsform neben Materie und Energie dar: »Information is information, not matter or energy«.¹¹ Seit Ende der 1950er Jahre wird die Information, gerade in ihren biologischen Bezügen, mit Aristoteles' Begriff der Formursache in Verbindung gebracht.¹² G. Bateson bestimmt eine Information allgemein als einen »Unterschied, der einen Unterschied ausmacht«¹³ – insofern damit die Wirkung eines Unterschieds betont wird, liegt in dieser Bestimmung implizit bereits eine *funktionale* Konzipierung des Informationsbegriffs (s.u.).

Biologischer Informationsbegriff

Seit den 1950er Jahren erscheint der Begriff der Information in der Biologie in einer Vielzahl von Bedeutungen.¹⁴ Nach den geläufigen Verwendungen bezeichnet er eine Relation zwischen zwei Entitäten (›etwas ist Information für etwas anderes‹), wobei die Relation meist entweder in einer kausalen Beeinflussung bzw. *Determination* (im Fall von Vererbungs- und Entwicklungsprozessen) oder in einer *Repräsentation* (im Fall der Kommunikation zwischen Individuen oder der neuronalen Abbildung von Zuständen der Umwelt) besteht (vgl. Tab. 125). Es sind also primär zwei biologische Kontexte, in denen der Informationsbegriff eine zentrale Rolle spielt: die Vererbung (in der Merkmalstransmission und Morphogenese) und die Organismus-Umwelt-Beziehung (in der Wahrnehmung und Kommunikation). Als Information wird dabei die Struktur oder Konfiguration eines Gegenstandes (z.B. eines Gens oder eines wahrgenommenen Dings) verstanden, die nach einfachen oder zumindest systematisch angewandten Regeln in eine andere Struktur (z.B. ein

phänotypisches Merkmal oder ein neuronales Aktivitätsmuster) umgewandelt wird.

In beiden Kontexten erscheint der Ausdruck »Information« offenbar erstmals 1953. J.C. Eccles vergleicht in diesem Jahr das Nervensystem mit einem Telefonnetz, in dem Signale weitergeleitet werden¹⁵ und wendet die Bezeichnung damit auf neurophysiologische Prozesse an: »all »information« is conveyed in the nervous system in the form of coded arrangements of nerve impulses«¹⁶.

Der Informationsbegriff der Genetik

Auch in der Genetik ist der Ausdruck »Information« seit 1953 in Verwendung. In diesem Jahr erscheint ein Sammelband, der aus einer von dem Biophysiker H. Quastler im Vorjahr organisierten Konferenz über den »Gebrauch der Informationstheorie in der Biologie« hervorgegangen ist.¹⁷ Quastler verwendet den Begriff dabei im Sinne Shannons als Maß für die Redundanz der Struktur biologischer Makromoleküle. Über den Informationsbegriff will Quastler ein Maß für die Spezifität der Moleküle bestimmen, ohne dabei ihre genaue materielle Konstitution zu berücksichtigen.¹⁸ Es geht dabei also im Sinne Shannons um den nicht-semantischen Ordnungsaspekt von hoch repetitiven Strukturen; die biologische Bedeutung der Strukturen spielt dabei ausdrücklich keine Rolle (»»information« [...] has nothing to do with meaning«¹⁹). Auf das Problem der genetischen Kodierung wendet Quastler seinen Informationsbegriff nicht an, und er gesteht später, der Gebrauch seines Informationsbegriffs in der Biologie habe noch nicht viele Ergebnisse erbracht (1958: »its application to the study of living things has not produced many results so far«).²⁰

Anders sieht es dagegen mit dem semantischen Informationsbegriff aus, der sich auf die Kodierung

der Aminosäuresequenz der Proteine durch die Basensequenz der DNA bezieht. In einer kurzen Notiz von B. Ephrussi, U. Leopold, J.D. Watson und J.J. Weigle aus dem Jahr 1953 wird der Informationsbegriff vorgeschlagen, um die genetischen Verhältnisse zu charakterisieren, bei denen eine Beeinflussung der Eigenschaften eines Organismus durch einen anderen erfolgt, ohne dass notwendigerweise eine Übertragung von materiellen Substanzen vorliegt (»the term »interbacterial information« [...] does not imply necessarily the transfer of material substances, and recognize the possible future importance of cybernetics at the bacterial level«).²¹

Im gleichen Jahr sprechen auch J.D. Watson und F. Crick, die in diesem Jahr das Doppelhelixmodell der DNA vorschlagen, von den Bausteinen der Gene als den Trägern der *genetischen Information*. Es erscheint ihnen wahrscheinlich, dass die genaue Basensequenz der DNA der Code ist, der die genetische Information trägt (»that the precise sequence of the bases is the code which carries the genetical information«).²² Diese informationstheoretische Vorstellung begleitet auch die Entdeckung des Determinationszusammenhangs zwischen den organischen Basen der DNA und den Aminosäuren der Proteine. 1958 überträgt Crick den Begriff der Information ausdrücklich auf die Spezifizierung der Aminosäuresequenz eines Proteins: »By information I mean the specification of the amino acid sequence of a protein«.²³

Aufgrund seiner Einbettung in die funktionalen Kontexte der Vererbung und Entwicklung ist der genetische Informationsbegriff anders als der informationstheoretische kein rein syntaktisches Konzept, sondern ist bezogen auf das *Funktionieren* eines Organismus. Eine genetische Information hat also eine *Bedeutung* oder einen *Sinn* für den Organismus. M.

		Determinations- bzw. Repräsentationsrichtung	
		Von innen nach außen (»Innenperspektive«)	Von außen nach innen (»Außenperspektive«)
Form der Relation	kausaler Einfluss in der Entwicklung (zeitliche Abbildung)	<i>Innendetermination</i> z.B. Gene als Informationsträger in der Entwicklung	<i>Außendetermination</i> z.B. Umweltfaktoren als Informationsträger in der Entwicklung
	Repräsentation (räumliche Abbildung)	<i>Innenrepräsentation</i> z.B. Signale zur Kommunikation zwischen Individuen	<i>Außenrepräsentation</i> z.B. Repräsentation der Umwelt in einem neuronalen System

Tab. 125. Kreuztabelle zur Unterscheidung von vier Formen der Information in der Biologie. Eine Information besteht in allen vier Formen übereinstimmend in der Relation von zwei Entitäten, wobei die Relation entweder eine kausale Beeinflussung oder eine Repräsentation darstellt.

Polanyi spricht 1969 von der »semantischen Relation« zwischen der genetischen und der organismischen Ebene; letztere verleihe der ersteren eine »Bedeutung«.²⁴ Der genetische Informationsbegriff ist also ein *semantisches* Konzept.

»Spezifität«, »Determination« und »Botschaft«

Der Vorläufer des genetischen Informationsbegriffs bis in die 1940er Jahre ist das aus der Immunologie entlehnte Konzept der *Spezifität*. Gene werden als ebenso spezifisch für ihre Produkte angesehen, wie die Antigene für ihre Antikörper.²⁵ Dass es bei der Vererbung auf die Spezifität der in der Fortpflanzung weitergegebenen Strukturen ankommt, wird bereits seit den 1870er Jahren behauptet. G. Jaeger spricht 1876 von der »spezifischen Beschaffenheit des Keimprotoplasmas«, die für eine Differenzierung des Keims in der Entwicklung verantwortlich ist.²⁶ Und bei A. Weismann heißt es 1885: »Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von spezifischer Molekularstruktur.«²⁷ Die Einheiten der Übertragung bezeichnet Weismann als *Determinanten* (↑Gen) und bestimmt sie als »diejenigen lebendigen Theile des Keimes, deren Anwesenheit es bedingt, dass im Laufe der normalen Entwicklung ein bestimmtes Organ von bestimmter Beschaffenheit auftritt.«²⁸ Weismann stellt sich die Determinanten bereits als vereinzelt und unabhängig voneinander vererbt vor. Sie bilden die Teile des Keims, die den Teilen des fertigen Organismus entsprechen. Wenig später macht auch L. Bard die *zelluläre Spezifität* (»spécificité cellulaire«), deren Entstehung er in Zellenstammbäumen zu rekonstruieren vorschlägt, für die organischen Entwicklungsvorgänge verantwortlich.²⁹

Über das Moment der Spezifität hinaus gehört zum Diskurs der Information ein performatives Element, das in Ausdrücken wie »Vorschrift«, »Übertragung« und »Ausführung« zum Ausdruck kommt. Der Ausdruck »Information« trägt damit auch handlungstheoretische Konnotationen, die im Sinne einer Instruktion oder Anweisung zu verstehen sind. Das informationstechnische Vokabular von »Botschaft« und »Übertragung« etabliert sich zunächst in Versuchen zur Transformation von Bakterien eines Stammes unter dem Einfluss von solchen eines anderen (die *PaJaMo*-Experimente von A. Pardee, F. Jacob und J. Monod). Es lässt sich dabei ein Übergang der Beschreibung in Ausdrücken wie »Expression« und »Determination«³⁰ zu »Sender« und »Botschaft« feststellen³¹. In diesem Zusammenhang ist die Rede von »Botschaft« noch in den Kontext genetischer Regulation und Steuerung eingebunden (Pardee, Jacob &

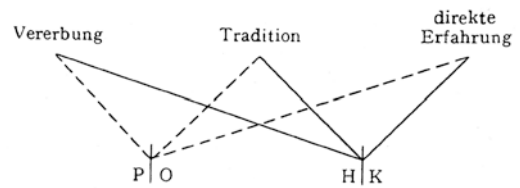


Abb. 217. Drei Wege der biologischen »Informationsgewinnung« für einen Organismus: Vererbung, Tradition und direkte Erfahrung. Allein die Vererbung ist ein Vorgang, der sich auf phylogenetischer Ebene (P) bewegt; Tradition und direkte Erfahrung sind dagegen Wege der ontogenetischen Informationsgewinnung (O). Vererbung und Tradition kommen aber darin überein, auf einem Kopiermechanismus zu beruhen und »historische Reste« der Vorgängerstrukturen (des »Informationsspeichers«) zu enthalten. Bei ihnen lassen sich daher Homologien (H) nachweisen, während bei der direkten Erfahrung eine Homologisierung nicht möglich ist, sondern Ähnlichkeiten als Analogien oder Konvergenzen anzusehen sind (K) (aus Wickler, W. (1965). Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. *Naturwiss.* 52, 441-444: 442; vgl. ders. (1967). *Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik*. In: Heberer, G. (Hg.). *Die Evolution der Organismen*, Bd. 1, 420-508: 429).

Monod 1959: »specific cytoplasmic messenger«³²). Wenig später wird der Begriff der »Botschaft« (engl. »messenger«) aber von F. Jacob und anderen auch für eine Substanz verwendet, die zwischen der Konfiguration der DNA und der Proteine vermittelt (Brenner, Jacob & Meselson 1961: »a special type of RNA molecule, or »messenger RNA«, [...] which brings genetic information from genes to non-specialized ribosomes«³³; ↑Gen) – damit ist der allgemeine Begriff der Botschaft gewonnen, der es insgesamt erlaubt, den Übergang von der Basensequenz der DNA zur Aminosäuresequenz der Proteine als eine Informationsübertragung zu beschreiben.

Information und Kommunikation

Von sprachwissenschaftlicher Seite wird die Verwendung linguistischer Begrifflichkeit zur Beschreibung genetischer Prozesse z.T. sehr positiv aufgenommen. Geradezu enthusiastisch fällt die Rezeption bei R. Jakobson aus, der im September 1967 mit den Genetikern F. Jacob und P. L'Héritier sowie dem Anthropologen C. Lévi-Strauss darüber eine berühmte im Fernsehen übertragene Diskussion führt.³⁴ Jakobson sieht viele Parallelen zwischen den Strukturen auf genetischer Ebene und der Sprache des Menschen: die Linearität der Zeichen, die Kolinearität des Kodierens und Dekodierens, die Kontextabhängigkeit der Zeichen und v.a. die hierarchische zweifache

Gliederung in eine Strukturebene mit bloß distinktiven, bedeutungsfreien Elementen (die Buchstaben oder Phoneme der Sprache bzw. Basen der Gene) und die Bedeutungsebene mit semantischen Einheiten (die Wörter der Sprache bzw. die Triplets der genetischen Basen).³⁵ Von anderer Seite wird besonders die »Übersetzung« einer Struktur in eine andere nach einfachen Regeln (dem genetischen Code; s.u.), die (chemisch gesehen) »zufällig« und »arbiträr« sind, als Parallele zwischen genetischen und linguistischen Verhältnissen gesehen – so dass die Gene als *Symbole* gelten können.³⁶ Auch in anderer Hinsicht wird eine Analogie zwischen den menschlichen Sprachen und der Wirksamkeit der Gene im Körper gesehen. So ist J. Maynard Smith im Jahr 2000 der Auffassung, dass der Gebrauch des Informationsbegriffs in der Biolo-

gie die Zuschreibung einer *Intentionalität* beinhalte, insofern sowohl die Zeichen als auch die Reaktionen auf sie das Ergebnis einer Selektion seien.³⁷ Als Produkte der Selektion seien die Gene so geformt, dass sie auf eine bestimmte Wirkung zielen.

F. Jacob, der zu den Begründern der linguistischen Terminologie in der Genetik gehört, rechtfertigt in seinen frühen Äußerungen in den 1960er Jahren die Analogisierung von genetischen Prozessen mit den Sprachen des Menschen damit, dass es ein »System der Kommunikation auf allen Stufen der Biologie« gebe.³⁸ Unter der »genetischen Information« versteht Jacob »die Gesamtheit der charakteristischen Merkmale eines Individuums«, die »in das Chromosom eingetragen ist«.³⁹ Die Parallele zur Sprache der Gene sieht Jacob in der Struktur des Zeichensystems:

1. »Bezeichnung« versus »Bedeutung«

Die Struktur des genetischen Materials bestimmt in deterministischer Weise die Struktur der Proteine; es liegt damit ein Verhältnis der eindeutigen *Kodierung* oder *Bezeichnung* vor, das linguistisch als *Homonymie* gefasst werden kann. Für sprachliche Verständigung ist dagegen die *Vieldeutigkeit* (Polysemie) der Ausdrücke kennzeichnend; Sprache determiniert nicht ein Verständnis, sondern besteht aus Wörtern, die unterschiedliche Vorstellungen auslösen können und damit stets eine Vielfalt von *Bedeutungen* tragen.

2. Materielles versus geistiges Endprodukt

Erfolgreiche genetische Informationsverarbeitung resultiert in einer materiellen Struktur. Erfolgreiche sprachliche Kommunikation hat dagegen ein flüchtiges und unterschiedlich materiell verkörpertes geistiges Endprodukt zum Ergebnis (eine *Vorstellung*).

3. Parallele und selektive versus lineare Verarbeitung

Die genetischen Botschaften sind zwar auf der DNA als lineare Sequenz angeordnet, sie werden aber in einer Zelle nicht linear verarbeitet, sondern stets an verschiedenen Orten parallel und hochselektiv, insofern nur ein Bruchteil der in jeder Zelle vorhandenen genetischen Information jeweils verwertet und exprimiert wird. Sprachliche Verständigung vollzieht sich dagegen in ausgeprägter Weise linear, sowohl auf Seiten des Senders als auch des Empfängers; sie wird also in linearer Weise produziert und rezipiert.

4. Programm versus Text

Genetische Information hat die Form eines Programms, das durch eindeutige Determinationen gekennzeichnet ist. Für sprachliche Verständigung ist dagegen die Wie-

derholung, Paraphrase und Erläuterung typisch, die u.a. wegen der Polysemie der sprachlichen Zeichen notwendig ist.

5. Räumliche versus abstrakte Verarbeitung

Genetische Informationsverarbeitung vollzieht sich durch den unmittelbaren Kontakt räumlicher Strukturen, die über sich berührende Oberflächen oder molekulare Kräfte vermittelt sind. Sprachliche Kommunikation wird dagegen über abstrakte Verarbeitungsschritte vermittelt, die mehrfach das Medium wechseln können; eine sprachliche Botschaft kann sowohl als optisches, taktilen oder akustisches Zeichen materiell verkörpert als auch als begriffliche Bestimmung im Raum abstrakter Relationen vorliegen.

6. Gradienten versus Polaritäten

Genetische Informationsverarbeitung ist in hohem Maße kontextsensitiv und kann sich in kontinuierlich variierenden Graden vollziehen, etwa unter dem Einfluss eines Stoffgradienten. Für sprachliche Verständigung ist dagegen ein Denken in Polaritäten und diskreten Unterscheidungen kennzeichnend. Es besteht hier aber kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied zwischen den beiden Formen der Informationsverarbeitung.

7. Replikation versus Kreativität

Die genetische Informationsverarbeitung erfolgt in einem klar umrissenen funktionalen Rahmen und hat stets die Replikation von Strukturen zum Ziel. Der Umgang mit sprachlichen Zeichen eröffnet dagegen einen Raum unbegrenzter Kreativität, in dem etwas gegen die Intention eines Senders verstanden werden kann und etwas erfunden werden kann, was außerhalb der Sprache niemals existiert hat und auch niemals existieren kann.

Tab. 126. Sieben Unterschiede zwischen genetischer und sprachlicher Informationsverarbeitung (leicht verändert nach Raible, W. (1993). *Sprachliche Texte – genetische Texte. Sprachwissenschaft und molekulare Genetik. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss., philos.-hist. Klass.* 1993, 1-66: 49-55).

»In beiden Fällen handelt es sich um Einheiten, die, für sich genommen, absolut ohne Bedeutung sind, die aber in bestimmten Anordnungen eine Bedeutung annehmen, sei es die Bedeutung der Worte in der Sprache, sei es eine Bedeutung im biologischen Sinne, das heißt eine solche, in der sich die Funktionen ausdrücken, die in der chemischen, genetischen Nachricht enthalten, geschrieben sind.«⁴⁰ Außerdem sieht Jacob eine Rechtfertigung der linguistischen Beschreibung zellulärer Vorgänge darin, dass Zellen und Organismen hoch integrierte Systeme sind, in denen »ein Kommunikationssystem zwischen den verschiedenen Molekülen existiert; das bewirkt, daß die Moleküle in jedem Augenblick benachrichtigt werden, was rund um sie vorgeht.«⁴¹ Später geht Jacob allerdings auf Distanz zu dieser Analogie. In der Genetik gebe es streng genommen keinen Sender, keinen Empfänger und keine Botschaft, niemand habe je eine genetische Botschaft geschrieben (»personne ne l'a jamais écrit«).⁴² Statt Botschaften gebe es vielmehr nur Strukturen, die in einem gewissen kausalen Verhältnis zueinander stünden.

Im Rahmen des Modells eines Kommunikationsvorgangs kann die Information als der Inhalt einer übermittelten Nachricht gelten. Die Information bildet damit ein Drittes gegenüber dem Sender und dem Empfänger. Die Unterschiedenheit zwischen der Information und dem Sender bzw. Empfänger bedingt die mögliche Falschheit der Information, sie kann eine *Täuschung* bzw. einen *Irrtum* darstellen – zwei Aspekte, die konstitutiv für Kommunikationsprozesse sind. Dieses dreigliedrige Verhältnis der Kommunikation ist nicht auf direkte Weise in die Genetik zu übersetzen, denn genetische Beziehungen sind Beziehungen zwischen einzelnen Molekülen und Molekülklassen. Die doppelte Ebene zwischen Sender/Empfänger und Nachricht besteht hier nicht: Weder der Sender noch der Empfänger können zu der Information der Nachricht auf Distanz gehen und diese bewerten. In direkter kausaler Beschreibung liegen in der Genetik lediglich Regelmäßigkeiten der Wirkung ausgehend von einer Sequenz der Speicherform (Basensequenz der Nukleinsäuren) zu einer Sequenz der Wirkungsform (Aminosäuresequenz der Proteine) von chemischen Bausteinen der Lebewesen vor. Das Vorliegen der Regelmäßigkeit enthält die Möglichkeit von Abweichungen (so wie die Kreisbahn eines Planeten um eine Sonne durch andere Planeten verändert werden kann). Die Bildung einer Aminosäuresequenz ausgehend von einer Basensequenz der DNA kann aber nicht »falsch« sein, sondern sie kann nur von den üblichen Übersetzungsregeln abweichen – und ist damit in der Regel dysfunktional.

Es ist also zwar nicht die wahr/falsch-Differenz, die auf genetischer Ebene Anwendung findet, sehr wohl aber die Differenz von funktional/dysfunktional. Es besteht damit eine besondere Verbindung zwischen dem biologischen Informations- und dem Funktionsbegriff (s.u.). Ausdruck findet diese Verbindung auch darin, dass in der genetischen Replikation und Transkription – im Unterschied zu rein kausal beschriebenen Verhältnissen der Interaktion – Mechanismen vorliegen können, die Abweichungen von dem normalen und funktionalen Übersetzungscode korrigieren (»proofreading«). Für Maynard Smith ist es allein aufgrund der durch die vergangene Selektion erzeugten Intentionalität der Gene gerechtfertigt, von *Fehlern* und *Fehlrepräsentationen* der Gene zu sprechen.⁴³ In einer rein kausalen Perspektive macht diese Zuschreibung dagegen keinen Sinn.⁴⁴

Es spricht also einiges dafür, die seit den 1950er Jahren in der Biologie fest etablierte Analyse genetischer Prozesse mittels des Informationskonzeptes zu verteidigen. In der Genetik wird die Kontraktion und Expansion eines organisierten Systems in der Generationenfolge als Weitergabe und Übersetzung von Information beschrieben. Naheliegend ist diese Beschreibung für die Organismen, wie wir sie kennen, weil die Vererbung mit einer »Kodierung« einhergeht, einer gesetzmäßigen »Übersetzung« der Struktur von Molekülen einer Klasse (DNA oder RNA) in solche einer anderen (Proteine). Nicht jede denkbare Vererbung muss aber eine solche Kodierung beinhalten. Denkbar ist auch ein direktes Kopieren der physiologisch wirksamen Strukturen ohne den Umweg einer Übersetzung in andere Strukturen (also eine Biologie ohne Genotyp/Phänotyp-Unterscheidung). Es ist fraglich, ob der Informationsbegriff in einer solchen Art der Vererbung immer noch zentral wäre.⁴⁵

Hinterfragt wird die Berechtigung des Informationsbegriffs auch vor dem Hintergrund des Zurückdrängens des Genzentrismus in dem anbrechenden Zeitalter der »Postgenomik« (↑Gen). Wenn die organische Morphogenese nicht allein unter der Leitung der Gene erfolgt, sondern vielmehr die Gene erst im Rahmen eines bestimmten zellulären Kontextes wirksam werden (und erst in einem jeweiligen Kontext überhaupt als Einheiten definierbar sind), dann kann ihre Struktur auch nicht mehr in allen Fällen als determinierender Informationsspeicher verstanden werden. Der Genetiker G.S. Stent bemerkt dies bereits 1977, indem er die Anwendung des Informationsbegriffs auf die Beschreibung der Kodierung der Aminosäuresequenz der Proteine durch die Basensequenz der Nukleinsäuren beschränken möchte. Der Begriff sei aber nicht mehr nützlich, wenn es um die

Analyse der epigenetischen Relationen geht; so würde bereits die Faltung eines Proteins zu der physiologisch wirksamen Struktur nicht mehr durch die Gene geleitet, sondern den zellulären Kontext.⁴⁶

Wissenschaftstheoretische Diskussionen

Bis in die Gegenwart gibt die Verwendung des Informationsbegriffs in der Genetik Anlass für wissenschaftstheoretische Diskussionen.⁴⁷ Strittig ist dabei in erster Linie die Frage, ob die Rede von Informationen die Annahme einer (bewussten) Kommunikationsabsicht einschließt. Das Spektrum der Positionen reicht von einer Verteidigung des Konzepts, u.a. mittels des Nachweises von tatsächlichen Parallelen zwischen der Wirkungsweise der Gene und der Sprachen des Menschen,⁴⁸ bis zu seiner Ablehnung, u.a. mit dem Hinweis auf die Überflüssigkeit des Konzepts, weil die Prozesse angemessener in einer rein kausalen Sprache beschrieben würden⁴⁹. Für P. Jänicke, der für die zweite Richtung argumentiert, macht es keinen Sinn, von genetischen Strukturen zu sagen, sie seien ›wahr‹ oder ›falsch‹. Denn diese Strukturen liegen seiner Meinung nach einfach vor und entfalten eine kausale Wirksamkeit, ohne dabei eine ›Semantik‹, oder ›Geltung‹ im Sinne einer Wahrheitsdifferenz zu implizieren.⁵⁰

Einer solchen Auffassung kann entgegengehalten werden, dass mit dem Informationsbegriff zwar keine Wahrheitsdifferenz, wohl aber eine Funktionsdifferenz nach dem Schema ›funktional‹ – ›nicht funktional‹ impliziert wird. Und diese Differenz ist für biologische Prozesse zentral. Daher konnte sich in vielen Feldern der Biologie auch die Rede von ›Fehlern‹ (z.B. »Ablesefehlern« bei der Transkription oder Replikation der DNA) oder sogar ›fälschen‹ Repräsentationen oder Systemreaktionen (z.B. Fehlwahrnehmungen) etablieren.⁵¹

Im Unterschied zum Konzept der Ursache ist der Begriff der Information dadurch gekennzeichnet, dass er ein Element eines Prozesses bezeichnet, das nicht kontinuierlich und unkontrolliert variiert, sondern in gewissen Grenzen fixiert oder normiert ist. In der sprachlichen Kommunikation erfolgt die Normierung durch individuelle Festlegungen oder durch soziale Vorgänge. Im Bereich der Natur, in dem eine Intentionalität nicht unterstellt wird, kann die Normierung durch eine regelmäßige und nach Gesetzen (z.B. dem genetischen Code) erfolgende Replikation oder durch eine artspezifische »Typfixierung« erfolgen.

Umstritten ist auch die Frage, ob das Konzept der Information in der Biologie als eine Metapher anzusehen ist oder ob es in eigentlicher Rede verwendet

wird – und welche Konsequenzen aus einer Antwort darauf zu ziehen sind. Begriffe wie ›Signal‹, ›Nachricht‹ und ›Code‹, in deren Zusammenhang meist von biologischer Information die Rede ist, legen zunächst eine intentional-mentalistisch gefärbte Bedeutung nahe. Es wird daher auf der einen Seite zugestanden, dass der Begriff eine Metapher und als solche weiter zu verwenden sei (Kay 2000: »molecular biologists used ›information‹ as a metaphor for biological specificity. [...] the information and code metaphors, are exceptionally potent due to the richness of their symbolisms, their synchronic and diachronic linkages, and their scientific and cultural valences«⁵²). Von anderer Seite wird dagegen argumentiert, auf den Begriff solle wegen seines Status als Metapher verzichtet werden: Weil es auch in der Entwicklungs- und Molekularbiologie eigentlich nicht um Symbole oder Zeichen, sondern um Moleküle und Stoffe gehe, solle der Begriff vermieden werden (Mahner & Bunge 1997: »we urge dropping information talk in molecular and developmental biology altogether. [...] Therefore, expressions like ›information molecule‹, ›information flow‹, ›transcription‹ and ›translation‹ are purely analogical and should be replaced by strictly physical, chemical, or biochemical expressions in any theory purporting to explain the synthesis and replication of nucleic acids as well as the synthesis of proteins«⁵³). Ein dritter Standpunkt sieht das Konzept der Information ursprünglich als eine Metapher an, die aber in der heutigen Biologie sehr wohl eine methodische Funktion und damit den Status einer eigentlichen Redeweise erlangt habe. Daneben wird auch vorgeschlagen, verschiedene Aspekte des Informationsbegriffs voneinander zu unterscheiden. So differenziert E.-M. Engels 1982 zwischen einem *morphologischen* und einem *teleologischen Informationsbegriff*. Eine morphologische Information sieht Engels in der »genetischen Information als Repräsentation einer Gestalt durch die strukturelle Konfiguration von Molekülen«.⁵⁴ Diesen Informationsbegriff hält Engels für »ontologisch neutral«, d.h. er setze keinen intentionalen Agenten voraus. Dieser komme erst mit dem teleologischen Informationsbegriff ins Spiel, wenn die fertige Gestalt eines Organismus nicht nur als Resultat eines Entwicklungsprozesses, sondern als dessen *Ziel* vorgestellt werde.

Auch vor dem Hintergrund der Vorstellung von Organismen als Entwicklungssystemen (↑Entwicklung) wird am Informationsbegriff in der Genetik Kritik geübt, weil nicht nur Gene und nicht alle Gene direkt für körperliche Merkmale »kodieren«. Vielmehr sind auch andere Komponenten eines Organismus und seiner Umwelt an der Merkmalsbildung beteiligt und

die Funktion einiger Gene ist darauf beschränkt, die Wirksamkeit anderer Gene zu regulieren. Eine *Privilegierung* der Gene als Informationsträger bedürfte also einer jeweiligen Begründung.⁵⁵ Diese Kritik richtet sich also nicht gegen die Anwendung des Informationsbegriffs in der Biologie im Allgemeinen, sondern nur gegen seine Beschränkung auf die genetische Komponente. Auch nicht-genetische Faktoren lassen sich als Informationsträger für Entwicklungsprozesse innerhalb von Organismen beschreiben. Die Unterscheidung von *Information* und *Kausalität* oder *Randbedingungen* kann nicht in einfacher Weise mit der Differenzierung von genetischen und außergenetischen Faktoren korreliert werden. Die Privilegierung der Gene als einzige Informationsträger ist sogar insofern irreführend, als sie zur Vorstellung eines genetischen Determinismus verleitet.⁵⁶

Möglicherweise rührt ein Großteil der Faszination, die vom Informationsbegriff für Biologen ausgeht, auch von der mit dem Begriff unterstellten geheimnisvollen Ordnung des Lebendigen, die von Eingeweihten erkannt werden kann. Mit dem Begriff wäre dann also ein versteckter Machtdiskurs verbunden, insofern diejenige, die von »Information« sprechen, sich selbst dazu ermächtigen, die verborgenen Geheimnisse im »Buch des Lebens« lüften zu können: »The breaking of the genetic code thus acquired the dimension of revealed knowledge [...]: life could be unambiguously read from the genomic text, written in a DNA language« (Kay 2000).⁵⁷ Nach dieser konstruktivistischen Lesart wurde das »Buch des Lebens« also nicht von der Natur geschrieben, sondern von den Wissenschaftlern, die sich der einfachen Metapher des Buches bedienen, um das Leben zu erklären.

Funktionale Bestimmung

Ein vielversprechender Ansatz zur Definition von »Information« interpretiert diesen Begriff funktionalistisch. »Information« ist demzufolge derjenige Aspekt eines Abbildungsprozesses (»mapping«), der innerhalb eines Systems eine biologische Funktion ausübt. Eine Nukleotidsequenz, die als Matrize für ein Protein dient, kann in diesem Sinne eine Information darstellen, weil sie in die funktionalen Prozesse eines Organismus integriert ist. Kodiert diese Sequenz aber für nichts, oder zumindest für keine funktionale Struktur des Organismus, dann ist sie für diesen Organismus auch keine Information. Die Eigenschaft, Information zu sein, hängt also nicht an der Struktur des Gegenstandes selbst, sondern an seiner Wirkung in einem System. Eine funktionale Definition von »Information« in diesem Sinne gibt

P.A. Corning 1995: Information ist für ihn die Fähigkeit zur kybernetischen Kontrolle über den Erwerb, die Speicherung und den Gebrauch von Materie und Energie in und durch Lebewesen (»the capacity to exercise cybernetic control over the acquisition, disposition and utilization of matter/energy in and by living systems«).⁵⁸

Die funktionalistische Deutung des Informationsbegriffs impliziert auch, dass dieses Konzept nicht im engeren Sinne ein physikalischer Begriff ist. Was als Information identifiziert wird, kann in sehr unterschiedlicher Weise physikalisch realisiert sein und unterschiedlichste Transformationen durchlaufen (z.B. von der Nukleotidsequenz der DNA über die Aminosäuresequenz der Proteine bis zum phänotypischen Merkmal). Die funktionalen Relationen des Informationstransports unterliegen damit nicht den Bedingungen der physikalischen Erhaltungssätze. Und allgemein folgt daraus, dass in der physikalischen Modellierung von Prozessen der Informationsweitergabe kein konstantes Korrelat für ein Zeichen oder Signal vorliegt.⁵⁹ Als eine Einheit, die über verschiedene physikalische Transformationen hinweg die gleiche bleibt, erscheint die Information allein in einem von U. Krohs 2004 so genannten »nicht-konservativen Modell«, d.h. einem, das nicht von den Erhaltungssätzen der Physik ausgeht, z.B. in der Beschreibung in Form eines Regelkreises (↑Regulation). In diesem nicht-konservativen Modell werden die konkreten Mechanismen nicht berücksichtigt, sondern allein die abstrakten Relationen zwischen den Entitäten beschrieben, z.B. die Relation (der »Code«), der zwischen der Nukleotidsequenz der DNA und der Aminosäuresequenz der Proteine besteht, oder die Relation (die »Regelung«), die zwischen der Körpertemperatur und der Schweißdrüsenaktivität eines Säugetiers besteht. In dieser Beschreibung werden die Prozesse auf eine Weise erschlossen, die in konservativen Modellen, welche von den physikalischen Erhaltungssätzen ausgehen, nicht enthalten ist. Sie gewähren zusätzliche Einsichten in die Natur und liegen der Beschreibung der Gegenstände in einer funktionalen Ordnung zugrunde. Die Beschreibung im Rahmen eines nicht-konservativen Modells verliert daher auch nicht ihre Deutungs- und Erklärungskraft, wenn die physikalische Beschreibung eines Geschehens im Rahmen eines konservativen Modells vorliegt. Beide Modelle bestehen in vielen biologischen Theorien vielmehr nebeneinander, so dass Krohs von »2-sortigen Theorieelementen« in den Theorien der Biologie spricht.⁶⁰

Die Rede von Information in der Genetik impliziert also keine eigene Kausalität oder eine Menge

zusätzlicher Kausalfaktoren neben den physikalisch-chemischen (Mayr 2004: »a second set of causal factors«).⁶¹ Die weite Verbreitung des Informationsbegriffs ist vielmehr lediglich Ausdruck einer besonderen Schematisierung der bekannten physikalisch-chemischen Faktoren. Knapp gesagt: Informationen sind eine besondere Form von Funktionen, nämlich die Funktionen von Teilen des Organismus, die im Kontext der Vererbung und Entwicklung von Bedeutung sind, insofern sie Elemente der nach Gesetzen erfolgenden Weitergabe von Merkmalen an die Nachkommen und der Strukturbildung sind. In einem grundsätzlichen Sinne kann die genetische Information damit auch als In-formierung der Materie, d.h. als In-Formbringung von vorher ungeformten Stoffen verstanden werden.⁶² Die genetische Information bezeichnet damit den in den Keimen präformierten Formaspekt der Organismen im Gegensatz zu ihrem Materieaspekt, der ihre stofflich-chemische Natur betrifft.

1st	2nd				3rd
	U	C	A	G	
U	<u>Phe</u>	<u>Ser</u>	<u>Tyr</u>	<u>Cys</u>	U
	<u>Phe</u>	<u>Ser</u>	<u>Tyr</u>	<u>Cys</u>	C
	<u>Leu</u>	<u>Ser</u>	<u>Ochre</u>	?	A
	<u>Leu</u>	<u>Ser</u>	<u>Amber</u>	Trp	G
C	<u>Leu</u>	<u>Pro</u>	<u>His</u>	<u>Arg</u>	U
	<u>Leu</u>	<u>Pro</u>	<u>His</u>	<u>Arg</u>	C
	<u>Leu</u>	<u>Pro</u>	<u>Gln</u>	<u>Arg</u>	A
	<u>Leu</u>	<u>Pro</u>	<u>Gln</u>	<u>Arg</u>	G
A	<u>Ileu</u>	<u>Thr</u>	<u>Asn</u>	<u>Ser</u>	U
	<u>Ileu</u>	<u>Thr</u>	<u>Asn</u>	<u>Ser</u>	C
	<u>Ileu</u>	<u>Thr</u>	<u>Lys</u>	<u>Arg</u>	A
	<u>Met</u>	<u>Thr</u>	<u>Lys</u>	<u>Arg</u>	G
G	<u>Val</u>	<u>Ala</u>	<u>Asp</u>	<u>Gly</u>	U
	<u>Val</u>	<u>Ala</u>	<u>Asp</u>	<u>Gly</u>	C
	<u>Val</u>	<u>Ala</u>	<u>Glu</u>	<u>Gly</u>	A
	<u>Val</u>	<u>Ala</u>	<u>Glu</u>	<u>Gly</u>	G

Abb. 218. Schlüssel für den genetischen Code (hier für die RNA). Die Reihenfolge der ersten, zweiten und dritten Base eines Triplets ist an den Rändern angegeben. Jedes Triplet determiniert die Anlagerung einer von 20 verschiedenen Aminosäuren bei der Bildung eines Proteins. Die Codierung einer Aminosäure durch verschiedene Triplets ist Ausdruck der so genannten »Degeneration« des genetischen Codes (aus Khorana, H.G. et al. (1966). *Polynucleotide synthesis and the genetic code*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 31, 39-49: 44).

Information und Organisation

Im Verhältnis zu dem basalen biologischen Begriff der ↑Organisation bezeichnet das Konzept der Information einen dazu komplementären Gesichtspunkt: Während die Organisation den dynamisch-kausalen Aspekt der wechselseitigen Abhängigkeit von Prozessen in einem Organismus betrifft, repräsentiert die Information den konservierend-konstruktiven Aspekt der Verkörperung der Organisation in Form einfacher, hoch spezifischer Strukturen, die (in Interaktion mit anderen Komponenten) den Aufbau des Organismus steuern und die langfristige Kontinuität seiner Organisation in der Generationenfolge sicherstellen. Gerade die relative Einfachheit der Strukturen, die als Informationsträger identifiziert werden (die Basensequenz der DNA), – und hier insbesondere ihre digitale Erscheinung, d.h. ihre Zusammensetzung aus diskreten (nicht kontinuierlich variierenden) Bestandteilen (den vier organischen Basen; ↑Genotyp/Phänotyp) – gewährleistet den langfristigen Erhalt der Organisation des Organismus in seiner Komplexität. Die Kontinuität der Organisation (einschließlich ihrer Komplexitätssteigerung) ist am leichtesten möglich durch ihre Abbildung und Kompression in einer sequenziellen Struktur, die auf einfache Weise kopiert werden kann. Organisation und Information betreffen also zwei komplementäre funktionale Seiten eines Organismus, die z.T. in spezialisierten Strukturen vorliegen: den (analogen) Bausteinen des Organismus und seinen (digitalen) Genen. In konstruktiver Hinsicht stehen beide Aspekte in einem wechselseitigen Bedingungsverhältnis: Die Organisation des Organismus interpretiert die Information, die umgekehrt die Bildung und Veränderung der Organisation instruiert.⁶³ Die biologische Information steht also im Kontext eines kausalen Mechanismus, der die Steuerung des Aufbaus und die langfristige Erhaltung der Organisation betrifft. Dieser Kontext der Konstruktion und Konservierung bedingt es, dass das Konzept der Information meist im Sinne einer einsinnigen Determination und nicht einer wechselseitigen Dependenz (wie die Komponenten einer Organisation) verstanden wird: Die Strukturen der Information in einem Organismus bedingen Veränderungen; sie werden aber selbst nicht oder nur wenig verändert (weshalb M. Delbrück sie 1971 mit der aristotelischen Vorstellung eines »unbewegten Bewegers« in Verbindung bringt⁶⁴).

Information und Bedeutung

Der Informationsbegriff hat auch daher eine feste Verankerung in der Biologie, weil Lebensprozesse als zeichenhaft und bedeutungsgeladen gelten (↑Kom-

munikation: Biosemiotik): »Leben ist ein bedeutungsgeleitetes semantisch-kohärentes Kommunikationsphänomen«, formuliert H.-J. Fischbeck im Jahr 2000.⁶⁵ In der Vorstellung Fischbecks stehen Bedeutungen jenseits von Physik und Chemie und ergeben sich erst innerhalb eines Gefüges von Prozessen, die zyklisch aufeinander verweisen. Es besteht demnach also ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der Organisationsform von Lebewesen und dem Bedeutungsgehalt ihrer Teile. Der wechselseitige Bezug der Prozessglieder aufeinander werde gerade durch die Zuschreibung von Bedeutungen zu den Teilen möglich. Die Bedeutungen innerhalb eines geschlossenen Prozessgeschehens definieren sich also gegenseitig und ergeben dadurch »einen sich selbst stützenden (selbstkonsistenten) Sinnzusammenhang«.⁶⁶ Problematisch ist es aber, wenn aus dieser funktionalen Schematisierung und Ordnung der Lebensprozesse darauf geschlossen wird, das Leben bilde eine »geistige Struktur«⁶⁷ und stelle ein »ideelles Phänomen«⁶⁸ dar. Die Differenz zwischen lebendem Wesen und geistigem Leben sollte nicht durch die Zuschreibung von Geistigkeit zu jedem lebenden Wesen aufgegeben werden. In ihrer objektiven Struktur kann die Existenzweise der Lebewesen als eine besondere Form der kausalen Organisation beschrieben werden, die nicht notwendig »geistig« oder »ideell« ist.

Genetisches Programm

Bereits seit den frühen 1930er Jahren ist in der Biologie von einem **Entwicklungsprogramm** die Rede (van Cleave 1932: »new sets of conditions entering the developmental program and assuming the rôle of controlling factors«).⁶⁹ Der Ausdruck »genetisches Programm« erscheint dagegen im genetischen Kontext (und nicht zur Bezeichnung eines Forschungsprogramms) erst zu Beginn der 1960er Jahre. Offenbar unabhängig voneinander wird der Ausdruck anfangs von mehreren Autoren parallel gebraucht⁷⁰ (Upton 1960: »built into the genetic program, so to speak, there is a »curtain cell«, statistically speaking, at a definite age«⁷¹; Simon 1962: »a genetic program could be altered in the course of evolution by adding new processes that would modify a simpler form into a more complex one«⁷²; Mayr 1964: »The germ plasm of a fertilized egg contains in its DNA a coded genetic program that guides the development of the young organism and its reactions to the environment«⁷³).

Der später wichtigste Referenzpunkt der Begriffsprägung ist ein Aufsatz F. Jacobs und J. Monods von 1961, mit dem sich die Rede von Programmen im

Bereich der Genetik etabliert (»the genome contains not only a series of blue-prints, but a coordinated program of protein synthesis and the means of controlling its execution«).⁷⁴

Seit Mitte der 1960er Jahre verbreitet sich die Metapher des genetischen Programms allgemein und entwickelt sich zu einem das Forschungsprogramm der Genetik leitenden Bild. Meist ist dabei von einem »genetischen Programm« die Rede; der Ausdruck »Entwicklungsprogramm« wird eher selten verwendet. L. Wolpert versteht 1996 ein Entwicklungsprogramm als eine Unterform des genetischen Programms, nämlich den Teil, der für die Differenzierung der Zellen verantwortlich ist: »The genetic program refers to the totality of information provided by the genes, whereas a developmental program may refer only to that part of the genetic program that is controlling a particular group of cells«.⁷⁵

Ein Problem bildet die Metapher des genetischen Programms, weil nicht allein die Gene eine Ressource zur Entwicklung darstellen, sondern auch andere Komponenten des Organismus einen essenziellen Teil von ihm als *Entwicklungssystem* bilden (↑Entwicklung). Das Bild einer in den Genen vorgeformten Gestalt des Organismus führt in die Irre, weil sich die Gestalt erst in einem Prozess unter Beteiligung vieler genetischer und außergenetischer Faktoren bildet; Programm und Prozessdynamik lassen sich daher kaum voneinander trennen. Von diesem Vorwurf der ungerechtfertigten Privilegierung der Gene ist die Metapher des Entwicklungsprogramms weniger be-

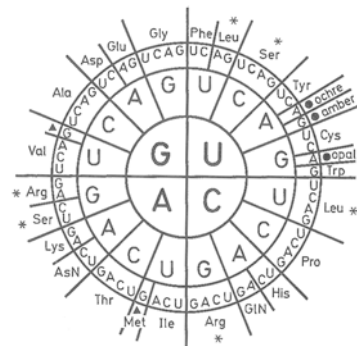


Abb. 219. Codesonne als Darstellung des genetischen Codes. Von innen nach außen ist die Reihenfolge der Basen (Guanin, Uracil, Adenin und Cytosin) für die Tripletts dargestellt, die jeweils die am Rand angegebenen Aminosäuren bestimmen. Aminosäuren mit Stern treten in dem Schema mehrmals auf. Die mit einem schwarzen Dreieck markierten Tripletts (AUG, GUG) sind Starttripletts; die Tripletts mit Kreis sind Stopptripletts (aus Bresch, C. & Hausmann, R. (1964/70). *Klassische und molekulare Genetik*: 243).

troffen, weshalb sie von einigen Autoren bevorzugt wird.⁷⁶

Genetischer Code

Das Wort ›Code‹ leitet sich von dem lateinischen ›codex‹ »Schreibtafel, Verzeichnis, Buch« ab, das ursprünglich »abgeschlagener Baum, gespaltenes Holz« (das Material der Schreibtafel) bedeutet, und selbst auf ›cadere‹ »schlagen« zurückgeht. Bereits im Lateinischen gewinnt das Wort die abstraktere Bedeutung »systematische Sammlung von Gesetzestexten«, mit der es dann auch in spätmittelalterlichen englischen Schriften erscheint. Im Englischen wird diese Bedeutung erweitert, so dass das Wort jede Sammlung von Regeln zu verschiedenen Gegenständen (z.B. Religion und Ethik) bezeichnen kann. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wird im Englischen unter einem Code ein System von Signalen im Militärwesen (besonders bei der Marine) verstanden.⁷⁷ In dieser Bedeutung, als »Zeichensystem zur Nachrichtenübermittlung«, gelangt das Wort Mitte des 19. Jahrhunderts auch in die deutsche Sprache. Neben seiner Bedeutung im militärischen Kontext gewinnt der Ausdruck in der Telegrafie zur Bezeichnung eines Systems von Wörtern, die als Kürzel oder zur Geheimhaltung für andere Wörter oder Sätze stehen, an Bedeutung. Seit Mitte der 1940er Jahre spricht man in der Kybernetik von einem ›Code‹, um ein System von Symbolen zu benennen, das zur Steuerung oder Verarbeitung anderer Symbole in einem Computer eingesetzt wird (z.B. das Lochmuster auf einem Lochstreifenpapier).⁷⁸

Mitte der 1940er Jahre wird der Ausdruck ›Code‹ in den biologischen Kontext übernommen. Allerdings hat das Wort hier keine einheitliche Bedeutung. Es kann sowohl ein Inventar von Zeichen als auch die Regeln der Zuordnung von zwei verschiedenen Zeichenvorräten benennen. Im ersten Sinne und bezogen auf biologische Gegenstände verwendet ihn E. Schrödinger 1944, wenn er die Chromosomen als den »Code der Vererbung« bezeichnet, und behauptet, in ihnen sei »das vollständige Muster der zukünftigen Entwicklung des Individuums und seines Funktionierens im Reifezustand enthalten«, so dass daraus durch einen Dämon bereits die Form des entwickelten Organismus abgelesen werden könnte.⁷⁹ Schrödinger vergleicht die genetischen Grundbausteine auch mit den zwei verschiedenen Zeichen des Morsecodes.⁸⁰ In ähnlicher Weise sind auch J.D. Watson und F.H.C. Crick 1953 der Meinung, der Code bestehe in einer Sequenz von Zeichen. Ausgehend von ihrem Doppelhelixmodell der DNA erscheint es ihnen wahrschein-

lich, dass die genaue Basensequenz der Code sei, der die genetische Information trage (s.o.).⁸¹ Damit ist auch der später gleichermaßen zentrale wie strittige Begriff der genetischen Information eingeführt.

Geläufiger ist allerdings die zweite Bedeutung, der zufolge mit dem Code eine Übersetzungsregel (oder ein System von Übersetzungsregeln) gemeint ist, die eine eindeutige Zuordnung von Zeichen verschiedener Systeme bestimmt. In diesem Sinne legt der genetische Code das Muster der Korrespondenz von Nukleotidgruppen der DNA und Aminosäuren der Proteine fest. Hypothesen zur genauen Natur des genetischen Codes und der prinzipiellen Art der Informationsverarbeitung werden bereits kurz nach der Entwicklung des Doppelhelixmodells der DNA formuliert (↑Gen). Rein kombinatorisch ist klar, dass die vier verschiedenen Basen der DNA mindestens zu Dreiergruppen, dem von S. Brenner 1957 so genannten **Tripletcode** (»triplet code«⁸²), zusammengefasst werden müssen, damit durch die Sequenz der Basen eine der 20 Aminosäuren codiert werden kann ($4^2=16$; $4^3=64$). Crick nennt jedes dieser Triplets 1963 ein **Codon** (»a group of bases that code for one amino acid«).⁸³

Unmittelbar im Anschluss an das Strukturmodell der DNA von Watson und Crick schlägt der Astrophysiker G. Gamow 1954 einen spekulativen Mechanismus der Übersetzung (»translation«) der linearen Sequenz der organischen Basen der DNA in eine Sequenz von Aminosäuren der Proteine vor.⁸⁴ Nach diesem Mechanismus erfolgt die Übertragung der Sequenz durch die räumliche Anlagerung von Aminosäuren an die DNA nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip. Gamows Vorschlag enthält einen »überlappenden« Code aus Triplets, insofern die letzte Base jedes Triplets der ersten des nächsten Triplets entsprechen sollte. Dieses Modell entspricht jedoch nicht den empirischen Daten, wie sich wenig später herausstellt.⁸⁵ Trotzdem war der Vorschlag insofern richtungsweisend, als er von einer einfachen Kombinatorik bei der Übertragung der linearen Anordnung der Basen in die Sequenz der Aminosäuren ausging. Auch bei Gamow bezeichnet der Terminus ›Code‹ nicht eine Übersetzungsregel, sondern das Zeicheninventar einer Verkörperung der genetischen Information. So spricht er später z.B. von einer Übersetzung des Vier-Buchstaben-Codes der DNA in den Zwanzig-Buchstaben-Code der Proteine (»translating a four letter code to a twenty letter code«).⁸⁶

Eine Befreiung des »Coding-Problems« von den stereochemischen Vorstellungen Gamows wird durch die Arbeiten Cricks und seiner Mitarbeiter ermöglicht.⁸⁷ Auch wenn sich die ersten Modelle von

der Arbeitsgruppe um Crick zur Übersetzung des »kommafreen« Codes der Basen der DNA in die 20 Aminosäuren der Proteine als falsch erweisen⁸⁸, war der Grundgedanke einer einfachen Kombinatorik aus Basentriplets, die jeweils eine Aminosäure codieren, richtig⁸⁹. Entgegen dem ersten Vorschlag von Crick und seinen Mitarbeitern stellt sich heraus, dass verschiedene Basentriplets eine Aminosäure codieren können, der Code also *degeneriert* ist, wie die Autoren es formulieren.

Die tatsächliche Aufklärung des genetischen Codes erfolgt bis zur Mitte der 1960er Jahre wesentlich durch die Untersuchungen von M. Nirenberg, H. Matthaei und H.G. Khorana an *E. coli*-Bakterien (vgl. Abb. 218; 219).⁹⁰

Zur Erklärung der *Universalität* des genetischen Codes, d.h. der Tatsache, dass in (fast) allen Organismen auf der Erde der gleiche Code vorliegt⁹¹, werden in den 1960er Jahren zwei verschiedene Theorien vorgeschlagen: Nach C. Woese *stereochemischer Theorie* sind es chemische Affinitäten zwischen bestimmten Basentriplets und bestimmten Aminosäuren, die zu ihrer Beziehung führten und die sich schrittweise weiterentwickelten.⁹² Nach F. Cricks *Theorie des eingefrorenen Zufalls* (»Frozen Accident Theory«⁹³) beruht die Zuordnung von Basen zu Aminosäuren dagegen allein auf einem anfänglichen Zufall, der sich seit seiner Entstehung in der allen Organismen gemeinsamen Vorfahrenpopulation erhalten hat (also ein über Jahrmilliarden *konservierter Zufall*; ↑Fortschritt).

Die erste Sequenz einer 77 Basen langen natürlichen Nukleinsäurekette wird 1965 von R.W. Holley und seinen Mitarbeitern aufgeklärt.⁹⁴ Die erste vollständige Sequenzierung der Basensequenz eines Virus (ΦX174) gelingt F. Sanger 1977.⁹⁵ Der erste freilebende Organismus, dessen Nukleotidsequenz seines gesamten Genoms (1, 8 Mio. Basenpaare) vollständig ermittelt werden kann, ist *Haemophilus influenza*, ein Bakterium, das als Kommensale in den Schleimhäuten der oberen Atemwege des Menschen lebt.⁹⁶ Die vollständige Entschlüsselung des Genoms des Menschen wird 2001 verkündet.⁹⁷

Insgesamt bildet die Aufklärung des genetischen Codes einen der größten Erfolge der Biologie überhaupt – mit einem überaus überraschenden Ergebnis: Welcher Biologe hätte bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts gedacht, dass die Genetik, die die Grundlage für die Bildung von höchst komplexen Strukturen ist, in ihrem Anfang auf einer so strengen Ordnung und Simplität beruht? Dass eine einfache und seit Jahrmilliarden konstante Kombinatorik am Beginn auch der kompliziertesten organischen Gebilde steht, kann

geradezu als Wunder der Biologie gelten. Bemerkenswert ist dies v.a. deswegen, weil damit die empirische Bestätigung erbracht ist, dass es tatsächlich allein die *Anordnung* von chemischen Bausteinen ist, die für die organische Strukturbildung verantwortlich ist. Der Annahme einer besonderen, allein den Organismen eigenen Lebenskraft ist damit endgültig der Boden entzogen. Und ebenso zeigt sich damit, dass es zumindest in wesentlichen Teilen keine der Quantenphysik verwandten unanschaulichen Modelle sind, mit denen die elementaren Vererbungs- und Formbildungsprozesse zu erklären sind, sondern nichts als eine einfache und anschauliche Kombinatorik. Mathematisch komplex und damit unanschaulich wird es erst dort, wo über die elementaren Prozesse hinaus die Mechanismen der ↑*Selbstorganisation* untersucht werden.

Nachweise

- 1 Cicero, De oratore 2, 358.
- 2 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, 5, 1-2; I, 34, 1-3.
- 3 Vives, J.L. (1538). De anima et vita: Buch II, Kap. X (De cognitione interiore); Buch III, Einleitung (Opera omnia, Bd. 3, 327f.; 422f.); Huarte de San Juan, J. (1575). Examen de ingenios; nach Iriarte, M. de (1938). Dr. Juan Huarte de San Juan und sein Examen de ingenios: 127f.
- 4 Suárez, F. (1597). Disputatio metaphysica V (ed. R. Specht, Hamburg 1976): 222 (Sek. 6, Nr. 7).
- 5 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Euvres, Bd. VII, Paris 1983, 1-561): 161.
- 6 Fisher, R.A. (1925). Theory of statistical estimation. Proc. Camb. Philos. Soc. 22, 700-725: 709.
- 7 Hartley, R.V.L. (1928). Transmission of information. Bell System Technical Journal 7, 535-563.
- 8 Wiener, N. (1948). Cybernetics: 76.
- 9 Vgl. Müller, E. (2008). Übertragungen im Informationsbegriff. In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwissenschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 129-146: 132.
- 10 Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949). The Mathematical Theory of Communication: 6.
- 11 Wiener (1948): 155.
- 12 Weizsäcker, C.F. von (1959). Sprache als Information (in: Die Einheit der Natur, München 1971, 39-60): 51; Delbrück, M. (1971). Aristotle-totle-totle. In: Monod, J. & Borek, E. (eds.). Of Microbes and Life, 50-55.
- 13 Bateson, G. (1970). Form, substance and difference (dt. in Ökologie des Geistes, Frankfurt/M. 1981, 576-597): 582.
- 14 Vgl. Bunge, M. & Ardila, R. (1987). Philosophy of Psy-

- chology; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 280ff.
- 15 Eccles, J.C. (1953). The Neurophysiological Basis of Mind: 189.
- 16 a.a.O.: 1.
- 17 Quastler, H. (ed.) (1953). Essays on the Use of Information Theory in Biology; vgl. auch den Band der Folgekonferenz von 1956: Yockey, H.P., Platzman, R.L. & Quastler, H. (eds.) (1958). Symposium on Information Theory in Biology.
- 18 Quastler, H. (1953). The measure of specificity. In: ders. (ed.). Essays on the Use of Information Theory in Biology, 41-71; Dancoff, S. & Quastler, H. (1953). The information content and error rate of living things. In: Quastler, H. (ed.). Essays on the Use of Information Theory in Biology, 263-273: 264; vgl. García-Sancho, M. (2006). The rise and fall of the idea of genetic information (1948-2006). Genomics, Society and Policy 2, 16-36: 18.
- 19 Quastler (1953): 41.
- 20 Quastler, H. (ed.) (1958). The status of information theory in biology. A round table discussion. In: Yockey, H.P., Platzman, R.L. & Quastler, H. (eds.). Symposium on Information Theory in Biology, 399-402: 399.
- 21 Ephrussi, B., Leopold, U., Watson, J.D. & Weigle, J.J. (1953). Terminology in bacterial genetics. Nature 171, 701; vgl. Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives, 187-231: 191.
- 22 Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953). Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. Nature 171, 964-967: 965.
- 23 Crick, F.H.C. (1958). On protein synthesis. Symp. Soc. Exper. Biol. 12, 138-163: 144.
- 24 Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1311.
- 25 Vgl. Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code: 41ff.
- 26 Jaeger, G. (1876). Zoologische Briefe: 328.
- 27 Weismann, A. (1885). Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 191-302): 215; vgl. ders. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung.
- 28 Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 48.
- 29 Bard, L. (1886). La spécificité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. Arch. Physiol. 7, 406-420: 412.
- 30 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1958). Sur l'expression et le rôle des allèles »inductible« et »constitutif« dans la synthèse de la β -galactosidase chez des zygotes d'*Escherichia coli*. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 246, 3125-3128.
- 31 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1959). The genetic control and cytoplasmic expression of »inducibility« in the synthesis of β -galactosidase by *Escherichia coli*. J. Molec. Biol. 1, 165-178: 174; vgl. Rheinberger, H.-J. (2006). Epistemologie des Konkreten: 296f.; ders. (2006). The notions of regulation, information, and language in the writings of François Jacob. Biol. Theory 1, 261-267.
- 32 Pardee et al. (1959): 165.
- 33 Brenner, S., Jacob, F. & Meselson, M. (1961). An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. Nature 190, 576-581: 577.
- 34 Vgl. Doyle, A.L. (1998). On Beyond Living. Rhetorics of Vitality and Post-Vitality in Molecular Biology; Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life?: 307ff.
- 35 Jakobson, R. (1973). Main Trends in the Science of Language: 49-51 (dt. Die Biologie als Kommunikationswissenschaft, in: Holenstein, E. (Hg.). Roman Jakobson, Semiotik, Ausgewählte Texte, 1919-1982, Frankfurt/M. 1988, 367-397): 378f.; vgl. Jakobson, R. & Waugh, L. (1979). The Sound Shape of Language: 64-69.
- 36 Maynard Smith, J. (2000). The concept of information in biology. Philos. Sci. 67, 177-194: 185.
- 37 a.a.O.: 193.
- 38 Jacob, F. [1967]. [Diskussionsbeitrag in: Leben und Sprechen. Ein Gespräch zwischen François Jacob, Roman Jakobson, Claude Lévi-Strauss und Philippe L'Héritier unter der Leitung von Michel Tréguer] (dt. in: Holenstein, E. (Hg.). Roman Jakobson, Semiotik, Ausgewählte Texte, 1919-1982, Frankfurt/M. 1988, 398-423): 399.
- 39 ebd.
- 40 ebd.
- 41 a.a.O.: 400.
- 42 Jacob, F. (1974). Le modèle linguistique en biologie. Critique 322, 197-205: 200.
- 43 Maynard Smith (2000): 193.
- 44 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 104.
- 45 Godfrey-Smith, P. (2000). On the theoretical role of "genetic coding". Philos. Sci. 67, 26-44.
- 46 Stent, G.S. (1977). Explicit and implicit semantic content of the genetic information. In: Butts, R.E. & Hintikka, J. (eds.). Foundational Problems in the Special Sciences, 131-149: 137.
- 47 Vgl. dazu Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives, 187-231.
- 48 Maynard Smith (2000).
- 49 Janich, P. (1999). Kritik des Informationsbegriffs in der Genetik. Theor. Biosci. 118, 66-84: 76f.
- 50 ebd.
- 51 Maynard Smith (2000): 193; Stegmann, U. (2005). Der Begriff der genetischen Information. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 212-230: 216f.
- 52 Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life?: 2f.
- 53 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 284.
- 54 Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 47.
- 55 Sterelny, K. (2000). The "genetic program" program: a commentary on information in biology. Philos. Sci. 67, 195-201; Sarkar, S. (2000). Information in genetics and developmental biology: comments on Maynard Smith. Philos.

- Sci. 67, 208-213.
- 56 Griffiths, P.E. (2001). Genetic information: a metaphor in search of a theory. *Philos. Sci.* 68, 394-412.
- 57 Kay (2000): 296f.; vgl. xvii; 36.
- 58 Corning, P.A. (1995). Synergy and self-organization in the evolution of complex systems. *Syst. Res.* 12, 89-121: 117.
- 59 Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 149; 176.
- 60 a.a.O.: 172ff.
- 61 Mayr, E. (2001/04). Darwin's influence on modern thought. In: *What Makes Biology Unique?*, 83-96: 90.
- 62 Vgl. Grünewald, B. (1996). Teleonomie und reflektierende Urteilskraft. In: Riebel, A. & Hiltcher, R. (Hg.). *Wahrheit und Geltung. Festschrift für Werner Flach*, 63-84: 75.
- 63 Vgl. Moreno, A. (2003). Autonomy and information: two fundamental principles in biological organization. *ISH-PSSB 2003 Meeting. Full Program*, 135.
- 64 Delbrück, M. (1971). Aristotle-totle-totle. In: Monod, J. & Borek, E. (eds.). *Of Microbes and Life*, 50-55: 55.
- 65 Fischbeck, H.-J. (2000). Zum Wesen des Lebens. Eine physikalische, aber nicht reduktionistische Betrachtung. In: Dürr, H.-P., Popp, F.-A. & Schommers, W. (Hg.). *Elemente des Lebens. Naturwissenschaftliche Zugänge – philosophische Positionen*, 255-278: 270.
- 66 a.a.O.: 261.
- 67 ebd.
- 68 a.a.O.: 262.
- 69 van Cleave, H.J. (1932). Eutely or cell constancy in its relation to body size. *Quart. Rev. Biol.* 7, 59-67: 61; Houghtaling, H.B. (1935). A developmental analysis of size and shape in tomato fruits. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 62, 243-252: 250.
- 70 Vgl. Keller, E.F. (2000). The Century of the Gene: 80; 159.
- 71 Upton, A.C. (1960). [Discussion statement]. In: Strehler, B.L. (ed.). *The Biology of Aging. A Symposium Held at Gatlinburg, Tennessee, May 1-3, 1957*: 62.
- 72 Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 106, 467-482: 480.
- 73 Mayr, E. (1964). The evolution of living systems. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 51, 934-941: 939; vgl. ders. (1961). Cause and effect in biology. *Science* 134, 1501-1506: 1504.
- 74 Jacob, F. & Monod, J. (1961). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Molec. Biol.* 3, 318-356: 354.
- 75 Wolpert, L. (1996). Principles of Development: 21.
- 76 Keller, E.F. (2000). Decoding the genetic program. In: Beuron, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). *The Concept of the Gene in Development and Evolution*, 159-177; vgl. dies. (2000). The Century of the Gene: 161.
- 77 Vgl. OED.
- 78 Comrie, L.J. (1946). Babbage's dream comes true. *Nature* 158, 567-568: 568.
- 79 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben? Die lebende Zelle mit den Augen des Physikers betrachtet, München 1989): 56.
- 80 a.a.O.: 111.
- 81 Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953.2). Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. *Nature* 171, 964-967: 965.
- 82 Brenner, S. (1957). On the impossibility of all overlapping triplet codes in information transfer from nucleic acid to protein. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43, 687-694.
- 83 Crick, F.H.C. (1963). The recent excitement in the coding problem. In: Davidson, J.N. & Cohn, W.E. (eds.). *Progress in Nucleic Acid Research*, vol. 1, 163-217: 166.
- 84 Gamow, G. (1954). Possible relation between deoxyribonucleic acid and protein structure. *Nature* 173, 318.
- 85 Brenner (1957); Crick, F. et al. (1961). General nature of the genetic code for proteins. *Nature* 192, 1227-1232.
- 86 Gamow, G., Rich, A. & Ycas, M. (1955). The problem of information transfer from the nucleic acids to proteins. *Adv. Biol. Med. Phys.* 4, 23-68: 24.
- 87 Vgl. Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). *The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives*, 187-231.
- 88 Crick, F.H.C., Griffith, J.S. & Orgel, L.E. (1957). Codes without commas. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 43, 416-421; vgl. Maynard Smith, J. (1999). Too good to be true. *Nature* 400, 223.
- 89 Crick, F.H.C., Barnett, L., Brenner, S. & Watts-Tobin, R.J. (1961). General nature of the genetic code for proteins. *Nature* 192, 1227-1232.
- 90 Nirenberg, M. (1966). The RNA code and protein synthesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 31, 11-24; Khorana, H.G. et al. (1966). Polynucleotide synthesis and the genetic code. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 31, 39-49: 44.
- 91 Vgl. Fox, T.D. (1987). Natural variation in the genetic code. *Ann. Rev. Genetics* 21, 67-91; Watanabe, K. & Suzuki, T. (2008). Universal genetic code and its natural variations. *eLS*.
- 92 Woese, C.R. (1965). On the evolution of the genetic code. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 54, 1546-1552; ders. (1967). *The Genetic Code*: 194.
- 93 Crick, F.H.C. (1968). The origin of the genetic code. *J. Mol. Biol.* 38, 367-379: 369.
- 94 Holley, R.W. et al. (1965). Structure of a ribonucleic acid. *Science* 147, 1462-1465.
- 95 Sanger, F. et al. (1977). Nucleotide sequence of bacteriophage Φ X174 DNA. *Nature* 265, 687-695.
- 96 Fleischmann, R.D. et al. (1995). Whole-genome random sequencing and assembly of *Haemophilus influenza* Rd. *Science* 269, 496-512.
- 97 International Human Genome Sequencing Consortium (2001). Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409, 860-921.

Literatur

- Geissler, E. & Scheler, W. (Hg.) (1976). Information. Philosophische und ethische Probleme der Biowissenschaften.
- Schnelle, H. (1976). Information. Hist. Wb. Philos. 4, 356-357.
- Capurro, R. (1978). Information. Ein Beitrag zur etymologischen und ideengeschichtlichen Begründung des Informationsbegriffs.
- Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). *The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives*, 187-231.
- Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code.
- Stegmann, U. (2005). Der Begriff der genetischen Information. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Philosophie der Biologie*, 212-230.
- García-Sancho, M. (2006). The rise and fall of the idea of genetic information (1948-2006). *Genomics, Society and Policy* 2, 16-36.

Instinkt

Dem lateinische Wort ›instinctus‹ liegt das Verb ›instinguere‹ »anstacheln, antreiben« zugrunde, das von ›stinguere‹ »stechen« abgeleitet ist. Das Substantiv erscheint vereinzelt im klassischen Latein, so bei Cicero, Seneca und Tacitus im Sinne von »Anreiz, Antrieb« oder auch »Begeisterung«.¹ Der Ausdruck bezeichnet dabei einen Einfluss, der ein spontan zweckmäßiges Resultat erbringt – bei Cicero z.B. im Sinne einer »göttlichen Inspiration« –, und steht dabei im Gegensatz zu einem Verhaltensantrieb durch Überlegung, Belehrung oder Lernen.² Parallel zum Begriff des Antriebs aus göttlichem Instinkt tritt seit der Spätantike das Konzept des Antriebs aus *natürlichem Instinkt* (›naturali instinctu«³; später auch »instinctus naturalis«⁴). Speziell auf Tiere angewandt wird dieser Terminus aber wohl erst im Mittelalter.

Allgemein kennzeichnend für den Instinktbegriff ist seine Verortung im Rahmen einer Theorie von konstanten Prozessen der *Natur* und seine Absetzung vom Begriff der *Vernunft* des Menschen: Während die durch Instinkt verursachten Verhaltensweisen der Tiere konstant und arttypisch auftreten, erscheint das durch Vernunft geleitete Handeln des Menschen als variabel und in starkem Maße situations- und kulturabhängig. Durch diese Bindung der Instinkte an die Natur der Organismen werden sie mit ihrer körperlichen Organisation assoziiert: Wie morphologische und physiologische Merkmale werden sie als Resultanten der körperlichen Konstitution der Organismen konzeptualisiert und analysiert.

Antike

Die ersten sachlichen Ursprünge des Instinktkonzeptes lassen sich in der sophistischen Zeit der griechischen Antike finden. Zwar wird in der Sophistik allgemein dem Lernen und der Erziehung für den Wissenserwerb ein großer Wert zugeschrieben, die sophistischen Gelehrten beschreiben aber auch Verhalten der Tiere, das ohne Überlegen, Lernen und Ausprobieren spontan erfolgreich verläuft. Beispiele für ein solches Wissen sind die Kampfmethoden der verschiedenen Tierarten (z.B. das Schlagen mit den Hufen der Pferde) oder das richtige Brüten der Eier durch eine Henne, die dies zum ersten Mal tut.⁵ Dieses Wissen wird einer »Weisheit der Natur« zugeschrieben und als »angeboren« angesehen.⁶ Auch die Artspezifität und Unveränderlichkeit der angebore-

Ein Instinkt ist eine primär nicht auf Lernen oder Einsicht, sondern auf einer erblichen genetischen Grundlage beruhende Disposition für ein bestimmtes, häufig komplexes, aber stereotyp ablaufendes Verhalten.

Instinkt (Avicenna 10.-11. Jh.) 195

Trieb (16. Jh.) 199

Pflanzentrieb (von Berger 1821) 198

nen, typischen Verhaltensweisen wird von den griechischen Autoren – ebenso wie später von Seneca⁷ – erkannt.

Aristoteles beschreibt ein instinktives Verhalten durch Beispiele, die in der Folgezeit, besonders im Mittelalter, zu den paradigmatischen Fällen eines Instinktverhaltens werden, nämlich der Nestbau der Schwalben und das Weben eines Netzes durch Spinnen. Er sagt von diesen Leistungen, sie seien das Ergebnis einer Naturfinalität, ohne auf Lernen, Ausprobieren oder Überlegung zu beruhen.⁸ Als Instinkte sind damit solche Aktivitäten von Organismen anzusehen, die (1) auf ihre Umwelt bezogen sind, (2) nicht aus Lernen, Ausprobieren oder Einsicht entspringen, und (3) ihrem Überleben (Spinnennetz) oder ihrer Fortpflanzung (Nestbau) dienen. Zwar meint Aristoteles, Aktivitäten dieser Art finden sich auch bei Pflanzen, z.B. im Wachstum ihrer Wurzeln zur Ernährung und in der Bildung der Fruchtblätter zum Schutz des Samens⁹, trotzdem ist der Instinktbegriff aber weitgehend auf die Tiere beschränkt geblieben. Eine gewisse konzeptionelle Nähe hat das instinktgetriebene Verhalten der Tiere bei Aristoteles zum glückhaften Gelingen einer Handlung.

Die antike Lehre der Instinkte ist eine Theorie zur Erklärung des Verhaltens, die einer Lusttheorie entgegengesetzt ist: Sie kann erklären, dass ein Verhalten ausgelöst wird, bereits bevor die lustvolle Erfahrung bei der Erreichung des angestrebten Ziels vorliegt. Als Auslöser des Verhaltens wirkt also nicht nur das Begehren von etwas Lustvollem (†Bedürfnis), sondern auch ein natürlicher Antrieb, der *vor* jeder Erfahrung wirksam ist. Besonders nachhaltig wird diese Theorie in der Stoa vertreten. Danach ist die Lust nur eine Folge, nicht aber die Ursache und das eigentliche Ziel eines instinktiven Verhaltens. Ein Verhalten werde ausgeführt, weil es naturgemäß erfolge, nicht aber weil es Lust bereite. Als Beleg für diese Auffassung sieht Cicero die Tatsache, dass Lebewesen das Naturgemäße aufsuchen, bevor dieses als lustvoll erkannt sei.¹⁰

Das antike Instinktkonzept steht in sachlichem Zusammenhang zu den Prinzipien der †Selbst- und †Arterhaltung. Diogenes Laertius zitiert die Auffassung Chrysipps, der zufolge die Selbsterhaltung (›οἰκείωσις‹) der erste Trieb (›ὁρμή‹) ist, der sich in einem lebenden Wesen rege¹¹; das Wachstum der Pflanzen erfolge dagegen ohne einen Trieb¹². Cicero und die stoischen Philosophen vor ihm machen ein

Begehren (»appetitus«; ↑Bedürfnis) dafür verantwortlich, dass die Tiere zwischen nützlichen und schädlichen Dingen der Außenwelt unterscheiden und sich entsprechend verhalten.¹³ Das Streben nach Selbsterhaltung gilt ihm als natürlicher Antrieb des Verhaltens der Tiere.¹⁴ Cicero führt einige Beispiele von Verhaltensweisen an, für deren Ausbildung eine Belehrung keine Rolle spielt, die also von Natur aus, ohne vorangegangene Erfahrung ausgeführt werden (»sine magistro duce natura«¹⁵), z.B. suchen auf dem Land geborene Schildkröten und Krokodile sofort nach ihrer Geburt das Wasser auf, ebenso junge Enten, die von Hühnern ausgebrütet wurden, auch wenn ihre vermeintlichen Eltern das Wasser meiden.¹⁶ Auch ein vor jeder Erfahrung vorhandenes Wissen über die für sie gefährlichen und nicht gefährlichen Tiere schreiben die antiken Autoren einigen Tieren zu: So fürchten sich nach Hierokles Hühnerküken nicht vor dem Stier, wohl aber vor Wiesel und Habicht.¹⁷ Seneca grenzt ein durch Instinkte geleitetes angeborenes Verhalten scharf von einem erlernten Verhalten ab und schreibt den Tieren ein Wissen vor aller Erfahrung zu (»scientiam non experimento collectam«) (↑Lernen; angeboren/erlernt).¹⁸ Die Instinkte zeigen sich bei den Tieren nach Seneca daran, dass sie bei allen Vertretern einer Art gleich sind und sofort nach der Geburt zur Verfügung stehen. Sie ermöglichen ohne irgend ein Nachdenken (»cogitatio«) und Überlegen (»consilium«) ein für die Selbsterhaltung nützliches Verhalten.¹⁹ Im Gegensatz zu den Tieren werde ein Instinkt beim Menschen erst dann wirksam, wenn er von der Vernunft anerkannt worden sei. Der Mensch könne seine Triebe frei beherrschen und sei daher auch für sein Handeln verantwortlich (↑Mensch).²⁰

Scholastik

Zu einem spezifischen Terminus innerhalb von Beschreibungen von Organismen wird das Wort in der lateinischen Übersetzung der Texte des persischen Gelehrten Avicenna. In offensichtlicher Parallele zu einer Passage der aristotelischen Physik (s.o.) führt Avicenna aus, dass das Bauen von Nestern durch Vögel und das Verhalten der Bienen nicht aus Zufall und nicht durch Überlegung erfolge, sondern geleitet durch einen »instinctus insitu« (arab. *ilhām*).²¹ In diesem Instinkt seien die Tiere vom Menschen unterschieden, denn er unterliege keinen Veränderungen, sondern laufe stereotyp ab (»non variatur nec differt«).

Der in der Scholastik begründete Instinktbegriff ist im Wesentlichen auf die Tiere bezogen und steht in starker Opposition zum Konzept der Intelligenz und

Freiheit im Handeln des Menschen.²² Die Instinkte stehen nach scholastischer Lehre mit der Sinnlichkeit in unmittelbarem Zusammenhang; sie werden als Ausdruck der sinnlichen Seele (»anima sensitiva«) der Tiere verstanden, die von der vernünftigen Seele (»anima intellectualis«) des Menschen grundsätzlich unterschieden wird. In diesem Sinne verallgemeinert Thomas von Aquin den Instinktbegriff, wie er von Avicenna eingeführt wird, und macht ihn zu einem universalen Erklärungsprinzip für das Verhalten der Tiere: »causa autem operationum brutorum animalium est instinctus quidam«.²³ Nach dem scholastischen Wortverständnis ist ein Instinkt eine die Lebewesen lenkende Kraft, die den anorganischen Grundkräften gleichgesetzt wird.²⁴ Für den Menschen schließt Thomas das Vorhandensein von Instinkten nicht ganz aus. Vielmehr sieht er im Instinkt auch eine innere, von Gott her kommende Kraft, die den Menschen zum Glauben führe.²⁵ Die natürlichen Instinkte der Tiere sieht Thomas ebenso durch Gott eingepflanzt; sie würden wirksam, bevor die Tiere selbst Erfahrungen gemacht hätten: Dank ihres Naturinstinkts wüssten die Tiere von dem für sie Schädlichen und Nützlichen und verhielten sich dementsprechend.²⁶ Dieses Wissen liege auch dann vor, wenn es nicht direkt aus der Sinnlichkeit entspringen könne, weil das Objekt, auf das reagiert wird, in seinen rein sinnlichen Eigenschaften noch keine Bedrohung oder Lockung in sich habe: Ein Schaf fliehe z.B. vor einem Wolf, auch wenn der bloße Anblick des Wolfes für das Schaf nicht schädlich sei. In anderen Beispielen schließt auch Thomas wieder an die Beispiele Aristoteles' an, wenn er erläutert, der Instinkt stehe hinter dem Nestbau der Schwalbe und dem Weben eines Netzes durch die Spinne.²⁷ Immer ist es aber eine sinnliche Dimension, die mit den Instinkten verbunden ist, sie zielen nach scholastischer Lehre nicht – wie es der Erkenntnis des Menschen möglich sei – auf eine abstrakte Einsicht, sondern auf die angenehme Empfindung.

Frühe Neuzeit

Bei dem zum extremen Mechanismus tendierenden spanischen Arzt Gómez Pereira im 16. Jahrhundert schwankt die Bedeutung des Instinktbegriffs zwischen einem geistigen und einem rein materiellen Vermögen, das den Lebewesen als Maschinen eingebaut sei.²⁸ R. Descartes meidet meist die Rede von Instinkten. Wenn er den Ausdruck doch verwendet, setzt er ihn dem Denken entgegen und verwendet ihn, um zu begründen, dass den Tieren trotz ihres zweckmäßigen Verhaltens kein Denken zugeschrieben werden müsse, sondern sie ähnlich wie eine Uhr

von einem inneren Triebwerk angetrieben vorzustellen seien.²⁹

Eine intensive Diskussion über Bedeutung und Umfang des Instinktbegriffs setzt in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts in Frankreich ein.³⁰ J. Guibet bestimmt den Instinkt 1631 als eine angeborene Fähigkeit, die der Mensch mit den Tieren gemeinsam habe.³¹ Über den Instinkt sei jedem Tier mitgeteilt, was es zu tun habe. Indem der Instinkt die Bewegungen zu einem Ziel führe, ohne dass dabei Bewusstsein oder Wollen eine Rolle spiele, stelle er eine Art Kraft dar. Auch den Pflanzen und selbst den Steinen schreibt Guibet manchmal die Leitung durch einen Instinkt zu. Einen in den Grundzügen ähnlichen Instinktbegriff hat P. Chanet.³² Auch er interpretiert den Instinkt funktional als eine auf die Selbst- und Arterhaltung gerichtete organische Kraft.

M. Cureau de la Chambre wendet 1648 gegen Guibet und Chanet ein, dass die Zuschreibung eines Instinkts eine Empfindungsfähigkeit voraussetzt; Pflanzen und empfindungslose Tiere verfügten daher über keine Instinkte.³³ Der Instinkt wird hier nicht der Vernunft entgegengesetzt, sondern als ein sie unterstützendes Vermögen verstanden. Über den Instinkt seien den Tieren Bilder in der Seele mitgegeben, die ihr Verhalten der Sympathie und Hinwendung zu einigen Objekten und der Abneigung und Abwendung von anderen bewirken würden. Das Ziel des instinktiv geleiteten Verhaltens ist nach Cureau de la Chambre in erster Linie die Erhaltung der Art, nicht die des einzelnen Individuums; denn die Art erhalte sich über die einzelnen Individuen hinweg. Der Instinkt erscheint hier, ähnlich wie zuvor bei Gassendi, als ein erbliches Wissen.³⁴

18. Jh.: Instinkte als »angeborene Kunst«

Unterschieden wird das über Instinkte erhaltene Wissen der Tiere von dem individuell erworbenen Wissen. Immer wieder wird dabei darauf hingewiesen, dass viele Tiere ein instinktives Wissen besitzen, das über ihr Einsichtsvermögen weit hinausgeht. So liefert D.-R. Boullier 1737 eine Definition des Instinktbegriffs, in der ausdrücklich auf das Fehlen von Gewohnheit (»habitude«), Belehrung und Erfahrung verwiesen wird (»les Individus n'ont besoin ni de règle ni d'expérience«) (vgl. Tab. 127).³⁵ Aufgrund ihrer Unabhängigkeit von Erfahrungen und Gleichförmigkeit bei allen Mitgliedern einer Art gelten die Instinkte für Boullier als eine angeborene Kunst (»un art inné«).³⁶ Boullier erwägt es auch, Instinkte als eine Art von Vernunft (»une Raison particulière«) anzusehen.³⁷ Sie bilden in seiner Beschreibung insgesamt ein System von angeborenen Vermögen zur Initiation

und Regulation von komplexen Bewegungsabläufen, die funktional auf die Erhaltung und Fortpflanzung von Organismen bezogen sind.

Erstaunlich und einer besonderen Erklärung bedürftig erscheinen vielen Autoren die Komplexität und zweckmäßige Voraussicht der Verhaltensweisen, die auf Instinkte zurückgeführt werden. Die Voraussicht übersteige dabei vielfach die Einsichtsfähigkeit der Tiere. So stellt D. Hume 1748 fest, dass der Instinkt den Tieren ein zweckmäßiges Verhalten ermöglicht, das den Grad ihrer normalerweise gezeigten Einsicht weit übersteigt (»which much exceed the share of capacity they possess on ordinary occasions«).³⁸ Später finden sich bei G. Cuvier ähnliche Feststellungen (»pour être attribuées à l'intelligence, [les actions instinctifs] supposeraient une prévoyance et des connaissances infiniment supérieures à celles qu'on peut admettre dans les espèces qui les exécutent«).³⁹ Ende des 19. Jahrhunderts heißt es bei B. Altum: »Das Thier besitzt nur sinnliche Vorstellungsverbindungen, aber kein geistiges Abstraktionsvermögen, es denkt nicht, reflectirt nicht, setzt nicht selbst Zwecke, und wenn es dennoch zweckmäßig handelt, so muß ein Anderer für dasselbe gedacht haben. Es handelt ohne allen Zweifel nach Gesetzen, aber diese Gesetze sind ihm nicht proponirt, werden nicht von ihm menschlich verstanden und angenommen, sondern sie sind ihm *immanent*«. ⁴⁰ Ausdrücklich als Beleg für eine übernatürliche Kraft führt E. Wasmann das komplexe instinktive Verhalten von Insekten an (»Der Kunsttrieb des kleinen Käfers bietet uns [...] einen ebenso klaren als anziehenden Beweis für das Dasein eines überweltlichen, unendlich weisen Gottes«) (vgl. Abb. 220).⁴¹ Aufgrund seines bloß »sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögens«⁴² und seiner »Überlegungsunfähigkeit«⁴³ schreibt Wasmann den Insekten zwar eine »Seele«, aber keinen »Geist« zu: »das Seelenleben der Thiere ist nie und nimmer ein Geistesleben«⁴⁴.

E.B. de Condillac bestimmt in der Mitte des 18. Jahrhunderts den Instinkt der Tiere als eine aus ihren Bedürfnissen entstandene Gewohnheit, die ohne Reflexion ausgeführt wird.⁴⁵ Der Instinkt sei beim Erreichen seines Zieles sicherer als die Vernunft, wenn er auch Täuschung und Irrtum nicht ganz ausschließe. Im Gegensatz zu den auf das Theoretische und Abstrakte, z.B. das Wahre und Schöne, gerichteten Kenntnissen des Menschen, führten die durch den Instinkt geleiteten Urteile der Tiere zu praktischen Kenntnissen (»connoissances pratiques«) und zu dem, was für ihre Erhaltung nützlich sei.⁴⁶ Wie bei Condillac ist es an der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert allgemein üblich, die Instinkte nach la-

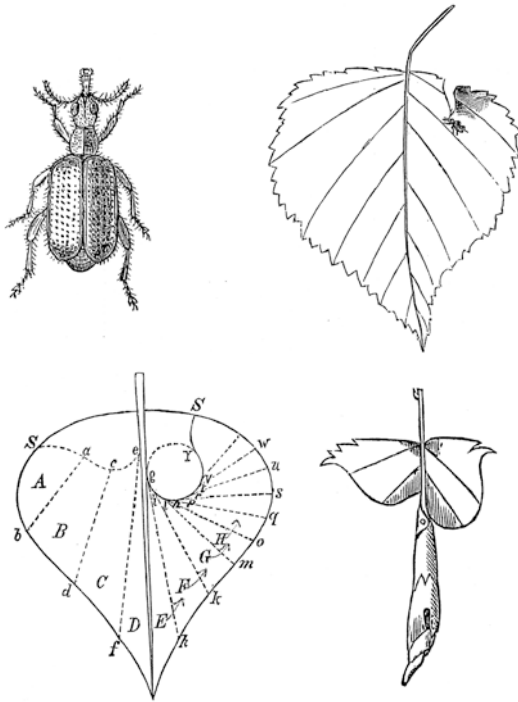


Abb. 220. Der Schwarze Birkenblattroller oder »Trichterwickler« (*Deporaus betulae*) (oben links), der zur Nahrungsversorgung und zum Schutz seiner Nachkommen einen Trichter aus einem Birkenblatt baut (unten rechts). Die explizite Berechnung der S-förmigen Schnittlinie in den Blättern wird 1884 von E. Wasmann für ein mathematisch komplexes Problem gehalten (unten links), das für die »Überlegungsfähigkeit des Tierchens unerreichbar« (p. 100) und daher auf einen Instinkt zurückzuführen sei (aus Wasmann, E. (1884). *Der Trichterwickler*: 4; 10; 20; vgl. aber Prell, H. (1925). *Der Trichterwickel des Birkenblattrollers*. *Naturwiss.* 13, 652-656).

marckistischem Modell aus der Gewohnheit abzuleiten. In seiner Abhandlung über die »Kunsttriebe« der Tiere entwickelt H.S. Reimarus 1760 eine Klassifikation der Triebe, die für alle späteren Systeme grundlegend ist. Allgemein bestimmt Reimarus die Triebe teleologisch über ihre Funktion: »Alle Kunsttriebe aller Thiere zielen 1) entweder auf das Wohl und die Erhaltung eines jeden Thieres nach seiner Lebensart; oder 2) auf die Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes oder der Nachkommen«. ⁴⁷

Eine materialistische Interpretation eines Instinkts liefert D. Diderot 1778, indem er einen Instinkt als eine Kette (»enchaînement«) von Bewegungen beschreibt, die sich aus der speziellen körperlichen Organisation (»organisation«) eines Tieres und den Umweltbedingungen ergibt und auf die Erhaltung

des Individuums gerichtet ist (vgl. Tab. 127). ⁴⁸ Auf dieser Grundlage können die Instinkte als komplexe Bewegungsfolgen mittels einer Kette von Reflexen gedeutet werden (im Sinne des Konzepts der Reflexkette; ↑Verhalten/Reflex): Das Ergebnis einer Reflexbewegung wirkt als Auslöser einer anderen Bewegung. Das Modell einer Reflexkette geht aus der Verbindung von Reflexphysiologie und Assoziationspsychologie hervor und wird Mitte des 19. Jahrhunderts durch A. Bain und I.M. Sechenov zu einer Theorie komplexer Bewegungen entwickelt. ⁴⁹ Die Analyse von Bewegungen als Aneinanderkettung elementarer Reflexe soll eine rein physiologische Erklärung dieser Bewegungen ermöglichen.

Gegen die lamarckistische Ableitung der Instinkte aus der Gewohnheit wendet sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts J.J. Virey. Er stellt Instinkt und ↑Intelligenz scharf einander gegenüber und schreibt ihnen einen anderen Ursprung zu: die Intelligenz der individuellen Erfahrung, den Instinkt aber einem vor das individuelle Leben zurückreichenden Erbe. Die Instinkte entwirft Virey als funktional äquivalent zur Intelligenz: Je höher die Intelligenz ausgebildet sei, desto geringer die Instinkte (»plus cet animal jouira des prérogatives de l'intelligence, mais moins son instinct se manifestera au-dehors«). ⁵⁰

Instinkte bei Pflanzen?

Aufgrund der allgemeinen Definitionen des Instinkt-begriffs wird Ende des 18. Jahrhunderts nicht nur bei den Tieren, sondern auch für die Pflanzen ein durch Instinkte geleitetes Verhalten diagnostiziert. T. Percival sieht den Instinkt als die Fähigkeit, das mit der eigenen Natur Zusammenstimmende zu suchen und das ihr Entgegenstehende zu meiden, ohne dass dabei Erfahrung, Wissen oder Freiheit eine Rolle spielen. Das Wachstum einer Wurzel in die Erde ist danach ebenso durch einen Instinkt geleitet wie das Verhalten der Tiere. ⁵¹ Ähnlich heißt es 1811 bei J.P. Tupper, der Instinkt (der Pflanzen und Tiere) sei eine zweckmäßige Disposition, ohne Willen (»deliberation«), ohne Reflexion und ohne Wahrnehmung der angestrebten Ziele. ⁵²

Seit den frühen 1820er Jahren erwägen es einige Autoren, Instinkte auch bei Pflanzen anzunehmen. Dies erfolgt in erster Linie mit Hilfe des Begriffs **Pflanzentrieb**. J.E. von Berger ist 1821 der Auffassung, es sei »die Reproduktion der Gattung das höchste Moment des vegetativen Lebens« ⁵³, und er spricht von einer »Allmacht des Triebes in der ganzen Natur« ⁵⁴ und dem »mächtigen Pflanzentrieb«. ⁵⁵ Dieser Pflanzentrieb wird auch bei anderen Autoren mit Wachstum und Fortpflanzung verbunden. ⁵⁶ Nach

H. Ulrici (1866) offenbare sich ein »Pflanzentrieb« im gerichteten Wachstum, z.B. in der Unterscheidung von Helligkeit und Dunkelheit.⁵⁷ Allgemein etablieren kann sich die Rede von Instinkten bei Pflanzen allerdings nicht. G. Bateson brandmarkt die Zuschreibung von Instinkten zu Pflanzen 1969 als einen »Zoomorphismus«, der für die Botanik genauso »schlimm« sei wie der Anthropomorphismus für die Zoologie.⁵⁸

Instinkt und Trieb

›Instinkt‹ und ›Trieb‹ werden im Deutschen vielfach als synonym verstanden. Das Substantiv **Trieb** geht auf das Verb ›treiben‹ (ahd. ›trīban‹, engl. ›drive‹) mit der allgemeinen Bedeutung »in Bewegung setzen« zurück. Es bezieht sich ursprünglich auf das Treiben des Viehs, seit dem 16. Jahrhundert gewinnt es die allgemeinere Bedeutung »Eifer, innerer Antrieb«. Im Sprachgebrauch seit der Antike wird dem Ausdruck ›Trieb‹ (griech. »ὄρμη«) eine weitere Bedeutung als ›Instinkt‹ zugeschrieben, insofern im Instinktbegriff die irrationale Komponente ein dominierendes Gewicht hat, beim Menschen z.B. im Sinne eines »irrational glückhaften Handelns«, die im Triebbegriff nicht vorliegen muss.⁵⁹ Nicht jede Triebhandlung muss also eine naturhaft-irrationale Grundlage haben und insofern eine Instinkthandlung sein.

So bezeichnet das Wort ›Trieb‹ bei den philosophischen Klassikern des deutschen Idealismus vielfach in eindeutiger Weise eine nicht naturale Anlage.⁶⁰ Ausdruck findet diese Wortverwendung 1764 in I. Iselins Vorstellung von einem »Trieb zur Vollkommenheit« als dem »unterscheidenden Kennzeichen der menschlichen Natur«. ⁶¹ Iselin schließt sich dabei einem Gedanken J.J. Rousseaus an, der 1755 in der Fähigkeit zur Vervollkommenung (»faculté de se perfectionner«; »perfectibilité«) ein Merkmal des Menschen als Individuum und als Gattung sieht, das gerade der instinktgeleiteten, auf einem Vollkommenheitsniveau verbleibenden Existenzweise der Tiere entgegengesetzt sei (»la Bête, qui n'a rien acquis et qui n'a rien non plus à perdre, reste toujours avec son instinct«).⁶²

In einem auf das Biologisch-Naturale bezogenen Sinn erscheint der Triebbegriff dagegen 1760 in H.S. Reimarus' Konzept des *Kunsttriebes* der Tiere. Dieses bezeichnet die Motivationsgrundlage für diejenigen biologisch funktionalen Verhaltensaspekte der Tiere, die auf Selbsterhaltung und Fortpflanzung gerichtet sind.⁶³ Reimarus weist auch auf die erbliche Grundlage der Triebe hin: »Ein großer Theil der Kunsttriebe wird von der Geburt an, ohne alle äußere Erfahrung, Unterricht oder Beyspiele, und doch ohne

Fehl ausgeübt; und ist also gewiß natürlich angeboren und erblich.«⁶⁴ Eine ebenso eindeutig biologische Fundierung weist J.F. Blumenbachs Begriff des *Bildungstriebes* auf, »die erste wichtigste Kraft zu aller Zeugung, Ernährung und Reproduction«.⁶⁵ Im Anschluss an diese Einbettung des Triebbegriffs in allgemeine Theorien des Organischen bindet I. Kant in den 1790er Jahren seinen Begriff eines Triebes beim Menschen an die »Anlage für die Thierheit im Menschen«⁶⁶, d.h. die nicht-vernunftgeleiteten Motivationsaspekte des Verhaltens.

Im Anschluss an den älteren und umfassenderen Triebbegriff hält sich daneben aber auch die Bedeutung von ›Trieb‹ zur Bezeichnung nicht nur der naturbedingten, dranghaften Verhaltensmotivationen, sondern gerade auch der durch Überlegung und Vernunft geleiteten. So formuliert J.G. Fichte 1800: »Die Selbstthätigkeit im Menschen, die seinen Charakter ausmacht, ihn von der gesammten Natur unterscheidet, uns außerhalb ihrer Gränzen setzt, muß sich auf etwas ihm Eigenthümliches gründen; und dieses Eigenthümliche eben ist der Trieb. Durch seinen Trieb ist der Mensch überhaupt Mensch.«⁶⁷ Der Trieb wird von Fichte allgemein definiert als »eine innere sich selbst zur Kausalität bestimmende Kraft«⁶⁸ und »das höchste, und einzige Princip der Selbstthätigkeit in uns; er allein ist es, der uns zu selbstständigen, beobachtenden, und handelnden Wesen macht«⁶⁹.

Auch in den frühen Theorien zur Tierpsychologie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts bildet ›Trieb‹ kein Konzept, das zur Differenzierung zwischen dem Verhalten von Mensch und Tier Einsatz findet. W. Wundt bezeichnet als ›Trieb‹ 1874 allgemein »eine Gemüthsbewegung, die auf zukünftige Eindrücke gerichtet ist«.⁷⁰ Er bekennt sich damit explizit zu einer teleologischen Fundierung des Triebbegriffs. Als »innere Bestimmungsgründe« des Verhaltens sind die Triebe für Wundt ausdrücklich etwas den Menschen mit den Tieren Verbindendes: »Nicht in der Freiheit von Trieben oder ihrer Bezwungung besteht also die Errungenschaft der Cultur, sondern in einer Vielseitigkeit derselben«.⁷¹ In diese Richtung weist es auch, wenn F. Nietzsche die Triebe 1883 als »höhere Organe«⁷² bezeichnet und damit die später praktizierte parallele Analyse von Verhaltensdispositionen und morphologischen Merkmalen als in der Evolution entstandene Einrichtungen vorbereitet.

19. Jh.: Versuche zur Integration in die Physiologie
Trotz der frühen Versuche einer physiologischen Explikation des Instinktbegriffs im 18. und 19. Jahrhundert gelingt seine Integration in die physiologischen Theorien doch nicht vollständig, so dass er

eine theoretisch isolierte Stellung aufweist und von verschiedener Seite ausdrücklich abgelehnt wird.⁷³ Die Ablehnung kommt dabei aus entgegengesetzten Richtungen: Von den stärker deskriptiv orientierten Biologen wird er abgelehnt, weil mit ihm – einem von der scholastischen Tradition geprägten Begriff – eine starke Entgegensetzung des Verhaltens von Menschen und Tieren transportiert wird. Gesucht wird aber ein einheitlicher theoretischer Rahmen, der auf Mensch und Tier gleichermaßen Anwendung findet. So unternimmt es P. Scheitlin 1840, die Tier- und Menschenpsychologie mit dem gleichen begrifflichen Instrumentarium zu bestreiten und lehnt Differenzbegriffe wie den des Instinkts ausdrücklich ab. Tier und Mensch sind in psychologischer Hinsicht nach Scheitlin in einer kontinuierlichen Stufung von seelischen Vermögen miteinander verbunden; die Tiere würden ebenso über ein Denken verfügen wie der Mensch über Instinkte. Die »Thierseele« könne daher nicht der Menschenseele »contradictweise entgegengesetzt« sein, denn auch für die Tiere gebe es »Wahrheit«; denn sie würden über Sinneszeugnisse und ein Wollen verfügen.⁷⁴ In ähnlicher Weise argumentiert A. Brehm 1864 im ersten Band seines »Thierlebens« gegen den Instinktbegriff als ein Konzept, das eine grundsätzliche Scheidung zwischen Tier und Mensch rechtfertigen könnte: »Es zeugt von ebensoviel Hochmuth als Unverstand, wenn der Mensch mit hohlem Stolz alle höheren Geistesthätigkeiten für sich beansprucht und dem Thiere vornehm nur unbewußten Trieb, gleichsam zur Ahnung statt zur Erkenntniß läßt.«⁷⁵ Von anderer Seite wird der Begriff des Instinkts abgelehnt, weil er als metaphysisch und unwissenschaftlich gilt. So stellt L. Büchner den Begriff 1855 auf gleiche Ebene wie »Lebenskraft« (↑Vitalismus).⁷⁶

Seit Ende des 19. Jahrhunderts wird der Begriff daher durch andere, in die mechanistisch orientierte Physiologie besser integrierte Konzepte abgelöst versucht. So verwendet J. Loeb statt »Instinkt« den Ausdruck »Tropismus« (↑Selbstbewegung).⁷⁷ Allgemein üblich wird es aber, Instinkte als eine komplexe Form von Reflexen (↑Verhalten) zu interpretieren. So beschreibt H. Spencer 1855 den Instinkt als eine *zusammengesetzte Reflexhandlung* (»compound reflex action«), und er hält eine scharfe Abgrenzung von Instinkt und Reflex für nicht möglich.⁷⁸ Er bilde sich aus der Koordination vieler einzelner Stimuli zu einem handlungsauslösenden Gesamtstimulus und ermögliche auch die Einbeziehung individuell erworbener Erfahrungen. Diese Sicht des Instinktes ist bis zum Ende des Jahrhunderts bestimmend. W. James ist 1890 der Auffassung, alle Instinkthandlungen

würden dem generellen Muster eines Reflexes entsprechen, insofern sie durch Sinnesreize ausgelöst würden: »The actions we call instinctive all conform to the general reflex type; they are called forth by determinate sensory stimuli in contact with the animal's body, or at a distance in his environment.«⁷⁹ Noch 1920 heißt es bei H.E. Ziegler: »Die Instinkte sind mit den Reflexen zusammenzustellen. Sie unterscheiden sich von ihnen nur durch die größere Kompliziertheit, insbesondere dadurch, daß sie nicht nur eine Tätigkeit eines Organes, sondern Handlungen des ganzen Individuums bedingen.«⁸⁰ Auf neurophysiologischer Ebene unterscheidet Ziegler zwischen »ererbten Bahnen des Nervensystems« und »individuell erworbenen Bahnen« und kann auf dieser Grundlage der Modifikation von Instinkten durch individuelles Lernen Rechnung tragen.

Experimentelle Untersuchungen von instinktiven Verhaltensweisen erfolgen seit dem 19. Jahrhundert. Der frühe Ethologe D. Spalding führt in den 1870er Jahren Versuche zum instinktiven Verhalten bei Hühnchen durch. Er versieht die Küken, bevor sie aus dem Ei geschlüpft sind, mit einer Maske und zeigt, dass sie bestimmte Verhaltensweisen zeigen, ohne diese zuvor offensichtlich gelernt zu haben.⁸¹

Neben den Versuchen zur physiologischen Untersuchung und Explikation findet der Instinktbegriff im 19. Jahrhundert auch von philosophischer und biotheoretischer Seite viel Aufmerksamkeit. Als zentrales Prinzip des Organischen und als besonderen Ausdruck eines universalen Willens in der Natur interpretiert A. Schopenhauer den Instinkt. Er definiert den Instinkt als ein »Wirken wie nach einem Zweckbegriff und doch ganz ohne denselben.«⁸² Der Instinkt gibt nach Schopenhauer »das Allgemeine, die Regel« eines Verhaltens⁸³; er ist gegenüber dem durch den Intellekt geleiteten Handeln der höheren Tiere und des Menschen durch eine größere Stabilität und Sicherheit gekennzeichnet⁸⁴. Weil das instinktgeleitete Verhalten der Tiere oft im Dienst der Fortpflanzung steht und damit gegen die Selbsterhaltung des Individuums gerichtet sein kann, bezeichnet Schopenhauer den Instinkt als einen »Wahn«, »vermöge dessen ihm als ein Gut für sich selbst erscheint, was in Wahrheit bloß eines für die Gattung ist.«⁸⁵ Durch seine Instinkte werde das Individuum »der Betrogene der Gattung«⁸⁶, denn die »Zwecke der Gattung«, insbesondere der Trieb zur Fortpflanzung, würden »dem persönlichen Interesse der dargestellten Individuen zuwiderlaufen und daher das Glück derselben zu untergraben drohen«⁸⁷ (Schon Kant spricht vom »Gängelwagen des Instincts«, der eine Person von ihren vernünftigen Handlungen fortführen könne.⁸⁸) Um-

»[S]ome Determination of our Nature [...], antecedent to all Reason« (Hutcheson 1725, 143).

»On appelle Instinct le principe de ce cours d'actions réglées qui est propre à chaque espèce, et où, sans le secours de l'habitude et de l'art, chaque animal suit une certaine tablature de mouvemens industriels, pour parvenir à une fin proper à l'espèce dont il est« (Boullier 1728/37, 366).

»[L]'instinct n'est que cette habitude [qui est absolument nécessaire à la conservation de l'animal] privée de réflexion« (Condillac 1755, 109).

»L'instinct animal est un enchaînement nécessaire de mouvemens conséquents à l'organisation et aux circonstances, par l'effet desquelles l'animal exécute sans nulle délibération, indépendamment de toute expérience, une longue suite d'opérations conformes à sa conservation« (Diderot 1778, 314).

»Der Instinct ist das Vermögen der Thiere, aus einem angeborenen, unwillkürlichen, inneren Drange, ohne allen Unterricht, von freyen Stücken, sich zweckmäßigen, und zu ihrer und ihres Geschlechts Erhaltung abzielenden Handlungen zu unterziehen« (Blumenbach 1779/1807, 42f.).

»[W]e may [...] define instinct as mental action (whether in animals or human beings) directed towards the accomplishing of adaptive movement, antecedent to individual experience, without necessary knowledge of the relation between the means employed and the ends attained, but similarly performed under the same appropriate circumstances by all the individuals of the same species« (Romanes 1882/86, 15f.).

»Instinct is usually defined as the faculty of acting in such a way as to produce certain ends, without foresight of the ends, and without previous education in the performance« (James 1890, 1004).

»Instinctive activities: congenital, adaptive, and coöordinated activities of the organism as a whole; specific in character, but subject to variation analogous to that found in organic structures; similarly performed by all the members of the same more or less restricted group, in adaptation to special circumstances frequently recurring or essential to the continuance of the race; often periodic in development and serial in character« (Lloyd Morgan 1895, 327).

»The first criterion of instinct is, that it can be performed by the animal without learning by experience, instruction or imitation« (Whitman 1899, 311).

»Wir sprechen von Instinkt, wenn ein Tier anscheinend unbewußte Bewegungen oder Handlungen vollführt, welche für die Erhaltung des Individuums oder der Art nötig oder nützlich sind« (Loeb 1906, 7).

»We may [...] define an instinct as an inherited or innate psycho-physical disposition which de-termines its possessor to perceive, and to pay attention to, objects of a certain class, to experience an emotional excitement of a particular quality upon perceiving such an object, and to act in regard to it in a particular manner, or, at least, to experience an impulse to such action« (McDougall 1908/21, 29).

»Unter dem ›Instinkt‹ verstehen wir bei den Tieren die charakteristische psychische Veranlagung, dank welcher bestimmten Empfindungen, Wahrnehmungen oder Erinnerungen bestimmte Gefühle und Emotionen folgen und diesem Erkennen und Fühlen wieder ein bestimmter Drang und bestimmte Strebungen, die sich in Handlungen verwirklichen; während umgekehrt auch bestimmte Wahrnehmungen und Gefühle wieder von den Strebungen erweckt und beeinflusst werden« (Bierens de Haan 1940, 34).

»I will tentatively define an instinct as a hierarchically organized nervous mechanism which is susceptible to certain priming, releasing and directing impulses of internal as well as of external origin, and which responds to these impulses by coordinated movements that contribute to the maintenance of the individual and the species« (Tinbergen 1951, 112).

»Instinct=An inherited and adapted system of co-ordination within the nervous system as a whole, which when activated finds expression in behaviour culminating in a fixed action pattern. It is organised on a hierarchical basis, both on the afferent and efferent sides. When charged, it shows evidence of action-specific-potential and a readiness for release by an environmental releaser« (Thorpe 1951, 36).

»Mehr oder minder kompliziertes, angeborenes Verhalten, das gleichzeitig durch innere u. äußere Faktoren bestimmt wird« (Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften 1953, 1340).

»[D]ie Fähigkeit vieler Tiere, stimmungsanregende Impulse innerer und äußerer Herkunft mit arttypischem Instinktverhalten zu beantworten« (ABC Biologie 1967, 389).

»Als einen Instinkt oder einen Trieb bezeichnen wir ein im Ganzen spontan aktives System von Verhaltensweisen, das funktionell genügend einheitlich ist, um einen Namen zu verdienen. Die Benennung eines solchen Systems [erfolgt] nach einer Funktion« (Lorenz 1978, 175).

»Der bei weitem umstrittenste Begriff in der Ethologie. [...]. Am häufigsten versteht man in der Ethologie unter ›Instinkt‹ einen angeborenen Verhaltensmechanismus, der sich in geordneten Bewegungsabläufen, den sogenannten *Erbkoordinationen*, äußert und der durch bestimmte Reize über einen *Auslösemechanismus* in Gang gesetzt werden kann. Die Koordination der Bewegungen erfolgt in bestimmten Zentren des Gehirns« (Immelmann 1975, 63).

Tab. 127. Definitionen des Instinktbegriffs.

gekehrt erscheint Schopenhauer der Fortpflanzungsinstinkt als »der Genius der Gattung«: »alles beruht darauf, daß die Gattung, als in welcher die Wurzel unsers Wesens liegt, ein näheres und früheres Recht auf uns hat, als das Individuum; daher ihre Angelegenheiten vorgehn«.⁸⁹

Instinkt und Evolution

Mit der Evolutionstheorie wird die naturhistorische Kontinuität von Tier und Mensch auf eine theoretisch überzeugende Grundlage gestellt. Auch das Konzept des Instinkts wird im Zuge dieser Entwicklung zu einem Mensch und Tier verbindenden Prinzip. C. Darwin zeigt in einer vergleichenden Perspektive anhand vieler Beispiele, wie mimische und gestische Ausdrücke des Menschen – die »Gemütsbewegungen« (»expressions of the emotions«) – eine instinktive Grundlage haben.⁹⁰ Darwin versteht unter einem Instinkt, der klassischen Bestimmung gemäß, eine Aktion von Tieren, die nicht aus Erfahrung und nicht aus Einsicht erfolgt. Er erklärt ihre Entstehung, ebenso wie die körperlicher Merkmale durch Natürliche Selektion, wenn diese bei der Hervorbringung komplexer Instinkte auch schrittweise ablaufe: »No complex instinct can possibly be produced by natural selection, except by the slow gradual accumulation of numerous, slight, yet profitable, variations«.⁹¹ Darwin unternimmt es also, die Instinkte genauso wie die morphologischen Merkmale der Organismen als durch die Selektion geformt zu betrachten und zu analysieren. Durch die schrittweise Wirkungsweise der Selektion sieht er darin keine grundsätzliche Schwierigkeit: »I can see no difficulty in natural selection preserving and continually accumulating variations of instinct to any extent that may be profitable«.⁹² Konkret schreibt er zu den komplexen Instinkten der Biene, diese könnten sukzessive entstanden sein: »the most wonderful of all known instincts, that of the hive-bee, can be explained by natural selection having taken advantage of numerous, successive, slight modifications of simpler instincts«.⁹³ Neben der Erklärung der Instinkte durch Natürliche Selektion (und der teilweise offenen Ablehnung lamarckistischer Überlegungen⁹⁴) stützt sich Darwin an anderer Stelle auch auf ein lamarckistisches Modell, dem zufolge die Instinkte allmählich aus gewohnheitsmäßigen Verhaltensweisen entstehen: »Actions, which were at first voluntary, soon became habitual, and at last hereditary, and may then be performed even in opposition to the will«.⁹⁵

Lamarckistische Elemente in der Erklärung der Entstehung der Instinkte sind in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts weit verbreitet (↑Lamarckis-

mus). Aus ursprünglichen Gewohnheiten entstanden seien sie im Laufe der Zeit erblich geworden.⁹⁶ G.J. Romanes unterscheidet 1883 zwischen *primären Instinkten*, die durch die Natürliche Selektion entstanden seien, und *sekundären Instinkten*, die ursprünglich als Handlungen der Intelligenz aufgetreten seien.⁹⁷ Auch W. Wundt erklärt die Instinkte ausgehend von ursprünglichen »Willensakten«, die im Laufe der individuellen oder phylogenetischen Entwicklung »mechanisiert« worden seien.⁹⁸ Kritisiert wird dieser Ansatz zu Beginn des 20. Jahrhunderts mit dem Hinweis, es handele sich um eine anthropomorphistische Konzeption, die insofern irreführend sei, als viele niedere Tiere Verhaltensweisen zeigten, die weit über ihrem Einsichtsvermögen stünden und daher nicht in ursprünglichen Willensakten gründen könnten.⁹⁹ A. Weismann wendet sich schon früh eindeutig gegen eine Vererbung von Instinkten nach dem lamarckistischen Modell der Vererbung erworbener Eigenschaften. Er ist 1883 der Meinung, »dass alle Instinkte rein nur durch Selection entstehen, dass sie nicht in der Uebung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben«.¹⁰⁰

Deutlich für eine evolutionäre Betrachtung und Erklärung der Instinkte plädiert 1891 auch H.E. Ziegler: »Die Principien, welche für die morphologische Betrachtung der Organe aufgestellt sind, sie gelten alle auch für die Instincte; auch hinsichtlich dieser spricht man von Homologie, Analogie und Parallelentwicklung, von individueller Variation, natürlicher Züchtung und daraus resultirender Zweckmäßigkeit«.¹⁰¹ Später wird diese Auffassung systematisch von den Gründungsvätern der Vergleichenden Verhaltensforschung (↑Ethologie), von O. Heinroth, C.O. Whitman und besonders K. Lorenz, ausgearbeitet. Whitman formuliert 1899 den viel zitierten Satz: »Instinct and structure are to be studied from the common standpoint of phyletic descent«.¹⁰² Bei Lorenz heißt es rückblickend: »Die Entdeckung der Homologisierbarkeit von Bewegungsweisen ist der archimedische Punkt, von dem aus die Ethologie oder vergleichende Verhaltensforschung ihren Ursprung genommen hat«.¹⁰³ Die Vergleichende Verhaltensforschung sei erst dadurch möglich geworden, dass Verhaltensweisen als homolog zu einander beurteilt werden können.¹⁰⁴

Definitionsversuche am Ende des 19. Jh.

In den Definitionen des Instinktbegriffs am Ende des 19. Jahrhunderts wird der spontane, angeborene und arttypische Charakter der Instinkte betont. Deutlich wird dies in der Definition, die G. Romanes, ein Freund Darwins, in seinem Werk »Animal

Intelligence« in den 1880er Jahren gibt. Romanes definiert einen Instinkt als »geistige Handlung«, die auf eine der individuellen Erfahrung vorausgehende adaptive Bewegung gerichtet ist, sich ohne notwendige Einsicht in das Verhältnis von Mittel und Zweck vollzieht und unter den gleichen Umweltbedingungen von allen Mitgliedern einer Art ausgeführt wird (vgl. Tab. 127).¹⁰⁵ In ähnlicher Weise hebt C. Lloyd Morgan um die Jahrhundertwende das Angeborene und für eine Art Charakteristische der Instinkte hervor (vgl. Tab. 127). Er bezeichnet die Instinkte als »ererbte« Verhaltensweisen, die eine »bestimmte Regelmäßigkeit des Verlaufs« zeigen und von »der individuellen Erfahrung unabhängig« seien, als »fix und fertige Dinge«, wie er sagt.¹⁰⁶ Eine klare Abgrenzung von Reflexen und Instinkten erscheint Lloyd Morgan nicht möglich; zwischen beiden bestehe ein Kontinuum. Die beide Enden des Kontinuums sollen aber doch voneinander abgehoben werden: Reflexe sind nach Lloyd Morgan »örtlich begrenzte Reaktionen auf spezialisierte Reize, Instinkte dagegen mehr zusammengesetzte Handlungsweisen«.¹⁰⁷

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden einzelne Verhaltensweisen, die als Ausdruck eines Instinktes interpretiert werden, als *Instinkthandlungen* oder *Instinktbewegungen* bezeichnet (↑Verhalten). Für W. Wundt, der diese Formulierung im Deutschen verbreitet, bilden die Instinkte die »angeborenen thierischen Triebe«.¹⁰⁸ Als Gegenstand der Psychologie betrachtet er die »inneren Bestimmungsgründe« für die »Handlungen« der Tiere. Eine Abgrenzung von Trieb- und Instinkthandlungen schlägt G. Glogau 1880 vor: »Triebhandlung« will er für eine Tätigkeit verwenden, die als Reaktion »direct auf physische Reize erfolgt«; bei einem »Instinct« schiebe sich dagegen »zwischen die physische Erregung und die Körperbewegung (vermöge der Erinnerung) eine kürzere oder längere Vorstellungskette«. Anders als im automatisch ablaufenden Trieb, bilde in einer Instinkthandlung also die »psychische Tätigkeit« einen »Regulator der Functionen des Leibes«.¹⁰⁹ Diese Differenzierung kann sich allerdings nicht etablieren.

Instinkt und Lernen

Betont wird in den verbreiteten Instinktdefinitionen bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts ihr angeborener Charakter (McDougall 1908/21: »inherited or innate psycho-physical disposition«¹¹⁰). Sowohl das Verhalten selbst als auch die Disposition dazu oder der auslösende Drang (McDougall: »impulse«) werden dabei als »Instinkt« bezeichnet (vgl. die Definition von McDougall in Tab. 127). Der Ausschluss der Modifikation durch Lernen bei McDougall einen Teil

der Definition des Instinktbegriffs: Als rein instinktiv (»purely instinctive«) werden ausdrücklich nur solche Verhaltensweisen bezeichnet, die durch Intelligenz und Gewohnheit nicht verändert werden (»unmodified by intelligence and by habits acquired under the guidance of intelligence or by imitation«).¹¹¹ Trotzdem betont McDougall aber immer wieder die mentale, nicht-mechanistische Konstitution eines Instinktes »There is every reason to believe that even the most purely instinctive action is the outcome of a distinctly mental process, one which is incapable of being described in purely mechanical terms, because it is a psycho-physical process«.¹¹²

Dass das als instinktiv beschriebene Verhalten aber nicht immer allein auf ererbter Grundlage beruht, sondern auch im Laufe des Lebens verändert werden kann, wird am Ende des 19. Jahrhunderts vielfach herausgestellt. W. James legt 1890 Wert darauf, unter einem Instinkt etwas zu verstehen, das weder die Modifikation durch Lernen noch die Motivation durch Vernunft ausschließt.¹¹³ Die Modifizierbarkeit der Instinkte wird dabei nicht nur für Wirbeltiere, sondern auch für Insekten gezeigt. E. Wasmann weist in seinen Untersuchungen von Ameisen nach, dass diese zwar eine ererbte Disposition zur feindlichen Reaktion auf andere Ameisen mit einem nestfremden Geruch haben – die Identifizierung eines Geruchs als fremd ist aber nicht angeboren, sondern erlernt.¹¹⁴ Durch solche und andere Versuche zum Lernen und durch die erfolgreiche Dressur von Ameisen erkennt Wasmann, dass »die Ameisen durch eigene sinnliche Erfahrung, durch Nachahmung und durch Dressur vieles wirklich zu lernen vermögen, wodurch sie die Ausübung ihrer erblichen Instinkte modificiren«.¹¹⁵ Die »Instinkthandlungen« erfolgen also z.T. »durch Vermittlung der individuellen sinnlichen Erfahrung des Thieres«.¹¹⁶ Allgemein definiert wird der Instinktbegriff von Wasmann, indem er formuliert, es sei »der Instinkt die spezifisch zweckmäßige Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens der Tiere, die ihre organische Grundlage in der Anlage des Nervensystems hat und sich mit letzterem vererbt«.¹¹⁷

Um die beiden extremen Formen in dem Kontinuum von rein angeborenem und erlerntem Verhalten auf den Begriff zu bringen, unterscheidet F. Doflein 1916 zwischen einem *fest angepassten Typus* und einem *regulatorischen Typus*.¹¹⁸ Im ersten Fall, der für viele Insekten und allgemein wirbellose Tiere kennzeichnend sei, liegt nach Doflein eine seit der Geburt bestehende feine Abstimmung der Verhaltensausstattung des Organismus mit seiner Umwelt vor; Organismen dieses Typs nennt Doflein *Lebensspezi-*

alisten. Bei dem anderen Typus bestehe dagegen »eine Regulierbarkeit der Handlungen, eine Anpassungsfähigkeit des einzelnen Individuums von Fall zu Fall«. ¹¹⁹

Instinkte des Menschen

Am Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts sind die meisten Biologen und Psychologen der Auffassung, »Instinkt« sei ein wesentlich auf das Verhalten der Tiere anwendbarer Begriff. Es gibt aber auch die gegenteilige Meinung, nach der gerade der Mensch durch eine Vielzahl von Instinkten beherrscht sei. Sie wird 1890 von W. James mit der These vertreten, kein anderes Säugetier habe so viele Instinkte wie der Mensch: »no other mammal, not even the monkey, shows so large an array«. ¹²⁰ James gibt zur Stützung seiner These eine Liste von Instinkten des Menschen an. Spätere Psychologen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts schließen sich dieser Sicht an und erweitern James' Liste (für McDougall ↑Gefühl: Tab. 102). So finden sich in einer Übersicht des Soziologen L.L. Bernard Hunderte von Instinkten zusammengestellt, verteilt über kulturelle Bereiche wie die des Ästhetischen, Ethischen, Ökonomischen, Intellektuellen sowie biologische wie Nahrungsaufnahme, Furcht, Spiel, Sex etc. ¹²¹

Freuds Triebbegriff

Eine wichtige Rolle spielt der Instinkt- und Triebbegriff in der Psychoanalyse S. Freuds. Wie er selbst einräumt, kennzeichnet die Psychoanalyse aber ein eher ungewöhnlichen Triebbegriff. Für Freud ist ein Trieb ein Grenzbegriff, der die Vermittlung von biologischer und psychologischer Theorie leisten soll. Ungewöhnlich, aber von Freud doch stets betont, ist, dass er ihn als ein *Erhaltungsprinzip* auffasst. So schreibt er 1920: »Ein Trieb wäre also ein dem belebten Organischen innewohnender Drang zur Wiederherstellung eines früheren Zustandes, welchen dies Belebte unter dem Einflusse äußerer Störungskräfte aufgeben musste, eine Art von organischer Elastizität, oder wenn man will, die Äußerung der Trägheit im organischen Leben«. ¹²² Freud ist darum bemüht, seine Untersuchungen über die Psyche biologisch zu fundieren und operiert daher an oberster Stelle seiner Argumentation mit einer Voraussetzung, zu der er anmerkt: »Sie ist *biologischer* Natur, arbeitet mit dem Begriff der Tendenz (eventuell der Zweckmäßigkeit) und lautet: Das Nervensystem ist ein Apparat, dem die Funktion erteilt ist, die anlangenden Reize wieder zu beseitigen, auf möglichst niedriges Niveau herabzusetzen, oder der, wenn es nur möglich wäre, sich

überhaupt reizlos erhalten wollte«. ¹²³ Freud erkennt die teleologische Fundierung biologischer Sachverhalte und versucht seine Erklärungsprinzipien an diese anzuschließen. Das hier formulierte *Konstanzprinzip*, das die (Trägheits-)Tendenz der Psyche, Erregung zu vermeiden, als Erklärungsgrundsatz der Psychologie einführt, wird von Freud später auch anders titulierte: als »Nirwanaprinzip« oder als »Todestrieb«. ¹²⁴ Freud betrachtet diese Triebe als besondere Fälle eines schon von G.T. Fechner 1873 auf die Psyche bezogenen Stabilitätsprinzips, dem zufolge die Arbeit der Psyche in Richtung des Abbaus von Erregungsquantitäten wirke und dieser Prozess von einem Gefühl der Lust begleitet sei. ¹²⁵ Bei Freud erhält dieses Stabilitätsprinzip über seine »konservative Natur« ¹²⁶ hinaus einen regredierenden Charakter: Es sei zu verstehen als Ausdruck des dem Lebenden innewohnenden Bestrebens, einen »Zustand wiederherzustellen, sobald er verlassen worden ist«. ¹²⁷ Für das Leben insgesamt, entstanden aus dem Leblosen, heißt dies: Rückkehr zum anorganischen Zustand.

Kritisch kann gegen diese Übertragung der physiologischen Homöostase auf die Verhältnisse der Psyche angemerkt werden, dass sie einer gesonderten biologischen Begründung bedürfte. Biologisch bildet die Psyche, verstanden als Integrationsinstanz für den Umweltbezug eines Organismus, primär ein Organ für die physiologische Homöostase des Organismus. Sie motiviert und reguliert die Bedürfnisbefriedigung und Störungsvermeidung, die das biologische Verhältnis des Organismus zur Umwelt allgemein charakterisiert (↑Verhalten). Es liegt damit aber noch nicht selbst in der biologischen Natur der Psyche, ein eigenes Erhaltungssystem zu bilden oder über homöostatische Regulationen zu verfügen.

»Anti-Instinkt-Revolution«

Mit dem Aufstieg des Behaviorismus in den 1920er Jahren und der Betonung des Anteils des ↑Lernens im Verhalten der Organismen verliert der Instinkt-begriff vorübergehend an Bedeutung. Kritisiert wird der Instinkt-begriff von Seiten des Behaviorismus auch wegen seiner fehlenden Operationalisierbarkeit. Der inflationäre Gebrauch des Instinkt-konzepts in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts und die Auflistung zahlreicher Instinkten zu sehr spezifischen Verhaltensweisen werden ironisch als der »Instinkt des Glaubens an Instinkte« beschrieben. ¹²⁸

Zu einem Zurücktreten des Instinkt-begriffs hinter lerntheoretische Ansätze zur Erklärung von Verhaltensweisen kommt es v.a. im Zuge der Etablierung von Verhaltensexperimenten unter kontrollierten Be-

dingungen – richtungsweisend sind insbesondere die Untersuchungen E.L. Thorndikes an Katzen in einer Lernbox (↑Lernen: Abb. 280).¹²⁹ Diese lerntheoretische, gegen die instinktbasierter Verhaltensanalyse gerichtete Bewegung geht so weit, dass von einer »Anti-Instinkt-Revolution« gesprochen wurde.¹³⁰ Das Programm eines der radikalen Vertreter, Z.Y. Kuos, lautet Anfang der 1920er Jahre, eine »Psychologie ohne Vererbung« zu entwickeln.¹³¹ Die einzigen nicht-gelernten Verhaltensweisen sollen danach aus einfachen Reflexen bestehen; alle komplexeren Bewegungen setzen sich aus einer erlernten Verbindung dieser Verhaltenselemente zusammen. Das spontane Picken des neugeborenen Hühnerküchens nach Körnern soll sich z.B. aus bereits von dem Embryo im Ei gelernten Bewegungen entwickelt haben.

Rehabilitierung im Rahmen der Ethologie

Eine Gegenbewegung setzt mit der experimentellen Untersuchung komplexer Verhaltensweisen¹³² und mit der Entstehung der Vergleichenden Verhaltensforschung ein, die es unternimmt, das Verhalten als angeboren analog zu morphologischen Merkmalen zu betrachten.¹³³ Besonders die auf der Evolutionstheorie aufbauende Vergleichende Verhaltensforschung, die Ethologie, trägt viel zur Rehabilitierung des Begriffs bei. Für J.A. Bierens de Haan ist »Instinkt« 1940 der zentrale Begriff zur Erklärung tierischen Verhaltens. Er definiert ihn als Zusammenwirkung der drei Komponenten des Erkennens (Wahrnehmung, Empfindung und Erinnerung), des Fühlens und des Strebens (vgl. Tab. 127).¹³⁴

Während Bierens de Haan von einem Kontinuum und engem Zusammenwirken von angeborenen und erworbenen Komponenten im Verhalten ausgeht,¹³⁵ bemüht sich K. Lorenz darum, eine schar-

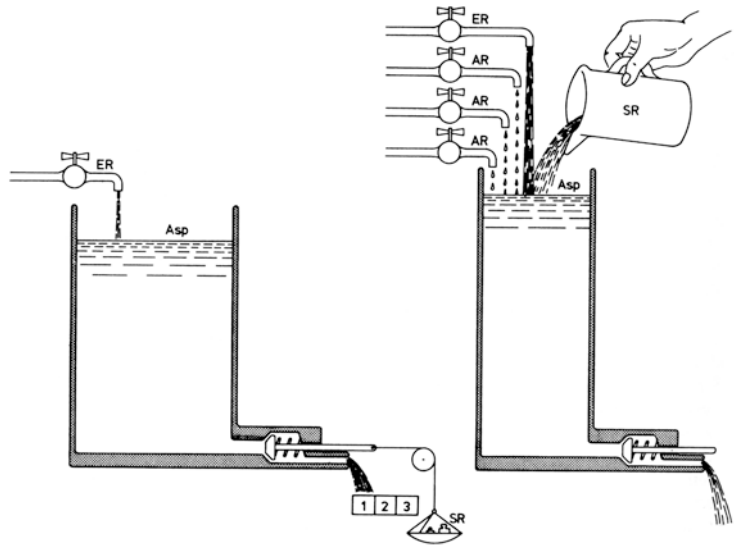


Abb. 221. Das »psychohydraulische Modell« der Verhaltensausslösung. Der Motivationszustand für ein bestimmtes Verhalten wird durch den Wasserstand in einem Gefäß repräsentiert, motivationssteigernde Faktoren, wie endogene Bedürfnisse sind durch Zuflüsse dargestellt, äußere Reize durch Gewichte, die den Abfluss erleichtern, und das Verhalten selbst durch einen Abfluss aus dem Gefäß. Links das alte Modell von 1937, in dem der Hahn »ER« für die »endogen-automatische Reizerzeugung« steht, das Flüssigkeitsniveau »ASP« für den aktuellen Spiegel des »Aktions-spezifischen Potentials« und das Gewicht »SR« für den »Schlüsselreiz«. Rechts eine überarbeitete Version des Modells, in dem »zusätzliche aufladende Reize« (»AR«) durch weitere Zuflüsse dargestellt sind und der »Schlüsselreiz« ebenfalls als ein Zufluss repräsentiert ist, weil er sich »nur in der Schnelligkeit seiner Wirkung von aufladenden Reizen unterscheidet«. Das Auslösen des Verhaltens, d.h. in dem Modell das Öffnen des Ventils, hängt nach dem neuen Modell allein vom Wasserstand in dem Gefäß ab. Das Modell soll eine Erklärung für u.a. folgende Zusammenhänge geben: Die Intensität eines Verhaltens ist umso größer, je stärker die innere Bereitschaft und der äußere Reiz ist; auch bei geringer innerer Motivation kann ein starker Schlüsselreiz ein Verhalten auslösen. Umgekehrt kann hohe innere Bereitschaft auch ohne Reiz ein Verhalten oder die Suche nach Reizen (Appetenz) auslösen. Kritisiert wird an diesem Modell insbesondere die Annahme einer für jede Verhaltensweise gesonderten, also einer »aktionsspezifischen Energie«, die experimentell nicht bestätigt werden konnte (aus Lorenz, K. (1978). *Vergleichende Verhaltensforschung*: 143).

fe Abgrenzung der Instinkte von den individuell erworbenen Verhaltensweisen nachzuweisen.¹³⁶ Lorenz beschreibt viele stereotyp und von Außenreizen unabhängig ablaufende Verhaltensweisen¹³⁷; bei solchen durch Lernen beeinflussten Instinkten spricht er von einer *Instinkt-Dressur-Verschränkung* (↑Lernen). Gegen behavioristische Ansätze betont Lorenz aber immer wieder die Existenz von rein instinktivem, angeborenem Verhalten, das sich z.B. in »Leerlaufreaktionen« manifestiert. Einen fließenden Übergang von erlerntem zu angeborenem Verhalten lehnt Lorenz ausdrücklich ab; für ihn bilden diese

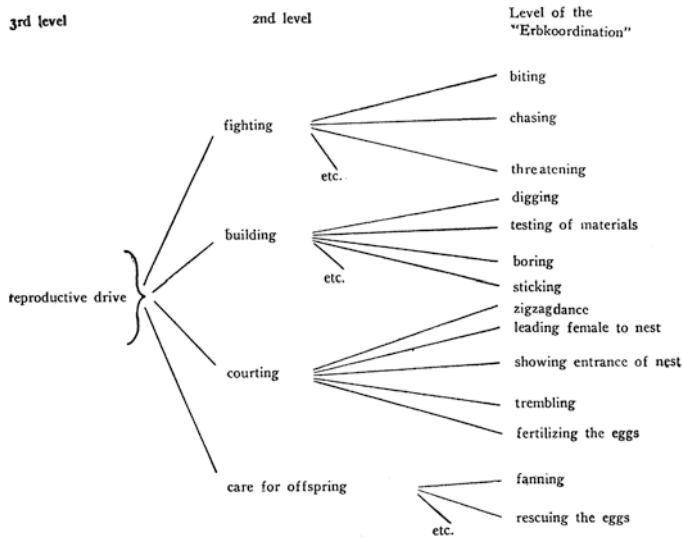


Abb. 222. Hierarchie und Gerichtetheit des Verhaltens beim Fortpflanzungsverhalten des Stichlings (aus Tinbergen, N. (1942). *An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibliotheca Biotheoretica* 1, 39-98: 57).

beiden Kategorien physiologisch und konzeptionell getrennte Typen von Verhaltenseinheiten. Bereits 1935 hält er fest, die »Annahme einer fundamentalen Zweiheit von Instinktthandlung auf der einen, Lern- und Intelligenzleistung auf der anderen Seite« bereite keine Schwierigkeiten und sei wissenschaftlich fruchtbar.¹³⁸ Instinkte könnten daher ebenso wie Organe in einer vergleichend-phylogenetischen Perspektive untersucht werden. Gerade die Betrachtung von Instinkten als taxonomisch wertvolle Merkmale, die gleichwertig neben morphologischen Strukturen stehen, ist dabei für Lorenz' strikte Gegenüberstellung von instinktivem und erlerntem Verhalten leitend.¹³⁹

Die Parallele zwischen der Informationsgewinnung durch individuelles Lernen und durch Vererbung motiviert G. von Frankenberg 1955 dazu, den Instinkt als »Gedanken der Art« zu bezeichnen: »Überlegen und Sichentscheiden erzeugt eine individuelle Umstellung im Nervensystem, eine »Modifikation«, – stammesgeschichtliche Anpassung dagegen eine erbliche, allen Artangehörigen angeborene Schaltung. Beide Male aber wird die Ordnung des nervösen Apparats, die den Anforderungen des Daseins entspricht, durch Probieren gewonnen.«¹⁴⁰

Die weite Verbreitung des Instinktbegriffs in den 1930er bis 50er Jahren kann interpretiert werden als der Versuch eines Mittelwegs zwischen einer reinen Reflextheorie, die alles Verhalten als bloßes Reiz-

Reaktions-Geschehen versteht, und einer vitalistisch aufgeladenen Verhaltenstheorie, die spezifische Lebenskräfte für die komplexen Verhaltensweisen postuliert.¹⁴¹

In seiner einflussreichen »Instinktlehre« versteht N. Tinbergen unter einem Instinkt einen »hierarchisch organisierten nervösen Mechanismus«, der auf bestimmte innere oder äußere Impulse reagiert und mit »lebens- und arterhaltenden Bewegungen« antwortet (vgl. Tab. 127).¹⁴² Auffallend ist insbesondere das funktionalistische Moment dieser Definition (das sie z.B. von der Bierens de Haans unterscheidet): Instinkte sind hier durch ihre Art der Wirkung auf den Organismus definiert.

Eine explizit als Definition verstandene Bestimmung des Instinktbegriffs wird von einer Terminologiegruppe um W.H. Thorpe 1951

vorgeschlagen. Der Terminus wird dabei mittels der Begrifflichkeit der Ethologie erläutert: Ein Instinkt gilt als *ererbtes* und *angepasstes* Koordinationssystem (»inherited and adapted system of coordination«), das sich in Form eines *festen Handlungsmusters* (»fixed action pattern«; ↑Verhalten) manifestiert, sofern es *aufgeladen* (»charged«) ist und durch eine *Auslösung* (»release«) aktiviert wird (vgl. Tab. 127).¹⁴³

Auch K. Lorenz betont in seinem Verständnis des Instinktbegriffs die funktionale Komponente in der Bestimmung von Instinkten (vgl. Tab. 127): Instinkte werden im Hinblick auf den biologischen Zweck definiert, auf den sie gerichtet sind (z.B. »Beutefanginstinkt«, »Fluchtinstinkt« oder »Fortpflanzungsinstinkt«). Als Gefahr dieser »finalistischer Namen« der Instinkte sieht Lorenz einerseits die falsche Annahme eines »außernatürlichen teleologischen Faktors« in der Verursachung der Instinkte und andererseits die ebenso falsche Fiktion einer »Monokausalität« in der Auslösung von Instinkten.¹⁴⁴ Die erste Gefahr bringt Lorenz mit der von ihm so genannten »vitalistischen Tierpsychologie der Jahrhundertwende« in Verbindung, in der Instinkte als nicht-kausale Naturkräfte verstanden worden seien. Der zweiten Gefahr hält er entgegen, dass Instinkte aus einem komplexen Gefüge von »Instinktbewegungen« zusammengesetzt seien und jeder Instinkt daher als eine Integration dieser einzelnen Bewegungen zu

einem einheitlichen »Verhaltenssystem« verstanden werden müsse.¹⁴⁵

Die Bedeutung des Instinktbegriffs in Lorenz' Verhaltenslehre wird besonders in seinem hydraulischen oder *hydrodynamischen Modell der Verhaltensauslösung* deutlich, in dem spezifische Energien für die Auslösung bestimmter Verhaltensweisen postuliert werden (vgl. Abb. 221). Lorenz ist sich des hypothetischen und groben Charakters dieser Modellvorstellung durchaus bewusst. Gerechtfertigt wird das Modell allein durch das Fehlen von Erkenntnissen zu den neurophysiologischen Grundlagen von Instinkten. In seinen Grundzügen stellt W. McDougall das Modell bereits in den 1920er Jahren vor (»Instincts as Springs of Energy«).¹⁴⁶ In McDougalls Modell (»mechanical analogy«) wird jeder Instinkt durch eine mit Flüssigkeit gefüllte Kammer repräsentiert; in den Kammern findet ein chemischer Prozess, z.B. eine Fermentation, statt, bei der ein Gas entsteht, das sich anreichert; jede Kammer verfügt über einen Ausgang, in den das Gas strömen kann, um von dort in ein kompliziertes Röhrensystem zu fließen, über das schließlich die ausführenden Organe erreicht werden.¹⁴⁷ Auch McDougall ist sich der groben Vereinfachung des Modells bewusst; er hält das Modell aber für zumindest angemessener als die Vorstellung von Instinkten als Reflexketten oder Tropismen. Vor allem die Erniedrigung der Reizschwelle zur Auslösung eines lange Zeit nicht ausgeübten Instinkts kann über dieses Modell erklärt werden (über die Anreicherung des Gases und den Druckanstieg in den Kammern) – und dieser Vorzug bildet für Lorenz das entscheidende Argument für dieses Modell.

Fragwürdig wird im Laufe des 20. Jahrhunderts v.a. die mit dem Modell gemachte Annahme von aktionsspezifischen Energien. Verhaltensweisen enden in der Regel nicht dann, wenn ein spezifisches Energiereservoir erschöpft ist, sondern wenn sensorische oder kognitive Vorgänge ein Ende aktiv herbeiführen.¹⁴⁸

Neurophysiologie der Instinkte

Bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts beschränkt sich die Erforschung der Instinkte im Wesentlichen auf ihre Beschreibung und Ordnung. Die Instinkte gelten als zentrale Elemente im Leben der Tiere – eine

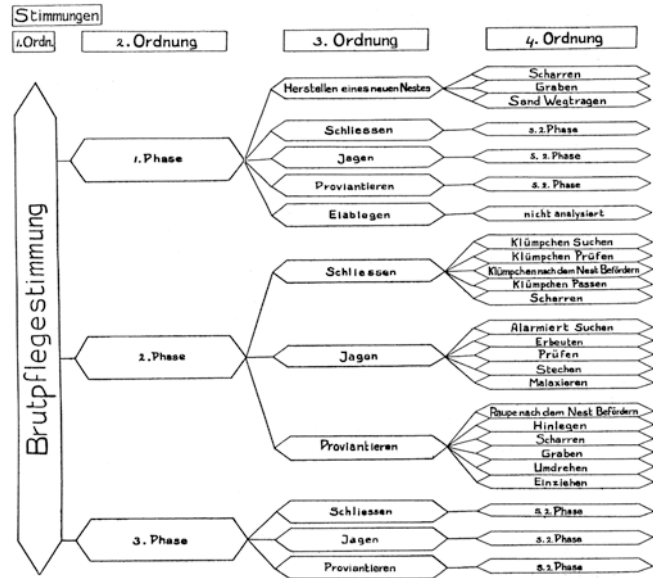


Abb. 223. Schema zur »Hierarchie der Stimmungen« im Brutpflegeverhalten der Grabwespe (aus Baerends, G.P. (1941). Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. Tijdschrift voor Entomologie 84, 68-275: 203).

kausale Theorie ihrer physiologischen Grundlagen gibt es aber nicht. Neurophysiologische Theorien ihrer Entstehung, Steuerung und Organisation entwickeln sich erst sehr allmählich.¹⁴⁹ Eine wichtige Rolle in der frühen Phase dieser Entwicklung nimmt E. von Holst ein, indem er die spontane Aktivität des Zentralnervensystems herausstellt und versucht, diese experimentell zu untersuchen.¹⁵⁰ Seit den 1940er Jahren führt von Holst gezielte Experimente zur physiologischen Basis der Instinkte durch. Leitend ist dabei die Frage, ob es ein zentrales Motivationszentrum im Gehirn gibt, das die Auslösung der verschiedensten instinktiven Verhaltensweisen steuert, oder ob jeder Instinkt von einem eigenen Zentrum koordiniert wird. Die elektrische Reizung verschiedener Areale des Gehirns von Hühnern führt dabei zu dem Ergebnis der Steuerung von verschiedenen Instinkten durch unterschiedliche Hirnregionen, die in komplexer Weise interagieren.¹⁵¹ Seine Ablehnung der Reflextheorie der Instinkte formuliert von Holst 1937 in einem anschaulichen Bild: »Das Nervensystem gleicht [...] nicht so sehr einem faulen Esel, dem man einen Schlag geben muß, oder, um den Vergleich genauer zu machen, der sich jedes Mal selbst in den Schwanz beißen muß, ehe er einen Schritt tun kann, sondern eher einem temperamentvollen Pferde, das ebenso der Zügel als der Peitsche bedarf.«¹⁵² Lorenz,

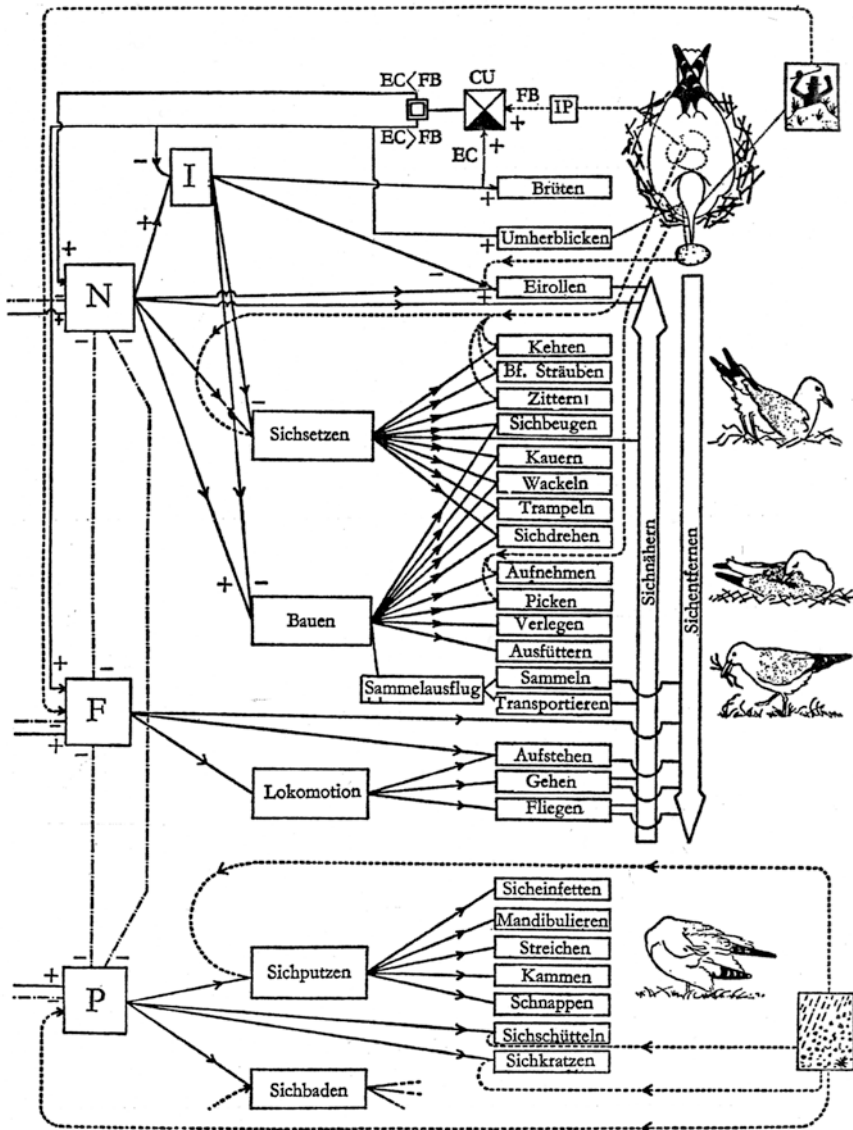


Abb. 224. Das »Wirkungsgefüge« von Verhaltensweisen, die beim Brüten der Silbermöwe beteiligt sind. In diesem Funktionsmodell mit drei Hierarchieebenen werden auf oberster Ebene drei kausale »Faktorenkomplexe« unterschieden: Der erste (N) betrifft die unmittelbar mit dem Brüten zusammenhängenden Verhaltensweisen: Brüten, Umherblicken, Eirollen, Sichsetzen und Bauen (Brutsystem), der zweite (F) die das Verlassen des Nests betreffenden Aktivitäten (Fluchtsystem) und der dritte (P) das Verhalten der Körperpflege (Putzsystem). Ein angenommener Hemmungsmechanismus (I) hemmt die das Brüten unterbrechenden Verhaltensweisen und stimuliert die Fortsetzung des Brütens. Ein wichtiger Faktor zur Fortsetzung des Brütens sind von den Eiern ausgehende taktile Reize. In einer Vergleichseinrichtung (CU) werden diese Reize zusammen mit anderen Rückmeldungen (Feedback: FB) mit einem Sollwert (Efferenzkopie: EC) verglichen; übersteigt der Totalwert der Rückmeldungen den Sollwert wird das Brüten fortgesetzt, andernfalls unterbrochen. Ermittelt wurden die Beziehungen zwischen den Verhaltenseinheiten in »über 10.000 Versuchen« im Freiland an Silbermöwen auf zwei holländischen Inseln im Wattenmeer (aus Baerends, G.P. (1972). *Moderne Methoden und Ergebnisse der Verhaltensforschung bei Tieren* (= Rheinisch-Westfälische Akad. Wiss., Vorträge, Bd. 218): 13; auch in: Baerends, G.P. (1976). *The functional organization of behaviour*. *Anim. Behav.* 24, 726-738; vgl. auch Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. *Ethologie*: 36).

der anfangs der Reflextheorie nicht ablehnend gegenüberstand, berichtet später von seiner schnellen Bekehrung durch von Holst nach einem Vortrag in Berlin im Jahr 1935: »er brauchte etwa zehn Minuten, um mich für immer von der Idiotie der Reflextheorie zu überzeugen«.¹⁵³

Ein detailliertes Modell für den Mechanismus der Auslösung des Brutverhaltens des Kanarienvogels entwickelt R. Hinde in den 1960er Jahren und zeigt hier besonders den Zusammenhang zwischen einzelnen Hormonen und der Auslösung bestimmter Verhaltensweisen auf.¹⁵⁴

Die von Lorenz propagierte strikte Gegenüberstellung von Instinkt und Lernen wird u.a. durch experimentelle Befunde aus den frühen 1950er Jahren in Frage gestellt: Bei Singvögeln kann nachgewiesen werden, dass ihr arttypischer Gesang nicht rein »angeboren« ist, sondern auf einem Wechselspiel zwischen seit der Geburt vorhandenen Dispositionen und erlernten Komponenten besteht.¹⁵⁵ Engagierte Lorenz-Kritiker, wie J.B.S. Haldane oder D. Lehman, bemerken im Anschluss an diese Versuche, dass eine grundsätzliche konzeptionelle Trennung von erlerntem und angeborenem Verhalten sehr fragwürdig ist.¹⁵⁶

Verschwinden des Konzepts seit den 1950er Jahren

Seit den 1950er Jahren verliert der Begriff des Instinkts seine über Jahrhunderte vorhandene zentrale organisierende Funktion für die Beschreibung und Analyse des Verhaltens von Tieren. Mit der zunehmenden Kenntnis der neuronalen Mechanismen der Auslösung und Kontrolle von Verhalten schwindet die pauschalisierende Rede von »den Instinkten«. Eine Meidung des Begriffs durch Biologen stellt A. Portmann bereits 1953 fest. Versuche der Definition des Instinkts durch die vier Momente des Angeborenen, Arttypischen, Stereotypen und Arterhaltenden müssen nach Portmann nicht mehr im Detail diskutiert werden, weil eine solche Definition »als Ganzes durch die Forschung überholt worden ist und als zu einfach gelten muß«.¹⁵⁷ Vor diesem Hintergrund erscheint es schon nicht mehr zeitgemäß, wenn N. Tinbergen sein Grundlagenwerk der Ethologie 1951 »The Study of Instinct« nennt.

Statt das Verhalten nach Instinkten zu untersuchen, dienen seit der Mitte des 20. Jahrhunderts vielmehr andere Konzepte zur Organisation der Forschungsfragen, z.B. Informationsverarbeitung, Entscheidungsregeln oder Optimalitätsmodelle. Immer deutlicher wird auch, dass die alte Gegenüberstellung von »Instinkt« und »Lernen« nicht haltbar ist, sondern das Verhalten der Tiere in der Regel beide Komponen-

1. To seek (and perhaps to store) food (food-seeking propensity).
2. To reject and avoid certain noxious substances (disgust propensity).
3. To court and mate (sex propensity).
4. To flee, to cover in response to violent impressions that inflict or threaten pain or injury (fear propensity).
5. To explore strange places and things (curiosity propensity).
6. To feed, protect and shelter the young (protective or parental propensity).
7. To remain in company with fellows and, if isolated, to seek that company (gregarious propensity).
8. To domineer, to lead, to assert oneself over, or display oneself before, one's fellows (self-assertive propensity).
9. To defer, to obey, to follow, to submit in the presence of others who display superior powers (submissive propensity).
10. To resent and forcibly to break down any thwarting or resistance offered to the free exercise of any other tendency (anger propensity).
11. To cry aloud for assistance when our efforts are utterly baffled (appeal propensity).
12. To construct shelters and implements (constructive propensity).
13. To acquire, possess, and defend whatever is found useful or otherwise attractive (acquisitive propensity).
14. To laugh at the defects and failures of our fellow-creature (laughter propensity).
15. To remove, or to remove oneself from, whatever produces discomfort, as by scratching or by change of position and location (comfort propensity).
16. To lie down, rest and sleep when tired (rest or sleep propensity).
17. To wander to new scenes (migratory propensity).
18. A group of very simple propensities subserving bodily needs, such as coughing, sneezing, breathing, evacuation.

Tab. 128. Einteilung der Instinkte im Sinne von Verhaltensdispositionen (»propensities«) nach funktionalen Gesichtspunkten (nach McDougall, W. (1932). *The Energies of Men*: 97f.).

ten enthält. Die Verschränkung dieser Komponenten wird von G.P. Baerends 1972 als ein systemisches *Wirkungsgefüge* (↑Regulation) beschrieben und am Beispiel des Brutverhaltens der Silbermöwe detailliert analysiert (vgl. Abb. 224).

Kritisch stellt R. Hinde in einem Aufsatz von 1962 fest, dass »Instinkt« und »Trieb« Konzepte sind, die

Ziegler (1904/20)	McDougall (1908/21)	Tolman (1926)	Pawlow (1930)	Young (1936)
Ernährung	Flucht	Triebe 1. Ordnung	Individuelle Reflexe	Hunger
Schutz	Abwehr	Appetenzen	Nahrungsreflex	Ekel
Reinlichkeit	Neugier	Hunger	Aggressionsreflex	Durst
Paarung u. Begattung	Kampflust	Sex	Abwehrreflex	Sex
Eiablage u. Brutpflege	Selbsterniedrigung	Exkretion	Freiheitsreflex	Brutpflege
Geselligkeit	Selbstbehauptung	Kontaktaufnahme	Untersuchungsreflex	Urinieren
Wanderungen	Elterninstinkt	Erholung	Spielreflex	Defäkieren
	Fortpflanzungsinstinkt	Senor.-motor. Bed.	Reflexe der Arterhaltung	Hitzevermeiden
	Vergesellschaftungsinst.	Aversionen	Geschlechtsreflex	Kätevermeiden
	Beschaffungsinstinkt	Furcht	Elternreflex	Angstvermeiden
	Bauinstinkt	Kampflust		Luft hunger
		Triebe 2. Ordnung		Angst u. Furcht
		Neugier		Erholung
		Geselligkeit		Schlaf
		Dominanz		Neugier
		Unterwerfung		Sozialverhalten
		Nachahmung		Kratzen

Tab. 129. Einteilungen der Instinkte in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.

auf sehr einfachen Energievorstellungen beruhen.¹⁵⁸ Die Bilder von aufzufüllenden Reservoiren in den psychohydraulischen Modellen der Verhaltensauslösung oder von überschießenden Energien hält Hinde für generell unangemessen, um das Verhalten der Tiere zu erklären.

Wenn der Instinktbegriff heute überhaupt noch verwendet wird, dann rein deskriptiv für ein Verhalten, das weitgehend artkonstant ist und im Leben eines Organismus relativ wenigen Modifikationen unterliegt oder innerhalb einer Population nur wenig variiert, das also ein stereotypes Bewegungsmuster darstellt und offenbar zumindest z.T. auf einer genetischen Grundlage beruht.¹⁵⁹ Im Unterschied zu einfachen Reflexen gelten nur komplexe Bewegungsmuster, die außerdem auf einen Gegenstand der Umwelt gerichtet sind, als Instinkte.¹⁶⁰ Grundsätzlich gilt aber, in den Worten G. Tembrocks von 1977: »niemand wird in einer modernen Verhaltensanalyse den Begriff Instinkt finden oder auch vermissen«.¹⁶¹

Einteilung der Instinkte

Seit dem 18. Jahrhundert werden verschiedene Einteilungen der Instinkte vorgeschlagen. Selten liegt diesen Einteilungen eine klare Systematik zugrunde. Verbreitet ist der Ansatz, jedem mehr oder weniger stereotypen Verhaltensablauf einen Trieb zuzuordnen. Weil die Anzahl der starren Bewegungsabläufe bei Insekten und anderen kleinen Tieren häufig größer ist als bei Wirbeltieren, werden jenen gelegentlich auch mehr Instinkte zugeschrieben. So identifizieren

W. Kirby und W. Spence in ihrem Mitte des 19. Jahrhunderts verbreiteten Standardwerk zur Entomologie dreißig verschiedene Instinkte bei den Arbeiterinnen der Honigbiene, aber nur acht bis zehn bei der Ente.¹⁶² Eine von den organischen Grundfunktionen ausgehende Einteilung der Triebe der Tiere schlägt C.G. Carus 1846 vor. Er unterscheidet auf oberster Ebene *Naturtriebe*, *Kunsttriebe* und *Wanderungstriebe*.¹⁶³ Zu den Naturtrieben gehören nach Carus »der Nahrungstrieb, der Athmungstrieb, der Fortpflanzungstrieb«; die Kunsttriebe betreffen dagegen Bewegungen, die »über die Grenzen des eignen leiblichen Lebens hinausgehen«, beziehen sich also z.B. auf den Bau von Nestern, Höhlen oder Netzen. Mehr oder wenige systematische Einteilungen beruhen auf einer Gliederung der verschiedenen Umweltbezüge eines Organismus (↑Verhalten: Tab. 300). McDougall bindet die von ihm unterschiedenen Instinkte eng an einzelne Gefühle und gelangt auf diese Weise zu einer parallelen Einteilung von motivationalen und emotionalen Aspekten des Verhaltens (↑Gefühl: Tab. 102; vgl. Tab. 129). Daneben stellt er eine Einteilung der Instinkte im Sinne von zielgerichteten Verhaltensdispositionen (»propensities«) nach funktionalen Gesichtspunkten (vgl. Tab. 128). Die methodische Grundlage der Abgrenzung der Dispositionen bleibt allerdings problematisch. Offensichtlich bestehen zahlreiche Verbindungen zwischen den Dispositionen, die in dem Ansatz der Auflistung nicht zum Ausdruck kommen.¹⁶⁴ Dieser Ansatz wird daher nach McDougall kaum noch verfolgt. An seine Stelle tre-

ten Versuche der Darstellung der Instinkte in einer stärker strukturierten Form, so etwa das System von E.C. Tolman von 1926, das ebenfalls auf einer funktionalistischen Grundlage steht und von ↑Bedürfnissen ausgeht, die in *primäre oder biologische* (Hunger, Durst, Schmerzvermeidung), *sekundäre oder soziale* und *tertiäre oder kulturelle* eingeteilt werden (vgl. Tab. 129).¹⁶⁵

Das methodische Problem bei der Erstellung dieser Listen liegt darin, zu einem einheitlichen Kriterium der Unterscheidung zu kommen, das es ermöglicht, nur gleichrangige Bewegungsabläufe zusammenzufassen. Das Konzept des Instinktes wird in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts z.T. ins Groteske gezogen, indem Listen von über 10.000 Instinkten erstellt werden. Jedem mehr oder weniger stereotypen Bewegungsablauf wird dabei ein Trieb zugeordnet. So kennt G.H. Schneider 1880 einen »Trieb zum Ködern bei Wahrnehmung der Beute«¹⁶⁶ oder einen »Trieb zur Vorsicht beim Verlassen des sicheren Verstecks«¹⁶⁷.

Diese feinkörnige Beschreibung der Dispositionen und Motivationen zu bestimmten Verhaltensweisen erfährt im Rahmen der Evolutionären Psychologie eine gewisse Wiederbelebung, insofern auch hier die Psyche eines Organismus (engl. »mind«) in eine Vielzahl von domänenspezifische Mechanismen zergliedert wird. J. Tooby und L. Cosmides gehen 1995 von Hunderten oder gar Tausenden solcher funktionaler Module beim Menschen aus, die jeweils für spezifische Situationen durch Selektion in der Vergangenheit geformt wurden (»our cognitive architecture resembles a confederation of hundreds or thousands of functionally dedicated computers (often called modules) designed to solve adaptive problems endemic to our hunter-gatherer ancestors«).¹⁶⁸ Auf die Parallele zwischen Instinkten und psychischen Modulen weisen die Autoren selbst hin, wenn sie die Vorteile der schnellen Verfügbarkeit der Module betonen: »one can think of these specialized circuits as reasoning instincts. They make certain kinds of inferences just as easy, effortless, and »natural« to humans, as spinning a web is to a spider«.¹⁶⁹ Das biologisch Besondere des Menschen liegt danach also nicht im Verlust der Instinkte, sondern in ihrer Spezifizierung und Vervielfältigung für die Anwendung in vielen unterschiedlichen Situationen. – Ob diese domänenspezifischen Module beim Menschen aber tatsächlich als angeborene Strukturen existieren, ist höchst umstritten. Die geringe Korrelation der Verhaltenskomplexität eines Organismus mit der Anzahl seiner Gene, die für die Gehirnentwicklung zuständig sind, spricht eher für die Vorstellung des Gehirns

als eines allgemeinen Problemlösungsmechanismus, der durch Lernen in spezifischen Situationen geformt wird.¹⁷⁰

Nachweise

- 1 Z.B. Cicero, *Tusculanarum disputationum* 1, 64; Tacitus, *Annales* 14, 16.
- 2 Vgl. Dierauer, U. (1977). *Tier und Mensch im Denken der Antike*: 138.
- 3 Hilarius von Poitiers (4. Jh.). *De trinitate* 1, 7; vgl. Dierauer (1977): 138f.; Augustinus (5. Jh.). *Contra Iulianum*: lib. 4, col. 747; Johannes Cassian (5. Jh.). *Conlationes* xxiii: collatio 8, cap. 21; ders., *De institutis coenobiorum et de octo principalium uitiorum remediis*: lib. 7, cap. 5; Arnobius Junior (dubium) (5. Jh.). *Prædestinatus, libri II-III*: lib. 3, cap. 28.
- 4 Raimundus Lullus (13. Jh.) *Arbor scientiae* (op. 65, CM 180A): lib. 1, pars 1, pag. 17.
- 5 Xenophon, *Kyrupædia* 2, 3, 9f.; Epicharm, *Fragm.* 23 B4; vgl. Dierauer (1977): 52ff.
- 6 Epicharm a.a.O.; Pindar, *Olympia* 1.11, 19f.
- 7 Seneca, *Epistulae morales* 121, 23.
- 8 Aristoteles, *Physica* 199a.
- 9 ebd.
- 10 Cicero, *De finibus bonorum et malorum* 3, 16; vgl. Dierauer (1977): 200f.; 209f.
- 11 Diogenes Laertius, *De vitis et dogmatibus clarorum philosophorum* 7, 85.
- 12 a.a.O.: 7, 86.
- 13 Cicero, *De natura deorum* 122 (II, xlvii); vgl. Reinhardt, K. (1921). *Poseidonios*: 250f., 361.
- 14 Cicero, *De finibus bonorum et malorum* 5, 24.
- 15 Cicero, *De natura deorum* 128 (II, li).
- 16 Cicero, *De natura deorum* 124 (II, xlviii); vgl. Lorenz, G. (2000). *Tiere im Leben der alten Kulturen*: 229.
- 17 Hierokles, [Ethische Elementarlehre (Papyrus 9780)] (hg. v. H. von Arnim, Berlin 1906) 3, 19-52; vgl. Dierauer (1977): 209.
- 18 Seneca, *Ad Lucilium epistulae morales* 121, 19; vgl. Platon, *Leges* 710a.
- 19 Seneca a.a.O. 121, 21.
- 20 a.a.O. 113, 18; vgl. 90, 44; 53, 11; 124, 14.
- 21 Avicenna, *Liber de anima seu sextus de naturalibus* (ed. S. van Riet, Louvain 1968): II, 73.
- 22 Vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt*: 27ff.
- 23 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: II, II, qu. 95, art. 7; vgl. I, qu. 83, art. 1.
- 24 Vgl. Maier, A. (1955). *Metaphysische Hintergründe der spätscholastischen Naturphilosophie*: 330.
- 25 Vgl. Seckler, M. (1961). *Instinkt und Glaubenslehre nach Thomas von Aquin*.
- 26 Thomas von Aquin (1266-73): I, 78, 4; 83, 1; II/I, 11, 2; 12, 5; 40, 3.
- 27 Vgl. auch Wilhelm von Auvergne, *De universo* 757f.

(3. Buch, Kap. 3).

28 Pereira, G. (1554). Antoniana Margarita; vgl. Sanhueza, G. (1997). La pensée biologique de Descartes dans ses rapports avec la philosophie scolastique. Le cas Gomez-Pereira.

29 Descartes, R. (1646). Brief an den Marquis de Newcastle vom 23.11.1646 (Œuvres, Bd. 4, 568-577): 575f.

30 Vgl. Chevroton, D. (1976). L'instinct, objet d'une controverse, à l'époque de Descartes: Pierre Chanet et Marin Cureau de la Chambre. Hist. Nat. 3, 3-20.

31 Guibet, J. (1631). Examen de l'examen des esprits.

32 Chanet, P. (1646). De l'instinct et de la connaissance des animaux; vgl. Piobetta, J.-B. (1937). Pierre Chanet, une psychologie de l'instinct et des fonctions de l'esprit au temps de Descartes.

33 Cureau de la Chambre, M. (1648). Traité de la connaissance des animaux.

34 Vgl. Chevroton (1976): 18; Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 79ff.

35 Nachweise für Tab. 127: Hutcheson, F. (1725). An Inquiry into the Original of Our Ideas of Beauty and Virtue: 143; Boullier, D.-R. (1728/37). Essai philosophique sur l'âme des bêtes (Paris 1985): 366f. (II, 9); Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Amsterdam 1766): 109 (Teil 2, Kap. 5); Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 314; Blumenbach, J.F. (1779/1807). Handbuch der Naturgeschichte: 42f. (§35); Romanes, G. (1882/86). Animal Intelligence: 15f.; James, W. (1890). The Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1004 (Original: vol. 2, 383); Morgan, C.L. (1895). Some definitions of instinct. Nat. Sci. 8, 321-329: 327; Whitman, C.O. (1899). Animal Behavior. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. (Woods Hole) 6, 285-338: 311; Loeb, J. (1906). Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen: 7; McDougall, W. (1908/21). An Introduction to Social Psychology: 29; Bierens de Haan, J.A. (1940). Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung: 34; Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct: 112; Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 36; Anonymus (1953). Instinkt. Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie, Bd. 1, 1340-1341: 1340; Anonymus (1967). Instinkt. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). Brockhaus ABC Biologie: 389; Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 175; Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 63.

36 Boullier (1728/37): 368.

37 a.a.O.: 369.

38 Hume, D. (1748). An Enquiry Concerning Human Understanding (Oxford 1894/1975): 108 (IX).

39 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 53.

40 Altum, B. (1868/1898). Der Vogel und sein Leben: 7; vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 33.

41 Wasmann, E. S.J. (1884). Der Trichterwickler: 119; vgl. Ziegler (1904/20): 34ff.

42 Wasmann (1884): 116.

43 a.a.O.: 94.

44 a.a.O.: 116.

45 Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Paris 1987): 489 (Teil 2, Kap. 5).

46 a.a.O.: 491.

47 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, 2 Bde.: I, 102 (§60).

48 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 314.

49 Bain, A. (1855). The Senses and the Intellect; Sechenov, I.M. (1866). Reflexes of the Brain; vgl. Clower, W.T. (1998). Early contributions to the reflex chain hypothesis. J. Hist. Neurosci. 7, 32-42.

50 Virey, J.J. (1822). Histoire des mœurs et de l'instinct des animaux, Bd. 1: 172.

51 Percival, T. (1784). Speculations on the Perceptive Power of Vegetables (Works, vol. II, London 1807, 419-434): 423f.

52 Tupper, J.P. (1811). An Essay on the Probability of Sensation in Vegetables: 16.

53 Berger, J.E. von (1821). Allgemeine Grundzüge zur Wissenschaft, Bd. 2: 460.

54 a.a.O.: 461.

55 a.a.O.: 463.

56 Dr. Anonymus (1827). Ueber das Wesen und die Grundbestandtheile alles Lebens. Arch. Anat. Physiol. 1827, 130-174: 145; Anonymus (1835). Naturerzeugnisse. Morgenblatt für gebildete Stände 29 (Nr. 50), 200; Daub, C. (1838). Philosophische und theologische Vorlesungen, Bd. 1: 91.

57 Ulrici, H. (1866). Gott und der Mensch, I. Leib und Seele: 344f.

58 Bateson, G. (1969). Metalogue: What is an instinct? (dt. in: Ökologie des Geistes, Frankfurt/M. 1985, 73-96): 76.

59 Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 138; 141.

60 Vgl. Wetz, F.J. (1998). Trieb. Hist. Wb. Philos. 10, 1483-1488.

61 Iselin I. (1764). Ueber die Geschichte der Menschheit (2 Bde., Basel 1779): I, 170; vgl. ders. (1755). Filosofische und patriotische Träume eines Menschenfreundes: 35ff.

62 Rousseau, J.J. (1755). Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes (Œuvres complètes, Bd. 3, Paris 1964, 110-223): 142; vgl. 162.

63 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, 2 Bde.: I, 102 (§60).

64 a.a.O.: I, 160 (§ 93); vgl. Jaynes, J. & Woodward, W. (1974). In the shadow of the enlightenment, I. Reimarus against the Epicureans, II. Reimarus and his theory of drives. J. Hist. Behav. Sci. 10, 3-15; 144-159.

65 Blumenbach, J.F. (1781/91). Über den Bildungstrieb: 32.

66 Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 26.

67 Fichte, J.G. (1800). Ueber Geist und Buchstab in der Philosophie (AA, Bd. I, 6, 313-361): 340 (2. Brief).

68 Fichte, J.G. (1794/95). Grundlage der gesamten Wis-

- senschaftslehre (AA, Bd. I, 2, 173-451): 422.
- 69** Fichte (1800): 340.
- 70** Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 807.
- 71** ebd.
- 72** Nietzsche, F. (1883). Nachgelassene Fragmente, Frühjahr – Sommer 1883 (KSA, Bd. 10, 235-324): 304.
- 73** Vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 57f.
- 74** Scheitlin, P. (1840). Versuch einer vollständigen Thierseelenkunde, 2 Bde.: I, 364; vgl. 440.
- 75** Brehm, A.E. (1864). Illustriertes Thierleben, Bd. 1: XX-VII.
- 76** Büchner, L. (1855). Kraft und Stoff (Leipzig 1902): 464.
- 77** Loeb, J. (1899). Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie; ders. (1913). Die Tropismen. In: Winterstein, H. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. IV, 451-519.
- 78** Spencer, H. (1855). Principles of Psychology: 539; vgl. Works, vol. 4, New York 1901: 432.
- 79** James, W. (1890). Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1005.
- 80** Ziegler (1904/20): 80.
- 81** Spalding, D. (1873). Instinct, with original observations on young animals. Macmillan's Mag. 27, 282-293; vgl. Gray, P.H. (1967). Spalding and his influence on developmental behaviour. J. Hist. Behav. Sci. 3, 168-179.
- 82** Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Stuttgart & Frankfurt/M. 1960): II, 690; vgl. I, 236.
- 83** a.a.O.: II, 444.
- 84** a.a.O.: I, 224; II, 348.
- 85** a.a.O.: II, 688.
- 86** a.a.O.: II, 691.
- 87** a.a.O.: II, 708.
- 88** Kant, I. (1786). Muthmaßlicher Anfang der Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 107-123): 115.
- 89** Schopenhauer (1819-44/58): II, 713.
- 90** Darwin, C. (1872). The Expression of Emotions in Man and Animals.
- 91** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 209f.
- 92** a.a.O.: 209.
- 93** a.a.O.: 227.
- 94** Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 233.
- 95** Darwin (1872): 357.
- 96** Haeckel, E. (1868/98). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 777.
- 97** Romanes, G.J. (1883). Mental Evolution in Animals.
- 98** Wundt, W. (1862-63/1906). Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele: 468.
- 99** Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 70.
- 100** Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 37.
- 101** Ziegler, H.E. (1891). Über den Begriff des Instincts. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 2, 122-136: 133.
- 102** Whitman, C.O. (1899). Animal Behavior. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. (Woods Hole) 6, 285-338: 328; vgl. Ziegler (1904/20): 83.
- 103** Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 3.
- 104** a.a.O.: 82.
- 105** Romanes, G. (1882/86). Animal Intelligence: 15f.
- 106** Lloyd Morgan, C. (1896). Habit and Instinct (dt. Leipzig 1909): 19.
- 107** a.a.O.: 9.
- 108** Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 809.
- 109** Glogau, G. (1880). Abriss der philosophischen Grundwissenschaften: 88.
- 110** McDougall, W. (1908/21). An Introduction to Social Psychology: 29.
- 111** a.a.O.: 24.
- 112** a.a.O.: 26.
- 113** James, W. (1890). The Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1022ff.
- 114** Wasmann, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 28: 85.
- 115** a.a.O.: 113.
- 116** a.a.O.: 114.
- 117** Wasman, E. (1920). Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme: 117; ähnlich bereits: ders. (1884). Der Trichterwickler: 128.
- 118** Dofflein, F. (1916). Der Ameisenlöwe: 134.
- 119** ebd.
- 120** James, W. (1890). The Principles of Psychology, 2 vols: II, 441 (Kap. XXIV).
- 121** Bernard, L.L. (1924). Instinct: 217.
- 122** Freud, S. (1920). Jenseits des Lustprinzips (Gesammelte Werke, Bd. XIII, Frankfurt/M. 1999, 1-69): 38.
- 123** Freud, S. (1915). Triebe und Triebchicksale (Gesammelte Werke, Bd. X, Frankfurt/M. 1999, 209-232): 213.
- 124** Vgl. z.B. Freud (1920): 60; ders. (1938). Abriss der Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XVII, Frankfurt/M. 1999, 63-138): 71.
- 125** Freud (1920): 4f.
- 126** Freud (1938): 70.
- 127** ebd.
- 128** Ayres, C.E. (1921). Instinct and capacity, I. The instinct of belief-in-instincts. J. Philos. 18, 561-565.
- 129** Thorndike, E.L. (1898). Animal Intelligence. Psychol. Rev. Monogr. Suppl. 2, Nr. 4.
- 130** Beach, F.A. (1955). The descent of instinct. Psychol. Rev. 62, 401-410: 403.
- 131** Kuo, Z.Y. (1921). Giving up instincts in psychology. J. Philos. 18, 645-664; ders. (1924). A psychology without heredity. Psychol. Rev. 31, 427-451; vgl. ders. (1929). The net result of the anti-heredity movement in psychiatry. Psychol. Rev. 36, 181-199.
- 132** Lashley, K. (1938). Experimental analysis of instinctive behavior. Psychol. Rev. 45, 445-471.
- 133** Lorenz, K. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 41, 69-102.
- 134** Bierens de Haan, J.A. (1940). Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung: 34.
- 135** Bierens de Haan, J.A. (1937). Über den Begriff des Instinktes in der Tierpsychologie. Folia Biotheoretica 2, 1-16: 13.

- 136** Vgl. Zippelius, H.-M. (1992). Die vermessene Theorie. Eine kritische Auseinandersetzung mit der Instinkttheorie von Konrad Lorenz und verhaltenskundlicher Forschungspraxis.
- 137** Vgl. Richards, R.J. (1974). The innate and the learned. The evolution of Konrad Lorenz' theory of instinct. *Phil. Soc. Sci.* 4, 111-133.
- 138** Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, München 1965, Bd. 1, 115-282): 273.
- 139** Vgl. Brigandt, I. (2003). The instinct concept of the early Konrad Lorenz. *J. Hist. Biol.* 99, 88-99.
- 140** Frankenberg, G. von (1955). Der Instinkt als „Gedanke der Art“. *Natur u. Volk* 85, 101-109: 106.
- 141** Vgl. Griffiths, P.E. (2004). Instinct in the '50s: The British reception of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. *Biol. Philos.*, 19, 609-631: 610.
- 142** Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre, Berlin 1972): 104.
- 143** Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40: 36.
- 144** Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 168f.; 175.
- 145** a.a.O.: 176.
- 146** McDougall, W. (1923). An Outline of Psychology: 105; vgl. 109; Haldane, J.B.S. (1956). The sources of some ethological notions. *Brit. J. Anim. Behav.* 4, 162-164.
- 147** McDougall (1923): 109.
- 148** Vgl. Köck, W.K. (1993). Zur Geschichte des Instinkt-begriffs. In: Florey, E. & Breidbach, O. (Hg.). *Das Gehirn – Organ oder Seele. Zur Ideengeschichte der Neurobiologie*, 217-258: 244.
- 149** Vgl. Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology: 88.
- 150** Holst, E. von (1940). Neue Anschauungen über die Tätigkeit des Zentralnervensystems. *Naturwiss.* 28, 803-813.
- 151** Holst, E. von & Saint Paul, U. von (1963). On the functional organization of drives. *Anim. Behav.* 11, 1-20.
- 152** Holst E. von (1937). Vom Wesen der Ordnung im Zentralnervensystem. *Naturwiss.* 25, 625-631: 626; vgl. Lorenz (1978): 121.
- 153** Lorenz (1978): 5.
- 154** Hinde, R.A. (1965). Interaction of internal and external factors in integration of canary reproduction In: Beach, F.A. (ed.). *Sex and Behavior*, 381-415.
- 155** Marler, P. (1952). Variation in the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis* 94, 458-472; Thorpe, W.H. (1954). The process of song-learning in the chaffinch studied by means of the sound spectrograph. *Nature* 173, 465.
- 156** Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. *Quart. Rev. Biol.* 28, 337-363; Haldane, J.B.S. (1955). Animal communication and the origin of human language. *Curr. Sci.* 63 (1992), 604-611; vgl. Griffiths (2004): 625ff.
- 157** Portmann, A. (1953). Das Tier als soziales Wesen: 140.
- 158** Hinde, R.A. (1960). Energy models of motivation. *Symp. Soc. Experim. Biol.* 14, 199-213.
- 159** Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology*: 26.
- 160** a.a.O.: 587.
- 161** Tembrock, G. (1977). *Grundlagen des Tierverhaltens*: 259.
- 162** Kirby, W. & Spence, W. (1817/58). *An Introduction to Entomology*: 551-554.
- 163** Carus, C.G. (1846). *Psyche. Zur Entwicklungsgeschichte der Seele*: 140.
- 164** Vgl. Heckhausen, H. (1980/89). *Motivation und Handeln*: 64f.
- 165** Nachweisen für Tab. 129: Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 102ff.; McDougall, W. (1908/21). *An Introduction to Social Psychology*: 45-89; Pawlow, I.P. (1930). Kurzer Abriss der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 369; Tolman, E.C. (1926). The nature of the fundamental drives. *J. Abnormal Soc. Psychol.* 20, 349-358; vgl. ders. (1932). *Purposive Behavior in Animals and Men*: 276ff.; Young, P.T. (1936). *Motivation of Behavior*: 150.
- 166** Schneider, G.H. (1880). *Der thierische Wille*: 398.
- 167** a.a.O.: 401.
- 168** Tooby, J. & Cosmides, L. (1995). Foreword. In: Baron-Cohen, S., *Mindblindness*, xi-xviii: xiiif.
- 169** Cosmides, L. & Tooby, J. (1995). Beyond intuition and instinct blindness: toward an evolutionarily rigorous cognitive science. In: Mehler, J. & Franck, S. (eds.). *Cognition on Cognition*, 69-105: 92.
- 170** Vgl. Buller, D. J. (2005). *Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature*: 130ff.

Literatur

- Flourens, P. (1851). *De l'instinct et de l'intelligence des animaux*.
- Ziegler, H.E. (1904/20). *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt*.
- Köck, W.K. (1993). Zur Geschichte des Instinkt-begriffs. In: Florey, E. & Breidbach, O. (Hg.). *Das Gehirn – Organ oder Seele. Zur Ideengeschichte der Neurobiologie*, 217-258.
- Griffiths, P.E. (2004). Instinct in the '50s: The British reception of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. *Biol. Philos.*, 19, 609-631.

Intelligenz

Das Wort ›Intelligenz‹ ist im Sinne von »geistige Fähigkeit, Klugheit« im 18. Jahrhundert aus lat. ›intelligentia‹ »Einsicht, Erkenntnisvermögen« entlehnt. Dieses wiederum stammt ab von lat. ›intelligens, intelligentis‹, dem Partizip Präsens von ›intelligere‹ (von ›inter-legere‹) mit der ursprünglichen Bedeutung »zwischen etwas wählen; beachten«.

Im klassischen Latein, z.B. bei Cicero, steht der Ausdruck ›intelligentia‹ neben dem Begriff ›ratio‹ und bezeichnet sowohl das Erkenntnisvermögen als auch den Prozess des Erkennens sowie die gewonnene Erkenntnis.¹ Wahrscheinlich ist es Cicero selbst, der zu dem Verb ›intelligere‹ das Substantiv bildet; er verwendet dieses in einem abstrakteren Sinne als das Verb und bezeichnet damit ein rein geistiges Vermögen, ja die höchste menschliche Fähigkeit zur Erkenntnis, zu Geist und Vernunft, die er den an den Körper gebundenen Vermögen gegenüberstellt.² Der römische Rhetor Marius Victorinus prägt durch seine Übersetzungen und Erläuterungen zu Aristoteles, Porphyrios und Plotin aus dem vierten Jahrhundert die Terminologie der Spätantike und des Mittelalters. Er übersetzt das griechische ›νοῦς‹ als ›intelligentia‹, so dass ›intelligentia‹ und ›ratio‹ ein ähnliches Begriffspaar bilden wie im Griechischen ›νοῦς‹ und ›λόγος‹.³ Im Anschluss an Victorinus bildet ›intelligentia‹ in der Philosophie des Mittelalters das höchste Erkenntnisvermögen zur Schau Gottes. Die Kennzeichnung von Gott selbst als ›Intelligentia divina‹ bzw. als »höchste Intelligenz« zieht sich von Thomas von Aquin bis Kant. Kant identifiziert eine Intelligenz mit einem »vernünftigen Wesen«, für das gelte, dass es zu »Handlungen nach der Vorstellung von Gesetzen fähig ist«.⁴

Antike

Im Weltbild der Antike besteht zwar generell eine große Nähe zwischen ↑Mensch und ↑Tier (in Abgrenzung von der Welt der Götter), seit dem fünften vorchristlichen Jahrhundert wird aber auch eine Grenzziehung thematisiert und diese nicht selten mit den geistigen Fähigkeiten des Menschen begründet. Als erster, der einen solchen Weg geht, gilt der Arzt Alkmaion von Kroton. Nach Alkmaion kann allein der Mensch verstehen (»ξυνίησι«), die anderen Lebe-

Intelligenz ist die Fähigkeit zur spontanen Erfassung von Situationen und Lösung von Problemen. Sie beruht nicht auf ererbten Verhaltensmustern (Instinkten) oder vorhergehender Erfahrung (Lernen), sondern auf kreativen mentalen Operationen, die ein schnelles Einstellen auf neuartige Situationen ermöglichen.

Intelligenz (lat.) 215

Einsicht (Lamprecht 1740) 221

Aha-Erlebnis (Bühler 1908) 222

Intelligenzquotient (Stern 1912) 221

nichtbegriffliches Denken (Müller-Freienfels 1920) 225

unbenanntes Denken (Koehler 1952) 225

Intentionalität zweiter Ordnung (Seyfarth 1984) 224

wesen jedoch nur wahrnehmen und nicht verstehen.⁵ Ähnlich heißt es bei Platon, die anderen Lebewesen würden nicht reflektieren und nicht bedenken, was sie gesehen haben; dies tue allein der Mensch.⁶ Durch dieses Überdenken sei es dem Menschen möglich, von den sichtbaren Phänomenen auf die dahinter liegende unsichtbare Ursache zu schließen, z.B. in der Medizin von den Symptomen einer Krankheit auf die Krankheit selbst.⁷ Nach antiker Vorstellung war es Prometheus, der durch die Gabe des Verstandes den Menschen aus dem Zustand der Kulturlosigkeit herausgeführt hat.⁸ Es bleibt aber in der Antike umstritten, inwiefern allein dem Menschen Verstand, Sprache und ↑Kultur zukomme. So heben Platon und andere Autoren das Verstehen des Menschen manchmal allein im Komparativ oder Superlativ im Vergleich zu den Tieren hervor: Der Mensch sei den übrigen Lebewesen im Verstehen überlegen oder das verständigste Lebewesen – in niederen Graden wird damit aber implizit auch den Tieren ein Verstehen zugebilligt.⁹ So schreibt Platon an einer Stelle, die Erhaltung *jedes* Lebewesens sei durch das Zusammenwirken von Verstand (›νοῦς‹) und sinnlicher Wahrnehmung gewährleistet¹⁰ – der Verstand wird hier also als ein Vermögen zur praktischen Lebensbewältigung gedeutet.

Aristoteles schreibt all denjenigen Lebewesen eine Intelligenz oder Klugheit (»φρονησις‹) zu, die über die Fähigkeit zur Voraussicht verfügen; dies sind nach seiner Meinung auch manche Tiere.¹¹ Von diesen Tieren sagt er, sie seien intelligent (»φρόνιμα‹).¹² Als Beispiele für Voraussicht bei Tieren führt Aristoteles das Sammeln von Vorräten bei Ameisen und Bienen¹³ und die Wanderungen sowie das Ruhen auf der Erde bei aufziehendem schlechtem Wetter bei Kranichen an.¹⁴ Intelligenz ist bei Aristoteles etwas, das einem Lebewesen in Abstufungen zukommt, insofern es Tiere gibt, die intelligenter als andere sind¹⁵; das intelligenteste Lebewesen sei der Mensch¹⁶. Allein der Mensch besitzt nach Aristoteles die Fähigkeit, Pläne zu machen und sich (bewusst) etwas ins Gedächtnis zurückzurufen bzw. zu überlegen.¹⁷ Die Tiere verfügen nach Aristoteles weder über die Fähigkeit, ein geeignetes Mittel zur Erreichung eines Ziels zu suchen, noch zwischen verschiedenen Mitteln zu

wählen.¹⁸ Er erwägt es daher auch, den Begriff der Handlung allein auf das Tun des Menschen anzuwenden (↑Verhalten/Handeln; Mensch: Tab. 175). Neben der Fähigkeit zur Voraussicht bringt Aristoteles auch das Lernvermögen einiger Tiere mit der Intelligenz in Verbindung.¹⁹ Das spezifische Wesensmerkmal der menschlichen Intelligenz sieht Aristoteles in dessen Fähigkeit, allgemeine Grundsätze zu erkennen und aus ihnen Schlussfolgerungen für das praktische Handeln zu ziehen.²⁰ Die Allgemeinheit und Abstraktheit dieser Grundsätze und Prinzipien rechtfertigt es für Aristoteles auch, die Beschreibung der menschlichen Intelligenz nicht vollständig in einer Naturlehre aufgehen zu lassen, denn ihre Abstraktheit bedingt, dass sie sich nicht ändern – Gegenstand einer Naturlehre seien aber nur die veränderlichen Dinge.²¹ Aristoteles vertritt daher die Auffassung, die menschliche Vernunft könne nicht auf körperliche Prozesse zurückgeführt werden; er schreibt, »daß allein die Vernunft von außen eingedrungen und allein göttlich ist, da nur an ihr körperliche Betätigung wirklich unbeteiligt ist.«²² Spätere naturalistisch eingestellte antike Autoren, wie der römische Arzt Galen, lehnen eine solche Auffassung jedoch ab und bemühen sich darum, auch die rationalen Vermögen der Seele in körperlichen Vorgängen zu verankern: »Wenn die Vernunft ein Aspekt der Seele ist, dann ist sie sterblich. Sie stellt daher eine Mischung [von Säften] im Gehirn dar.«²³

Die Abgrenzung des menschlichen, durch Verstand und Vernunft geleiteten Handelns von dem Verhalten der Tiere wird besonders in der Stoa betont.²⁴ Den Tieren wird die Fähigkeit zu rationalen Schlüssen und zur Bildung von Allgemeinbegriffen abgesprochen; ihre Erkenntnisse gingen vielmehr immer nur auf den Einzelfall.²⁵ Die verbreitete Auffassung ist, dass den Tieren eine allgemeine, abstrakte Erfassung des Allgemeinen nicht möglich ist (Chrysipp: »universali comprehensione universorum carentes«).²⁶ Die Intelligenz ermögliche es dem Menschen nach stoischer Überzeugung auch erst das moralische Handeln, und dieses ist, wie Cicero es formuliert »die einzige weger ihrer eigenen Wirksamkeit und ihres Wertes wünschenswerte Sache, während keines der primären Objekte der Natur um seiner selbst willen wünschenswert ist.«²⁷ Seneca erklärt – im Anschluss an Chrysipp und Poseidonios²⁸ – das nützliche und für ihre Selbsterhaltung zweckmäßige Verhalten der Tiere durch ein von der Natur gegebenes, angeborenes Wissen, über das sie vor jeder Erfahrung verfügen. Dieses Wissen sei bei allen Vertretern einer Art gleich, so dass kein Tier gelehrt als ein anderes sei (»nullum est animal altero doctius«).²⁹ Im Gegen-

satz zur Gleichförmigkeit der Leistungen der Tiere – sowohl im Hinblick auf ihre Ziele, die stets in der Selbsterhaltung bestehen, als auch im Hinblick auf die Konstanz bei verschiedenen Individuen einer Art – zeichnet sich die Intelligenz des Menschen nach Poseidonios durch ihre Variabilität in Bezug auf Ziele und Durchführung aus (Pohlenz 1941: »der Logos des Menschen gibt der Individualität Spielraum«³⁰). Aufgrund ihrer beschränkten intellektuellen Fähigkeiten gehe den Tieren auch jede Form von Kunstschaffen ab, weil dazu systematische Überlegung und ein Sinn für Zahl und Maß notwendig sei.

Die stoische These von der Vernunftlosigkeit der Tiere ruft in der Antike eine ähnlich ablehnende Kritik hervor wie im 17. und 18. Jahrhundert der Vergleich von Tieren mit Maschinen, der von den Cartesianern gezogen wird. Philon, Plutarch, Sextus, Celsus und Porphyrios argumentieren in eine ähnliche Richtung, wenn sie den Tieren die Fähigkeit zum Urteilen und Schließen zuschreiben und auf dieser Grundlage teilweise ihre ethische Berücksichtigung fordern (↑Bioethik).³¹ Meist dienen dabei Geschichten von einzelnen Tieren, die in ihrem Verhalten Klugheit und Tugendhaftigkeit bewiesen hätten, als Beleg der These. Porphyrios ist der Auffassung, die geistigen Differenzen zwischen Tier und Mensch seien rein quantitativer, nicht aber qualitativer Natur.³² Auch der Hinweis, die Tiere hätten ihre Vernunft von Natur aus und würden sie nicht individuell erwerben und damit nicht aus Einsicht handeln, wird von den Befürwortern einer Tierversunft nicht als Einwand verstanden, sondern gerade umgekehrt als ein Beleg für ihre These.³³ Anleihen macht die spätantike Lehre von der Tierversunft bei Elementen der platonischen Erinnerungslehre (↑Lernen). Nach Platon setzt jedes Streben (nach dem Nützlichen und Angenehmen) eine Erinnerung an das Angestrebte voraus – dieses Erinnerungsvermögen wird aber nun zusammen mit der Fähigkeit, zwischen verschiedenen Mitteln der Zielerreichung wählen zu können, als Beleg für die Vernunft der Tiere genommen.³⁴ Der Behauptung der Stoiker, die Tiere hätten nur ein Analogon der Erinnerung und Planung, tritt Plutarch insofern entgegen, als er mit einer seiner Dialogfiguren argumentiert, mit gleichem Recht müsse dann auch lediglich von einem Analogon der Wahrnehmung und sogar des Lebens bei Tieren gesprochen werden.³⁵

Die antike Zuschreibung der Fähigkeit zum Schlussfolgern bei Tieren illustriert das vieldiskutierte Beispiel von *Chrysipps Jagdhund*: Ein Hund, der die Fährte eines Hasen verfolgt, gerät an einen Graben und springt über diesen, nachdem er die Hasenspur weder rechts noch links entlang des

Grabens habe feststellen können.³⁶ Die dem Hund zugeschriebene logische Schlussfolgerung lautet also: Wenn die Hasenspur weder rechts noch links zu finden ist, dann muss der Hase über den Graben gesprungen sein.

Scholastik

Die scholastischen Überlegungen zur Intelligenz der Tiere sind vielfach an den antiken Vorläufern orientiert. Intensiv diskutiert wird das Erkenntnisvermögen der Tiere im Vergleich zu dem des Menschen. Weil Wahrnehmungsinhalte für Tiere oft von großer Relevanz sind, nimmt Avicenna an, dass auch bei Tieren mit der sinnlichen Wahrnehmung noch ein verborgenes Vermögen (*»vires occultae«*) verbunden ist, das ein komplexes Wissen von einem Gegenstand vermittelt. Avicenna führt für dieses mit einer Wahrnehmung verknüpfte häufig evaluative Moment den Begriff der *intentio* ein und erklärt in einem viel diskutierten Beispiel die Furcht eines Schafs vor dem Anblick eines Wolfs mit dieser *intentio*.³⁷ Albertus Magnus differenziert in diesem Zusammenhang später explizit zwischen dem unmittelbaren Wahrnehmungsaspekt (*»forma«*) von Gegenständen und dem mit ihnen verbundenem Sinngehalt (*»intentio«*), der auf etwas nicht unmittelbar Anwesendes in der Wahrnehmung verweist (z.B. das Bedrohungspotenzial des Wolfsbildes).³⁸ Über die *intentio* erfolgt nach diesen Autoren eine evaluative Kategorisierung von Wahrnehmungsinhalten. Weil die Tiere sich in ihrer Kategorisierung irren können, unterliegt diese damit auch der Geltungsdifferenz von wahr und falsch und weist insgesamt eine propositionsähnliche Struktur auf (Dummet 1993: *»proto-thoughts«*).³⁹ Die Kategorisierung muss allerdings noch nicht als ein Urteilen im strengen Sinne verstanden werden. Denn es fehlt die Fähigkeit zum begrifflichen Abwägen der Inhalte und der darüber erfolgenden Distanzierung von der unmittelbaren Wahrnehmung.⁴¹ Dieser Mangel zeigt sich auch in der unmittelbaren Verbindung einer kognitiven Einstellung mit volitionalen und evaluativen Aspekten: Wahrheit, Antriebsmoment und emotionale Färbung von kognitiven Zuständen sind bei Tieren nicht voneinander differenziert.⁴²

Thomas von Aquin schreibt auch den Tieren eine gewisse Kraft zur Erkenntnis zu; diese sei auf die praktischen Bedürfnisse ihres Überlebens bezogen (und nicht ein sich gegenüber den Erhaltungsfunktionen verselbständigendes Vermögen; ↑Kultur).⁴³ Die Erkenntniskraft der Tiere ist nach Thomas eng mit ihrer Sinnlichkeit verbunden; sie bildet eine Art sinnliche Urteilskraft oder ein *»sinnliches Schätzungsvermögen«*⁴⁴, und er nennt sie *»vis aestima-*

*tiva«*⁴⁵ oder *»aestimatio naturalis«*⁴⁶. Diese Vermögen unterscheidet Thomas aber prinzipiell von der menschlichen Rationalität, weil nur diese, vermittelt über das Vermögen der Sprache, die Möglichkeit der Erkenntnis eines Ziels als Ziel und des Verhältnisses von Mittel und Zweck einschließe (*»quia homo inter cetera animalia rationem finis cognoscit, et proportionem operis ad finem; ideo naturalis conceptio ei indita, qua dirigatur ad operandum convenienter, lex naturalis vel jus naturale dicitur«*).⁴⁷ Als Folge eines natürlichen Gesetzes ist das sinnliche Schätzungsvermögen der Tiere für Thomas nicht Ausdruck ihrer eigenen Vernunft, sondern vielmehr einer ihnen externen Vernunft, nämlich der Vernunft Gottes, der sie mit komplexen Instinkten ausgestattet hat; die Tiere sind für Thomas damit nicht Ursache ihrer Entscheidung und besitzen keine Freiheit der Entscheidung (*»nec bruta iudicant de suo iudicio, sed sequuntur iudicium sibi a Deo inditum. Et sic non sunt causa sui arbitrii, nec libertatem arbitrii habent. Homo vero per virtutem rationis iudicans de agendis, potest de suo arbitrio iudicare, in quantum cognoscit rationem finis et eius quod est ad finem«*).⁴⁸ Die besondere Intelligenz des Menschen bringt Thomas auch dadurch zum Ausdruck, dass er allein der voll ausgeprägten Vernunft des Menschen die Fähigkeit zuspricht, über das eigene Urteilen zu urteilen und zu *reflektieren* (*»Iudicare autem de iudicio suo est solius rationis, quae super actum suum reflectitur, et cognoscit habitudines rerum de quibus iudicat, et per quas iudicat«*) (↑Bewusstsein).⁴⁹

18. Jh.: Intelligenz als praktisches Vermögen

Im 18. Jahrhundert wird die Intelligenz zwar meist als *»göttliche«* oder *»höchste Vernunft«* verstanden⁵⁰, das Verhältnis der beiden Begriffe beginnt sich aber in der Weise zu verändern, dass der Begriff der Intelligenz seine Überordnung im Verhältnis zu dem der Vernunft verliert. Die Intelligenz wird zunehmend als ein auf die Lebensbewältigung bezogenes praktisches Vermögen im Sinne einer Geschicklichkeit verstanden. In diesem Zusammenhang etabliert sich die Rede von einer *»Intelligenz der Tiere«*. Nicht selten ergibt sich die Zuschreibung der Intelligenz ausgehend von dem im 18. Jahrhundert verbreiteten Bild der *»Kette der Wesen«* (↑Hierarchie). Weil nach dem Prinzip der Kontinuität zwischen den Kettengliedern keine Lücken vorhanden sein dürfen, wird argumentiert, dass der Mensch auch hinsichtlich seiner geistigen Fähigkeiten nicht einmalig da stehe und auch den Tieren Verstandesvermögen, wenn auch in niedrigerem Grade, zukommen würden: der morphologischen Kontinuität entspreche auch eine

psychologische.⁵¹ 1755 schreibt E.B. de Condillac den Tieren die gleichen mentalen Vermögen zu wie dem Menschen; ihr Urteilsvermögen sei umso größer, je zahlreicher ihre Bedürfnisse und Sinne seien.⁵² Das Urteilsvermögen der Tiere ist nach Condillac auf praktische Kenntnisse (*«connoissances pratiques»*) ausgerichtet; es beinhalte kaum Abstraktionen und sei allein auf das bezogen, was für die Tiere nützlich sei (*«bon pour elles»*). Das Urteilen des Menschen sei dagegen nicht allein auf das gerichtet, was für uns gut ist, sondern auch auf das Wahre und Schöne.⁵³ C.G. Le Roy argumentiert wenig später, die Intelligenz (*«intelligence»*) sei bei solchen Tieren am größten, bei denen die sie umgebenden Dinge die größten Widerstände für ihr Überleben entgegenstellen, z.B. bei den Raubtieren, denen die Beute, im Gegensatz zu den Pflanzenfressern, davonläuft:⁵⁴ *«Leurs lumières s'augmentent en raison des obstacles qu'elles ont à surmonter»*⁵⁵. Auch ein Abstraktionsvermögen ist nach Le Roy für das Überleben mancher Tiere notwendig. Besonders komplexe funktionale Verhaltensweisen von Tieren werden nicht der Intelligenz, sondern einem ↑Instinkt zugeschrieben. Hume stellt 1748 fest, dass der Instinkt den Tieren ein zweckmäßiges Verhalten ermöglicht, das den Grad ihrer normalerweise gezeigten Einsicht weit übersteigt (*«which much exceed the share of capacity they possess on ordinary occasions»*).⁵⁶

Nicht nur einem ganzen Organismus, der zu kontrolliertem komplexen Verhalten in der Lage ist, auch der zur ↑Selbstorganisation fähigen Materie wird Mitte des 18. Jahrhunderts von einigen Autoren, z.B. von P.L.M. de Maupertuis, ein intelligentes Prinzip zugeschrieben (*«supposer dans la matiere quelque degré d'intelligence»*).⁵⁷ Dieses Prinzip bewirkt nach Maupertuis die gezielte Anordnung und Zusammenlagerung von Teilen zu einem organisierten Ganzen.

I. Kant bezieht das Tierhafte im Handeln (auch des Menschen) auf die Motivation einer Handlung durch solche Antriebe, die er *«sinnlich»* nennt. Eine solche Motivation, eine tierische Willkür (*«arbitrium brutum»*) wie er sagt,⁵⁸ steht im Gegensatz zu den Bestimmungsgründen durch Vernunft, die einer freien Handlung zugrunde liegen. Allein in ihren Bestimmungsgründen unterschieden, können die Wirkungen von dem sinnlich bedingten Verhalten der Tiere und dem durch Vernunft geleiteten Handeln des Menschen trotzdem übereinkommen: Kant sagt, *«daß der Grund des thierischen Kunstvermögens unter der Benennung eines Instincts von der Vernunft in der That specifisch unterschieden [sei], doch auf die Wirkung (der Bau der Biber mit dem der Menschen verglichen) ein ähnliches Verhältniß habe»*.⁵⁹

19. Jh.: weitere Bedeutungsausweitung

J.J. Virey bringt Intelligenz und Instinkt zu Beginn des 19. Jahrhunderts insofern in einen Zusammenhang, als er der Ansicht ist, das eine sei bei einem Tier umso ausgeprägter je weniger das andere vorliege. Beide seien also funktional äquivalent: *«plus cet animal jouira des prérogatives de l'intelligence, mais moins son instinct se manifestera au-dehors»*.⁶⁰ Er wendet sich damit gegen die lamarckistische Einschätzung, der zufolge die Instinkte aus der Gewohnheit entstanden seien. Instinkt und Intelligenz haben nach Virey nicht einen gemeinsamen Ursprung, sondern einen wohl unterschiedenen: Die Intelligenz wurzelt in der im individuellen Leben erworbenen Erfahrung, der Instinkt dagegen in dem von den Vorfahren Ererbten (und von Gott so Eingerichteten).

Einen weiten Begriff von Intelligenz hat J.B. de Lamarck, insofern er als oberste Kategorien in seinem System der Tiere von 1815 eine Dreiteilung in *«apathische, sensible»* (↑Empfindung) und *«intelligente»* Tiere vornimmt und die letzte Gruppe mit den Wirbeltieren identifiziert (*«animaux apathiques»*, die die Infusorien, Polypen, Radiartiere und Würmer umfassen; *«animaux sensibles»* mit den Insekten, Spinnen, Krebsen, Ringelwürmern, Rankenfüßern und Weichtieren; *«animaux intelligents»* mit den Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren).⁶¹ *«Intelligenz»* erscheint in dieser Einteilung also als ein taxonomisches Kriterium, das alle Wirbeltiere (von den Fischen bis zu den Säugetieren) zu einer einheitlichen Gruppe zusammenfasst. Lamarck bringt die Intelligenz in Verbindung mit der Fähigkeit zur Kombination einfacher Vorstellungen zu komplexen⁶² und dem Vermögen des Urteilens und Entscheidens (*«juger et choisir»*).⁶³

Mitte des 19. Jahrhunderts ist es damit gut etabliert, von der *«Intelligenz»* bei Tieren zu sprechen. So schreibt auch A. Schopenhauer zumindest einigen Tieren, nämlich den Affen und Elefanten, eine Intelligenz zu.⁶⁴ Bei L. Krahmer heißt es 1851: *«Die Intelligenz des Thieres äussert sich ganz in derselben Weise wie die des Menschen. Auch das Thier beobachtet mit seinen Sinnen, bringt sich das Wahrgenommene zur Vorstellung, gewinnt Uebung, nimmt Gewohnheiten an, macht Erfahrungen und wächst an Einsicht und Bildung. [...] Von einem objektiven Standpunkte aus ist also kein wesentlicher sondern nur ein gradueller Unterschied zwischen Instinkt und Vernunft erweisbar»*.⁶⁵ Schopenhauer betrachtet den Intellekt als ein *«bloßes Werkzeug»* zum Dienst des Willens; als Werkzeug betrachtet, wird die Intelligenz zu einem graduierbaren Vermögen, das *«mehr oder weniger vollkommen und kompliziert ist»* wie Schopenhauer

schreibt.⁶⁶ F. Nietzsche, der den Intellekt ebenfalls als ein Werkzeug (der Triebe) ansieht, spricht 1881 von einem »Gradmesser der Intelligenz«, der seiner Meinung nach in der Furchtsamkeit gegeben ist.⁶⁷

Worin aber genau die Intelligenz besteht, bleibt bei vielen Autoren unbestimmt. A.E. Brehm schreibt im ersten Band seines »Illustrierten Thierlebens« von 1864 einigen Tieren u.a. »Erkenntniß, Wahrnehmungsgabe, Urtheil, Schlußfähigkeit« zu und spricht auf dieser Grundlage von dem »Geiste des Menschen und dem des Thieres« bzw. dem »Thiergeiste«⁶⁸: »Das kluge Thier rechnet, bedenkt, erwägt, ehe es handelt, das gefühlvolle setzt mit Bewußtsein Freiheit und Leben ein, um seinem inneren Drange zu genügen.«⁶⁹ Von anderer Seite wird dagegen die Unterscheidung von Seele und Geist betont und die Intelligenz als ein Vermögen der Seele, aber nicht des Geistes verstanden (Wasmann 1883: »das Seelenleben der Thiere ist nie und nimmer ein Geistesleben«⁷⁰; ↑Bewusstsein/Geist der Tiere).

Nach H. Taines Werk über die Intelligenz von 1879 ist die Intelligenz nicht nur Ausdruck mentaler Fähigkeiten. Die Intelligenz ist nach Taines Auffassung vielmehr bereits in jeder einfachen Wahrnehmung enthalten. Taine betrachtet die Intelligenz als ein sich sukzessiv in der Evolution entfaltendes Vermögen und lehnt ihre Beschränkung auf den Menschen daher kategorisch ab.⁷¹

Auf dieser Grundlage kann nicht nur den Wirbeltieren, sondern auch den einfacher gebauten Organismen »Intelligenz« zugeschrieben werden. In den 1870er Jahren spricht z.B. L. Büchner von den »intelligenten Insekten«⁷², und W.L. Lindsay setzt den Beginn der Intelligenz an der Entstehung des tierischen Lebens an (»intelligence begins at the very base of the zoological scale«⁷³) (↑Bewusstsein).

Die frühen Ethologen des 19. Jahrhunderts, allen voran C. Darwin und G. Romanes, wenden den Begriff der Intelligenz selbstverständlich auf das Verhalten der Tiere, v.a. der Haustiere, an.⁷⁴ H. Spencer interpretiert sie als Ergebnis der Multiplikation und Koordination von Reflexbewegungen.⁷⁵ E. Wasmann ordnet die Intelligenz 1897 dem Instinkt unter (↑Instinkt: Abb. 220); sie sei »eine besondere Form des Intinktes«.⁷⁶ Er erkennt den Tieren zunächst zwar Intelligenz (»Thierintelligenz«⁷⁷), nicht aber die Fähigkeit zur Bildung allgemeiner Begriffe, d.h. ein Abstraktionsvermögen zu.⁷⁸ C. Emery wendet dagegen 1893 ein, dass auch Tiere ein »beschränktes Abstraktionsvermögen« besitzen würden, das in der Fähigkeit bestehe, »aus den vielfachen Erfahrungsbildern allgemeine Erkenntnisse zu gewinnen und dieselben in Verbindung mit gegenwärtigen Sin-

Erinnerung (Gedächtnis)

Speicherung von gemachten Erfahrungen

Lernen

Verarbeitung gespeicherter Informationen im Dienste eines verbesserten funktionalen Verhaltens in spezifischen Situationen

Denken

symbolische Repräsentation der Welt

Fühlen

Verarbeitung komplexer innerer und äußerer Situationen durch die Erzeugung eines Gesamtzustandes, der u.a. die Bereitschaft für bestimmte Handlungen einschließt

Planung

Entwurf des zukünftigen Verhaltens durch mentale Antizipation

Konsistenz und Kohärenz der Wahrnehmungen und Schlüsse

Logische Stimmigkeit und inhaltlicher Zusammenhalt der Verarbeitungen

Kombinationsvermögen (Assoziation)

Verbindung von unverbundenen Erfahrungen und Gedanken

Induktives Schlussvermögen

Ableitung von Verallgemeinerungen aus isolierten Wahrnehmungen und Erfahrungen

Kreativität

Problemlösung durch neuartiges Denken und Handeln

Emotionale und soziale Kompetenz

Einfühlungsvermögen und strategisch-rationales Verhalten in der Gruppe

Tab. 130. Aspekte des Intelligenzbegriffs.

neswahrnehmungen zu bewussten, zweckmäßigen Handlungen zu verwerten.«⁷⁹ Allein das Fehlen einer differenzierten Begriffssprache bedinge den »geringeren Grad des tierischen Verstandes«. Später revidiert Wasmann seine Auffassung insofern, als er eine Intelligenz im Sinne der Fähigkeit des »Schliessens von früheren auf neue Verhältnisse« nur noch dem Menschen zuerkennt (↑Lernen).⁸⁰

Gemäß seiner Maxime höherstufige Vermögen nur dann zuzuschreiben, wenn das Verhalten nicht durch niederstufige Vermögen erklärt werden kann (»Morgans Kanon«; ↑Bewusstsein)⁸¹, schlägt C. Lloyd Morgan 1900 eine Differenzierung zwischen »intelligentem« und »rationalem« Verhalten vor: Letzteres setze im Gegensatz zu ersterem ein Bewusstsein und ein Denken voraus; es folge einem vorgestellten idealen Schema oder Verhaltensplan (»guided in accordance with an ideal scheme or deliberate plan of

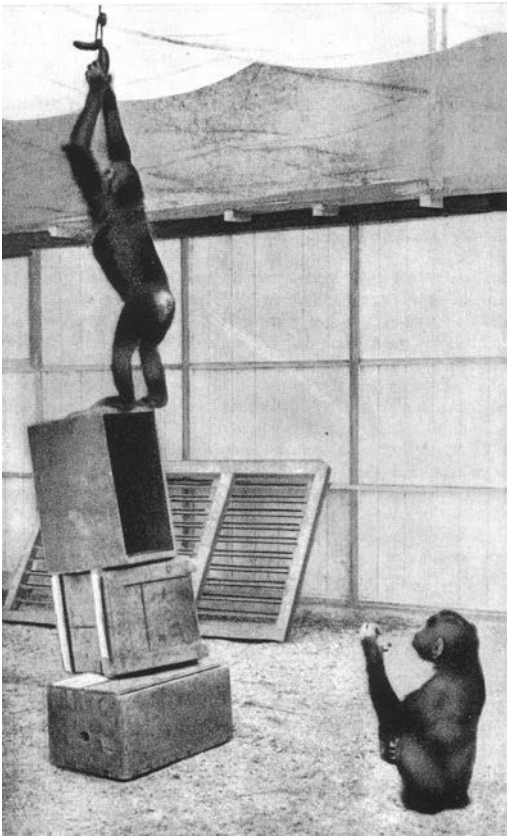


Abb. 225. Ein Schimpanse in Gefangenschaft, der ohne vorherige Dressur und Übung mehrere Kisten über einander stapelt, um an eine Banane zu gelangen. Ein Artgenosse beobachtet ihn bei diesem Verhalten und streckt dabei ebenfalls einen Arm zum Greifen aus – offensichtlich ahmt er also das Verhalten nach oder identifiziert sich sogar mit dem Artgenossen auf den Kisten (aus Köhler, W. (1917). *Intelligenzprüfungen an Anthropoiden*. Abh. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Phys.-math. Kl. 1917, Nr 1: Taf. III).

action«).⁸² Das rationale Verhalten bestehe also nicht nur in der Zweckmäßigkeit des Verhaltens, sondern darüber hinaus in der Fähigkeit, über das gewählte Verhalten Rechenschaft ablegen, es also in einem reflektierten Denken (»reflective thought«) begründen und erklären (»to explain«) zu können.⁸³ F.J.J. Buytendijk schließt sich dieser Unterscheidung später an und charakterisiert die Intelligenz der Tiere als ein Verhalten »ohne Bewußtsein, ohne Wissen, Verstehen, Urteilen und Abstrahieren im menschlichen Sinne«.⁸⁴

Ende des 19. Jahrhunderts ist es unter Biologen nicht nur üblich, den Begriff der Intelligenz auf das Verhalten der Tiere anzuwenden, sondern auch die

Bewegungen der *Pflanzen* werden manchmal als »intelligent« bezeichnet. Ausgehend von dem Vergleich der die Wachstumsbewegungen koordinierenden Wurzelspitze einer Pflanze mit dem Gehirn eines niederen Tieres, den Darwin 1880 zieht⁸⁵, unternimmt es der Botaniker J.E. Taylor wenig später, Bewusstsein und Intelligenz auch bei Pflanzen nachzuweisen. Die Intelligenz beinhaltet nach Taylor die Fähigkeit, individuelle Erfahrungen zu sammeln und diese an die Nachkommen weiterzugeben.⁸⁶ Die Interpretation, die der Begriff der Intelligenz in diesem Zusammenhang erfährt, lässt sich am besten mit der These Nietzsches charakterisieren, »dass der »Instinkt« unter allen Arten von Intelligenz, welche bisher entdeckt wurden, die intelligenteste ist«.⁸⁷

Gegen die am Ende des Jahrhunderts verbreitete Tendenz der anthropomorphisierenden Beschreibung des Verhaltens von Tieren, selbst von Insekten, und der Zuschreibung von höheren »psychischen Qualitäten« wenden sich einige Biologen, unter ihnen der Physiologe A. Bethe.⁸⁸ Bethes Bemühungen sind auf eine »objektivierende Nomenklatur« gerichtet, die eine differenzierte Beschreibung der verschiedenen Verhaltensaussagen ermöglicht.⁸⁹

20. Jh.: Intelligenz als »Konstrukt«

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird die Intelligenz als ein psychologisches »Konstrukt« interpretiert, das eine hypothetische Entität in Form einer quantifizierbaren Messgröße repräsentiert. Theoretische Überlegungen zu einem Test der Intelligenz stellen A. Binet und V. Henri 1896 an.⁹⁰ Ein sinnvoller Test muss nach ihrer Auffassung gleichzeitig solche komplexen Fähigkeiten wie Gedächtnis, Auffassungsgabe, Eindrucksstärke und ästhetische Sensibilität messen. Später entwickeln Binet und T. Simon einen Test, der v.a. für die Messung der Intelligenz bei mental zurückgebliebenen Kindern konzipiert ist und von altersabhängigen Normen der Intelligenz ausgeht. Auf der Grundlage einer Zunahme der geistigen Fähigkeiten in der Entwicklung wird eine metrische Skala der Intelligenz (»échelle métrique de l'intelligence«) vorgeschlagen.⁹¹ Verbesserte Tests, die auch für Kinder mit einer normalen Entwicklung anwendbar sind, entwickeln die Autoren 1908 und 1911.⁹² Ins Englische übersetzt, bilden diese Tests die Grundlage für den verbreiteten *Stanford-Binet-Test der Intelligenz*.⁹³ Binet hat die jeweiligen Ergebnisse eines Tests nicht in einer einzelnen, altersunabhängig gültigen Zahl zusammengefasst. Dies schlägt erst W. Stern 1912 vor, indem er die Abweichung der Intelligenz eines Kindes von der Altersnorm als einen Quotienten darstellt (durch Division des mentalen Alters (»Intel-

ligenzalters«) durch das chronologische Alter), den **Intelligenzquotienten**.⁹⁴ Später wird dieser Quotient auch auf Erwachsene angewandt, wobei die Referenz dann der Durchschnitt der Intelligenz von Personen einer Population ist.

Kritisch wird gegen diesen quantitativen Ansatz eingewendet, dass die Intelligenzprüfung damit zu einer »Maschine« werde, die dem komplexen Phänomen der Intelligenz nicht gerecht werden könne. W. Köhler interpretiert die Intelligenz in Absetzung davon 1930 als einen »Verstehensvorgang«.⁹⁵ Der Komplexität des Vermögens der Intelligenz wird durch Definitionen gerecht zu werden versucht, die sie als die Fähigkeit der Lösung von erstmals gestellten Aufgaben und der Bewältigung von neuen Situationen deuten. Sterns Definition lautet in diesem Sinne: »Intelligenz ist die allgemeine Fähigkeit eines Individuums, sein Denken bewußt auf neue Forderungen einzustellen; sie ist allgemeine geistige Anpassungsfähigkeit an neue Aufgaben und Bedingungen des Lebens«.⁹⁶ Weil Stern besondere Betonung auf die Zweckmäßigkeit des intelligenten Verhaltens legt und es ausdrücklich in Bezug zu den Anforderungen des Lebens stellt, kann seine Definition auch auf Tiere bezogen werden.

Einsicht

Der Ausdruck **Einsicht** ist seit dem Mittelalter in Gebrauch, etwa in mystischen Schriften (»insehen«) zur Bezeichnung einer tief blickenden Erkenntnis, v.a. in sich selbst (Meister Eckhart 14. Jh.: »Sehet, got der vater hât ein vollekomen insehen in sich selber«⁹⁷). Der Ausdruck erlangt aber keine terminologische Fixierung.⁹⁸ Ende des 17. Jahrhunderts erscheint das Wort in seiner heutigen sprachlichen Form in der Bedeutung einer individuell erworbenen und für eine Person gültigen Erkenntnis (Acxstelmeier 1684 »was allein auß einer gewissen Einsicht bey einem sonderlich geschihet, kan nicht unfehlbarlich als eine gevolgliche Ursach, allen andern beygemessen und zugeeignet werden«).⁹⁹ Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Begriff in Stellung gebracht, um das besondere auf Reflexion und Vernunft beruhende Erkenntnisvermögen des Menschen im Gegensatz zu den Vorstellungen der Tiere zu benennen (Lamprecht 1740: »Die Einsicht aber der nothwendigen und ewigen Warheiten unterscheidet uns von den Thieren. Diese Einsicht kommt daher, weil wir Vernunft und Wissen haben, und sie ist es welche uns zu der Erkenntniß Gottes und unser selbst führet«).¹⁰⁰ Ausgebaut wird diese terminologische Schärfung durch die frühen ethologischen Schriften H.S. Reimarus, bei dem es 1760 heißt: »Der Vorstellungs-Trieb der

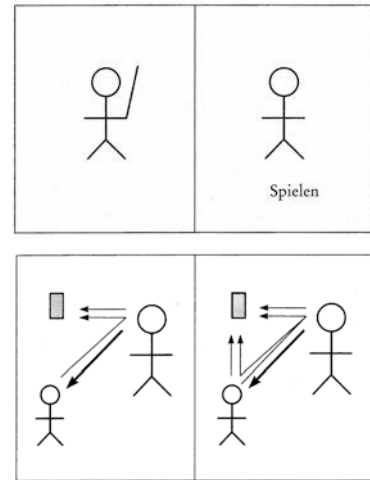


Abb. 226. Die Differenz in der mentalen Repräsentation einer Kommunikationssituation bei Schimpansen (oben) und Menschen (unten). Schimpansen repräsentieren gestische Signale eines Kommunikationspartners als Ereignisse in einer Folge von Handlungen dieses Gegenübers. Menschen repräsentieren dagegen bereits seit dem Säuglingsalter auch die eigene Rolle in der Kommunikations-situation, indem sie eine gemeinsame Aufmerksamkeit für ein Objekt entwickeln, d.h. eine Aufmerksamkeit, in der das Miteinander im Mittelpunkt steht: Beachtet werden nicht nur das Gegenüber und das Objekt, sondern gerade die Gemeinsamkeit der Bezugnahme auf das Objekt. Die mentalen Repräsentationen und die Intelligenz des Menschen konstituieren sich also in einem ausgeprägten Wir-Modus oder einer Wir-Intentionalität – angefangen von der Entwicklung gestischer Kommunikation mit Säuglingen bis hin zur sozialen Konstitution von Sprache (aus Tomasello, M. (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition*, dt. *Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens*, Frankfurt/M. 2002: 137).

unvernünftigen Thiere gehet [...] nicht auf die Erwerbung eines Erkenntnisses von Dingen, so ferne es ein Erkenntniß, eine Einsicht der Wahrheit, eine Vollkommenheit des Verstandes ist, sondern schlechterdings nur, so weit es in ihr sinnlich Wohl und Weh einen Einfluß hat.¹⁰¹ Zwei Jahre später bestätigt Reimarus diese Charakterisierung der Vorstellungen der Tiere und behauptet, dass »die Thiere in allen ihren Kunsttrieben blindlings und ohne eigene Einsicht des Endzweckes und Nutzens handeln«¹⁰²; insbesondere hätten die Tiere keine »Einsicht in das Zukünftige«¹⁰³. In diesem Sinne ist auch J.G. Fichte 1806 der Auffassung: »Der Instinkt ist blind, ein Bewußtseyn, ohne Einsicht der Gründe«.¹⁰⁴ J. von der Kolk gesteht Honigbienen 1865 zwar »ein psychisches Vermögen zu unterscheiden«, dieses könne aber nicht »als das

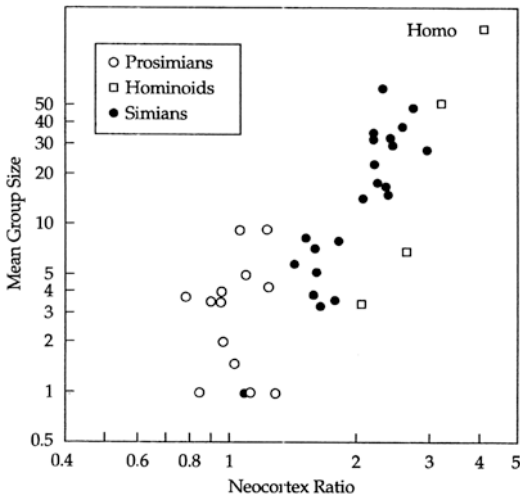


Abb. 227. Korrelation der Gruppengröße, in denen Primaten zusammenleben, mit der relativen Größe des Neocortex ihres Gehirns. Die relative Größe des Neocortex ist definiert als das Volumenverhältnis des Neocortex zum Rest des Gehirns. Ein Punkt in der Grafik repräsentiert die Verhältnisse bei einer Art; meist ist für jede Gattung nur eine Art angegeben. Es ergeben sich fast parallel verlaufende Regressionsgerade für die Halbaffen (Prosimiae), Affen (Simiae) und Menschenartigen (Hominoidea). Für den Menschen wird eine mittlere Gruppengröße von 150 Individuen angenommen – ein Wert, der aus 21 Jäger-Sammler und traditionellen Ackerbaukulturen ermittelt wurde und der auch für die Anzahl von regelmäßigen Interaktionspartnern eines Individuums in modernen Gesellschaften realistisch ist. Weil der Neocortex mit komplexen Intelligenzleistungen verbunden ist, legt die Korrelation von Gruppengröße und Neocortex auch eine (evolutionäre) Verbindung von Gruppengröße und Intelligenz nahe (aus Dunbar, R.I.M. (2001). *Brains on two legs: group size and the evolution of intelligence*. In: de Waal, F.B.M. (ed.). *Tree of Origin. What Primate Behavior Can Tell Us About Human Social Evolution*, 173-191: 180).

Ergebniss einer vernünftigen Erwägung oder einer Einsicht in die Zukunft« angesehen werden.¹⁰⁵

Experimentelle Anordnungen zur Feststellung von Einsicht bei Tieren, insbesondere bei Affen, werden seit Beginn des 20. Jahrhunderts entworfen.¹⁰⁶ Besonders bekannt werden die »Intelligenzprüfungen an Menschenaffen« von W. Köhler (1917). Köhler überträgt hier den psychologischen Begriff der Intelligenz auf die Erforschung des Verhaltens von Affen. Er erblickt das zentrale Element der Intelligenz in »einsichtigem Verhalten« oder einfach *Einsicht*. »Einsicht« liege nicht vor, »wenn Mensch oder Tier ein Ziel auf direktem, ihrer Organisation nach gar nicht fraglichem Wege erreichen; wohl aber

pfllegt der Eindruck von Einsicht zu entstehen, wenn die Umstände einen solchen, uns selbstverständlich erscheinenden Weg versperren, dagegen indirekte Verfahren möglich lassen«.¹⁰⁷ Intelligentes oder einsichtiges Verhalten vollzieht sich danach auf einem »Umweg«, der zunächst mental antizipiert wird; es wird der Bezug zwischen mehreren Objekten mental erfasst. Ausdruck einer Intelligenz ist nach Köhler z.B. das Verhalten von Affen, die spontan und ohne vorheriges Ausprobieren Bananen, die an der Decke ihres Käfigs hängen, durch das Übereinandertürmen von Kisten erreichen (vgl. Abb. 225).

Während bei Köhler die Intelligenz in besonderer Verbindung zu Wahrnehmungsvermögen, insbesondere der Wahrnehmung von »Gestalten« gesehen wird, wird später die Verschränkung der Intelligenz mit instinktivem und gelerntem Verhalten hervorgehoben. In diesem Sinne versteht J.A. Bierens de Haan unter der Intelligenz 1931 »das Vermögen, erlebte Eindrücke als Erfahrungen aufzubewahren und in späteren Fällen als solche zu verwerten«.¹⁰⁸

Im Anschluss an Köhler spricht auch K. Lorenz bereits in seinen frühen Schriften von den »Intelligenzleistungen« der Tiere. Er sieht diese Leistungen als eingeschaltete Glieder in längere Ketten von »Triebhandlungen« integriert und spricht deshalb von einer *Trieb-Intellektverschränkung* (↑Lernen).¹⁰⁹ Bei den Affenversuchen Köhlers liegt nach Lorenz eine »zentrale Repräsentation der Umweltobjekte« in dem Gehirn der Affen vor; diese werde so umstrukturiert, dass über ein *Aha-Erlebnis* (ein Ausdruck, den K. Bühler 1908 prägt¹¹⁰) eine Lösung des Problems erfolge. Der Affe erstelle in seinem zentralen Nervensystem ein Modell der gegebenen Situation und handle in dem vorgestellten Raum; es sei daher nicht falsch zu sagen, der Affe denke.¹¹¹

»Intelligenz« als biologischer Begriff

Im Laufe des 20. Jahrhunderts wird der Intelligenzbegriff immer fester in biologischen Theorien verankert. Die zwei wichtigsten Dimensionen der Intelligenz sind dabei einerseits die Integration der Informationen aus verschiedenen Sinnesorganen zu einem konsistenten Bild der Umwelt und andererseits Mechanismen der Verhaltenssteuerung, die nicht auf fest etablierten Gewohnheiten oder Instinkten, sondern auf einem situativen Überlegen beruhen. Auf dem ersten Aspekt gründet H. Jerison 1973 seine Definition der »biologischen Intelligenz« als Kapazität zur Konstruktion einer Wahrnehmungswelt: »Biological intelligence may be nothing more (or less) than the capacity to construct a perceptual world«.¹¹² Eine weitere Komponente der Intelligenz, die darauf auf-

baut, ist nach Jerison die Fähigkeit, auf sinnliche Informationen und auf Inkonsistenzen dieser Informationen flexibel zu reagieren.¹¹³ Die Intelligenz wächst nach diesem Modell also in dem Maße, in dem ein Organismus nicht nur ein sinnliches Bild von der Umwelt erzeugt, sondern dieses Bild außerdem nicht unmittelbar eine determinierende Wirkung für sein Verhalten hat (im Sinne eines Reiz-Reaktions-Schemas), sondern vielmehr einen Raum an Verhaltensmöglichkeiten eröffnet.

Andere Biologen verwenden ›Intelligenz‹ gleichbedeutend mit Lernvermögen von Tieren.¹¹⁴ Neben dieser allgemeinen Bedeutung steht der spezifische, allein für Primaten verwendete Sinn, der sich auf Verhalten aufgrund von ›Einsicht‹ bezieht (s.o.).¹¹⁵ Am anderen Ende des Spektrums biologischer Intelligenzbegriffe steht die Rede von einer Intelligenz in physiologischen Prozessen: K.E. Rothschild ist 1959 der Auffassung, in der ungeheuren Ordnung von physiologischen Prozessen liege eine »bewußtlose ›Intelligenz‹«, die »›Intelligenz‹ unbewußt vollzogener Organtätigkeit«.¹¹⁶

Unter dem Einfluss des Fortschritts der Verhaltensforschung geben die meisten Philosophen seit Beginn des 20. Jahrhunderts es auf, den Begriff der Intelligenz für das Handeln des Menschen reservieren zu wollen. Verbreitet ist es bis zur Jahrhundertmitte, statt der Intelligenz den »Geist« als das spezifisch Menschliche zu sehen¹¹⁷ – allerdings nicht das »Mentale« (↑Bewusstsein). Aber auch dieser letzte der großen Begriffe zur Abgrenzung von Mensch und Tier verliert seine Differenzierungsfunktion: Im Zuge der aktuellen »Philosophie des Geistes« werden nicht allein die im alten Sinn »geistigen« Leistungen des Menschen (seiner überindividuellen Kultur) unter dem Begriff des Geistes verstanden, sondern in erster Linie die allen Lebewesen gemeinsamen phänomenalen Erlebnisse (z.B. Farbeindrücke, Schmerzen, Lustempfindungen) – das so verstandene Geistige bildet damit eine alle Lebewesen verbindende Sphäre.

Nur vereinzelt gibt es demgegenüber Stimmen, die die Intelligenz noch nicht in dem zweckmäßigen Verhalten der Tiere, sondern erst im einsichtigen Denken und Handeln des Menschen verwirklicht sehen. G. Siegmund argumentiert 1949 ausgehend von der Herleitung des Wortes ›Intelligenz‹ von ›intus-legere‹ »im Inneren lesen, eine Einsicht vom Inneren gewinnen«, dieses Vermögen sei wesentlich nicht mit einer »Sinneserkenntnis« verbunden, die verschiedene »An-Sichten« eines Gegenstandes liefere, sondern erst mit einem »geistigen Begreifen«, das eine »Ein-Sicht« ermögliche.¹¹⁸ Das Tier sei immer durch seine vitalen Bedürfnisse geleitet und bleibe

0. System-Umwelt-Kopplung

Reaktion eines Systems auf bestimmte Ereignisse der Umwelt in unflexibler und immer gleicher Weise (z.B. die Kovarianz der Zustände eines Thermostaten mit der Umgebungstemperatur)

1. Protorepräsentation

Aufnahme von Informationen über Umweltreignisse mittels verschiedener Sinneskanäle, flexible Antwort auf verschiedene Reize durch ein Repertoire an Verhaltensweisen, minimale Lernfähigkeit (z.B. bei niederen Organismen)

2. Objektkategorisierung

Kategorisierung von Objekten aufgrund ihrer Eigenschaften und unterschiedliche Verhaltensantworten darauf (z.B. Kategorisierung der Beute im Netz durch eine Spinne)

3. Mentale Repräsentation

Speicherung von Wahrnehmungsinhalten in einem Gedächtnis und ihre Übertragung auf neue Situationen, Geltungsdifferenz der Repräsentation (Unterscheidung von wahren und falschen Repräsentationen)

4. Symbolische Operation

Verwendung von arbiträren Zeichen, die sich von konkreten Situationen lösen und abstrakte Relationen ausdrücken können; die Zeichen können eine eigenständige, biologisch dysfunktionale Determinationskraft für das Verhalten bzw. Handeln entfalten (Kultur)

Tab. 131. Fünf Stufen des Denkens (erweitert auf der Grundlage der Einteilung von Proust, J. (2003). *Les animaux, pensent-ils?*, 19-33).

daher für sich immer »vitalen Bezugszentrum«. Allein dem Menschen sei es dagegen möglich, »sich vom Vitalbegehren zu lösen«, also davon zu »abstrahieren« und damit einen Sachverhalt als »Ding an sich« zu erfassen.¹¹⁹ Der Situations- und Bedürfnisgebundenheit des Tiers stellt Siegmund die »logische Intelligenz« des Menschen gegenüber, in der es zur Bildung von »Dauerstrukturen«, einer »Objektwelt« komme, in der also eine »aktive Befreiung von der Gebundenheit an Raum und Zeit, der Überschnitt zu echter Allgemeinheit und Abstraktheit« erfolge.¹²⁰ Siegmund konstatiert allerdings auch, dass der Intelligenzbegriff wegen seiner vielfältigen Bedeutungen seine scharfe Kontur zu verlieren droht: Er stellt fest, es sei »der Intelligenzbegriff heute völlig zerfasert und damit fast unbrauchbar geworden«.¹²¹

Evolution der Intelligenz

In der Logik der biologischen Thematisierung der Intelligenz liegt es auch, Szenarien der Evolution dieses Vermögens zu entwerfen. Nach der herrschen-

1. Mittel der Distanzierung

Im propositionalen Denken kann zwischen dem Gehalt einer Aussage und der Einstellung zu diesem Gehalt unterschieden werden. Zu einem Gehalt kann also auf Distanz gegangen werden, und ein Individuum kann eine wechselnde Meinung dazu haben. Eingeschlossen ist damit auch die Möglichkeit, einen Gehalt zu negieren.

2. Kontextunabhängigkeit

Propositionales Denken kann unabhängig von einem gerade gegenwärtigen Kontext stehen und Elemente enthalten, die eine nicht konkrete Bedeutung haben. Aufgrund dieser Unabhängigkeit können im propositionalen Denken allgemeine und abstrakte Urteile gebildet werden.

3. Sprachlicher, digitaler Code

Für jede propositionale Einstellung ist es im Prinzip möglich, diese in Form von sprachlichen Sätzen ohne Verlust des Inhalts auszudrücken. Die Möglichkeit des verlustlosen Ausdrucks beruht auf der sprachlichen Form, die einem digitalen Code folgt, d.h. einem Code aus einer begrenzten Anzahl diskreter Zeichen.

4. Allgemeinaussagen, Schlüsse, Begründungen

Propositionales Denken enthält Elemente, die in Schlüssen eingesetzt werden können. Diese bestehen in Allgemeinaussagen, unter die besondere Aussagen subsumiert werden können. Propositionales Denken bildet damit die Grundlage von Begründungen und Rechtfertigungen von Handlungen und Urteilen.

Tab. 132. Vier zentrale Merkmale des propositionalen Denkens, die dieses Denken zu einem Charakteristikum des Menschen machen (in Anlehnung an Bermúdez, J.L. (2003). *Thinking Without Words*: 39).

den Meinung steht die Evolution der Intelligenz im Zusammenhang mit dem sozialen Leben (vgl. Abb. 227). Im Zusammenleben mit Artgenossen ist ein Organismus in ein komplexes Feld von Verhältnissen der Kooperation und Konkurrenz eingebettet. Jedes Verhalten kann indirekte Rückwirkungen auf ihn selbst haben; eine Voraussicht der möglichen Folgen und die Fähigkeit, die eigene soziale Rolle einzuschätzen und sich in die Situation der Artgenossen mit ihren Bedürfnissen und Motiven hineinzuversetzen, sind daher von entscheidender Bedeutung für eine erfolgreiche Behauptung in der Gruppe (»Macchiavellische Intelligenz«). Die entscheidende Fähigkeit im sozialen Leben besteht in einer **Intentionalität zweiter Ordnung** (Seyfarth 1984: »second order intentionality«¹²²), d.h. einer »sozialen Intelligenz«, die die Fähigkeit einschließt, sich in die Situation und Vorstellungen des Gegenübers hineinzuversetzen, also die Leistung der Repräsentation des mentalen Systems eines anderen. Das Sozialleben

stellt somit eine größere Herausforderung für die psychischen Fähigkeiten dar als das Überleben eines einzelnen Organismus.¹²³

Ein einzigartig kooperativer Stil der sozialen Intelligenz hat sich in der Evolution des Menschen entwickelt. Das Wissen um das Wissen des anderen kann der Mensch in Form von kooperativen Interaktionen einsetzen, um gemeinsam angestrebte Ziele mittels differenzierten Rollen zu erreichen. Diese für den Menschen spezifische Form der kooperativen Intelligenz nennt M. Tomasello *geteilte Intentionalität* (»shared intentionality«)¹²⁴ (↑Kommunikation).

Aufbauend auf dem Vermögen der geteilten Intentionalität ist es in der Evolution des Menschen auch möglich geworden, kollektiv neue Ziele zu setzen, also eine echte Kreativität in Bezug auf neue gemeinsame Ziele zu entfalten. In dieser Hinsicht liegt ein entscheidender Unterschied zwischen der Intelligenz des Menschen und der der Tiere darin, dass die Intelligenz der Tiere immer eine Klugheit ist, eine Zweckrationalität, ein Denken, das an die biologischen Zwecke des Überlebens und der Fortpflanzung gebunden bleibt. Neben diese natürlichen Zwecke andere Handlungsziele stellen zu können, kennzeichnet die reflektierende Intelligenz des Menschen (↑Mensch).

Vielfalt der Formen von Intelligenz

Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben erstaunliche kognitive Leistungen, z.B. des Lernens, nicht nur bei Affen, sondern auch bei Delphinen, Vögeln, Reptilien, Tintenfischen und anderen Tieren gefunden (Hauser: »Wilde Intelligenz«¹²⁵). Die Leistungen lassen sich aus der jeweiligen Beziehung der Lebewesen zu ihrer natürlichen Umwelt verstehen. Weil die gezeigten Leistungen sehr unterschiedlich sind, erscheint es nicht sinnvoll, sie alle über ein Verfahren zu bestimmen und zu messen. Und auch der Begriff der Intelligenz verliert angesichts dieser Vielfalt von Vermögen seine einheitliche Bedeutung.¹²⁶ Statt der einen, ausgehend von dem Handeln des Menschen konzipierten Intelligenz ist von einer Vielzahl von *ökologischen Intelligenzen* die Rede. Der Ausdruck »ökologische Intelligenz« wird allerdings in verschiedenen Kontexten gebraucht und erscheint für einen spezifischen Terminus wenig geeignet. Er spielt sowohl im Kontext der Umweltethik als auch der Psychologie im Sinne einer Fähigkeit des Umgangs mit relativen Häufigkeiten eine Rolle.¹²⁷ Innerhalb der umfassenden artspezifischen ökologischen Intelligenz kann unterschieden werden zwischen der *Umweltintelligenz* (»environmental intelligence«), die die individuelle Problemlösung betrifft, und der

sozialen Intelligenz (»social intelligence«), die das Zusammenleben des Individuums im sozialen Verband betrifft.

Für den Menschen werden neben der kognitiven Intelligenz weitere Formen identifiziert. H. Gardner unterscheidet insgesamt sieben Arten der Intelligenz: sprachliche, logisch-mathematische, musikalische, körperlich-kinästhetische, räumliche, interpersonale (»soziale Kompetenz«) und intrapersonale (»Selbstmanagement«).¹²⁸ Gardner definiert die Intelligenz allgemein als »ein bio-psychologisches Potenzial zur Verarbeitung von Information, das in einem kulturellen Umfeld aktiviert werden kann, um Probleme zu lösen oder geistige oder materielle Güter zu schaffen, die in einer Kultur hohe Wertschätzung genießen«.¹²⁹

Nichtbegriffliches Denken

Die aktuellen Diskussionen um die Intelligenz der Tiere bemühen sich um eine Klärung des Zusammenhangs von Intelligenz oder der Fähigkeit zum Denken auf der einen Seite und dem Vorhandensein einer Sprache oder Begrifflichkeit auf der anderen Seite. Nach der klassischen Position ist die Fähigkeit zu denken an das Vermögen der Sprache gebunden. In der aktuellen Debatte wird diese Position von D. Davidson vertreten.¹³⁰ Gedanken lassen sich demnach einem Wesen nicht in isolierter Form zuschreiben, sondern nur dann, wenn sie in einem holistischen Netz von anderen Gedanken stehen. Und dieses Gedankennetz macht eine Sprache aus, so das Argument. Gedanken sind damit also stets propositional verfasst; sie haben den Charakter von Überzeugungen oder Urteilen, denen ein Wahrheitswert zukommt.

Gegen diese Auffassung steht die in letzter Zeit von vielen Philosophen vertretene Position, dass sehr wohl ein Denken ohne Sprache, ein **nichtbegriffliches Denken** denkbar ist. Die Formulierung »nichtbegriffliches Denken« erscheint bei dem Philosophen R. Müller-Freienfels 1920 als analytisches Konzept zur Beschreibung bestimmter Aspekte des menschlichen Denkens, nämlich für »ein Denken, das erschöpfend niemals in der Sprache zu fassen ist«.¹³¹ Nach Müller-Freienfels sind die Gedanken als »selbständige psychologische Wesenheiten« zu verstehen, deren Inhalt nicht immer »fest definierbare Begriffe, die sich mosaikartig zusammensetzen« seien, sondern »durchaus irrationale, conditionelle, persönliche Wesenheiten«. Gedanken seien »Tätigkeitsbereitschaften, die sich im Bewußtsein in der Regel nur als vage Gefühle bemerkbar machen und erst Gestalt annehmen, wenn sie sich in Tätigkeit umgesetzt ha-

ben. Sie sind Akte, Tätigkeitseinstellungen des Ich und als solche immer subjektiv«.¹³²

Seit den frühen 1950er Jahren wird der Ausdruck auch von englischsprachigen Autoren übernommen (R.I. Aaron 1952: »non-conceptual thinking«¹³³; S. Körner 1955: »the border-regions must be indefinite between conceptual and non-conceptual thinking on the one hand, and between thinking and doing on the other«¹³⁴).¹³⁵ Dieses Denken soll sich in Form von *mentalen Repräsentationen* (»mental representations«) vollziehen – dies ein Ausdruck, den bereits J.S. Mill 1865 verwendet¹³⁶. Nach F. Dretske bilden mentale Repräsentationen neuronale Strukturen, die die sensorisch-motorische Koordination leisten. Sie sind also Schaltstellen, die eine Verknüpfung von Wahrnehmung und Verhalten herstellen. Jedes Lebewesen, das seine Umwelt wahrnimmt und sein Verhalten mittels mentaler Repräsentationen dieser Umwelt steuert, vollzieht nach Dretske ein Denken.¹³⁷ Das charakteristische Merkmal des Denkens, der Irrtum, ist auch in diesem Begriff des Denkens enthalten, insofern eine Fehlrepräsentation vorliegen kann, eine Repräsentation also, die zu einer nicht funktionalen Verknüpfung von Wahrnehmung und Verhalten führt. Insgesamt sind diese Ansätze durch das Bemühen gekennzeichnet, die traditionell in der Philosophie des Geistes verankerten Begriffe, wie den des Denkens, zu naturalisieren, d.h. in die Sprache der Biologie zu übersetzen, indem sie eine Rolle in der funktionalen Beschreibung von Prozessen übernehmen.

Einen frühen Versuch in diesem Sinne macht der vergleichende Verhaltensforscher O. Koehler, der für das nicht-sprachliche Denken der Tiere 1952 den Ausdruck **unbenanntes Denken** einführt.¹³⁸ Ein solches besteht nach Koehler z.B. in dem individuellen Wiedererkennen von Partnern bei Vögeln und Säugetieren oder dem Vermögen mancher Tiere, auf intuitive Weise zu zählen. Viele Tiere verfügen nach Koehler über die Fähigkeit, räumliche Relationen zwischen Objekten im Sinne der Differenzen von Vorn-Hinten, Rechts-Links und Oben-Unten quasi begrifflich festzuhalten. Darüber hinaus ist das Vermögen verbreitet, Relationen zwischen quantitativen und qualitativen Größen im Sinne der Unterscheidungen von Schwerer-Leichter, Heller-Dunkler oder Größer-Kleiner zu erkennen. Koehler spricht in diesem Zusammenhang von *sensorischen Begriffen*.¹³⁹ Obwohl er »Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren« anerkennt, grenzt Koehler die Kommunikation der Tiere aber doch von der Sprache des Menschen ab: »In Worten spricht nur der Mensch. Seine Wortsprache unterscheidet ihn von allen Tieren« (↑Kommunikation).¹⁴⁰

Sehr weit in diese Richtung geht der Vorschlag von H.-J. Glock, Tieren Gedanken aufgrund von Gesichtsausdrücken, Körperhaltungen oder Verhaltensweisen zuzuschreiben.¹⁴¹ In diesen Ausdrucksformen manifestierten sich gerichtete Einstellungen zu Objekten der Umwelt sowie Annahmen, Wünsche und innere Zustände, die durchaus den Charakter von Gedanken haben, auch wenn sie nicht in Form von Begriffen strukturiert sind. Gedanken müssen in dieser Sicht also nicht in ein holistisches Verweigerungssystem eingebunden sein, wie dies für Begriffe kennzeichnend ist: Gedanken können als isolierte Einstellungen zugeschrieben werden, ohne damit ein Referenzsystem aus abstrakten Operatoren, eine Sprache, zu implizieren. Ein Hund kann sich z.B. in dem Glauben befinden und damit über den Gedanken verfügen, eine Katze habe sich auf einen Baum geflüchtet, auch wenn dieser Gedanke nicht in Begriffen strukturiert ist. Den Charakter eines Gedankens hat diese Einstellung nicht zuletzt deswegen, weil sie falsch sein kann: Der Hund kann sich irren.

Einen derartigen auf mentale Zustände von Tieren anwendbaren Begriff des Denkens vertritt 2008 auch M. Wild. Er verteidigt die These: »Ein Lebewesen, das Dinge in seiner Umwelt auf bestimmte Weise repräsentiert und sich infolgedessen verhält, hat Gedanken«.¹⁴² Auch Tiere sammeln nach Wild Informationen aus ihrer Umwelt, um ihr Verhalten zu koordinieren, also würden auch sie Gedanken haben. Unklar ist in dieser Bestimmung v.a. der Begriff der Repräsentation. Um ihn näher zu erläutern, schlägt Wild vier Minimalbedingungen vor: (1) *Asymmetrie*: Die repräsentierende Entität handelt vom repräsentierten Inhalt, nicht aber umgekehrt; (2) *Gerichtetheit*: Repräsentationen richten sich auf einen Gegenstand; (3) *Aspekthaftigkeit*: Repräsentationen handeln von dem Repräsentierten unter einem bestimmten Aspekt; und (4) *Wahrheitsbedingung*: Inhalte der Repräsentation können wahr oder falsch sein.¹⁴³ Wie Wild zugibt, kann mittels dieser Minimalbedingungen aber auch einer Kompassnadel eine Repräsentation der Himmelsrichtung zugeschrieben werden. Unterschieden seien die Repräsentationen nicht-lebendiger Gegenstände von denjenigen der Lebewesen im Wesentlichen durch den Aspekt der *↑Funktion* der Repräsentationen im Falle von Lebewesen.

Neben diesen Versuchen zur Entwicklung eines Begriffs des Denkens, der auch auf nicht sprachbegabte Tiere anwendbar ist, gibt es aber auch erhebliche Bedenken gegen die Assimilierung eines Denkens auf nichtbegrifflicher Ebene an ein Denken auf begrifflicher Ebene. Es gibt zentrale Merkmale des propositionalen Denkens, die dieses Denken zu ei-

nem Charakteristikum des Menschen machen (vgl. Tab. 132). Auf dieser Grundlage erscheint es auch als ein Fehler, Wissen, Annahmen, Wünsche, Hoffnungen und Intentionen solchen Wesen zuzusprechen, die nicht im eigentlichen Sinne über eine Sprache verfügen.¹⁴⁴ Den Tieren kann nach dieser Auffassung zwar – mit einer Unterscheidung, die auf G. Ryle (1949) zurückgeht – ein *Können* (»knowing how«), aber kein *Wissen* (»knowing that«) zugeschrieben werden.¹⁴⁵ R. Brandt urteilt 2009: »Den Tieren fehlen vor allem zwei Voraussetzungen des Urteilens und Denkens: Sie verfügen über keine geeigneten Begriffe, und sie kennen keine gemeinsame Öffentlichkeit, die durch das Zeigen geschaffen und im Urteil vertieft wird«.¹⁴⁶ Zum Denken geeignete Begriffe seien erst mit »Begriffssystemen« gegeben, in denen Relationen wie Definitionen vorliegen können.¹⁴⁷ Im Fehlen des Denkens bei Tieren sieht Brandt aber keinen Hinderungsgrund dafür, den Tieren ein *↑Bewusstsein* zuzusprechen.

Andere Autoren, denen es ebenfalls um die Abgrenzung der spezifisch menschlichen Form der Intelligenz und Kommunikation von den Fähigkeiten der Tiere geht, sind allerdings durchaus bereit, auch Tieren ein Denken zuzugestehen. So meinen M. Tomasello und H. Moll 2011: »Nicht-menschliche Primaten sind mentale Akteure. Sie sind des Denkens im Sinne zweckrationaler Kalküle fähig«.¹⁴⁸ Ein spezifisch menschliches Vermögen ist nach den experimentellen Studien Tomasellos und seiner Mitarbeiter eine spezielle Form der Kommunikation: die *gemeinsame Bezugnahme* auf ein Objekt und die Ausbildung einer *geteilten Intentionalität* (»shared intentionality«¹⁴⁹), d.h. einer Gruppenidentität, in der die individuellen Aufmerksamkeiten und Intentionen auf ein gemeinsam entwickeltes Ziel ausgerichtet sind (*↑Kommunikation*). Im kognitiven Prozess manifestiert sich die geteilte Intentionalität in der mentalen Repräsentation nicht nur des Kommunikationspartners, sondern auch der eigenen Rolle und ihrer Verortung in einem Netz der Interaktion (vgl. Abb. 226).

»Intelligenz« als Grenzbegriff

»Intelligenz« könnte auch als ein wesentlich theoretischer Begriff verstanden werden, auf der die Abgrenzung der psychischen Fähigkeiten des Menschen von denen der Tiere beruht. In diesem Sinne stellt M. Cartmill ihn 1990 zur Diskussion, indem er ihn nicht empirisch, sondern als theoretischen Grenzbegriff bestimmt: »What we mean by the word »intelligence« is whatever distinguishes the human mind from those of beasts«.¹⁵⁰ Wenn also bestimmte Tiere in einem

vermeintlichen Test der Intelligenz ähnlich gut wie der Mensch abschneiden, dann sollten diejenigen Fähigkeiten, die in diesem Test ermittelt wurden, aus den Bestimmungskomponenten des Intelligenzbegriffs entfernt werden – es wäre dann also nicht die Intelligenz, sondern eine andere Fähigkeit, die in diesem Test ermittelt wurde: »If horses outperform people on a supposed test of intelligence that invalidates the test«.¹⁵¹ Auch andere Konzepte könnten nach Cartmill auf diese Weise als Grenzbegriffe etabliert werden, z.B. »Sprache«: »what we mean by ›language‹ is whatever substantiates the judgement that nonhuman animals are unable to talk«.¹⁵² Streitfragen werden sich auf der Grundlage der traditionellen Begriffe wie »Intelligenz«, »Denken« oder »Sprache« allerdings wohl kaum klären lassen. Die sachlichen Unterschiede müssen anders markiert werden als mit den überkommenen begrifflichen Ressourcen.

Nachweise

- 1 Cicero, De divinatione I, 70; ders., Tusculanarum disputationum I, 51; ders., De finibus II, 34; vgl. Piepmeier, R. (1976). Intelligenz, Intelligentsia, Intellektueller. Hist. Wb. Philos. 4, 445-447.
- 2 Vgl. Schulte, R. (1964). Intelligence. In: Europäische Schlüsselwörter, Bd. 2, 18-49: 19f.
- 3 Piepmeier (1976): 446.
- 4 Kant, I. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 125.
- 5 Alkmaion (Diels/Kranz) 24 A 5/B 1a (nach Theophrast); vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 39.
- 6 Platon, Kratylus 399c; vgl. ders., Politeia 441a-b; Laches 196e-197b; Protagoras 324a-b; Symposion 207a-c; Leges 710a; 963e.
- 7 Vgl. Diller, H. (1932). Ὅπως ἀδῆλόν τὰ φαινόμενα. Hermes 67, 14-42; Dierauer (1977): 42.
- 8 Aischylos, Prometheus 442ff.; Platon, Protagoras 320c-322d.
- 9 Platon, Menexenos 237d-e; Diogenes von Apollonia, Fragm. 64, 19; Xenophon, Memorabilia I, 4, 13; Isokrates, Antidosis 293f.; vgl. Dierauer (1977): 45f.
- 10 Platon, Nomoi 961d.
- 11 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1141a24-28.
- 12 Aristoteles, Hist. anim. 488b15; Metaphysica 980b22; Ethica Nicomachea 1141a26-28.
- 13 Aristoteles, Metaphysica 980b22.
- 14 Aristoteles, Hist. anim. 614b18ff.
- 15 Aristoteles, Hist. anim. 589a1f.; De part. anim. 648a6-8; 650b24-27; De gen. anim. 753a10-13; Metaphysica 980b21f.
- 16 Aristoteles, De anima 421a18-23; De part. anim. 687a7-10; 16-18; De gen. anim. 744a30f.
- 17 Aristoteles, Hist. anim. 488b24-26; vgl. Physica 199a20f.; De an. 433a11f.; b29f.
- 18 Aristoteles, Physica 197b6-9; Ethica Eudemica 1226b21f.; Ethica Nicomachea 1111b8f.; 1149b31-35.
- 19 Aristoteles, Metaphysica 980a27-b28; Hist. anim. 589a1f.
- 20 Aristoteles, De memoria 453a13f.; vgl. Dierauer (1977): 147; Steiner, G. (2008). Das Tier bei Aristoteles und den Stoikern: Evolution eines kosmischen Prinzips. In: Alexandridis, A., Wild, M. & Winkler-Horaček, L. (Hg.). Mensch und Tier in der Antike. Grenzziehung und Grenzüberschreitung, 27-46: 30.
- 21 Aristoteles, De part. anim. 641a32-b10; vgl. Lennox, J.G. (1999). The place of mankind in Aristotle's zoology. Philos. Top. 27, 1-16: 5.
- 22 Aristoteles, De gen. anim. 736b28.
- 23 Galen, Quod animi mores corporis temperamenta sequantur (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 4, Leipzig 1822, 767-822): 774f.; vgl. Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 122; vgl. 118.
- 24 Vgl. Dyroff, A. (1897). Zur stoischen Tierpsychologie. Blätt. Gymnasial-Schulwesen 33, 399-404; Steiner (2008): 36ff.
- 25 Vgl. Nemesios, De natura hominis 118, 7; Philon von Alexandrien, De animalibus 85; vgl. Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. Hermes 76, 1-13: 3.
- 26 Chrysipp, [De animalibus et plantibus] (Stoicorum veterum fragmenta, Bd. 2, 204-216): 207 (Fragm. 726).
- 27 Cicero, De finibus bonorum et malorum 3, 21.
- 28 Vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 358ff.; Pohlenz (1941).
- 29 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 121, 23.
- 30 Pohlenz (1941): 6.
- 31 Philon, De animalibus (ed. Aucher) 25; 71; Plutarch, De sollertia animalium 965E-985D; zu Celsus vgl. Origines, Contra Celsum 81ff.; Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposesis 1, 40-61; Porphyrios, De abstinentia 3, 6ff.; vgl. Dierauer (1977): 253ff.
- 32 Porphyrios, De abstinentia 3, 7.
- 33 Plutarch, Bruta ratione uti 991E f.; Porphyrios, De abstinentia 3, 10.
- 34 Plutarch, De sollertia animalium 960D-961D.
- 35 a.a.O. 961E-F.
- 36 Philon, De animalibus (ed. Aucher) 45f.; Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposesis 1, 69; Porphyrios, De abstinentia 3, 6 (194, 3-9); vgl. Dierauer (1977): 222; Floridi, L. (1997). Skepticism and animal rationality: the fortune of Chrysippus' dog in the history of Western thought. Arch. Gesch. Philos. 79, 27-57.
- 37 Avicenna, Liber de anima seu sextus de naturalibus, 2 Bde., hg. v. S. van Riet, Leiden 1968-72): I, 86; vgl. Tellkamp, J.A. (2009). Natur- und erkenntnisphilosophische Grundlagen der *passiones animae* bei Albert dem Großen. In: Schäfer, C. & Thurner, M. (Hg.). „Passiones animae“. Die Leidenschaften der Seele in der mittelalterlichen Theologie und Philosophie, 133-150: 143.

- 38 Albertus Magnus, *De anima* (Opera omnia, Bd. 7, 1, Münster 1968): 102; vgl. Tellkamp (2009): 145.
- 39 Dummett, M.A.E. (1993). *Origins of Analytical Philosophy*: 122; ders. (1993). *The Seas of Language*: 148; vgl. Marras, A. (1972). *Intentionality, Mind, and Language*: 267.
- 40 Vgl. Michon, C. (2001). *Intentionality and proto-thoughts*. In: Perler, D. (ed.). *Ancient and Medieval Theories of Intentionality*, 325-342.
- 41 Vgl. Tellkamp (2009): 150.
- 42 Vgl. Michon (2001): 333f.
- 43 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: II, II, 141, 4 ad 3.
- 44 Buytendijk, F.J.J. [1938]. *Wege zum Verständnis der Tiere*: 236; vgl. Siegmund, G. (1949). *Tier und Mensch*. *Philos. Jahrb.* 59, 65-104: 93.
- 45 Thomas von Aquin (1256-59). *Quaestiones disputatae de veritate*: qu. 25, ar. 2; ders. (1270-72). *Commentarius in libros de anima II et III*: II, 13, 1; ders. (1266-73). *Summa theologiae*: I, qu. 8, ar. 2.
- 46 Thomas von Aquin, *Quaestiones in quattuor libros sententiarum* 33, 1, 1.
- 47 ebd.; vgl. Michon (2001): 335.
- 48 Thomas von Aquin, *Quaestiones disputatae de veritate* 24, 1, co; vgl. Michon (2001): 335.
- 49 a.a.O.: 24, 2.
- 50 Vgl. Hume, D. (1779). *Dialogues Concerning Natural Religion* (Oxford 1993): 55 (part III).
- 51 Bolingbroke, H.S.-J. (ca. 1730). *Fragments, or Minutes of Essays* (Works, vol. VIII, 1809): 169; Pope, A. (1733). *Essay on Man*: I, v. 207ff.; Robinet, J.B. (1761-66). *De la nature*: IV, 11f.; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). *The Great Chain of Being* (dt. *Die große Kette der Wesen*, Frankfurt/M. 1985): 236; 333; auch schon Cureau de la Chambre, M. (1648). *Traité de la connaissance des animaux*; vgl. Chevroton, D. (1976). *L'instinct, objet d'une controverse, à l'époque de Descartes*: Pierre Chanet et Marin Cureau de la Chambre. *Hist. Nat.* 8, 3-20: 16.
- 52 Condillac, E.B. de (1755). *Traité des animaux* (Paris 1987): 488 (Teil 2, Kap. 5).
- 53 a.a.O.: 491f.
- 54 Le Roy, C.G. (1762). *Lettre 2* (Lettres sur les animaux, Oxford 1994, 83-92): 83; auch in: ders. (1802). *Lettres philosophiques sur l'intelligence et la perfectibilité des animaux*.
- 55 Le Roy, C.G. (1768). *Lettre 7* (Lettres sur les animaux, Oxford 1994, 134-143): 139.
- 56 Hume, D. (1748). *An Enquiry Concerning Human Understanding* (Oxford 1894/1975): 108 (IX).
- 57 Maupertuis, P.L.M. de (1751). *Système de la nature* (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 149 (§ XVIII).
- 58 Kant, I. (1781/87). *Kritik der reinen Vernunft*: B 830.
- 59 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, V, 165-485): 465.
- 60 Virey, J.J. (1822). *Histoire des mœurs et de l'instinct des animaux*, Bd. 1: 172.
- 61 Lamarck, J.B. de (1815-22). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, 7 Bde.: I, 381.
- 62 ebd.
- 63 a.a.O.: I, 23.
- 64 Schopenhauer, A. (1819-44/58). *Die Welt als Wille und Vorstellung* (Sämtliche Werke, Bd. I & II, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 90.
- 65 Krahmer, L. (1851). *Handbuch der gerichtlichen Medizin*: 42; vgl. Büchner, L. (1844/56). *Kraft und Stoff*: 232.
- 66 Schopenhauer (1819-44/58): II, 264.
- 67 Nietzsche, F. (1881). *Morgenröte* (KSA, Bd. 3, 9-331): 202 (Nr. 241).
- 68 Brehm, A.E. (1864). *Illustriertes Thierleben*, Bd. 1: XX-VII.
- 69 a.a.O.: XXVIII.
- 70 Wasmann, E. S.J. (1884). *Der Trichterwickler*: 116.
- 71 Taine, H. (1870). *De l'intelligence*.
- 72 Büchner, L. (1876). *Aus dem Geistesleben der Thiere oder Staaten und Thaten der Kleinen*: VI.
- 73 Lindsay, W.L. (1879). *Mind in the Lower Animals in Health and Disease*: 63.
- 74 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 50; 59; 110; Vignoli, T. (1877). *Über das Fundamentalgesetz der Intelligenz im Thierreiche* (dt. 1879); Romanes, G.J. (1882). *Animal Intelligence*.
- 75 Spencer, H. (1855/70). *Principles of Psychology*: 418ff.
- 76 Wasmann, E. (1897). *Instinkt und Intelligenz im Tierreich*: 33.
- 77 Wasmann (1884): 55.
- 78 Wasmann, E. (1891). *Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Ein Beitrag zur Biologie, Psychologie und Entwicklungsgeschichte der Ameisengesellschaften*. *Entomol. Zeitung* (Stettin) 52, 304-351.
- 79 Emery, C. (1893). *Intelligenz und Instinkt der Tiere*. *Biol. Centralbl.* 13, 151-155: 154.
- 80 Wasmann, E. (1899). *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*. *Zoologica*, Heft 28: 110.
- 81 Lloyd Morgan, C. (1894). *Introduction to Comparative Psychology*: 53.
- 82 Lloyd Morgan, C. (1900). *Animal Behaviour*: 59.
- 83 a.a.O.: 138.
- 84 Buytendijk, F.J.J. [1938]. *Wege zum Verständnis der Tiere*: 236.
- 85 Darwin, C. (1880). *The Power of Movement in Plants*: 573.
- 86 Taylor, J.E. (1884). *The Sagacity & Morality of Plants*: 5.
- 87 Nietzsche, F. (1886). *Jenseits von Gut und Böse* (KSA, Bd. 5, 9-243): 153 (§218).
- 88 Bethe, A. (1898). *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben?* *Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Thiere* 70, 15-100.
- 89 Beer, T., Bethe, A. & Uexküll, J. von (1899). *Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems*. *Biol. Centralbl.* 19, 517-521.
- 90 Binet, A., & Henri, V. (1896). *La psychologie individuelle*. *Ann. Psycholog.* 2, 411-465.
- 91 Binet, A. & Simon, T. (1905). *Méthodes nouvelles pour le diagnostic du niveau intellectuel des anormaux*. *Année*

- Psychol. 11, 191-244; 194; dies. (1908). Le développement de l'intelligence chez les enfants. *Année Psychol.* 14, 1-94; vgl. Lodemann, E. (1976). Intelligenzquotient (IQ). *Hist. Wb. Philos.* 4, 461-463.
- 92** Binet, A., & Simon, T. (1908). Le développement de l'intelligence chez les enfants. *Ann. Psychol.* 14, 1-94; dies. (1911). La mesure du développement de l'intelligence chez les jeunes enfants. *Bull. Soc. Libre Etud. Enf.* 11, 187-256.
- 93** Terman, L.M. & Childs, H.G. (1912). A tentative revision and extension of the Binet-Simon measuring scale of intelligence. *J. Educat. Psychol.* 3, 61-74, 133-143, 198-208, 277-289; Terman, L.M. (1916). *The Measurement of Intelligence. An Explanation of and a Complete Guide for the Use of the Stanford Revision and Extension of the Binet-Simon Intelligence Scale.*
- 94** Stern, W. (1912). Über die psychologischen Methoden der Intelligenzprüfung. *Ber. 5. Kongr. exper. Psychol. Berlin* 1-109: 28.
- 95** Köhler, W. (1930). Das Wesen der Intelligenz. In: Keller, A. (Hg.). *Kind und Umwelt. Anlage und Erziehung*, 132-146: 146.
- 96** Stern (1912): 3.
- 97** Meister Eckhart, Predigt: Diz ist Meister Eckehart. Dem Got nie niht verbarc. In: *Deutsche Mystiker des vierzehnten Jahrhunderts: Meister Eckhart*, hg. v. F. Pfeiffer, Bd. 2, Leipzig 1857, 3-10): 6.
- 98** Vgl. Halbfass, W. (1972). Einsicht, einsichtig. *Hist. Wb. Philos.* 2, 414-415.
- 99** Acxtelmeier, S.R. (1684). Das alte und neue Troja oder die immerdar verbesserte Bevestigungs-Kunst: 72.
- 100** Lamprecht, J.F. (1740). *Leben des Freyherrn Gottfried Wilhelm von Leibnitz*: 88.
- 101** Reimarus, H.S. (1760). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 52f.
- 102** Reimarus, H.S. (1762). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, Anhang: 52.
- 103** a.a.O.: 53.
- 104** Fichte, J.G. (1806). Die Grundzüge des gegenwärtigen Zeitalters: 13.
- 105** Kolk, J. von der (1865). Seele und Leib in Wechselbeziehung zu einander: 89.
- 106** Vgl. Hobhouse, L.T. (1901). *Mind in Evolution*; Shepherd, W.T. (1915). Test on adaptive intelligence in dogs and cats, as compared with adaptive intelligence in rhesus monkeys. *Amer. J. Psychol.* 26.
- 107** Köhler, W. (1917). Intelligenzprüfungen an Anthropoiden. *Abhandl. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Phys.-math. Kl.* 1917, Nr 1: 5; vgl. ders. (1917/22). Intelligenzprüfungen an Menschenaffen: 3.
- 108** Bierens de Haan, J.A. (1931). Neuere Untersuchungen über die höheren Formen der tierischen Intelligenz. *Verh. deutsch. Zool. Ges.* 34, 39-65: 41.
- 109** Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der art eigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 79.
- 110** Bühler, K. (1908). Tatsachen und Probleme zu einer Psychologie der Denkvorgänge, II. Über Gedankenbeziehungen. *Arch. ges. Psychol.* 12, 1-23: 18; ders. (1918). Die geistige Entwicklung des Kindes: 280; vgl. ders. (1907). Tatsachen und Probleme zu einer Psychologie der Denkvorgänge. *Arch. ges. Psychol.* 9, 297-365: 315f. (hier nicht der Ausdruck!).
- 111** Lorenz, K. (1954). *Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 230; ders. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 192f.*
- 112** Jerison, H. (1973). *Evolution of the Brain and Intelligence: 17.*
- 113** a.a.O.: 24.
- 114** Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology: 473.*
- 115** a.a.O.: 381.
- 116** Rothschild, K.E. (1959). *Theorie des Organismus: 178f.*
- 117** Vgl. z.B. Scheler, M. (1928). *Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 37f.*
- 118** Siegmund, G. (1949). *Tier und Mensch. Philos. Jahrb.* 59, 65-104: 98.
- 119** a.a.O.: 99.
- 120** Siegmund, G. (1958). *Tier und Mensch. Beitrag zur Wesensbestimmung des Menschen: 212f.*
- 121** Siegmund (1949): 72.
- 122** Seyfarth, R.M. (1984). Comment. In: Harré, R. & Reynolds, V. (eds.). *The Meaning of Primate Signals*, 40-42: 41; vgl. ders. (1984). What the vocalizations of monkeys mean to humans and what they mean to monkeys themselves. In: Harré, R. & Reynolds, V. (eds.). *The Meaning of Primate Signals*, 43-56; Sober, E. (1998). Morgan's canon. In: Cummins, D.D. & Allen, C. (eds.). *The Evolution of Mind*, 224-242: 238.
- 123** Humphrey, N.K. (1976). The social function of intellect. In: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (eds.). *Growing Points in Ethology*, 303-317; Byrne, R.W. & Whiten, A. (1988). Macchiavellian Intelligence. Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans; Paul, A. (1998). *Von Affen und Menschen. Verhaltensbiologie der Primaten: 238ff.*
- 124** Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. *Behav. Brain Sci.* 28, 675-735: 676; Tomasello, M. & Carpenter, M. (2007). Shared intentionality. *Developm. Sci.* 10, 121-125.
- 125** Hauser, M.D. (2000). *Wild Minds. What Animals Really Think (dt. Wilde Intelligenz. Was Tiere wirklich denken, München 2001).*
- 126** Budiansky, S. (2003). *If a Lion Could Talk. Animal Intelligence and the Evolution of Consciousness.*
- 127** Orr, D.W. (1994). Ecological intelligence. *Trends Ecol. Evol.* 9(12), 500; Gigerenzer, G. (1997). Ecological intelligence: an adaptation for frequencies. *Psychol. Beitr.* 39, 107-125.
- 128** Gardner, H. (1985). *Frames of Mind. The Theory of Multiple Intelligence.*
- 129** Gardner, H. (1999). *Intelligence Reframed. Multiple Intelligences for the 21st Century (dt. Intelligenzen. Die Vielfalt des menschlichen Geistes, Stuttgart 2002).*

- 130** Davidson, D. (1975). Thought and talk. In: Guttenplan, S. (ed.). *Mind and Language*, 7-23; ders. (1982). Rational animals. *Dialectica* 36, 317-327.
- 131** Müller-Freienfels, R. (1920). Rationales und irrationales Erkennen. *Annalen der Philosophie* 2, 1-41; 163-208: 17.
- 132** a.a.O.: 41.
- 133** Aaron, R.I. (1952). The Theory of Universals: 214; O'Meara, W. (1953). Review: Aaron, R.I. (1952). The Theory of Universals. *Ethics* 63, 314-316: 315;
- 134** Körner, S. (1955). Conceptual Thinking: 3f.
- 135** Dretske, F. (1988). Explaining Behavior; Allen, C. & Bekoff, M. (1997). *Species of Mind*; Sterelny, K. (2003). *Thought in a Hostile World*; Bermúdez, J.L. (2003). *Thinking Without Words*.
- 136** Mill, J.S. (1865). An Examination of Sir William Hamilton's Philosophy (Collected Works, vol. 9, Toronto 1979): 313 (Kap. XVII).
- 137** Dretske, F. (1993). The nature of thought. *Philos. Stud.* 70, 185-199.
- 138** Koehler, O. (1952). Vom unbenannten Denken. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 46, 202-211.
- 139** Koehler, O. (1956). Tierische Vorstufen menschlicher Sprache. Erste Arbeitstagung über zentrale Regulation der Funktionen des Organismus, 3-15: 9.
- 140** Koehler, O. (1958). Zur Frage nach der Grenze zwischen Mensch und Tier. *Freiburger dies universitatis* 6, 97-116: 113.
- 141** Glock, H.-J. (2000). Animals, thoughts and concepts. *Synthese* 123, 35-64: 43.
- 142** Wild, M. (2008). Tierphilosophie zur Einführung: 106.
- 143** a.a.O.: 108.
- 144** Bermúdez (2003): 35.
- 145** Ryle, G. (1949). The Concept of Mind (dt. Stuttgart 1969/92): 26ff.
- 146** Brandt, R. (2009). Können Tiere denken? Ein Beitrag zur Tierphilosophie: 10.
- 147** a.a.O.: 81f.; vgl. Chater, N. & Heyes, C. (1994). Animal concepts: content and discontent. *Mind & Language* 9, 209-246: 222f.
- 148** Tomasello, M. & Moll, H. (2011). Replik auf die Kommentare. *Deutsche Z. Philos.* 59, 164-169: 165.
- 149** Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. *Behav. Brain Sci.* 28, 675-735: 676; vgl. Tomasello, M. & Carpenter, M. (2007). Shared intentionality. *Developm. Sci.* 10, 121-125.
- 150** Cartmill, M. (1990). Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. *Intern. J. Primatol.* 11, 173-192: 184.
- 151** ebd.
- 152** ebd.

Literatur

- Schütt, H.-P. (Hg.) (1990). *Die Vernunft der Tiere*.
- Hauser, M.D. (2000). *Wild Minds. What Animals Really Think* (dt. *Wilde Intelligenz. Was Tiere wirklich denken*, München 2001).
- Brandt, R. (2009). Können Tiere denken? Ein Beitrag zur Tierphilosophie.

Koexistenz

Der Ausdruck ›Koexistenz‹ wird erst im 20. Jahrhundert zu einem biologischen Terminus. Zuvor wird er in allgemeiner Bedeutung in verschiedenen Kontexten gebraucht (im Sinne von einem »Nebeneinander gegensätzlicher Prinzipien«¹). In einem erkenntnistheoretischen Zusammenhang verwendet J. Locke ihn in seinem ›Essay Concerning Human Understanding‹ (1690). Substanzen setzen sich nach Locke aus mehreren einfachen Ideen zusammen, die nebeneinander koexistieren.² Bei I. Kant spielt der Begriff der Koexistenz in der dritten Analogie der Erfahrung der ›Kritik der reinen Vernunft‹ (1781/87), dem »Grundsatz des Zugleichseins, nach dem Gesetze der Wechselwirkung, oder Gemeinschaft«, eine Rolle.³ In dem Zugleichsein verschiedener Substanzen an einem Ort und ihrem wechselseitigen Einfluss aufeinander liegt für Kant eine Koexistenz, die den Zusammenhang der Erfahrungen ermöglicht.

Dieser erkenntnistheoretische Koexistenzbegriff, den in der Folge von Locke und Kant andere Philosophen aufgreifen (z.B. Schelling und Mill), wird allerdings für die Theorie der Biologie nicht unmittelbar relevant. Beeinflusst ist der biologische Begriff dagegen durch die Verwendung des Ausdrucks in der politisch-ideologischen Sprache nach dem Zweiten Weltkrieg. In diesem Zusammenhang wird er insbesondere ausgehend von der nachstalinistischen Ära der Sowjetunion zur Kennzeichnung einer Politik verbreitet, die das Nebeneinander von kommunistisch und kapitalistisch geordneten Wirtschafts- und Politiksystemen toleriert (vgl. A.A. Gromyko ›Die friedliche Koexistenz‹, 1962).

Frühe biologische Verwendungen

Im biologischen Zusammenhang ist bereits vereinzelt im 18. und 19. Jahrhundert von koexistierenden Organismen oder Arten die Rede. So bezeichnet C. de Bonnet 1764 die in der Kette der Wesen nebeneinander bestehenden Gegenstände als *koexistierende Wesen* (»Etres coexistans«).⁴ In einer Diskussion der Vielfalt von Instinkten spricht C. Lyell 1832 von *koexistierenden Arten* (»co-existing species«).⁵

Der Sache nach geht das Problem der ökologischen Koexistenz von Individuen verschiedener Arten auf die Evolutionstheorie C. Darwins zurück, der zufolge Organismen um knappe Ressourcen

Koexistenz (Cain 1953) 231

Merkmalsverschiebung (Brown & Wilson 1956) 238

Konkurrenzausschlussprinzip (Hardin 1960) 238

Ressourcenaufteilung (Schoener 1968) 238

konkurrieren und daher in ihrem Bestand konstitutionell gefährdet sind. Darwin handelt das Problem der Koexistenz unter dem Stichwort *Merkmalsverschiebung* (»Divergence of Character«) ab (s.u.).⁶ Angesichts einer Situation von starker Konkurrenz (»closest competition«) gebe es einen Vorteil der Abweichung von dem häufigen Typus in einer Population (»advantage of diversification of structure, with the accompanying difference of habit and constitution«).⁷ Der Gedanke, dass die bloße Verschiedenheit eines Organismus von seinen Konkurrenten für ihn einen Vorteil darstellt, findet sich allerdings an dieser Stelle bei Darwin nicht klar ausgesprochen. Darwin bringt die Diversität der Organismen an einem Ort mit ihrer strukturellen Komplexität in Zusammenhang: Stärker differenzierte Organismen haben danach in der Konkurrenz mit weniger differenzierten einen Vorteil, wie Darwin anhand der australischen Beuteltiere im Vergleich zu den höher entwickelten Säugetieren anderer Erdteile zu belegen versucht.

Im Anschluss an Darwin diskutiert E. Haeckel 1866 die »Divergenz des Charakters oder die Differenzierung der Individuen«, und er ist mit Darwin der Meinung, »dass der Kampf ums Dasein zwischen Organismen, die an einem und demselben Orte mit einander um die Lebensbedürfnisse ringen, um so heftiger ist, je gleichartiger sie selbst, je gleichartiger also auch ihre Bedürfnisse sind. Umgekehrt können an einer und derselben Stelle des Naturhaushalts um so mehr Individuen neben einander existieren, je mehr ihr Charakter und ihre Bedürfnisse verschieden sind, je mehr sie ›divergieren‹«.⁸

Trotz dieser frühen Verwendungen und theoretischen Überlegungen wird das Wort ›Koexistenz‹ aber erst Mitte der 1950er Jahre (Cain 1953) zu einem biologischen Terminus zur Bezeichnung des Zusammenlebens von Organismen verschiedener Arten an einem Ort – offenbar durch die politische Sprache der Zeit beeinflusst und durch die mathematische Fundierung der Theorie der Gemeinschaftsökologie seit den 1920er Jahren motiviert.⁹

Mathematische Modelle der Koexistenz

Mathematische Modellierungen zur Koexistenz von Organismen verschiedener Arten in einer Region werden von A. Lotka und V. Volterra seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts entwickelt. Die

Die Koexistenz ist das Nebeneinanderbestehen von Organismen verschiedener Arten in einer Region, das bei sehr ähnlichen Umweltansprüchen durch Konkurrenz langfristig erschwert oder sogar ausgeschlossen wird.

Modelle von Lotka sind anfangs sehr allgemein für sich verändernde Systeme formuliert.¹⁰ Später, nach Kenntnis der logistischen Wachstumskurve, wie sie von R. Pearl und C.J. Reed 1920 beschrieben wird¹¹, (†Population) und auf Einladung von Pearl, entwickelt er ein Modell der Koexistenz, das auf zwei miteinander konkurrierende Arten bezogen ist.¹² Lotka weist dabei insbesondere nach, dass das Populationsmodell aus zwei gekoppelten Differenzialgleichungen, das V. Volterra 1926 für die Interaktion von Organismen verschiedener Arten (z.B. Räuber-Beute-Systeme) entwickelt¹³, eine einfache Erweiterung des logistischen Wachstumsmodells darstellt.

Der Grundgedanke dieser Modelle besteht darin, die Veränderung der Populationsgröße einer Art in Abhängigkeit von der Populationsgröße dieser und anderer Arten zu formulieren. In den Modellen der interspezifischen Konkurrenz wird das Wachstum der Populationen als Ergebnis der Wechselwirkung der Populationen verschiedener Arten interpretiert, und zwar in der Weise, dass das Wachstum jeder Population durch die eigene Größe und die Größe der anderen Population begrenzt wird. Das einfachste Modell der interspezifischen Konkurrenz, das den rückkoppelnden Effekt der Größe einer Population auf ihr Wachstum berücksichtigt, ist das Lotka-Volterra-Modell. Es wird meist als ein Satz gekoppelter Differenzialgleichungen dargestellt: $dN_1/dt = r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2)/K_1$ und $dN_2/dt = r_2 N_2 (K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1)/K_2$; mit N_1, N_2 für die Populationsgrößen der Arten 1 und 2, K_1, K_2 für die Kapazität der Umwelt für sie (»carrying capacity«), α_{12}, α_{21} für ihre Konkurrenzkoeffizienten und r_1, r_2 für ihre potenziellen Wachstumsraten (»intrinsic rate of natural increase«).¹⁴ Die beiden Gleichungen stellen einfache Erweiterungen des logistischen Wachstumsmodells dar, das die Populationswachstumsrate als Funktion allein der Größe der eigenen Population beschreibt. Die Erweiterung betrifft die Inkorporation der Komponente für die Interaktion zwischen den Arten ($\alpha_{12} N_2$ bzw. $\alpha_{21} N_1$).

Einfach ist dieses Modell, weil in ihm nur zwei konkurrierende Populationen betrachtet werden und der hemmende Einfluss der beiden Populationsgrößen auf ihr eigenes und das jeweils andere Wachstum in Form von linearen Termen ausgedrückt wird. Die Einfachheit dieses Ansatzes bedingt seine Allgemeinheit und seine Ferne von den jeweiligen Realitäten konkreter Populationen. In der Tat gibt es nicht einen empirischen Nachweis einer unter natürlichen Bedingungen lebenden Population, deren Wachstum dem logistischen Modell folgt.¹⁵ Offensichtlich liegt der Wert dieser ökologischen Modelle also nicht allein in ihrem Vorhersagewert. Weitere Beurteilungs-

kriterien sind die Einfachheit ihrer Voraussetzungen, die Konsistenz mit anderen als nützlich erwiesenen Modellen und ihr heuristischer Wert in der Anregung der Forschung.¹⁶

Für die Analyse des durch die Lotka-Volterra-Gleichungen beschriebenen Systems sind besonders die Gleichgewichtswerte der Populationsgrößen aufschlussreich. Ein Gleichgewicht hinsichtlich der Populationsgröße erreicht das System, wenn beide Populationen kein Wachstum (und kein Schrumpfen) zeigen. *Stabil* wird dieses Gleichgewicht genannt, wenn kleine Auslenkungen aus dem Gleichgewicht das System zur Rückkehr zu dem alten Gleichgewichtspunkt bewegen, d.h. die Steigung der Gesamtwachstumsrate gegen die Populationsgröße negativ ist.¹⁷ Die Bestimmung der stabilen Gleichgewichtspunkte erfolgt entweder mithilfe einer lokalen Stabilitätsanalyse, bei der die Veränderung der Wachstumsrate in der Nähe des Gleichgewichts untersucht wird, oder über eine einfache grafische Methode (vgl. Abb. 228). Bei der grafischen Methode werden in einer Phasenebene (einem N_1/N_2 -Diagramm) diejenigen Wertepaare (N_1, N_2) verbunden, für die die jeweils betrachtete Art kein Wachstum zeigt. Im Falle des Lotka-Volterra-Modells entstehen so zwei gerade »Isoklinen«, die sich aus den Parametern des Modells leicht berechnen lassen. Die Isoklinen trennen Bereiche des Wachstums mit unterschiedlichem Vorzeichen, die Veränderung der Populationsgröße einer Art bewegt sich immer in Richtung auf ihre Isokline. Einen stabilen Gleichgewichtspunkt mit dem Vorhandensein beider Arten im System (stabile Koexistenz) gibt es in dem Modell nur dann, wenn die beiden Isoklinen sich kreuzen und die zeitliche Veränderung der Populationsgrößen sich in Richtung des Kreuzungspunktes bewegen. Grafisch lässt sich leicht zeigen, dass für den Stabilitätsfall gilt: $K_1/\alpha_{12} > K_2$, $K_2/\alpha_{21} > K_1$ oder anders ausgedrückt: $\alpha_{12}/K_1 < 1/K_2$, $\alpha_{21}/K_2 < 1/K_1$, d.h. die Stärke der interspezifischen Konkurrenz (α_{12}/K_1 , α_{21}/K_2) muss kleiner als die Stärke der intraspezifischen Konkurrenz ($1/K_1$, $1/K_2$) sein.¹⁸

Zu einer stabilen Koexistenz führt die Interaktion also nur dann, wenn der hemmende Einfluss der Individuen einer Art auf die pro-Kopf-Wachstumsrate der eigenen Art nicht kleiner ist als auf das Wachstum der Population der anderen Art. Eine empirische Deutung erfährt diese Stabilitätsbedingung, indem daraus geschlossen wird, dass sich die Individuen einer Art stärker untereinander Konkurrenz machen als mit den Individuen der anderen Art, wenn also die interspezifische Konkurrenz um weniger Ressourcen erfolgt als die intraspezifische. Denn wäre dies nicht

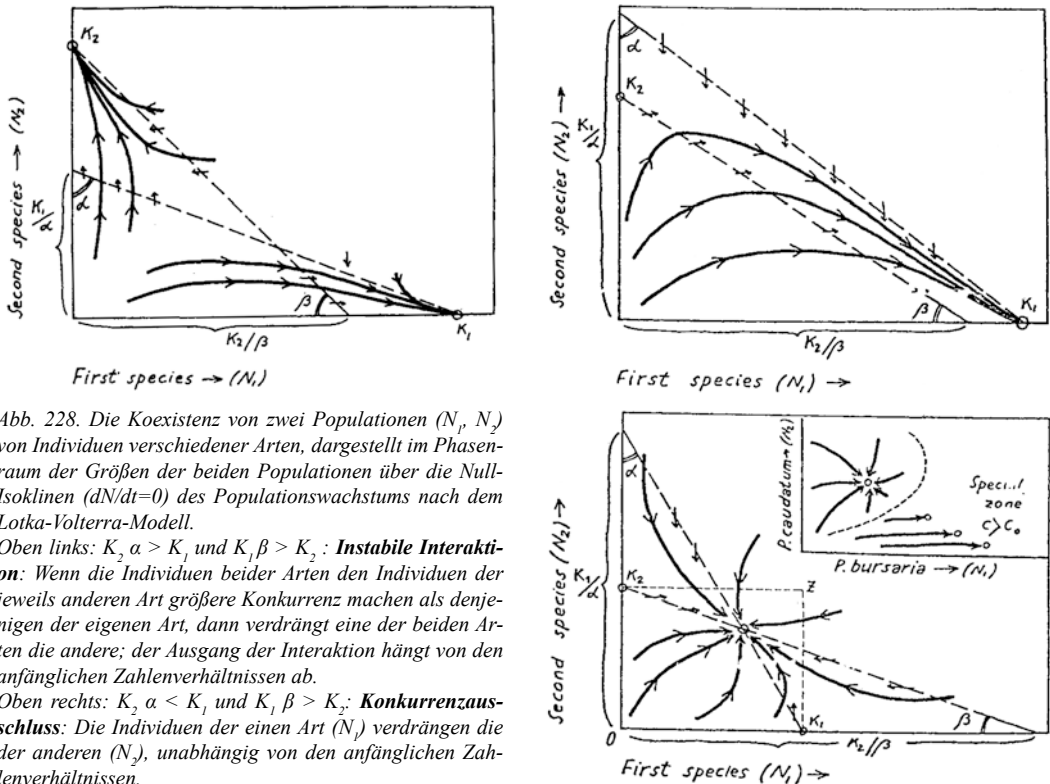


Abb. 228. Die Koexistenz von zwei Populationen (N_1, N_2) von Individuen verschiedener Arten, dargestellt im Phasenraum der Größen der beiden Populationen über die Null-Isoklinen ($dN/dt=0$) des Populationswachstums nach dem Lotka-Volterra-Modell.

Oben links: $K_2 \alpha > K_1$ und $K_1 \beta > K_2$: **Instabile Interaktion:** Wenn die Individuen beider Arten den Individuen der jeweils anderen Art größere Konkurrenz machen als denjenigen der eigenen Art, dann verdrängt eine der beiden Arten die andere; der Ausgang der Interaktion hängt von den anfänglichen Zahlenverhältnissen ab.

Oben rechts: $K_2 \alpha < K_1$ und $K_1 \beta > K_2$: **Konkurrenzausschluss:** Die Individuen der einen Art (N_1) verdrängen die der anderen (N_2), unabhängig von den anfänglichen Zahlenverhältnissen.

Unten rechts: $K_2 \alpha < K_1$ und $K_1 \beta < K_2$: **Stabile Koexistenz:** Ein anhaltendes Nebeneinander der beiden Populationen ist möglich, wenn die Individuen beider Arten untereinander stärker konkurrieren als mit den Individuen der jeweils anderen Art (aus Gause, G.F. & Witt, A.A. (1935). Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. Amer. Nat. 69, 596-609: 598-600).

der Fall, dann würden die Individuen der konkurrenzunterlegenen Art nicht nur den Konkurrenzdruck der eigenen Artgenossen erleiden, sondern zusätzlich noch eine stärkere Konkurrenz als die Individuen der anderen, konkurrenzüberlegenen Art aus deren Anwesenheit erfahren. Dies hätte zur Folge, dass die konkurrenzunterlegene Art in dem System nicht mehr stabil existieren könnte und somit die Koexistenz beendet wäre. In der klassischen Argumentation wird demnach behauptet, dass sich die koexistierenden Arten in der Qualität der genutzten Ressourcen unterscheiden müssen, weil nur dadurch die intraspezifische Konkurrenz stärker als die interspezifische wird ($\uparrow$ Nische). Wenn in ihrer Qualität unterschiedene Ressourcen als verschiedene Ressourcen bezeichnet werden, ergibt sich daraus die bekannte Formulierung des Konkurrenzausschlussprinzips (s.u.): Zwei Arten, die eine homogen verteilte, begrenzte Ressource nutzen, können nicht länger als eine kurze Zeit koexistieren.¹⁹

Gemäß einer geläufigen ökologischen Argumentation manifestieren sich die ökologischen Unterschiede, die die Koexistenz der Arten ermöglichen, auch in ihrer morphologischen Verschiedenheit. Eine begrenzte Ähnlichkeit ($\gg$ limiting similarity $\ll^{20}$), z.B. fixe, nicht zu unterschreitende Größenverhältnisse, werden für die in einer Gilde konkurrierenden Arten aufgestellt.²¹

Konkurrenz als fundamentales ökologisches Prinzip

Das Konkurrenzausschlussprinzip wird vielfach als eines der wenigen Gesetze der Ökologie²² und eines ihrer fundamentalen Prinzipien²³ verstanden. Grundlegend für die Ökologie ist dieses Prinzip zumindest insofern, als es mit der $\uparrow$ Konkurrenz einen für ökologische Theorien – im Gegensatz zu Theorien über Organismen – zentralen Aspekt in den Vordergrund stellt. Die Konkurrenz ist der wesentliche Faktor, der ökologische Systeme von Organismen unterscheidet und insofern ein fundamentales Prinzip der $\uparrow$ Ökolo-

		Systemkomponente	
		Umwelt	biolog. Gemeinschaft
Art des Systems	Gleichgewichtssysteme	<i>Unterteilung der Ressourcen (»patchiness«, z.B. Früchte)</i>	<i>Berücksichtigung anderer biologischer Faktoren, z.B. Räuber</i>
	Nichtgleichgewichtssysteme	<i>zyklische Schwankungen der Umweltbedingungen</i>	<i>interne Dynamik, z.B. zyklische Dominanz ($A > B > C > A$)</i>

Tab. 133. Kreuzklassifikation der Faktoren und Mechanismen, die eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten mit ähnlichen Umweltsprüchen erleichtern.

gie: Erst die Konkurrenz zwischen ihren Elementen, den Individuen, macht ökologische Gemeinschaften zu höherstufigen Organisationen, d.h. zu Gemeinschaften im Unterschied zu Organismen. Die Konkurrenz bildet damit auch vielfach ein Strukturierungsprinzip von Gemeinschaften. Fraglich ist aber, ob sie immer das wesentliche Strukturierungsprinzip darstellt, ob es also nicht Gemeinschaften geben kann, in denen die wesentliche gestaltende Kraft nicht vom Konkurrenzausschlussprinzip ausgeht. Neuere mathematische Modelle eröffnen zumindest die theoretische Möglichkeit dazu (s.u.).

Annahmen der klassischen Koexistenzmodelle

Neben den expliziten Annahmen enthält das Lotka-Volterra-Modell eine Reihe weiterer, impliziter Annahmen, die nicht in der Definition des modellierten Systems erscheinen, aber genau wie die expliziten Annahmen einen Teil seiner Beschreibung darstellen.²⁴ Denn im Rahmen der Evaluierung der im Modell behaupteten Gesetzesaussage erfahren sowohl die expliziten als auch die impliziten Annahmen eine empirische Deutung. Beide spielen bei der Beurteilung der empirischen Adäquatheit des Modells eine Rolle. In diesem Zusammenhang scheint es wenig sinnvoll, von einer »Überprüfung« des Modells zu sprechen. Überprüft wird weniger das Modell als vielmehr die empirische Interpretation, die das Modell erfährt; die Überprüfung des Modells leistet die Mathematik.

P.L. Chesson und T.J. Case nennen 1986 fünf wichtige Annahmen des Lotka-Volterra-Modells: (1) Die Lebensgeschichtsparameter der Arten sind in der Populationswachstumsrate ausreichend repräsentiert; (2) das Populationswachstum kann mit deterministischen Gleichungen beschrieben, insbesondere können Umweltschwankungen vernachlässigt werden; (3) die Umwelt ist räumlich homogen und zeitlich konstant, Migration spielt keine Rolle;

(4) die Konkurrenz ist die einzige relevante biologische Interaktion; und (5) die Koexistenz verlangt einen stabilen Gleichgewichtspunkt.²⁵

Das Lotka-Volterra-Modell ist damit eine Formulierung der klassischen Vorstellung, der zufolge die Koexistenz von Arten ein deterministisches Gleichgewicht darstellt.

Die Konkurrenz zwischen

den Arten bildet den wesentlichen Faktor, der die Gemeinschaft strukturiert und die ↑Diversität begrenzt.²⁶ Eine Analyse der Konkurrenzverhältnisse liefert nach dem Modell die Grundlage zur Beantwortung der Frage nach der Koexistenz. Die Konkurrenz kann sich dabei entweder aus der direkten Wechselwirkung zwischen den Individuen ergeben (»Konkurrenz durch Interferenz«) oder aus der Nutzung einer gemeinsamen, erschöpfbaren Ressource (»Konkurrenz durch Ausbeutung«) (↑Konkurrenz).

Modifikationen des Lotka-Volterra-Modells

Eine Aufhebung oder Relativierung dieser Voraussetzungen führt seit den 1960er Jahren zur Formulierung abgeleiteter Modelle von Gemeinschaften, in denen die Koexistenz verschiedener Arten erleichtert wird. Einige dieser Abwandlungen sind (vgl. Tab. 133): (1) die Berücksichtigung anderer biotischer Faktoren als der Konkurrenz, z.B. des Einflusses von *Räubern* (»predator mediated coexistence«; ↑Räuber)²⁷; (2) die *Unterteilung der Umwelt* in zeitweise gegeneinander isolierte Flecken (»patches«), die zu einer Erleichterung der Koexistenz führen kann, weil neben der Konkurrenzstärke an einem Ort die Ausbreitungsfähigkeit zu einer kritischen Fähigkeit der Organismen wird (so dass zeitlich begrenzte »Fluchtnischen« entstehen)²⁸ oder weil einfach ein Effekt der Aggregation vorliegt, der das Vorkommen der konkurrenzstärkeren Art auf bestimmte Flecken konzentriert und damit ein Freiraum für die Individuen der schwächeren Art entsteht (»Aggregationsmodelle«; s.u.)²⁹; (3) die Formulierung von *Nichtgleichgewichtstheorien* der Koexistenz, die nicht mehr von einer konstanten Populationsdichte der Arten ausgehen.³⁰

Nichtgleichgewichtsmodelle

In der Beschreibung durch Nichtgleichgewichtsmodelle, d.h. solche Modelle, in denen Fluktuationen der Populationsgröße einen notwendigen Bestandteil

der Theorie bilden, ist eine Koexistenz von mehreren Arten auf einer einzigen limitierten Ressource möglich, ohne dass die Ressource eine zeitliche oder räumliche Heterogenität aufweisen muss.³¹ Bei den Annahmen dieser Modelle gilt das Konkurrenzausschlussprinzip nicht; seine Gültigkeit ist vielmehr auf die Konkurrenz bei fixen, nicht schwankenden Populationsdichten beschränkt.

Im weiteren Sinne zählen auch solche Modelle zu den Nichtgleichgewichtsformen, bei denen eine zeitliche oder räumliche Schwankung der Umweltbedingungen eine Variation der Populationsgrößen bewirkt und dadurch die Koexistenz ermöglicht. Frühe in diese Richtung zielende Überlegungen finden sich seit Ende der 1940er Jahre bei G.E. Hutchinson zur Koexistenz von Planktonarten auf einer qualitativ weitgehend homogenen, aber zeitlich variablen Ressource (»paradox of the plankton«).³² Zyklische Schwankungen der Umweltbedingungen führen nach diesem Modell zu einer regelmäßigen Unterbrechung oder Umkehr der Verhältnisse der Konkurrenzüberlegenheit bei verschiedenen Arten, so dass eine Koexistenz auf der homogenen Ressource möglich wird, die aufgrund des Konkurrenzausschlussprinzips nicht bestehen kann. Indem die Umweltbedingungen verschiedene Stadien durchlaufen, in denen jeweils andere Arten ihre Vermehrungsphase haben, verhindert die Umweltvariation die Monopolisierung von Ressourcen (Comins & Noble 1985: »transiente Nischen«).³³ Es liegt in diesem Fall also eine Spezialisierung verschiedener Arten auf eine bestimmte Phase einer zeitlich inhomogenen Ressource vor (»zeitliche Einnischung«).

Andere Mechanismen zur Erleichterung der Konkurrenz werden in Form von *Lotteriemodellen* formuliert, die ebenso der zeitlichen Dimension eine wichtige Rolle bei der Koexistenz zuschreiben, weil z.B. die Erstbesiedlung eines Standortes einen jeweiligen Vorteil verschaffen kann, so dass die kompetitive Überlegenheit von Organismen verschiedener Arten zufällig und situationsabhängig wird.³⁴

Schließlich kann für Gemeinschaften, in denen mehr als zwei Ressourcen die Koexistenz begrenzen, gezeigt werden, dass auch ohne Berücksichtigung äußerer Faktoren allein die innere Dynamik der Interaktion eine Koexistenz von mehr Arten ermöglicht, als Ressourcentypen vorhanden sind. So nehmen einige Koexistenzmodelle eine zyklische Populationsdynamik oder nicht-transitive, *zirkuläre Konkurrenzverhältnisse* ($A > B > C > A$) zwischen den Organismen der beteiligten Arten an, die eine Koexistenz von Arten ermöglichen, welche paarweise nicht miteinander koexistieren könnten.³⁵ Die innere

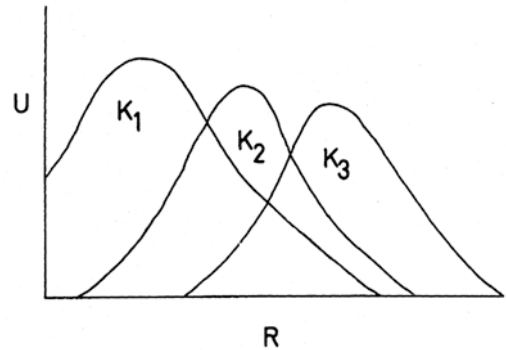


Abb. 229. Die Koexistenz von drei Arten, dargestellt über das Spektrum ihrer Ausnützung einer Ressource. Für die Ressource R ist U die Wahrscheinlichkeit ihrer Nutzung durch ein Individuum der drei Arten 1-3. Die Fläche unter jeder der drei Kurven repräsentiert daher den Gesamtnutzen K_i einer Art; das Spektrum der Ressourcennutzung kann auch als deren Nische verstanden werden. Aus einfachen Modellen zur Koexistenz kann geschlossen werden, dass es einen Grenzwert der Ähnlichkeit (»limiting similarity«) in der Ressourcennutzung der Individuen verschiedener Arten gibt, der für eine stabile Koexistenz nicht unterschritten werden darf (aus MacArthur, R. & Levins, R. (1967). *The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat.* 101, 377-385: 379).

Dynamik der Konkurrenz von Organismen in Gemeinschaften mit nur wenigen Arten und wenigen Ressourcen kann in der Beschreibung durch diese Modelle zu Nichtgleichgewichtssituationen im Sinne von selbsterzeugten Oszillationen und chaotischen Prozessen führen, die eine dauernde Koexistenz der Arten auch in einer konstanten Umwelt zulässt. Hutchinsons »Paradox des Planktons«, d.h. die Koexistenz von mehr Arten als Ressourcentypen in einer Region, gilt damit als gelöst.

Aggregationsmodelle

Eine andere Möglichkeit der Modellierung von Koexistenz ohne Spezialisierung der Konkurrenten auf verschiedene Ressourcentypen liegt in der Berücksichtigung der räumlichen Struktur der Gemeinschaft und der Unterscheidung von zwei räumlichen Maßstäben.³⁶ Dabei wird die Unterteilung der Gemeinschaft in nur wenig miteinander gekoppelte Subregionen oder Ressourcenflecken (»patches«) angenommen. Innerhalb der Flecken (auf lokaler Ebene) können stochastische Umweltfluktuationen oder biotische Interaktionen (wie Konkurrenzausschluss oder eine Übernutzung durch Räuber) zu Extinktionen von Arten führen. Da die Flecken zeitweise gegeneinander isoliert sind, bleiben diese Instabilitäten aber

lokalisiert und greifen nicht auf alle Flecken über. Auf regionaler Ebene wird die Stabilität durch Kolonisierungen aus anderen Flecken (in denen z.B. die konkurrenzüberlegene Art oder der Räuber fehlte) erhalten. Die Fähigkeit zur Ausbreitung (»dispersal«) der Individuen ist für diese Modelle also die kritische Eigenschaft, die den Fortbestand (»persistence«) der Metapopulationen einer Art ermöglicht, auch wenn sie in jedem einzelnen Flecken verdrängt wird.

Weil die in diesen Modellen beschriebene Konkurrenz um qualitativ gleichwertige Ressourcenflecken erfolgt, kann es keine Differenzierung der Arten hinsichtlich der Ressourcenqualität geben. Anstelle dieser klassischen Nischen, die ökologische Ansprüche widerspiegeln, können aber andere Typen von Nischen unterschieden werden: Flucht-, Prioritäts- und probabilistische Refugien. Alle drei Refugientypen ähneln sich darin, dass die konkurrenzschwächere Art aus der Vermeidung oder Verzögerung des Zusammentreffens mit der konkurrenzüberlegenen Art einen Vorteil gewinnt.³⁷

Die ältesten Vorstellungen über eine Koexistenz von Arten auf regionaler Ebene basieren auf dem Modell der *Fluchtrefugien* (Konzept der *fugitiven Arten*).³⁸ Es besteht in diesem Modell eine Koexistenz von Arten mit hoher Konkurrenzfähigkeit, aber nur geringer Ausbreitungsfähigkeit, und Arten mit einem umgekehrten Spektrum von Eigenschaften, d.h. geringer Konkurrenzstärke, aber hoher Ausbreitungsfähigkeit.

Bei *Prioritätsrefugien* hängt der Erfolg einer Art von ihren Anfangsdichten auf einem bestimmten Flecken ab. Jede Art hat auf dem Flecken einen Vorteil, auf dem sie die erste besiedelnde Art ist. Es können auf diese Weise mehrere Arten mit ähnlichen Kolonisierungsfähigkeiten auf einem Ressourcentyp koexistieren, vorausgesetzt unbesiedelte Flecken entstehen permanent neu.

Probabilistische Refugien entstehen aus dem Muster des aggregierten Vorkommens der konkurrenzüberlegenen Art, d.h. der Konzentration ihrer Verbreitung auf bestimmte Flecken.³⁹ Die freien, unbesiedelten oder nur wenig besiedelten Flecken stellen damit einen für die konkurrenzunterlegene Art konkurrenzfreien oder -armen Raum dar. Nach diesem Modell muss die konkurrenzunterlegene Art keine die Konkurrenzunterlegenheit kompensierende, vorteilhafte Eigenschaft (wie eine hohe Ausbreitungsfähigkeit) haben.⁴⁰ Die Koexistenz wird allein durch die Aggregation der konkurrenzüberlegenen Art ermöglicht. Denn ihre Aggregation führt zu einer Verminderung der Gleichgewichtspopulationsgröße, wenn die Art in einzelnen Flecken an die Kapazitäts-

grenze kommt. Weil es keine Populationsschwankungen voraussetzt, handelt es sich bei diesem Modell um ein Gleichgewichtsmodell der Koexistenz. Auch stochastische Elemente (wie Schwankungen der Umweltbedingungen) werden in diesem Modell nicht vorausgesetzt. Der Ausgang der Konkurrenz zwischen den Individuen in einem Fleck wird über Gleichungen ermittelt, die rein deterministische Glieder enthalten. Das Modell basiert also auf einer nur geringfügigen Modifikation der Lotka-Volterra-Gleichungen. Die interspezifische Konkurrenz ist auch nach diesem Modell der entscheidende, die Gemeinschaft strukturierende Faktor.⁴¹

Empirische Evidenzen für die Theorien

Dass es überhaupt die Interaktion der Organismen und dabei insbesondere die Konkurrenz ist, die für die Koexistenz von Organismen verschiedener Arten entscheidend ist und damit die Struktur einer Gemeinschaft bedingt, wird durchaus nicht in allen Fällen anerkannt. Zum Test der Hypothese der Interaktion werden Populationsmodelle, die eine Interaktion berücksichtigen, mit so genannten *Nullmodellen* verglichen, in denen der Faktor der Interaktion vernachlässigt wird. Liefern diese Modelle eine ebenso gute Erklärung der Daten wie die Interaktionsmodelle, gilt die Hypothese der Interaktion als widerlegt.⁴² Dieses Verfahren des Testens von Hypothesen ist in der Gemeinschaftsökologie seit den 1950er Jahren etabliert.⁴³ Versuche des empirischen Nachweise der Unterschiedenheit von konkurrierenden Organismen sehen sich insgesamt allerdings mit der methodischen Schwierigkeit konfrontiert, dass die Behauptung einer Differenzierung und Einnischung eine Existenzbehauptung darstellt und diese prinzipiell nicht falsifiziert, sondern nur verifiziert werden kann.

Laborexperimente zum direkten empirischen Test der theoretischen Konkurrenzmodelle führt G.F. Gause bereits in den 1930er Jahren mit Hefen und Einzellern durch.⁴⁴ Die Ergebnisse der Versuche Gauses deuten auf einen Konkurrenzausschluss einer Art bei Vorliegen nur einer homogenen Ressource hin (↑Konkurrenz: Abb. 241). Explizit formuliert Gause seine Ergebnisse in Form der These, dass Organismen verschiedener Arten nicht gemeinsam an einem Ort existieren können, wenn sie sich nicht in ihrer ↑Nische, d.h. ihren Umweltansprüchen, unterscheiden: »the equation [of two competing species] [...] does not permit of any equilibrium between the competing species occupying the same »niche«, and leads to the entire displacing of one of them by another«.⁴⁵ Dieses auch theoretisch gestützte Ergebnis findet weite Anerkennung in Form des später so genannten

Konkurrenzausschlussprinzips (s.u.). Allerdings wird auch Kritik am experimentellen Aufbau und der Interpretation der Ergebnisse geübt.⁴⁶

Auch Räuber-Beute-Systeme, bestehend aus zwei Populationen von Pantoffeltierchen, untersucht Gause in Laborexperimenten. Dabei gelingt es ihm in vielen Versuchsansätzen in den frühen 1930er Jahren zunächst nicht, die periodischen Populationsschwankungen zu erreichen, die nach den theoretischen Modellen zu erwarten sind. Erst nachdem er periodisch einzelne Individuen der Beute- und Räuberpopulation zu dem Ansatz hinzufügt (ein Eingriff, der unter natürlichen Verhältnissen der Immigration entsprechen soll), erscheinen zumindest für kurze Zeit die erwarteten Zyklen.⁴⁷ Auch in anderen Laboruntersuchungen erweist es sich als nicht einfach, die Populationszyklen von Räuber-Beute-Systemen zu erzeugen (↑Räuber: Abb. 425).

In den 1940er Jahren versucht D. Lack, empirische Evidenzen dafür zu finden, dass die Koexistenz von Arten durch die Aufteilung der Ressourcen möglich wird.⁴⁸ Er untersucht diese Frage anhand der Unterschiede zwischen den Darwinfinken auf den Galapagosinseln (vgl. Abb. 231). Die Interpretation der morphologischen Unterschiede als Anpassungen schließt an eine ältere, aus dem 19. Jahrhundert stammende Debatte über die Erklärung der Unterschiede von nahe verwandten Arten an.⁴⁹ Während einige Autoren dafür argumentieren, diese Unterschiede für Anpassungen zu halten (so im 19. Jahrhundert A.R. Wallace und natürlich C. Darwin mit seinem »Divergenzprinzip«; ↑Phylogenese), argumentieren andere dagegen.⁵⁰ (Die Unterschiede der Finken auf den Galapagosinseln erklärt Darwin allerdings nicht durch Artbildung aufgrund geografischer Isolation und Einnischung – diese verbreitete Annahme ist einer späteren Legendenbildung zuzuschreiben.⁵¹) E.B. Ford nimmt in dem Streit 1931 eine mittlere Position ein, insofern er die Meinung vertritt, einige Unterschiede seien zwar in der Gegenwart nicht adaptiv, sie seien aber trotzdem durch Natürliche Selektion entstanden, indem die nicht-adaptiven Merkmale mit anderen genetisch gekoppelt seien.⁵² Eine entscheidende Stärkung erhält die adaptationistische Deutung von Unterschieden bei Individuen nahe verwandter Arten durch Lacks Analyse der Merkmalsverteilung bei den Galapagos-Finken. Weil er keine Unterschiede in der Nutzung der Umweltressourcen feststellt, sieht Lack die Diversität der Finken anfangs im Widerspruch zum Konkurrenzausschlussprinzip. Lack ändert aber später seine Meinung und erklärt die Unterschiede zwischen den Finken durch spezifische Einnichungen.⁵³ Die spezifischen Differen-

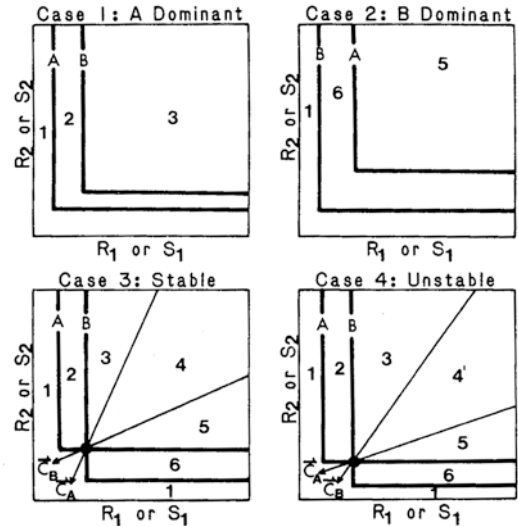


Abb. 230. Vier Fälle der Konkurrenz von zwei Arten um zwei Ressourcentypen. Dargestellt sind die Nullnettowachstumskurven (»zero net growth isoclines«, ZNGIs) der Populationen von zwei Arten (A und B) im Raum von zwei Ressourcen (R_1 und R_2). Eine ZNGI repräsentiert die Mindestmenge der beiden Ressourcen, ab der ein Wachstum einer Population erfolgt. Sie verbindet also für jede Art die Punkte des Gleichgewichts von Reproduktions- und Mortalitätsrate miteinander: Auf diesen Punkten erfolgt weder ein Wachstum noch ein Schrumpfen der Population.

Im Fall 1 verläuft die ZNGI von Art A innerhalb der von Art B, die Art A kann also beide Ressourcen bis zu einem Punkt ausnützen, an dem die Mitglieder der Art B nicht mehr lebensfähig sind. In Habitaten mit Ressourcenversorgungspunkten (»resource supply points« S_1 , S_2) in den Bereichen 2 und 3 wird die Art A also die Art B verdrängen.

Der Fall 2 zeigt den umgekehrten Verlauf von Fall 1: In Habitaten mit Ressourcenversorgungspunkten innerhalb der Bereiche 5 und 6 wird hier die Art B die Art A verdrängen.

Im Fall 3 kreuzen sich die ZNGIs an einem Gleichgewichtspunkt. Dieser Punkt ist lokal stabil, weil die Population jeder Art durch das eigene Wachstum stärker limitiert wird als durch das Wachstum der Population der anderen Art (weil die Organismen jeder Art diejenige Ressource stärker konsumieren, die das Wachstum ihrer Population begrenzt). In Habitaten mit Ressourcenversorgungspunkten innerhalb des Bereichs 4 koexistieren beide Arten miteinander; in den Bereichen 2 und 3 dominiert dagegen die Art A und in den Bereichen 5 und 6 die Art B.

Im Fall 4 liegt ein lokal instabiler Gleichgewichtspunkt vor, weil hier das Wachstum der Population jeder Art durch das Wachstum der Population der jeweils anderen Art stärker begrenzt wird als durch das eigene (weil die Organismen jeder Art diejenige Ressource stärker konsumieren, die das Wachstum der Population der anderen Art begrenzt). Im Bereich 4' wird daher, abhängig von den Ausgangsbedingungen, entweder die Art A oder B dominieren (aus Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*: 73; vgl. auch Abb. 542).

zen interpretiert Lack als Ergebnis der Vermeidung von Konkurrenz – die Unterschiede zwischen den Darwinfinken werden im Anschluss daran zu einem Musterbeispiel zur Illustration des Konkurrenzausschlussprinzips und der Einnischung von Organismen verschiedener Arten durch das Phänomen der Merkmalsverschiebung (s.u.).

Weiter ausgearbeitet wird die Theorie der Koexistenz durch Konkurrenzvermeidung im Rahmen von G.E. Hutchinsons Modell eines mehrdimensionalen Ressourcenraums, in dem die Organismen verschiedener Arten miteinander koexistieren können, weil sich ihre Umweltansprüche nur partiell überlappen.⁵⁴ Das Konzept der **Ressourcenaufteilung** (»resource partitioning«⁵⁵) zwischen den Arten bildet damit die Grundlage für die Erklärung der Koexistenz. Formalisiert wird Hutchinsons Ansatz in einem Modell von R.H. MacArthur und R. Levins aus dem Jahr 1967.⁵⁶ Als entscheidendes Mittel zur Ermöglichung der Koexistenz gilt im Rahmen dieses räumlichen Modells die Begrenzung der Überlappung der Nutzenkurven von Ressourcen (»overlap in resource use«).⁵⁷

Seit den 1970er Jahren wird viel Energie darauf verwendet, empirische Evidenzen für die Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz in der Gestaltung von Gemeinschaften zu finden. Tatsächlich werden starke Interaktionen zwischen den Organismen einer Gemeinschaft gefunden, die sich u.a. darin äußern, dass die künstliche Entfernung von Konkurrenten oder Räuberorganismen erhebliche Effekte auf die Gestalt der Gemeinschaft haben.⁵⁸

Merkmalsverschiebung

Ein besonderer ökologischer Mechanismus der Koexistenz wird von W.L. Brown und E.O. Wilson 1956 beschrieben und »Merkmalsverschiebung« (»character displacement«) genannt.⁵⁹ Eine Merkmalsverschiebung liegt vor, wenn die Organismen von nahe verwandten Arten sich in dem gemeinsam besiedelten Areal stärker voneinander unterscheiden als in dem Gebiet, in dem jeweils nur Vertreter einer der Arten vorkommen. Zur Erklärung dieser Tatsache wird die Vermeidung von Konkurrenz angeführt bzw. das Muster als Ergebnis von Konkurrenz gedeutet (es handelt sich also um eine konkurrenzbedingte *Kontrastverstärkung* der Merkmale). Ungeachtet der intuitiven Einsichtigkeit der Theorie liegen nur wenige Beispiele zu ihrer Bestätigung vor.⁶⁰ Das klassische Beispiel stammt aus D. Lacks Untersuchung der Schnabellänge der Darwinfinken auf verschiedenen Inseln des Galapagos-Archipels (s.o.): Die Schnabellänge von Finken verschiedener Arten unterscheidet

sich auf gemeinsam besiedelten Inseln signifikant stärker als auf Inseln, die nur von einer Art besiedelt sind (vgl. Abb. 231).⁶¹

Konkurrenzausschlussprinzip

Der Ausdruck »Konkurrenzausschlussprinzip« (engl. »competitive exclusion principle«) erscheint erstmals in einem Überblicksaufsatz von G. Hardin aus dem Jahr 1960⁶² und einer sich daran anschließenden Diskussion⁶³. Nach Hardins Definition besagt das Konkurrenzausschlussprinzip, dass vollständige Konkurrenten nicht koexistieren können (»Complete competitors cannot coexist«⁶⁴). Wie Hardin einräumt, sind alle vier Wörter dieser Formulierung unklar und klärungsbedürftig.

Dass Organismen verschiedener Arten sich in der Nutzung ihrer Umwelt unterscheiden müssen, damit sie zusammen leben können, ist eine Auffassung, die explizit spätestens seit Beginn des 20. Jahrhunderts vertreten wird. In Ansätzen findet sie sich bereits bei C. Darwin, der 1859 in seinem Hauptwerk argumentiert, die Konkurrenz unter den Organismen (»struggle for existence«), sei dann am größten, wenn diese sich am ähnlichsten sind. Darwin führt einige Beispiele an, bei denen die Vermehrung von Organismen einer Art mit der Abnahme der Zahl einer anderen verbunden ist. Darwin sieht hier einen kausalen Zusammenhang im Sinne einer Verdrängung, wie etwa in der Ausbreitung der Misteldrossel in Schottland auf Kosten der Singdrossel.⁶⁵ Auch M. Wagner weist in seiner Begründung des »Migrationsgesetzes« (↑Evolution/Isolation) darauf hin, dass einander sehr ähnliche, verwandte Arten meist geografisch voneinander getrennt leben.⁶⁶

Erste explizite Formulierungen des Konkurrenzausschlussprinzips finden sich im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts, so bei dem Botaniker E. Warming, der 1895 der Auffassung ist, dass »der Wettbewerb zwischen den Pflanzenarten untereinander« von so großer Bedeutung sei, »daß viele Arten von großen Gebieten der Erdoberfläche nicht durch den unmittelbaren Eingriff der leblosen Faktoren, sondern durch ihren mittelbaren Eingriff, durch den Nahrungswettbewerb mit anderen, stärkeren Pflanzenarten, ausgeschlossen werden«.⁶⁷ Für die Zoologie stellt J.B. Steere ausgehend von Untersuchungen zur räumlichen Verteilung von Vögeln auf den Philippinen fest, dass jede Gattung an einem Ort nur durch eine Art vertreten ist, und er formuliert 1894 als Gesetz: »No two species structurally adapted to the same conditions will occupy the same area«⁶⁸. Eine ähnliche Formulierung gibt D.S. Jordan diesem

Prinzip 1905 (»Jordan's law«⁶⁹): »Given any species in any region, the nearest related species is not likely to be found in the same region nor in a remote region, but in a neighboring district separated from the first by a barrier of some sort.«⁷⁰

In den meisten älteren Fassungen wird das Konkurrenzausschlussprinzip ausgehend von der nahen taxonomischen Verwandtschaft von Arten formuliert, nicht von der Ähnlichkeit ihrer ökologischen Ansprüche. Eine ökologisch fundierte Bedeutung gibt J. Grinnell dem Prinzip zu Beginn des 20. Jahrhunderts. Er leitet es aus seinen Beobachtungen des Vorkommens von Meisen in Nordamerika ab und bezieht es auf die unterschiedliche Ernährung. 1904 schreibt Grinnell, nur solche Arten könnten an einem Ort koexistieren, die sich in ihrer Nahrung unterscheiden: »It is only by adaptations to different sorts of food, or modes of food getting, that more than one species can occupy the same locality.«⁷¹ 1917 wendet Grinnell auf diese These seinen Begriff der ↑Nische an und formuliert es als einen axiomatischen Grundsatz, dass zwei Arten in einer Region nicht die gleiche Nische besetzen können: »It is [...] axiomatic that no two species regularly established in a single fauna have precisely the same niche relationships.«⁷²

In diesen frühen Versionen ist das Konkurrenzausschlussprinzip nicht theoretisch im Rahmen von mathematischen Konkurrenzmodellen, sondern empirisch begründet. 1926 ist es V. Volterra, der in einer mathematischen Modellierung begründet, warum auf nur einer homogenen Ressource eine stabile Koexistenz von zwei Populationen verschiedener Arten, deren Wachstum über die Verfügbarkeit der Ressource limitiert ist, ausgeschlossen ist.⁷³ Die anschauliche Begründung dafür liegt darin, dass die Organismen von zwei Arten sich in der Effizienz der Nutzung der Ressource unterscheiden und daher die eine Art die andere langfristig verdrängen wird. Eine stabile Koexistenz ist nur möglich, wenn sich die Mitglieder der einen Art unter einander größere Konkurrenz machen als den Mitgliedern der anderen Art, indem sie auf eine andere Ressource spezialisiert sind, weil andernfalls die konkurrenzunterlegene Art aus dem System verschwindet (s.o.). A.J. Lotka liefert 1932 eine ähnliche mathematische Begründung.⁷⁴

Eine experimentelle Überprüfung erfährt das Prinzip des Konkurrenzausschlusses durch Untersuchungen von G.F. Gause zur Koexistenz verschiedener Arten von Einzellern (Pantoffeltierchen) in verschiedenen Nährmedien (s.o.). Gause fasst seine Ergebnisse in der These zusammen, dass zwei miteinander konkurrierende Arten kaum die gleiche Nische beset-

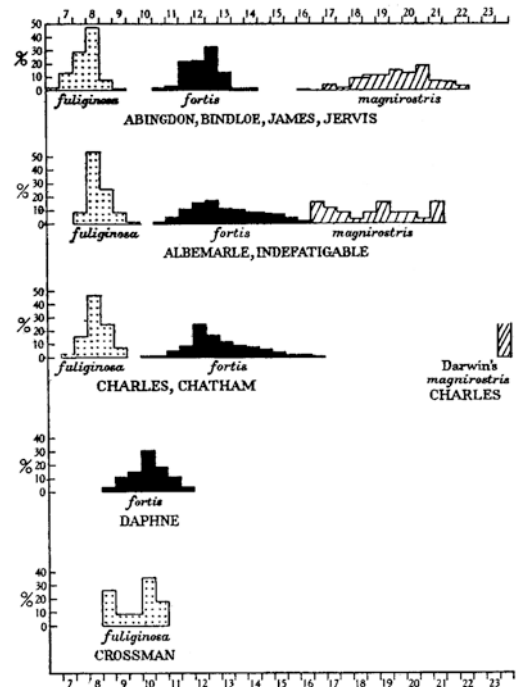


Abb. 231. Merkmalsverschiebung bei Darwinfinken (*Geospiza*) auf Inseln des Galapagosarchipels. Dargestellt ist die Verteilung der Schnabellänge von Vögeln einer Art im Vergleich zu anderen Arten auf der gleichen Insel (in einer Zeile) bzw. auf verschiedenen Inseln. Bei gemeinsamem Vorkommen auf einer Insel unterscheiden sich die Schnabellängen der Vögel verschiedener Arten stärker als bei alleinigem Vorkommen (z.B. unterscheidet sich die Schnabellänge von Vögeln der Arten *G. fortis* und *G. fuliginosa* auf den Inseln Charles und Chatham, auf denen beide Arten gemeinsam vorkommen, stärker als auf den Inseln Daphne und Crossman, auf denen sie jeweils alleine vorkommen (aus Lack, D. (1947). *Darwin's Finches*: 82).

zen können (»as a result of competition two similar species scarcely ever occupy similar niches«).⁷⁵ Im Anschluss an diese Versuche wird das Prinzip des Konkurrenzausschlusses allgemein bekannt als *Gauses Konzept* (Anonymus 1944)⁷⁶, *Gauses Prinzip* (Mayr 1947)⁷⁷, *Gauses Hypothese* (Bagenal 1951)⁷⁸, *Gauses Gesetz* (Savage 1958)⁷⁹ oder auch als *Volterra-Gause-Prinzip* (Hutchinson 1958)⁸⁰. Weil Grinnell dieses Prinzip schon vor Gause als ein Axiom formuliert, wird auch die Bezeichnung *Grinnells Axiom* vorgeschlagen (Udvardy 1959).⁸¹ Eine Formulierung aus dem Jahr 1944 lautet: Zwei ökologisch ähnliche Arten können nicht am selben Ort zusammen leben (»two species with similar ecology cannot live together in the same place«⁸²).

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden an verschiedenen Untersuchungsgegenständen empirische Belege für das Konkurrenzausschlussprinzip gesucht. Ein klassisches Lehrbuchbeispiel stammt von T. Park: Er zeigt anhand von Laborexperimenten mit Mehlkäfern (*Tribolium*), dass leichte Veränderungen der Umweltbedingungen den Ausgang der Konkurrenz von Organismen verschiedener Arten entscheidend beeinflussen können.⁸³ Ähnliche Ergebnisse liefern die Studien von L.C. Birch zur Konkurrenz von Korn- und Getreidekäfern (*Calandra*, *Rhizoperta*) in den 1950er Jahren: Während in dem einen Bereich von Temperatur und Luftfeuchtigkeit die Käfer der einen Art einen Vorteil haben und die anderen verdrängen, ist es in anderen Bereichen genau umgekehrt.⁸⁴

Insgesamt bildet die Anwendung des Modells des logistischen Populationswachstums auf mehrere miteinander koexistierende Arten seit den 1940er Jahren ein zentrales organisierendes Prinzip der ökologischen Forschung (Hutchinson & Deevey 1949: »the most important development in general ecology« und »one of the chief foundations of modern ecology«⁸⁵). Denn auf der Grundlage des Modells kann eine Erklärung der Struktur und Diversität von ökologischen Gemeinschaften erfolgen (↑Biozönose).

Kritik

Allerdings wird als Reaktion auf die Formulierung des Konkurrenzausschlussprinzips in den 1930er Jahren von naturhistorisch arbeitenden Biologen auf viele Fälle hingewiesen, in denen eine Koexistenz von nahe verwandten Arten tatsächlich vorliegt, auch wenn diese teilweise die gleichen Ressourcen nutzen. Daraus wird gefolgert, dass die Koexistenz nur dann ausgeschlossen ist, wenn tatsächlich alle Ressourcen in gleicher Weise genutzt werden. Sobald sich die Organismen von zwei Arten aber in nur wenigen Aspekten ihres Lebens unterscheiden, ist eine Koexistenz nicht mehr prinzipiell ausgeschlossen.⁸⁶

Fraglich ist auch, ob die Konkurrenz unter den Organismen immer der entscheidende Faktor in der Gestaltung von Gemeinschaften ist. Dass dies zumindest nicht in allen Fällen und auf allen trophischen Ebenen der Fall ist, behaupten N.G. Hairston, F.H. Smith und L.B. Slobodkin (»HSS«) in einem berühmten Aufsatz aus dem Jahr 1960.⁸⁷ Insbesondere in Bezug auf herbivore Insekten argumentieren sie, dass es ein Überangebot an Nahrung gebe (»the world is green«⁸⁸) und eine Limitierung des Populationswachstums durch Konkurrenz um Nahrung daher unwahrscheinlich sei. Die These der Autoren provoziert eine Kontroverse, die bis in die Gegenwart anhält.⁸⁹

Auch theoretische Überlegungen führen zu einer Aufweichung des Konkurrenzausschlussprinzips. Es werden mathematische Modelle der Koexistenz formuliert, denen zufolge eine Koexistenz auch dann möglich ist, wenn sie nach den Annahmen von Lotka und Volterra ausgeschlossen ist (s.o.). Die neuen Modellansätze berücksichtigen u.a. die Fluktuation der Populationsgrößen (Nichtgleichgewichtsmodelle), stochastische Schwankungen der Umweltbedingungen, gegenüber der Konkurrenz externe biologische Faktoren (z.B. Räuber) oder die Unterteilung der Umwelt in nur phasenweise miteinander verbundene Ressourcenflecken (»patches«). Diese Faktoren erlauben eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten auch ohne eine ausgeprägte Nischendifferenzierung. Das gefeierte »Gesetz« des Konkurrenzausschlusses erscheint damit wesentlich erschüttert.

Nachweise

- 1 Kimminich, O. (1976). Koexistenz. Hist. Wb. Philos. 4, 865-866: 865.
- 2 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 298 (II, 23).
- 3 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B256.
- 4 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Euvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 7.
- 5 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 58.
- 6 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 111f.; vgl. Schweber, S.S. (1980). Darwin and the political economist: divergence of character. J. Hist. Biol. 13, 195-289.
- 7 Darwin (1859): 114.
- 8 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 251.
- 9 Vgl. Cain, A.J. (1953). Geography, ecology and coexistence in relation to the biological definition of the species. Evolution 7, 76-83; Ross, H.H. (1957). Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. Evolution 11, 113-129.
- 10 Lotka, A.J. (1912). Change of state. Discussion of a general case. Phys. Rev. 34, 235-238; ders. (1920). Contribution to the general kinetics of material transformations. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 55, 137-153; ders. (1923). Contributions to the analysis of malaria epidemiology. Amer. J. Hygiene 3 (Suppl. Jan.), 1-121.
- 11 Pearl, R. & Reed, C.J. (1920). On the rate of growth of the populations of the United States since 1790 and its mathematical representation. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 6, 275-288.
- 12 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology; ders. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. J. Wash. Acad. Sci. 22, 461-469.

- 13 Volterra, V. (1926). Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Nazionale Lincei* (ser. 6) 2, 31-113; ders. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *J. conseil internat. l'explor. mer* 3, 3-51.
- 14 Vgl. MacArthur, R. (1972). *Geographical Ecology*; Christiansen, F.B. & Fenchel, T.M. (1977). *Theories of Populations in Biological Communities*; Wangersky, P.J. (1978). Lotka-Volterra population models. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9, 189-218; Wissel, C. (1989). *Theoretische Ökologie*.
- 15 Kingsland, S. (1982). The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology. *Quart. Rev. Biol.* 57, 29-52; Hall, C.A.S. (1988). An assessment of several of the historical most influential theoretical models used in ecology and of the data provided in their support. *Ecological Modelling* 43, 5-31.
- 16 Fagerström, T. (1987). On theory, data and mathematics in ecology. *Oikos* 50, 258-261; Loehle, C. (1987). Hypothesis testing in ecology: psychological aspects and the importance of theory maturation. *Quart. Rev. Biol.* 62, 397-409; Caswell, H. (1988). Theory and models in ecology: a different perspective. *Ecol. Modell.* 43, 33-44.
- 17 Wissel (1989).
- 18 a.a.O.: 67.
- 19 Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292-1297; Murray, B.G. Jr. (1986). The structure of theory, and the role of competition in community dynamics. *Oikos* 46, 145-158.
- 20 MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.* 101, 377-385.
- 21 Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93, 145-159.
- 22 Vandermeer, J.H. (1972). Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3, 107-132; Murray (1986).
- 23 Weber, M. (1999). The aim and structure of ecological theory. *Philos. Sci.* 66, 71-93.
- 24 Lloyd, E.A. (1987). The confirmation of ecological and evolutionary models. *Biol. Philos.* 2, 277-293.
- 25 Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance variability, history and coexistence. In: Diamond, J.M. & Case, T.J. (eds.). *Community Ecology*, 229-239: 230.
- 26 Hutchinson (1959).
- 27 Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100, 65-75; Roughgarden, J. & Feldman, M. (1975). Species packing and predation pressure. *Ecology* 56, 489-492.
- 28 Levin, S.A. (1974). Dispersion and population interactions. *Amer. Nat.* 104, 413-423.
- 29 Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50, 461-471; Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37, 306-312.
- 30 DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.* 57, 1-21.
- 31 Armstrong, R.A. & McGehee, R. (1980). Competitive exclusion. *Amer. Nat.* 115, 151-170; Chesson & Case (1986).
- 32 Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.* 50, 221-246; ders. (1961). The paradox of the plankton. *Amer. Nat.* 95, 137-145; vgl. Armstrong & McGehee (1980).
- 33 Comins, H.N. & Noble, I.R. (1985). Dispersal, variability, and transient niches: species coexistence in a uniformly variable environment. *Amer. Nat.* 126, 706-723.
- 34 Sale, P.F. (1977). Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Amer. Nat.* 111, 337-359; Chesson, P.L. & Warner, R.R. (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Amer. Nat.* 117, 923-943.
- 35 Huisman, J. & Weissing, F.J. (1999). Biodiversity of plankton by specific oscillations and chaos. *Nature* 402, 407-410.
- 36 Vgl. Shorrocks, B., Atkinson, W. & Charlesworth, P. (1979). Competition on a divided and ephemeral resource. *J. Anim. Ecol.* 48, 899-908; Shorrocks, B. (1990). Coexistence in a patchy environment. In: Shorrocks, B. & Swingland, I.R. (eds.). *Living in a Patchy Environment*, 91-106; Hanski, I. (1983). Coexistence of competitors in patchy environments. *Ecology* 64, 493-500; ders. (1987). Colonization of ephemeral habitats. In: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (eds.). *Colonization, Succession and Stability*, 155-185; Hanski, I. & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 3-16; Bengtsson, J. (1991). Interspecific competition in metapopulations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 219-237.
- 37 Shorrocks (1990).
- 38 Hutchinson, G.E. (1951). Copepodology for the ornithologist. *Ecology* 32, 571-577; Levins, R. & Culver, D. (1971). Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proc. Nat. Acad. Sci. Am.* 68, 1246-1248; Horn, H.S. & MacArthur, R.H. (1972). Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53, 749-752; Slatkin, M. (1974). Competition and regional coexistence. *Ecology* 55, 128-134.
- 39 Atkinson & Shorrocks (1981); Hanski (1981).
- 40 Ives, A.R. & May, R.M. (1985). Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *J. theor. Biol.* 115, 65-92.
- 41 Chesson, P.L. (1991). A need for niches? *Trends Ecol. Evol.* 6, 26-28.
- 42 Vgl. Strong, D.R. Jr., Szyska, L.A. & Simberloff, D. (1979). Tests of community-wide character displacement against null-hypotheses. *Evolution* 33, 897-913; Strong, D.R. Jr. (1980). Null hypotheses in ecology. *Synthese* 43, 271-285.
- 43 MacArthur, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Wash.* 43, 293-295.
- 44 Gause, G.F. (1934). *The Struggle for Existence*.
- 45 a.a.O.: 48.

- 46 Vgl. Salt, G. (ed.) (1984). Ecology and Evolutionary Biology.
- 47 Gause, G.F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79, 16-17: 17.
- 48 Lack, D. (1944). Ecological aspects of species formation in passerine birds. *Ibis* 86, 260-286.
- 49 Vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 162ff.
- 50 Richards, O.W. & Robson, G.C. (1926). The species problem and evolution. *Nature* 117, 345-347; 382-384.
- 51 Vgl. Sulloway, F.J. (1982). Darwin and his finches: the evolution of a legend. *J. Hist. Biol.* 15, 1-53; Steinheimer, F. & Sudhaus, W. (2006). Die Speziation der Darwinfinken und der Mythos ihrer initialen Wirkung auf Charles Darwin. *Naturwiss. Rundschau* 59, 409-422.
- 52 Ford, E.B. (1931). Mendelism and Evolution.
- 53 Lack, D. (1947). Darwin's Finches; vgl. Kingsland (1985): 166f.
- 54 Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427; Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93, 145-159.
- 55 Schoener, T.W. (1968). The anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49, 704-726.
- 56 MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.* 101, 377-385.
- 57 Colwell, R.K. & Futuyma, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52, 567-576: 575.
- 58 Vgl. Schoener, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *Amer. Nat.* 122, 240-285; Connell, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Amer. Nat.* 111, 1119-1144.
- 59 Brown, W.L. & Wilson, E.O. (1956). Character displacement. *Systematic Zoology* 5, 49-64.
- 60 Vgl. z.B. Fenchel, T. (1975). Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia* 20, 19-32.
- 61 Lack (1947): 82.
- 62 Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292-1297.
- 63 Cole, L.C. (1960). Competitive exclusion. *Science* 132, 348-349; Patten, B.C. (1961). Competitive exclusion. *Science* 134, 1599-1601.
- 64 Hardin (1960): 1292.
- 65 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 59.
- 66 Wagner, M. (1868). Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen: 9.
- 67 Warming, E. (1895). *Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi* (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (Berlin 1896): 94.
- 68 Steere, J.B. (1894). On the distribution of genera and species of nonmigratory land-birds in the Philippines. *Ibis* 411-420: 419.
- 69 Leavitt, R.G. (1907). The geographic distribution of closely related species. *Amer. Nat.* 41, 207-240: 221.
- 70 Jordan, D.S. (1905). The origin of species through isolation. *Science* 22, 545-562: 547.
- 71 Grinnell, J. (1904). The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. *Auk* 21, 364-382: 375f.
- 72 Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34, 427-433: 433.
- 73 Volterra, V. (1926). Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Nazionale Lincei* (ser. 6) 2, 31-113; vgl. Scudo, F.M. (1971). Vito Volterra and theoretical ecology. *Theor. Pop. Ecol.* 2, 1-23.
- 74 Lotka, A.J. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *J. Wash. Acad. Sci.* 22, 461-469.
- 75 Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: 19.
- 76 Anonymus (1944). British Ecological Society. Easter Meeting 1944. Symposium on "The Ecology of Closely Allied Species". *J. Anim. Ecol.* 13, 176-177: 176.
- 77 Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. *Evolution* 1, 263-288: 282.
- 78 Bagenal, T.B. (1951). A note on the papers of Elton and Williams on the generic relations of species in small ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 20, 242-245: 244; Gilbert, O., Reynoldson, T.B. & Hobart, J. (1952). Gause's hypothesis: an examination. *J. Anim. Ecol.* 21, 310-312.
- 79 Savage, J.M. (1958). The concept of ecological niche, with reference to the theory of natural coexistence. *Evolution* 12, 111-112: 111.
- 80 Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427: 416.
- 81 Udvardy, M.F.D. (1959). Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. *Ecology* 40, 725-728: 726.
- 82 Anonymus (1944): 176.
- 83 Park, T. (1954). Experimental studies of interspecies competitions. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.* 27, 177-238.
- 84 Birch, L.C. (1953). Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects, III. The relations between innate capacity for increase and survival of different species of beetles living together on the same food. *Evolution* 7, 136-144.
- 85 Hutchinson, G.E. & Deevey, E.S. Jr. (1949). Ecological studies on populations. *Surv. Biol. Progr.* 1, 325-359: 341f.; vgl. Kingsland, S.E. (1991). Defining ecology as a science. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.). *Foundations of Ecology*, 1-13: 7.
- 86 Gilbert, O., Reynoldson, T.B. & Hobart, J. (1952). Gause's hypothesis: an examination. *J. Anim. Ecol.* 21, 310-312.
- 87 Hairston, N.G., Smith, F.H. & Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. *Amer. Nat.* 94, 421-425.
- 88 L.B. Slobodkin nach Murdoch, W.W. (1966). "Community structure, population control, and competition" – a critique. *Amer. Nat.* 100, 219-226: 220.
- 89 Murdoch (1966); Ehrlich, P.R. & Birch, L.C. (1967). The "balance of nature" and "population control". *Amer. Nat.* 101, 97-107.

Literatur

- McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology. Concept and Theory.
- Kingsland, S. (1985). Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology.
- Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart.
- Cooper, G. (2003). The Science of the Struggle for Existence.

Kommunikation

Das Substantiv ›Kommunikation‹ geht auf das lateinische Verb ›communicare‹ »gemeinschaftlich tun, mitteilen« und das entsprechende Substantiv ›communicatio‹ zurück. Letzteres wird allgemein in der Bedeutung von »Unterredung, Mitteilung« verwendet und bildet daneben einen *terminus technicus* in der Rhetorik, in der es sich auf eine solche Mitteilung bezieht, in der sich der Redner direkt an seiner Zuhörer wendet und sie zu Rate zieht.¹ Im lateinischsprachigen Mittelalter wird das Wort in verschiedenen Bedeutungen verwendet, z.B. im Sinne von »Mitteilung«, »Verbindung«, »Austausch« oder »Gemeinschaft«. Der Ausdruck findet sich seit dem 18. Jahrhundert in der deutschen Sprache. Im 20. Jahrhundert wird er zu einem zentralen Begriff vieler Forschungsfelder, von der Nachrichtentechnik bis zu den Sozialwissenschaften.

Kommunikation als Mitteilung und als Verbindung

Im biologischen Kontext wird von einer Kommunikation sowohl zwischen den Teilen innerhalb eines Organismus als auch zwischen verschiedenen Organismen gesprochen. In letzterer Bedeutung verwendet M. de Montaigne Ende des 16. Jahrhunderts den Ausdruck, wenn er von einer vollständigen Kommunikation (»une pleine et entière communication«) zwischen Tieren spricht und meint, die Tiere würden sich untereinander verstehen (»s'entr'entendent«).² Nach Montaigne besteht eine Kommunikation nicht nur zwischen den Mitgliedern einer Art, und nicht nur die Stimme bilde ein *Kommunikationsmittel* (»moyen de communication«³).

Auch M. Cureau de la Chambre bezieht den Ausdruck 1648 auf nicht-menschliche Lebewesen: Er schreibt den staatenlebenden Insekten eine Kommunikation zu, weil diese für die Aufrechterhaltung ihres sozialen Verbandes notwendig sei (»il, faut qu'ils [les fourmis] ayent communication de desseins, puisque c'est le seul lien qui arreste & qui conserue toute les societez«).⁴

Kommunikation ist das erfolgreiche Signalisieren, d.h. das intentionale (zweckgerichtete) Präsentieren von morphologischen Strukturen oder Verhaltensweisen eines Organismus, das diesem einen direkten oder indirekten Nutzen (Selektionsvorteil) bringt, wenn es durch einen anderen Organismus beantwortet wird, nachdem dieser es sinnlich aufgenommen und physiologisch verarbeitet hat. In einer Kommunikation sind sowohl die Strukturen bzw. Verhaltensweisen des Senders als auch des Empfängers für den Akt der Nachrichtenübertragung angepasst, d.h. dafür selektiert worden.

Signal (13. Jh.) 252

Kommunikation (Montaigne 1580) 244

Gedankensprache (Gottsched 1749) 248

Gefühlssprache (Anonymus 1781) 248

vorbegriffliche Urteile (Romanes 1888) 249

Täuschung (Weismann 1913) 267

Ritual (Huxley 1914) 269

Denkhilfe (Funke 1927) 258

Intentionsbewegung (Lorenz 1931) 269

Kommenthandlung (Lorenz 1932) 269

weltschaffend (Rothacker 1934) 258

Symbolbewegung (Lorenz 1941) 269

Metakommunikation (Ruesch & Bateson 1951) 261

Biosemiotik (Rothschild 1961) 267

Ichsprache (Jacoby 1961) 260

Sachsprache (Jacoby 1961) 260

Zoosemiotik (Sebeok 1963) 267

Biokommunikation (Tembrock 1970) 245

Endosemiotik (Sebeok 1972) 267

Phytosemiotik (Krampen 1981) 267

Mykosemiotik (Sebeok 1990) 267

Ökosemiotik (Nöth 1996) 267

Innerhalb eines Organismus bezeichnet die Kommunikation zwischen Teilen häufig nichts anderes als die physische Verbindung dieser Teile (im Sinne der »kommunizierenden Röhren« der Physik). In diesem Sinne als Verbindung zwischen verschiedenen Teilen eines lebenden Körpers erscheint der Begriff der Kommunikation im 16. Jahrhundert – so 1551 bei P. Belon und 1554 bei J. Fernel⁵ – und im 17. Jahrhundert – z.B. bei R. Descartes und R. Cudworth.⁶ N. Malebranche nimmt 1672 eine »Kommunikation« zwischen Mutter und Embryo an und erklärt über diese einige Phänomene der Vererbung.⁷ G.E. Stahl beschreibt 1707 das Verhältnis jedes Teils im Körper eines Organismus als ein Zusammenhalten, Zusammenwirken und Kommunizieren mit den anderen Teilen (»socio, cum aliis partibus cohaerens, conspirans, atque communicans«).⁸ C. Wolff ist 1725 der Auffassung, aus der Funktion der Nerven, eine »Communication« zwischen den Sinnen und Muskeln herzustellen, also den »Nerven-Saft oder die Lebens-Geister« zu transportieren, folge notwendig, dass die Nerven hohl sein müssen.⁹ In der physikalischen Bedeutung von kommunizierenden Röhren spricht auch H. Milne-Edwards 1827 von der »Kommunikation« zwischen den flüssigkeitserfüllten Hohlräumen in einem Tierkörper.¹⁰

In der Bedeutung von »Gespräch, Unterredung, Mitteilung« erscheint der Ausdruck spätestens seit dem frühen 16. Jahrhundert. In einer englischen Übersetzung eines Briefs von Erasmus von Rotterdam gibt T. Paynell 1532 den lateinischen Ausdruck ›sermo‹ mit ›communication‹ wieder.¹¹ In dieser Be-

deutung einer Mitteilung von einem Lebewesen zu einem anderen verbreitet sich der Ausdruck aber nur langsam. G.L.L. de Buffon nennt 1753 die nach außen gerichteten Sinnesorgane »Organe der Kommunikation«.¹² Auch C. Darwin bezeichnet später in diesem Sinne die Stimmorgane der höheren Säugetiere als »Mittel der Kommunikation«¹³.

Zur Abgrenzung vom speziellen Fall der Kommunikation unter Menschen führt G. Tembrock 1970 den Begriff der **Biokommunikation** im weiteren Sinne ein. Grundlage der Biokommunikation ist nach Tembrock der »Informationswechsel« zwischen Organismus und Umwelt¹⁴ (1971: »Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich«¹⁵); die menschliche Kommunikation mittels Sprache schließt Tembrock aus der Biokommunikation ausdrücklich aus¹⁶. Im soziologischen Kontext wird der Ausdruck auf Englisch bereits in den 1960er Jahren verwendet (Strodtbeck & Hook 1961: »the social psychology of what is now frequently described as bio-communication«¹⁷; Hall 1963: »the study of microspace as a system of bio-communication«¹⁸).

Antike: Sprache bei Tieren?

Im Mittelpunkt der älteren Diskussion um die Kommunikation der Tiere steht v.a. der Vergleich ihrer Verständigungsart mit der Hauptkommunikationsform des Menschen, der Sprache. Als ein Charakteristikum des Menschen, das ihn von den Tieren unterscheidet, wird die Sprache seit den antiken Lehrern der Rhetorik konzipiert. Isokrates bemerkt im fünften vorchristlichen Jahrhundert, dass der Mensch den Tieren in Schnelligkeit, Stärke und anderen Eigenschaften unterlegen sei. »Weil wir aber die Möglichkeit haben, einander zu überzeugen und einander gegenseitig alles, was wir wollen, mitzuteilen, haben wir uns nicht nur vom tierischen Dasein gelöst, sondern haben uns auch zusammengeschlossen, Städte gegründet, Gesetze aufgestellt und Künste und Handwerk erfunden. Überhaupt ist bei fast allem was wir Positives geleistet haben, die Redegabe [λόγος] mitbeteiligt.«¹⁹ Bezeichnenderweise verwendet Platon gelegentlich den Ausdruck »Sprachloser« (»ἄλογον«) als Synonym für »Tier«.²⁰ Vor allem im Hellenismus und der Spätantike werden die Tiere gerne als die Lebewesen bezeichnet, die keine Sprache haben (τὰ ἄλογα ζῶα).²¹ Aber besonders in der Dichtung (seit Homer) wird die für den Menschen unverständliche Kommunikation unter Tieren, v.a. unter Vögeln, mit den Sprachen fremder Völker verglichen – und damit der These von der Sprachlosigkeit der Tiere widersprochen.²²

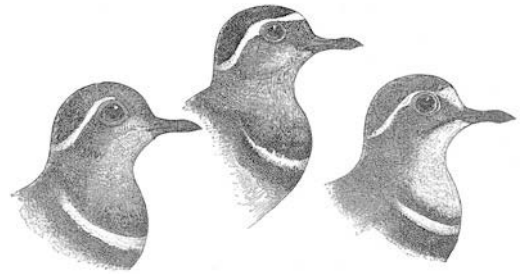


Abb. 232. Arterkennungsmerkmale (»recognition marks«) von Regenpfeifern verschiedener Arten. Die markante Kopfzeichnung der sehr ähnlichen und eng miteinander verwandten Vögel ermöglicht nach Wallace ihre gegenseitige Erkennung und die Aufrechterhaltung der Artgrenzen (aus Wallace, A.R. (1889). *Darwinism*: 221).

Aristoteles bemerkt, dass viele Tiere über eine Stimme (»φωνή«) und einige auch über das Vermögen des Sprechens (»διάλεκτος«) verfügen.²³ Voraussetzung für ersteres sei das Vorhandensein einer Kehle (»φάρυγγς«), für letzteres eine Zunge (»γλῶττα«).²⁴ Aristoteles bemüht sich um eine Abgrenzung der Stimme von einem bloßen Ton (»ψόφος«), wie er z.B. beim Fliegen der Vögel entstehen kann.²⁵ Funktional ordnet Aristoteles die Stimme der Tiere als nützliches Mittel der Artikulation von Lust und Schmerz ein, bei den Vögeln z.B. seien die Laute v.a. in der Brutzeit und während des Kampfes zu hören. Die Stimme ist damit Ausdruck einer Leidenschaft und von der Sprache des Menschen unterschieden, insofern diese über ein Instrument der Mitteilung hinaus ein Mittel der Erkenntnis des Guten und Bösen, des Gerechten und Ungerechten sei. In der »Politik« formuliert Aristoteles: Es ist »einzig der Mensch unter allen animalischen Wesen mit der Sprache [»λόγος«] begabt. Die Stimme [»φωνή«] ist das Zeichen für Schmerz und Lust und darum auch den anderen Sinneswesen verliehen, indem ihre Natur so weit gelangt ist, daß sie Schmerz und Lust empfinden und beides einander zu erkennen geben. Das Wort aber oder die Sprache ist dafür da, das Nützliche und Schädliche und so denn auch das Gerechte und das Ungerechte anzuzeigen. Denn das ist den Menschen vor den anderen Lebewesen eigen, daß sie Sinn haben für Gut und Böse, für Gerech und Ungerecht und was dem ähnlich sei.«²⁶ Im Gegensatz zu dieser scharfen Ablehnung einer Sprache bei Tieren schreibt Aristoteles in seinen zoologischen Schriften den Tieren, und zwar v.a. den Vögeln, wiederholt eine Sprache und ein gegenseitiges Verstehen zu: »die kleineren Vögel [...] gebrauchen die Zunge alle auch zur Verständigung untereinander [»πρὸς ἐρμηνείαν ἀλλήλοις«].²⁷

Als Reaktion auf die scharfe Gegenüberstellung von Mensch und Tier und die These von der Vernunftlosigkeit der Tiere in der Stoa (↑Intelligenz) kommt es zu einer Gegenbewegung, in deren Rahmen den Tieren allgemein eine Sprache zugeschrieben wird. Insbesondere die Verschiedenartigkeit der Laute der Tiere in unterschiedlichen Situationen wird als ein Beleg für ihre Verständigung mittels Sprache gewertet.²⁸ Es sei ebenso unsinnig, den Tieren eine Sprache abzusprechen, wie einem fremden Volk, dessen Sprache man nicht verstehe.²⁹ Außerdem wird darauf hingewiesen, dass eine Verständigung durchaus möglich sei, z.B. bei domestizierten Tieren, die auf Befehle differenziert reagieren.³⁰

Frühe Neuzeit: Keine Sprache ohne Vernunft

Auf dieser antiken Grundlage wird in der Frühen Neuzeit den Tieren meist die Sprachfähigkeit abgesprochen. R. Descartes bemerkt 1637, einige Tiere hätten durchaus die Organe, um Worte hervorzubringen, wie z.B. Papageien; es mangle ihnen aber an Vernunft (»raison«), um eine Sprache zu entwickeln.³¹ Die durch Vernunft ermöglichte Sprache sei daher ein sicheres Mittel, um Menschen von Tieren zu unterscheiden. Ähnlich stellt T. Hobbes 1658 fest, dass es zwar einen Zeichengebrauch (»significatio«) zwischen zwei Tieren der gleichen Art geben könne – dieser bestehe in dem Austausch von Signalen (»signa«) –, eine *Sprache* sei dies aber nicht zu nennen, weil die Tiere die Wortbedeutungen nicht erfassen könnten.³² In die gleiche Richtung zielend und in Bezug auf das »Sprechen« von Papageien stellt N. Grew 1701 fest, dass es sich dabei nicht eigentlich um einen Sprachgebrauch handle, weil ein Papagei zwar die Worte, die er hört, spricht (»speaks«); dieses »Sprechen« sei aber nicht einmal eine Imitation, weil zur Imitation nicht nur gehöre, so wie ein anderer zu tun, sondern dies auch zu beabsichtigen oder sich vorzustellen (»to propose to do it«).³³ Zur Sprache fehlt den Tieren danach also die Intentionalität und Reflexivität.

18. Jh.: Verteidigung der »Sprache der Tiere«

Gegen diese häufig mechanistische Sicht der Tiere verbreitet sich seit Ende des 17. Jahrhunderts die Rede von einer »Sprache der Tiere«.³⁴ Die Sprachkompetenz der Tiere wird dabei nicht selten argumentativ gegen Descartes' Auffassung von den Tieren als Maschinen in Stellung gebracht. G.W. Leibniz z.B. hat 1704 keinen engen Begriff der Sprache mehr, wenn er einigen Tieren durchaus zugesteht, sprechen zu können, auf der anderen Seite könnten die Tiere – wie schon Locke bemerkt (s.u.) – mit ihrer Spra-

che aber keine Abstraktionen bilden und allgemeine Ideen ausdrücken.³⁵ Der Sprachbegriff wird in der Folge immer weiter gefasst. G.F. Meier ist Mitte des 18. Jahrhunderts der Meinung, die Tiere beherrschten zwar nicht die Sprache des Menschen, sie verfügten aber über ihre eigenen Sprachen, so z.B. die Ameisen, die »miteinander reden«.³⁶ Bei D. Hume heißt es 1779, alle Tiere hätten eine »natürliche Sprache«, die für ihre Artgenossen verständlich sei: »All brute animals have a natural speech, which, however limited, is very intelligible to their own species«.³⁷ Für J.G. Herder hat der Mensch die Sprache als Ausdruck der Empfindung »ursprünglich mit den Thieren gemein«³⁸, und er diskutiert die Möglichkeit, die Sprache des Menschen aus dieser ursprünglichen Sprache der Tiere abzuleiten. Dabei hält es Herder aber für unmöglich, die »menschliche, willkürliche Sprache« einfach als eine Weiterentwicklung des »Geschreis der Empfindungen« der Tiere anzusehen; notwendig für die Sprache sei der Vernunftgebrauch; ja Herder ist der Ansicht: »Ohne Sprache hat der Mensch keine Vernunft, und ohne Vernunft keine Sprache«.³⁹

Von verschiedener Seite wird seit Mitte des 18. Jahrhunderts die besondere Verbindung von Sprache und Vernunft – und damit das exklusiv Humane der Sprache – herausgestellt. So bestimmt J.F. Blumenbach in der ersten Auflage seines »Handbuchs der Naturgeschichte« von 1779 den ↑Menschen in seiner Kurzcharakterisierung gleichzeitig über seine Vernunft und Sprache (»Animal rationale, loquens«⁴⁰). Die Sprache des Menschen setzt Blumenbach von der »Stimme« der Tiere ab und betrachtet sie als eine »directe Folge der Vernunft«.⁴¹ J.G. Hamann behauptet 1784, »das ganze Vermögen zu denken beruht auf Sprache«.⁴² In viel zitierten Sätzen betont auch W. von Humboldt den Zusammenhang von Sprache und Denken: »Die Sprache ist nichts anders, als das Complement des Denkens«⁴³, und er beurteilt das Vermögen zur Sprache als wesentliches Merkmal des Menschen: »Der Mensch ist nur Mensch durch Sprache; um aber die Sprache zu erfinden, müßte er schon Mensch sein«.⁴⁴

Neben diesem vernunftzentrierten Verständnis des Sprachbegriffs stehen im 18. Jahrhundert kommunikationszentrierte Bestimmungen, die eine Sprache an das Vermögen zu einer differenzierten Kommunikation binden – ein Vermögen, das auch vielen Tieren zukommt. In diesem Sinne deutet G.I. Wenzel in seiner Abhandlung über die Sprache der Tiere aus dem Jahr 1800 die Sprache funktional als Mittel zur Befriedigung ihrer Bedürfnisse. Die Sprache der Tiere höre daher auch dann auf, wenn das Bedürfnis befriedigt sei. Wenzel versteht unter einer »Sprache«

die Fähigkeit von Lebewesen, »sich einander verständlich mitzuteilen, einander ihre Empfindungen und Gefühle zu offenbaren«.⁴⁵ Weil auch Tiere über entsprechende Organe verfügen, besteht für ihn kein Zweifel, »daß sie sich nach ihrer Art verständlich machen können«.⁴⁶ Wenzel spricht ausdrücklich von einer »Thiersprache«⁴⁷: »Die Thiere haben die Fähigkeit, sich einander durch Thöne verständlich zu machen, – mithin eine Sprache«⁴⁸. Die Sprache der Tiere sei zwar einfacher als die des Menschen, aber »der Bestimmung dieser Geschöpfe angemessen« und geeignet, »zur Befriedigung ihrer Bedürfnisse beizutragen«.⁴⁹ Nach Wenzel richtet sich die Differenziertheit einer Sprache nach den Bedürfnissen eines Lebewesens; weil Tiere über einfachere Bedürfnisse als der Mensch verfügten, sei auch ihre Sprache einfacher: »Die Thiere drücken nur ihre Begierden aus, und ihr Ausdruck ist so einfach, als einfach ihre Begierden sind«⁵⁰.

19. Jh.: natürliche Ableitungen der Sprache

Im 19. Jahrhundert ist es unter Biologen weit verbreitet, den Tieren eine Sprache zuzuerkennen. Intensiv diskutiert wird der Ursprung der menschlichen Sprache, wobei sich grundsätzlich zwei Theorien gegenüberstehen: die Rückführung der sprachlichen Laute auf eine Nachahmung von Geräuschen (*Onomatopoeie-Theorie*) oder ihre Ableitung aus unbewussten Ausrufen (*Interjektions-Theorie*). Häufig liegen diese beiden Erklärungen auch miteinander verbunden vor, so z.B. bei C. Darwin: »I cannot doubt that language owes its origin to the imitation and modification, aided by signs and gestures, of various natural sounds, the voices of other animals, and man's own instinctive cries«⁵¹. Darwin behandelt die Fragen nach der Sprachentstehung und der Sprachfähigkeit der Tiere aber nur am Rande, weil er sich dafür nicht ausreichend kompetent fühlt.⁵²

Im Anschluss an Darwins Evolutionstheorie ist es in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts verbreitet, die Kommunikationsformen der Tiere als *Anpassungen* zu deuten und sie aus ihrer Lebensweise und ihren Bedürfnissen zu erklären. E. Haeckel ist in diesem Sinne der Auffassung, eine Sprache sei v.a. bei sozial lebenden Tieren verbreitet und diene ihnen »notwendig zur Verständigung, zur Mitteilung ihrer Vorstellungen«.⁵³

Von Darwin inspirierte Autoren unternehmen auch den Versuch der Ableitung der Sprache des Menschen aus den tierischen Lauten und betrachten die ursprüngliche Sprache der Tiere als einen Lautausdruck subjektiver Zustände. Die Wurzeln der menschlichen (objektivierenden) Worte liegen nach dieser Theorie

in einem ursprünglichen Gefühlsausdruck, z.B. die Wurzel *ak* (mit der Bedeutung »scharf«) in einem ursprünglichen Schmerzscrei.⁵⁴ G. Jäger, der diese Theorie 1869 – wohl nach Anregung durch F.M. Müller – entwickelt, sieht den Beginn der Sprache mit dem Erscheinen des ersten »Empfindungslauts« gegeben, der nicht allein eine Empfindung ausdrückt, sondern dazu eingesetzt wird, eine entsprechende Empfindung bei einem anderen Organismus auszulösen. Dieser Schritt sei lange vor dem Auftreten der Menschen in der Evolution erfolgt: »Die Sprache war somit längst erfunden, ehe es Menschen gab«.⁵⁵ A. Schleicher geht so weit, die Sprachwissenschaft als Naturwissenschaft etablieren zu wollen, indem er die Sprachen des Menschen als »Naturorganismen« betrachtet, die einer natürlichen Entwicklung, Alterung und einem natürlichen Tod unterliegen.⁵⁶

Müller: Barriere zwischen Mensch und Tier

Entgegen dieser Versuche der Ableitung der menschlichen Sprache aus den natürlichen Empfindungslauten bezieht F.M. Müller 1861 entschiedene Stellung, indem er »Sprache« als dasjenige positioniert, das die Grenze zwischen Mensch und Tier markiert: »the one great barrier between the brute [i.e. the animal] and man is *Language*. Man speaks, and no brute has ever uttered a word. Language is our Rubicon, and no brute will dare to cross it.«⁵⁷ Die Tiere verfügen nach Müller zwar über die Vermögen der Empfindung (»sensation«), der Wahrnehmung (»perception«), der Erinnerung (»memory«), des Willens (»will«) und des Intellekts (»intellect«), aber eben nicht über Sprache.⁵⁸ Denn die Sprache steht nach Müller in engem Zusammenhang mit den spezifisch menschlichen geistigen Vermögen des Denkens und der Rationalität: »our language is really our thought and our thought our language«⁵⁹; oder, in der Formulierung, die Müller als Motto einem seiner Bücher voranstellt: »No Reason Without Language No Language Without Reason«⁶⁰. Sprache beginnt für Müller erst dort, wo die direkte Nachahmung und Interjektion endet und eine abstrakte Benennung von Gegenständen stattfindet. Die Elemente der eigentlichen Sprache sieht Müller in einer Menge von einigen hundert Wurzeln (»roots«), die nicht auf Interjektionen oder Imitationen zurückgehen, sondern auf elementare Akte der Benennung. Der grundlegende Prozess der Sprache, der nur beim Menschen vorliegt und nicht in einem sachlichen oder genealogischen Zusammenhang mit der Kommunikation bei Tieren steht, besteht nach Müller in der Bildung von Begriffen. Die Sprache wird von Müller geradezu mit dem Denken identifiziert (»language [...] is only another name for

Indikation

Intentionaler Einsatz von Zeichen zur Kommunikation, z.B. zum Ausdruck emotionaler Zustände oder Bedürfnisse (alle Lebewesen)

Denotation

Wiedergabe und sinnvoller Einsatz von aufgenommenen Zeichen zur Bezeichnung von einzelnen, individuellen Gegenständen (Kleinkinder sobald sie sprechen können; Tiere mit Nachahmungsvermögen, z.B. Papageien)

Konnotation

Klassifizierende, assoziative und abstrahierende Anwendung eines erlernten Zeichens für Gegenstände, die mit dem ursprünglichen nur eine entfernte Ähnlichkeit aufweisen, z.B. die Ausweitung der Kategorie »Hund« von einem Individuum auf alle Hunde (Kinder mit entwickelterem Sprachvermögen; manche Tiere)

Denomination

Bewusster Einsatz eines Zeichens im Sinne eines abstrakten Namens oder Klassifikators (Kinder ab dem zweiten Lebensjahr; kein Tier)

Prädikation

Propositionale Verwendung von denominativen Zeichen, in der sich ein Zeichen (Konzept) auf ein anderes bezieht

Tab. 134. Stufen der Zeichenverwendung von der indikativen Kommunikation der Tiere zur prädikativen, propositionalen Sprache des Menschen (nach Romanes, G.J. (1888). *Mental Evolution in Man*: 157-162).

reason«⁶¹). Die Begriffe, als Wesen gleichzeitig der Sprache und der Vernunft, seien in einer langen historischen Entwicklung geprägt worden und damit ein kollektives Gut, über das jeder einzelne nicht alleine verfügen könne.

Gefühlssprache versus Gedankensprache

Diese schroffe Ablehnung des Begriffs der Sprache für die Kommunikation der Tiere setzt sich allerdings nicht durch. Seit den 1860er Jahre etablieren sich vielmehr vielfache Versuche der terminologischen Differenzierung, die eine Bestimmung der »Sprache« bei Mensch und Tier auf den Begriff zu bringen versucht. So löst W. Wundt den Begriff der Sprache von der menschlichen Wortsprache und definiert allgemein: »Sprache ist jeder Ausdruck von Gefühlen, Vorstellungen oder Begriffen durch die Bewegung«. ⁶² Wundt differenziert weiter zwischen verschiedenen Arten der Sprache: Er unterscheidet eine »Gefühlssprache«, die dem Ausdruck momentan vorliegender Gefühle diene und den meisten Lebewesen eigen sei, und eine spezifisch menschliche

»Gedankensprache«, die eine Distanzierung von der jeweiligen Situation und inneren Stimmung ermögliche: »das Thier besitzt nur eine Gefühlssprache, der Mensch aber eine Gedankensprache«. ⁶³ Auch einigen Tieren schreibt Wundt »Allgemeinvorstellungen« zu, einem Hund z.B. die allgemeine Vorstellung von einem Stock oder Hut; die Tiere würden dafür aber keine Zeichen entwickeln. Ihnen komme allein eine »Gebärdensprache« zu; diese habe aber allein *demonstrativen*, nicht den für die menschliche Sprache typischen *prädikativen* Charakter: »Eine Gebärdensprache bleibt immer gebunden an gerade gegenwärtige Dinge und kann daher auch nie über die Beziehungen von Einzelvorstellungen hinausgehen«. ⁶⁴

Das Wort *Gedankensprache* erscheint seit Mitte des 18. Jahrhunderts in verschiedenen Kontexten. L.A.V. Gottsched verwendet es 1749 in einer Übersetzung eines Satzes aus T. Hobbes' »Leviathan«: »der allgemeine Gebrauch der Rede ist, daß wir unsere Gedankensprache [»Discursus Mentalis«] in eine Wortsprache, oder die Folge unsrer Gedanken, in eine Folge von Worten verändern«. ⁶⁵ Im späteren 18. Jahrhundert erscheint das Wort v.a. im literarischen Zusammenhang (Swedenborg 1770: »was es für eine Beschaffenheit mit der Sprache derjenigen gehabt habe, die von der ältesten Kirche waren: sie war nämlich nicht vernehmlich (articulata) wie die Wörter-Sprache unserer Zeit, sondern leise, sie geschahe nicht durch das äusserliche, sondern durch das innerliche Athmen, also war es eine Gedanken-Sprache«⁶⁶; Herder 1786: »einer fein-durchdachten, leise-geregelten Hieroglyphik der unsichtbaren Gedankensprache«⁶⁷). Ein eher wissenschaftlicher Gebrauch tritt in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts im Kontext von Diskussionen zur Taubstummheit beim Menschen auf⁶⁸ (englisch als »the language of thought«⁶⁹).

Auch *Gefühlssprache* ist im 18. Jahrhundert entstanden (Anonymus 1781: »Wenn so ein zärtliches Geschöpf nur die Terminologie der Gefühlssprache innehat, nur vom heiligen keuschen Mond, vom Westgelispel, seeleinschleichenden Nachtigalliede [...] zu grimassiren weiß«⁷⁰; Eberhard 1786: »durch ihre erhabene Gefühlssprache weiß sie [die Empfindsamkeit] die wollüstigen Aufwallungen des Temperaments und die gefährlichen Vorspiele des gänzlichen Verlustes der Unschuld so zu veredeln«⁷¹). Zu Beginn des 19. Jahrhunderts wird auch dieser Ausdruck auf die Ausdrucksformen Taubstummer bezogen (Hoffbauer 1809: »Gefühlssprache, in deren Besitz der Taubstumme gesetzt werden kann«⁷²). Die Gefühlssprache gilt zwar vielfach als authentischer und mächtiger als die Wortsprache, aber auch als weni-

ger differenziert (von Nasse 1826: »Es wird [...] die Gefühlssprache sich dadurch von der nachahmenden unterscheiden, daß jene für jede psychische Regung nur einen einzigen Ausdruck haben kann, diese aber für einen Gegenstand ihres Kreises verschiedene, sich einander mehr oder weniger nähernde, was denn jener, ohngeachtet sie einen viel weitem Umfang hat«⁷³). Daneben wird der Gefühlssprache ein Mangel an Rationalität zugewiesen (Jördens 1809: »Ueberschwenglichkeit und Dunkelheit der Gefühlssprache«⁷⁴); sie wird daher der »Poesie« zugeordnet und der Sprache der Wissenschaft entgegengesetzt⁷⁵. Das Wort wird 1853 in Gegensatz zur »Wortsprache« gestellt⁷⁶; 1856 werden unter der »Gefühlssprache« aber auch »die Interjectionen und andere Naturwörter« verstanden⁷⁷.

In der englischsprachigen Tradition ist es v.a. J. Locke, auf den sich viele Autoren beziehen, wenn sie eine Unterscheidung der Sprache der Tiere von der des Menschen diskutieren. Locke schreibt den Tieren zwar durchaus die Fähigkeit zu, einzelne *einfache Ideen* (»simple Ideas«) zu haben; ihnen fehle aber die Fähigkeit, diese zu *komplexen Ideen* (»complex Ideas«) zusammenzuführen (»compound«).⁷⁸ Dazu mangle es den Tieren an der Fähigkeit der Abstraktion, so dass das Haben von allgemeinen Ideen den Menschen vom Tier unterscheide: »the power of Abstracting is not at all in them [i.e. in the animals...]; the having of general Ideas, is that which puts a perfect distinction betwixt Man and Brutes«.⁷⁹

In ähnlicher Absicht wendet G.J. Romanes in den 1880er Jahren den Ausdruck »Sprache« auf Kommunikationsformen bei Tieren an und stellt die menschliche Sprache in Kontinuität mit diesen Sprachformen.⁸⁰ Ein Hund ist nach Romanes zwar zur Bildung von Ideen (»ideas«) in der Lage, insofern er Gegenstände wiedererkennt, klassifiziert und unterscheidet (z.B. einen Menschen von einer Katze) – diese blieben aber im Wesentlichen auf der Ebene von verallgemeinerten Wahrnehmungsinhalten oder Erinnerungen (»blended memories of particular percepts«).⁸¹ Terminologisch unterscheidet Romanes zwischen einer einfachen, auf einzelne Gegenstände gerichteten Vorstellung (»Particular Idea«), einer zusammengesetzten Idee (»Complex Idea«) und einer allgemeinen, abstrakten Vorstellung (»General Idea«, »Concept«, »Notion«).⁸² Diesen drei Formen der Vorstellung ordnet Romanes drei Begriffe zu: Ein *Perzept* (»percept«) liegt bei einfachen sinnlichen Eindrücken (oder deren Erinnerung) vor; ein *Rezept* (»recept«) ergibt sich aus der vorsprachlichen Wiedererkennung von zuvor erkannten Dingen; ein *Konzept* (»concept«) schließlich ist das Ergebnis einer sprach-

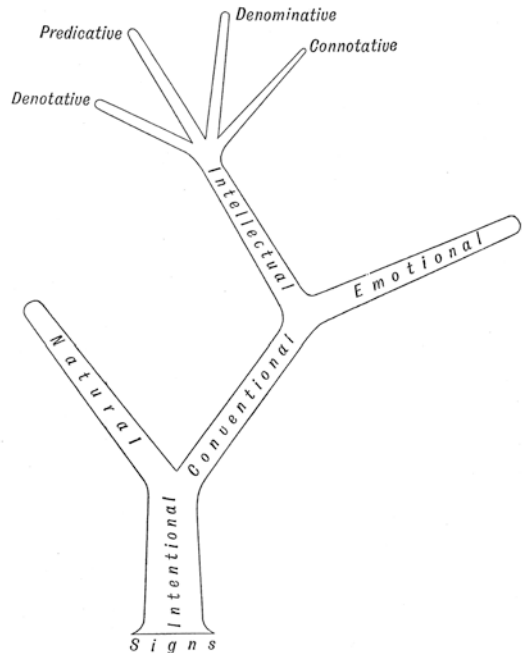


Abb. 133. Ein Baum zur Klassifizierung von Arten der Zeichenverwendung (aus Romanes, G.J. (1888). *Mental Evolution in Man*: 89).

lichen und abstrakten Benennung eines Dings.⁸³ Gemäß dieser Unterscheidung können bereits auf der Ebene der Rezepte mittels der Einordnung und Klassifikation von Dingen Schlüsse vorliegen (»practical inferences« oder »receptual judgements«⁸⁴). Auf dieser Ebene bewegt sich nach Romanes die Intelligenz der Tiere. Bei den komplexeren gedanklichen Operationen unterscheidet er zwischen **vorbegrifflichen Urteilen** (»pre-conceptual judgements«⁸⁵), die sich bei Kindern (nicht bei Tieren) unbewusst und ohne Denken vollziehen, und **begrifflichen Urteilen**, in denen ein Wissen vom Urteilen, also eine sich selbst bewusste Einstellung vorliegt. Die Vernachlässigung dieser Unterscheidungen bildet für Romanes das Versäumnis in Müllers starker Absetzung der Menschensprache von der Kommunikation der Tiere: Wenn auch die Tiere keine echte begriffliche Benennung (»denomination«) vollziehen würden, so verfügten sie doch über Mittel des Verweisens (»indication«), der Bezeichnung (»denotation«) und der Assoziation (»receptual connotation«) – und diese Vermögen würden die Brückensteine über den Rubikon des Geistes (»the psychological stepping stones across that »Rubicon of Mind«) bilden (vgl. Tab. 134).⁸⁶

»Communication between animals involves the giving off by one individual of some chemical or physical signal, that, on being received by another, influences its behaviour« (Frings & Frings 1964, 3).

»[C]ommunication among animals involves the transmission of information or some other commodity from one participant to another. That is, it is thought that something is literally made common to both signaler and recipients that would otherwise remain the private possession of the signaler. This idea is closely associated with the notion that communication occurs only when an animal, the signaler, performs some sort of action and by this action generates the signal whose reception by others comprises the information transmission« (Bastian 1968, 577).

»[C]ommunication, *sensu strictu*, necessitates the existence of a code shared between two or more individuals [...] whose use is mutually beneficial to its possessors, i.e. increases fitness« (Klopfer & Hatch 1968, 32).

»Communication is the phenomenon of one organism producing a signal that, when responded to by another organism, confers some advantage (or the statistical probability of it) to the signaler or his group« (Burghardt 1970, 16).

»Biological communication is the action on the part of one organism (or cell) that alters the probability pattern of behavior in another organism (or cell) in a fashion adaptive to either one or both of the participants« (Wilson 1975, 176).

»[T]he behavior of communicating [...] is behavior that enables the sharing of information between interacting individuals as they respond to each other« (Smith 1977, 2).

»[C]ommunication is said to occur when an animal, the actor, does something which appears to be the result of selection to influence the sense organs of another animal, the reactor, so that the reactor's behavior changes to the benefit of the actor« (Dawkins & Krebs 1978, 283).

»[T]he transmission of information from one animal to another« (Green & Marler 1979, 73).

»[W]e define communication as the transmission of a signal or signals between two or more organisms where selection has favoured both the production and reception of the signal(s)« (Lewis & Gower 1980, 2).

»[T]he process in which actors use specially designed [i.e. designed by natural selection] signals or displays to modify the behaviour of reactors« (Krebs & Davies 1981/93, 349).

»[Carrying] informational content, which can be manipulated by the sender and differentially acted on by the perceiver« (Hauser 1996, 6).

»Communication: The completion of corresponding signals and responses« (Scott-Phillips 2008, 388).

Wissenschaft der Tierstimmen

Als Begründer der wissenschaftlichen Erforschung der Tierstimmen gilt H. Landois, der seit den 1860er Jahren Untersuchungen über die Lauterzeugung bei wirbellosen Tieren vornimmt.⁸⁷ Landois schließt aus anatomischen Befunden auch bereits, dass einige Tiere Laute erzeugen, die für das menschliche Ohr nicht wahrnehmbar sind. E. Wasmann und A. Forel führen Ende des 19. Jahrhunderts detaillierte Untersuchungen zum Erkennen von Artgenossen bei Insekten, v.a. Ameisen, durch.⁸⁸

20. Jh.: Vielfalt der Definitionen

Im 20. Jahrhundert wird der Begriff der Kommunikation viel verwendet, aber in sehr verschiedener Weise definiert (vgl. Tab. 135).⁸⁹ J.P. Scott sieht es 1968 als grundlegend für Kommunikation an, dass ein Reiz von einem Organismus ausgesandt wird und ein anderer darauf reagiert (»In the most general sense, communication includes any stimulus arising from one animal and eliciting a response in another«).⁹⁰ Eingeschlossen ist in dieser Definition aber auch die Reaktion eines Räubers auf den Anblick seiner Beute – ein Verhältnis, das normalerweise nicht als Kommunikation gilt. Zum Ausschluss solcher Fälle könnte auf funktionaler Grundlage »Kommunikation« definiert werden als ein Verhalten (oder morphologisches Merkmal) eines Organismus, das im Hinblick auf die Verhaltensänderung eines anderen Organismus funktional ist (d.h. dafür selektiert wurde). Kommunikation wäre demnach also z.B. der Warnruf einer Amsel, die einen Feind bemerkt hat und dies anderen Vögeln (insbesondere Verwandten) mitteilt, nicht aber ihre Flucht in das Gebüsch, die von anderen Vögeln wahrgenommen wird. Eine verbreitete Definition schränkt die Kommunikation auf innerartliche Informationsübermittlung ein (»behavior involving the apperception by a receiver of (and its response to) exteroceptive stimuli emitted by a conspecific sender«).⁹¹ Gegen eine solche Definition spricht allerdings, dass der Signalaustausch zwischen Individuen verschiedener Arten hinsichtlich Struktur und Selektionsbedingungen häufig sehr ähnlich ist wie der innerartliche (z.B. bei Warnrufen), so dass eine Festlegung des Kommunikationsbegriffs auf innerartliche Interaktion wenig Sinn macht. Ein anderer Vorschlag besteht darin, jede Kommunikation an das Vorliegen einer wechselseitig vorteilhaften (reziproken) Interaktion zu binden.⁹² Ähnlich ist die Definition E.O. Wilsons von 1975, der zufolge Kommunikation eine Verhaltensänderung eines Organismus als Reaktion auf das Verhalten eines anderen ist, und bei der das Verhalten bei mindestens einem der beiden

Tab. 135. Definitionen des Kommunikationsbegriffs.

Partner eine Anpassung darstellt (vgl. Tab. 135). Diese Definition ist allerdings wiederum so weit, dass sie Räuber-Beute-Beziehungen einschließt.

Einige Autoren verstehen auch eine einseitige Informationsübertragung als eine Form der »Kommunikation«. Für die Qualifizierung eines morphologischen Merkmals oder einer Verhaltensweise als ein Mittel der Kommunikation gilt vielfach die Seite des Senders als entscheidend. G.M. Burghard ist daher 1970 der Auffassung, das ausschlaggebende Kriterium für das Vorliegen von Kommunikation liege in einer Form der Absicht (»intent«) auf Seiten des Senders.⁹³ Als Definition bietet er an, die Kommunikation zu bestimmen als das Phänomen der Erzeugung eines Signals durch einen Organismus, dessen Beantwortung durch einen anderen Organismus, dem Sender, einen Vorteil verschafft (vgl. Tab. 135). Ausgeschlossen sind damit Räuber-Beute-Beziehungen. Häufig sind es spezialisierte Strukturen auf Seiten des Senders (und auch des Empfängers), die der Übertragung (und dem Empfang) der Signale dienen.⁹⁴

Es spricht allerdings viel dafür, die Kommunikation als eine Interaktion zu bestimmen, in der sowohl Sender als auch Empfänger für den Akt der Nachrichtenübertragung selektiert sind. Denn Kommunikation ist (im Gegensatz zum Signalisieren; s.u.) ein zweiseitiger Vorgang, und was als Kommunikation gewertet wird, hängt wesentlich auch von der Empfängerseite ab.⁹⁵

Im Unterschied zu direkten physischen Auseinandersetzungen (z.B. im Kampf) liegt in der Kommunikation immer eine (neuro-)physiologisch vermittelte Verarbeitung eines Signals auf Seiten des Empfängers vor: Einem Menschen zu sagen, er solle von einer Brücke springen, ist Kommunikation; ihn herunterzustößen dagegen nicht.⁹⁶ Auf der Senderseite muss diese physiologische Verarbeitung nicht vorliegen, weil sonst viele morphologischen Strukturen wie Warnfarben oder Lockmittel nicht als Mittel der Kommunikation beschrieben werden könnten.

Das Kriterium der physiologischen Verarbeitung auf Empfängerseite für das Vorliegen von Kommunikation kann auch so beschrieben werden, dass der Kommunikation eine besondere *Wirkökonomie* (»economy of effort«) zugeschrieben wird: J.B.S. Haldane macht die Grenze zwischen Kommunikation und anderen Formen der Interaktion 1955 daran fest, dass bei ersterer Signale beteiligt sind, die für den Sender einen geringen Energieaufwand bedeuten, die Reaktion darauf durch den Empfänger aber einen erheblichen: »the signal usually involves little expenditure of energy by X [the sender], and has a large positive or negative effect on Y's [the receiver's]

»[B]ehavioural, physiological, or morphological characteristics fashioned or maintained by natural selection because they convey information to other organisms« (Otte 1974, 385).

»[A]ny behavior that conveys information from one individual to another, regardless of whether it serves other functions as well« (Wilson 1975, 183).

»[E]xternally visible features of animals [...] – »designed by natural selection« – to influence the behaviour of other animals, [...] a means by which one animal (the »actor«) exploits another animal's (the »reactor's«) muscle power« (Krebs & Dawkins 1984, 380f.).

»[A] signal is a trait that is selected to manipulate an addressee [...] to the advantage of the sender of this signal« (Markl 1985, 165).

»[T]raits whose effect on their bearer's F-component [i.e. basic fitness] is non-positive, and whose positive specific effect on their bearer's (signaler's) fitness stems from the fact that they change information held by other individuals (recipients). The recipient's changed information eventually results in corresponding change in their behavior« (Hasson 1994, 225).

»[A]ction or structure that increases the fitness of an individual by altering the behaviour of other organisms detecting it, and that has characteristics that have evolved because they have that effect« (Maynard Smith & Harper 1995, 306f.).

»[C]haracters that evolve because they change the recipients' knowledge, hence, their behavior« (Hasson 2000, 449).

»We define a »signal« as any act or structure which alters the behaviour of other organisms, which evolved because of that effect, and which is effective because the receiver's response has evolved« (Maynard Smith & Harper 2003, 3).

»Signal: Any act or structure that (i) affects the behaviour of other organisms; (ii) evolved because of those effects; and (iii) which is effective because the effect (the response) has evolved to be affected by the act or structure« (Scott-Phillips 2008, 388).

»Animal signaling is [...] the use of specialized, species-typical morphology or behavior to influence the current or future behavior of another individual« (Owren, Rendall & Ryan (2010, 771).

Tab. 136. Definitionen des Signalbegriffs.

energy expenditure«⁹⁷. Die wesentliche Energie für die Ausführung des Verhaltens eines Kommunikationsempfängers stammt also von diesem selbst, und nicht von dem Sender oder dem Signal.⁹⁸ Darüberhinaus gilt es als ein weiteres Kriterium für das Vorlie-

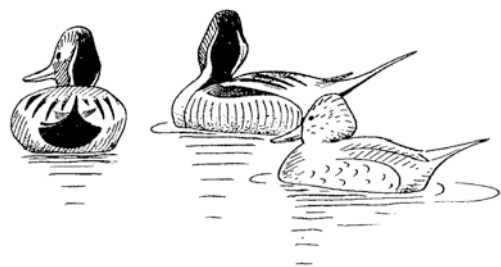


Abb. 234. Das »Hinterkopfbzudrehen« des Spießentenerpels bei der Balz vor dem Weibchen. Die kontrastreiche Färbung wirkt in diesem Kontext als Signal, weil sie (1) entstanden ist, um das Verhalten eines Adressaten (eines Weibchens) zu verändern, und (2) ihre Wirksamkeit eine Konsequenz der Evolution der Reaktion auf den Reiz seitens des Empfängers darstellt (nach Lorenz 1941; aus Tinbergen, N. (1948). *Social releasers and the experimental method required for their study*. *Wilson Bull.* 60, 6-52: 26).

gen einer Kommunikation, dass das Signal ein in der Vergangenheit selektiertes Merkmal darstellt; Kommunikationssignale sind also *speziell evolviert* (»specially evolved«).⁹⁹ Eine Definition in diesem Sinne geben R. Dawkins und J.R. Krebs 1978 (vgl. Tab. 135).¹⁰⁰ Diese besondere Selektionsvergangenheit von Signalen wird auch daran deutlich, dass sie häufig auffällig sind und die Fitness eines Organismus in anderer Hinsicht gefährden, z.B. bunte Farben als auffällige Reize nicht nur für Artgenossen, sondern auch für Feinde, für die sie aber nicht als Signale im engeren Sinne zu verstehen sind.

Seit den 1960er Jahren wird die Kommunikation unter Tieren häufig im Rahmen von spieltheoretischen Modellen der Interaktion behandelt. Nach diesen Modellen kann die Kommunikation beschrieben

		Bezugsgegenstand	
		Selbstreport	Fremdreport
Grund der Zuverlässigkeit	Minimales Signal	Kontaktrufe	Alarmrufe
	Kostenaddiertes Signal	Vogelgesang	Kommunikation unter Zellen
	Index	Körpergröße (Rivalenkampf)	

Tab. 137. Zwei unabhängig voneinander stehende Klassifikationen von Signalen. In den Mittelfeldern Beispiele (nach Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (1995). *Animal signals: models and terminology*. *J. theor. Biol.* 177, 305-311: 309).

werden als der Versuch eines Senders, das Verhalten des Empfängers zu seinem Vorteil zu verändern (zu »manipulieren«).

Der Signalbegriff

Seit den 1970er Jahren erfolgt die Analyse der Kommunikation zwischen Organismen zunehmend mittels des Vokabulars der Semiotik. Eine Klärung erfahren dabei die grundlegenden Begriffe der Kommunikation, z.B. der des **Signals** (frz. »signal«; mittellat. (13. Jh.) »signale«: »bestimmt, ein Zeichen zu geben«). Auch wenn dieser Begriff in der Ethologie viel verwendet wird, ist seine genaue Bedeutung nicht klar. Nach der Definition von J.R. Krebs und R. Dawkins (1984) ist ein Signal ein Verhalten oder eine Struktur, die die Fitness eines Organismus erhöht, indem sie das Verhalten eines anderen Organismus verändert (»exploiting other animals as tools«) (vgl. Tab. 136).¹⁰¹ O. Hasson ergänzt diese Definition 1994 durch die zusätzliche Forderung, dass ein Signal die Fitness seines Senders in anderen Kontexten als dem der Kommunikation absenkt (vgl. Tab. 136).¹⁰² Durch diese Ergänzung wird z.B. die Fähigkeit eines Beutetieres, schnell laufen zu können, die zweifellos das Verhalten eines Räubers verändert, und damit nach der Definition von Krebs und Dawkins als Signal zu werten ist, nicht als Signal gefasst. Krebs und N.B. Davies fordern später in ähnlicher Absicht als zusätzliche Bedingung für die Auszeichnung von etwas als Kommunikation, dass es durch Selektion für diese Funktion gestaltet worden sei (»designed by natural selection for effective communication«; »specially designed«; vgl. Tab. 136).¹⁰³ J. Maynard Smith und D.G.C. Harper grenzen den Begriff des Signals 1995 analog dazu ein, wenn sie ihn definieren als fitnesssteigerndes Verhalten oder Strukturmerkmal eines Organismus, das das Verhalten anderer Organismen verändert und aufgrund dieser Wirkung selektiert wurde (vgl. Tab. 136). Diese Definition ist noch so weit, dass z.B. auch die Tarnfärbung vieler Tiere und alle Fälle von ↑Mimikry ein Signal beinhalten. Um diese Formen auszuschließen, schlagen die Autoren 2003 eine veränderte Definition des Signalbegriffs vor, die die zusätzliche Bedingung enthält, dass auch die Antwort des Empfängers ein Ergebnis der Evolution ist. Schließlich kann diese Definition noch insofern verbessert werden, als nicht allein eine Evolution der Empfängerstrukturen, sondern eine Evolution für eben den Akt der Kommunikation gefordert wird (Scott-Phillips 2008; vgl. Tab. 136).¹⁰⁴ Hasson schlägt 2000 eine ähnliche Modifikation seiner älteren Definition vor: Um solche Strukturen, die eine Verhaltensreaktion seitens des Signalempfängers

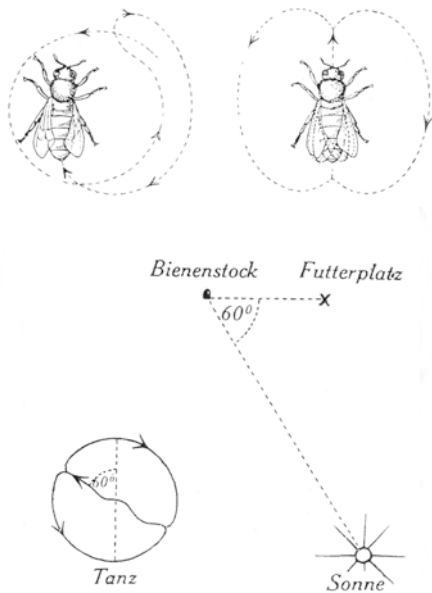


Abb. 236. Die Kommunikation der Honigbiene über Futterplätze. Oben links der »Rundtanz« zur Mitteilung über nahe gelegene Futterplätze; rechts daneben der »Schwänzeltanz«, der über entfernter gelegene Nahrungsquellen informiert. Der Schwänzeltanz wird auf vertikal stehenden Waben ausgeführt und besteht in dem Ablaufen einer geraden Strecke, auf der die Arbeiterin ihren ganzen Körper in schnelle rhythmische Schwingungen versetzt, und einer abwechselnd links und rechts durchlaufenen halbkreisförmigen Strecke, die die Tänzerin wieder an ihren Ausgangspunkt zurückführt. Der Tanz macht auf das Vorhandensein einer Futterquelle aufmerksam und vermittelt Informationen über deren Ergiebigkeit (durch die Tanzintensität), Entfernung (durch das Tanztempo) und Richtung (durch den Winkel zwischen der gerade durchlaufenen Strecke zur Schwerkraft) (vgl. die Grafik unten) (aus Frisch, K. von (1948). *Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienenprache* Naturwiss. 35, 12-23, 38-43: 13; 16).

unreceived – signalling«¹⁰⁷). Und auch Täuschung wäre damit nicht eigentlich eine Form der Kommunikation – »Kommunikation der Täuschung« (Berz 2008)¹⁰⁸ wäre also ein begrifflicher Widerspruch in sich –, weil in der Täuschung die für Kommunikation essenzielle Wechselseitigkeit des Nutzens definitionsgemäß fehlt.

Zur Klassifikation von Signalen in der Biologie schlagen Maynard Smith und Harper eine doppelte Einteilung vor: Die Signale werden einerseits danach gegliedert, ob sie Informationen über den Sender (»Selbstreport«) oder andere Gegenstände (»Fremdreport«) enthalten, und andererseits danach, ob sie neben den Kosten der Übermittlung keine zu-

sätzlichen Kosten verursachen (»minimale Signale«) oder weitere Kosten bedingen, die entweder aufgrund ihres vergangenen Erfolgs eingesetzt werden (»Kosten-addiertes Signal«) oder mit physikalischen Eigenschaften des Senders verbunden sind (»Index«) (vgl. die Beispiele in Tab. 137).

Signale, Marker und Nötigung

Gemäß der verbreiteten Definition stellen Signale Zeichen dar, deren Vorhandensein sowohl dem Sender als auch dem Empfänger einen (durch Selektion in der Vergangenheit entstandenen) Nutzen verschaffen (auch wenn es, im Gegensatz zur Kommunikation, nicht zur Definition des Signals gehört, dass es erfolgreich wahrgenommen wird; s.o.). Durch diese doppelseitige, symmetrische Anpassung sind Signale von Strukturen unterschieden, die nur für die eine der beiden Seiten einen (selektierten) Vorteil darstellen (vgl. Tab. 138).

Von einseitigem Nutzen für den Empfänger sind viele Merkmale, die in jeweils anderen Kontexten als einer vorliegenden Interaktion selektiert wurden. Sie können zusammengefasst als *Marker* (»cues«) bezeichnet werden. Beispiele hierfür sind die auffällige Färbung vieler Vögel, die hinsichtlich des Verhältnisses zu ihren Fressfeinden nur für diese von Nutzen ist, oder die Größe und Gestalt eines Raubtiers, die für ein Beutetier Informationen übermittelt, ob dieses für es gefährlich ist und insofern nur für letzteres einen Mitteilungsgewinn bringt. In dem zuletzt genannten Kontext untersucht K. Lorenz 1939 Marker experimentell: Er führt Vögeln verschieden geformte Silhouetten vor und stellt dabei eine starke Reaktion auf solche Formen fest, die Greifvögeln ähneln (vgl. Abb. 235). Lorenz spricht in diesem Zusammenhang von einer *Komplexqualität*¹⁰⁹ und *Gestalt*, die als »angeborenes Schema« wirksam werden¹¹⁰. Maynard Smith und Harper definieren einen Marker (»cue«) 2003 allgemein als eine Eigenschaft, die einem Tier dazu dienen kann, sein zukünftiges Verhalten zu leiten (»any feature of the world, animate or inanimate, that can be used by an animal as a guide to future action«).¹¹¹ Im Gegensatz zu Signalen gelten Marker als solche Eigenschaften eines Organismus, die nicht nur in bestimmten Kontexten aktualisiert werden, sondern stets wahrnehmbar sind (Scott-Phillips 2008: »cues are always on« while signals are switched between »off« and »on«¹¹²).

Umgekehrt existieren Strukturen, die lediglich für den Sender einen Nutzen bringen, für den Empfänger aber nicht. Etabliert hat sich für diese Kategorie die Bezeichnung *Zwang* oder *Nötigung* (»coercion«), weil der Sender mittels seiner Nachricht ein

bestimmtes Verhalten des Empfängers erzwingt. Ein einfaches Beispiel für eine Nötigung ist die Tarnfärbung vieler Tiere: ein Merkmal, das durch Selektion auf Seiten des Senders entstanden ist, weil es diesem einen Nutzen verschafft – für den Empfänger dieses Merkmals (den potenziellen Fressfeind) aber offensichtlich einen Nachteil bringt.

Die »Sprache« der Bienen

Dass eine differenzierte Mitteilung »über ganz konkrete Dinge« (Büchner 1855)¹¹³ auch bei relativ niedrig organisierten Tieren vorliegen kann, hat seit alters her die Kommunikation der Bienen über die Lage von Futterplätzen belegt. Bereits Aristoteles berichtet, dass den ausgeflogenen Bienen, nachdem sie von einer Futterquelle in den Stock zurückgekehrt sind, andere Stockgenossen folgen.¹¹⁴ C. Butler beschreibt 1609 das Verhalten der Bienen auf den Waben des Stocks als eine Art Tanz.¹¹⁵ Ende des 18. Jahrhunderts spricht T. Wildman von einem gegenseitigen »Verstehen« der Bienen.¹¹⁶ Wenig später vermutet M.J.E. Spitzner, dass eine heimgekehrte Biene durch den an ihr haftenden Honiggeruch ihre Artgenossen mobilisiert. Er schreibt: »Wenn eine Biene irgendwo vielen Honigvorrath angetroffen hat, macht sie solches nach ihrer Heimkunft den andern auf eine sonderbare Art bekannt. Sie wälzt sich voller Freuden auf denen im Korb befindlichen im Kreise herum, von oben hinunter und von unten hinauf, damit sie ohne Zweifel den an ihr befindlichen Honiggeruch vermerken sollen; denn sie folgen bald derselben in Mengen nach, wenn sie wieder ausgehet.«¹¹⁷ N. Unhoch beschreibt das Verhalten der von einer Futterquelle zurückgekehrten Bienen 1823 als »einen gewissen Tanz«.¹¹⁸ Diese Tänze der Bienen sind bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts allgemein bekannt und werden von verschiedenen Autoren mit einer Verständigung und Informationsübertragung in Verbindung gebracht, ohne dass der genaue Mechanismus bekannt wird.¹¹⁹ M. Maeterlinck unterscheidet 1901 als erster klar zwischen einem geruchsgeleiteten Suchverhalten und einer »verbalen oder magnetischen Kommunikation«, wie er sie nennt.¹²⁰ Er kann in seinen Versuchen jedoch keinen Nachweis einer solchen

Kommunikation erbringen. Die Hypothese einer geruchsgeleiteten Nahrungssuche der Bienen findet durch diese und andere Untersuchungen daher viele Anhänger.¹²¹ Erst J. Françon bringt mit seinen Ergebnissen die Debatte um eine Kommunikation der Bienen erneut in Gang: Françon beobachtet, dass die Neuankömmlinge an einer Weidestelle diese nicht im Gefolge einer anderen Biene ansteuern, sondern selbständig finden und postuliert daher eine Informationsübermittlung.¹²²

Bereits in den 1920er Jahren wird der Bientanz von K. von Frisch¹²³ und von W. Park¹²⁴ als *Sprache* beschrieben¹²⁵; von Frisch spricht allerdings meist in Anführungszeichen von der »Sprache« der Bienen¹²⁶. Die genauen Bedeutungen der Elemente des Bientanzes werden erst durch spätere Analysen deutlich und 1946 durch von Frisch veröffentlicht.¹²⁷ Nach von Frischs ursprünglicher Ansicht markieren die zwei Tanzformen der Bienen – der Tanz in Kreisform und der Tanz in Achterform, oder der *Rundtanz* und der *Schwänzeltanz*, wie es später heißt – die Verschiedenartigkeit der Nahrung: der Kreistanz Blütenhonig und der Achtertanz Blütenstaub.¹²⁸ Die späteren Untersuchungen schränken diese Deutung ein und machen – in von Frischs Interpretation – deutlich, dass über den Schwänzeltanz nicht die stoffliche Qualität der Nahrung, sondern ihre genaue Lage übermittelt wird, nämlich die Richtung und Entfernung der Futterquelle (vgl. Abb. 236).

Der empirische Befund der Objektivität des Informationsgehalts und der Ansätze zu einer echten Symbolik in der Kommunikation der Bienen löst in den 1950er Jahren eine bis in die Gegenwart anhaltende

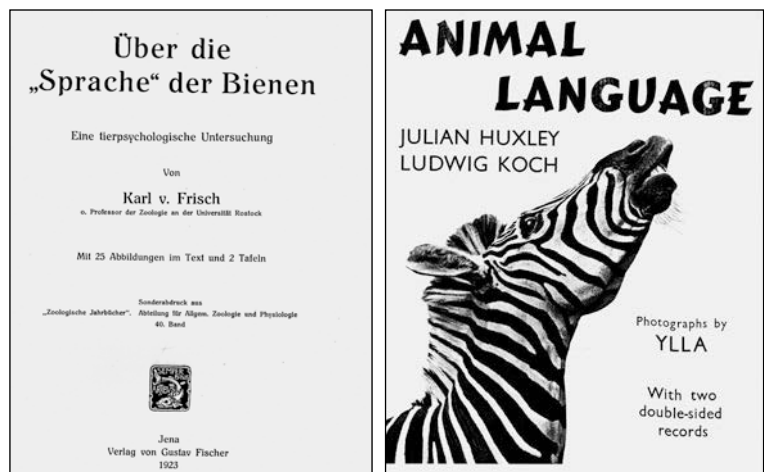


Abb. 237. Von der »Sprache« der Bienen zur Tiersprache: ein Weg der Sprache von der uneigentlichen zur eigentlichen Redeweise zwischen 1923 und 1938.

Debatte über die Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Kommunikation der Tiere und der Sprache des Menschen aus.¹²⁹ Auch von Frischs empirische Befunde über die Kommunikationsleistungen der Bienen werden in diesem Zusammenhang bezweifelt.¹³⁰ Wiederholungen der Versuche von Frischs legen nahe, dass der Geruch eine mindestens ebenso wichtige Rolle bei der Futtersuche der Bienen spielt wie die über den »Tanz« vermittelten Informationen.¹³¹ Erschwert wird die Analyse der Orientierung der Bienen durch die offenbar vorliegende gleichzeitige Verwendung von Geruch und sprachähnlicher Kommunikation; der Nachweis der Geruchsorientierung – und die »Verführbarkeit« der Bienen durch einen aktuell wahrgenommenen Geruch – schließt daher ihre Kommunikation über echte Zeichen nicht aus.¹³² Dass eine Kommunikation nach dem Modell von Frischs tatsächlich vorkommt, belegt der Einsatz eines mechanischen Modells einer tanzenden Biene, über das andere Bienen rekrutiert werden können.¹³³

Die gegenwärtig vorherrschende Meinung beurteilt die durch die Tänze der Bienen erfolgende Kommunikation nicht als Sprache. Von einer Sprache unterschieden ist der Tanz der Honigbiene durch mehrere Punkte: (1) Die Signale, die in der Bienenkommunikation übermittelt werden, zeigen eine kontinuierliche Variation und bilden damit keine diskreten Einheiten, wie sie für die Sprache des Menschen kennzeichnend sind. (2) Es besteht kein arbiträrer Zusammenhang zwischen den verwendeten Zeichen und deren Bedeutung, sondern vielmehr eine Kovarianz von Zuständen, z.B. der Tanzintensität mit der Entfernung der Futterquelle. (3) Die Grammatik der Zeichenverwendung im Tanz hat eine sehr eingeschränkte Syntax, Negationen z.B. sind ausgeschlossen. (4) Die Elemente des Tanzes werden nicht individuell variiert und kreativ neu zusammengesetzt, sondern folgen einem starren Muster. (5) Die Kommunikation kann auch ohne Intentionalität und Bewusstsein vorgestellt werden und erfolgreich verlaufen.¹³⁴

Terminologische Auseinandersetzungen

Über die Frage, ob die Kommunikation der Tiere nur im metaphorischen Sinne als »Sprache« bezeichnet werden kann und der Ausdruck daher in Führungszeichen zu setzen oder gar nicht zu verwenden ist, entbrennt in den 1940er und 1950er Jahren ein Streit. G. Révész vertritt eine radikal ablehnende Haltung, nach der kein Tier über eine Sprache verfügt, weil diese an die Vermögen des Denkens, der Abstraktion, der Begriffs- und Analogiebildung gebunden sei und diese keinem Tier zukommen würden.¹³⁵ Statt einer

Sprache will Révész den Tieren lediglich eine Kommunikation und einigen von ihnen, so den Bienen in ihrer »kollektiven Arbeitsweise«, eine »Verständigungsform«¹³⁶ zuerkennen. Für das Vorliegen einer Sprache fehle »ein eindeutiger Verband zwischen Ausdruck und Bedeutung«¹³⁷ und die für die menschliche Sprache charakteristische Geschichtlichkeit.

Gegen diese Ansicht wendet K. von Frisch 1953 ein, jeder Bewegung einer Biene in ihrem »Tanz« komme eine bestimmte Bedeutung zu; auch eine geschichtliche Entwicklung der Bienen»sprache« müsse angenommen werden und sei nur nicht bekannt. Er hält daher an der Rede von der »Sprache« der Bienen fest, wenn auch in Führungszeichen.¹³⁸ Der Unterschied zwischen der »Sprache« der Bienen und der Sprache des Menschen wird also auch von von Frisch gesehen und nur anders sprachlich wiedergegeben. Diese Auseinandersetzung wird später als »Gänsehäkenstreit«¹³⁹ bekannt.

Von Frisch folgend wird die Differenz zwischen der Sprache des Menschen und der Kommunikation der Tiere von Biologen häufig anerkannt, aber trotzdem auf die Führungszeichen verzichtet, weil der große Unterschied sowieso jedem klar sei, wie H. Hediger meint.¹⁴⁰ O. Koehler argumentiert dagegen 1954, die Definition des Begriffs »Sprache« als isoliertes Phänomen, das nur dem Menschen zukomme, sei nicht sinnvoll, weil damit jede entwicklungsgeschichtliche Perspektive unmöglich gemacht werde. Es sei ein »Mißbrauch der Sprache, den Endzustand einer Entwicklung so starr zu definieren, daß sich daraus deduzieren läßt, es habe keine Entwicklung stattgefunden«.¹⁴¹ Koehler ist vielmehr der Auffassung, man finde »vorsprachliche Grundvermögen als gemeinsamen Besitz von Tier und Mensch«.¹⁴² Insofern sie Gegenstände wiedererkennen und über ein Diskriminierungsvermögen verfügen, spricht Koehler manchen nichtmenschlichen Wirbeltieren auch die Fähigkeit zur Bildung »sensorischer Begriffe« und »sensorischer Urteile«¹⁴³ oder ein nichtbegriffliches »unbenanntes Denken«¹⁴⁴ zu. Obwohl er aber »Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren« anerkennt, grenzt Koehler die Kommunikation der Tiere doch von der Sprache des Menschen ab: »In Worten spricht nur der Mensch. Seine Wortsprache unterscheidet ihn von allen Tieren«¹⁴⁵ (!Intelligenz).

Diese Auffassung ist unter den Hauptvertretern der Vergleichenden Verhaltensforschung in der Mitte des 20. Jahrhunderts die gängige Meinung. K. Lorenz nimmt 1949 für sich zwar in Anspruch, wie der König Salomo »mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen« »reden« zu können, schränkt aber ein: »Eine

Sprache im eigentlichen Sinne des Wortes jedoch haben die Tiere nicht.¹⁴⁶ Er schreibt ihnen lediglich einen angeborenen »Signalkodex von Ausdrucksbewegungen und -lauten« zu und ist der Meinung, die »Worte« ihrer »Sprache« bestünden nur in »Interjektionen«.

Kommunikation versus Sprache

In der Kommunikation der Tiere wird also meist lediglich eine Vorform der echten Sprache gesehen. Zu diskutieren bleibt dabei aber, ob die Formen der Kommunikation der Tiere sich überhaupt auf dem Weg zu einer Sprache im eigentlichen Sinne befinden. Denn die Kommunikation bildet sicher nur eine unter vielen Funktionen der Sprache; sie steht neben der situationsunabhängigen Benennung, Abstraktion und Reflexion. Bereits Platon, der die Sprache allgemein als ein Werkzeug auffasst, unterscheidet eine Funktion der Sprache für die Mitteilung und die gegenseitige Belehrung von einer solchen für die Unterscheidung und das Benennen.¹⁴⁷ Novalis differenziert am Ende des 18. Jahrhunderts in diesem Sinne zwischen der Sprache als *Mitteilungskunst* und als *Besinnungskunst*.¹⁴⁸ Und für L. Oken ist die Sprache 1811 das wesentliche Mittel der Selbstobjektivierung und der Schöpfung der kulturellen Welt; durch sie lerne sich der Mensch selber kennen und gelange zu einem Selbstbewusstsein (»Vor der Sprache entsteht kein Selbstbewußtsein«¹⁴⁹; »Mit der Sprache schafft sich der Mensch seine Welt. Ohne Sprache gibt es keine. Für die Affen gibt es keine Welt, sondern nur Baumfrüchte, Weiblein und Männlein. [...] Durch die Sprache lernt er sich kennen; durch sie wird er ein selbstständiges Wesen, das Gott gleich ist, weil es selbst Welten schafft, und sich selbst erkennt – spricht«.¹⁵⁰ Die Kommunikation der Tiere kann somit nicht als Vorstufe, sondern gerade als *Gegenbegriff* der menschlichen Sprache interpretiert werden. Der Vergleich wirkt methodisch im Sinne einer »Kontrasterhellung«, wie es F. Kainz 1958 formuliert: »Gibt es doch nicht nur eine Erhellung durch Ähnlichkeit, sondern auch durch wesensmäßige Andersartigkeit«.¹⁵¹

Andere Autoren halten daher an einer scharfen Grenze fest und verstehen die Tierkommunikation nicht als Vorstufe zur Sprache. W. Köhler schreibt den Tieren allenfalls eine Sprache zu, die subjektive Zustände und Strebungen zum Ausdruck bringt, nicht aber eine solche, die die Bezeichnung eines Gegenstandes ermöglicht.¹⁵² Die philosophische Tradition hat immer wieder auf die Tragweite des Begriffs der Sprache verwiesen und den Tieren zumindest die typisch menschliche »propositionale Sprache«

abgesprochen. Diese Sprache im eigentlichen Sinn entfaltet sich in Aussagen und Aussagensystemen. E. Cassirer urteilt im Anschluss an Köhler 1944 dezidiert: »Die Unterscheidung zwischen aussagender, propositionaler Sprache (»propositional language«) und emotionaler Sprache (»emotional language«) bezeichnet die eigentliche Grenze zwischen Menschen- und Tierwelt«.¹⁵³ Nach Cassirer ist streng zu unterscheiden zwischen *Signalen* und *Symbolen*: »ein Signal ist Teil der physikalischen Seinswelt; ein Symbol ist Teil der menschlichen Bedeutungswelt. Signale sind »Operatoren«, Symbole sind »Designatoren«.¹⁵⁴ Der Mensch ist nach Cassirer damit das einzige »animal symbolicum«.¹⁵⁵ Den Wörtern der menschlichen Sprache komme nicht allein eine biologische Wirksamkeit zu, sondern sie werden zu Werkzeugen des Geistes, zu »Denkinstrumenten«. Die Sprache der Tiere bestehe dagegen weitgehend aus Interjektionen, die über die aktuelle Wahrnehmung oder den Empfindungszustand eines Individuums Auskunft geben; diese seien aber geradezu »die Negation von Sprache«: »Interjektionen verwendet man nur, wenn man entweder nicht sprechen kann oder nicht sprechen will«.¹⁵⁶ Anders als die situationsgebundene Sprache der Tiere stelle die Sprache des Menschen ein »System von Verweisungen« dar; über die Prägnanz und Situationsdistanz ihrer Zeichen diene die Sprache zur Entwicklung einer eigenen (kulturellen) Sphäre von Bedeutungen, in der eine Distanzierung und Emanzipation von den biologischen Determinationen möglich wird (↑Kultur).¹⁵⁷

Auch von biologischer Seite wird Mitte des 20. Jahrhunderts der große Unterschied zwischen der Sprache des Menschen und der Kommunikation der Tiere betont. F.J. Buytendijk stellt 1958 fest, dass es keinen gleitenden Übergang von den tierischen Lauten zur Sprache, das heißt von der Natur zur Kultur gebe, sondern sich hier ein Sprung vollziehe.¹⁵⁸ L. von Bertalanffy stellt 1956 die Reihe »lebblos, lebendig, symbolisch« auf und ist der Ansicht, das Reich der Symbole – verstanden als frei geschaffene Zeichen: »signs that are freely created, represent some content, and are transmitted by tradition« – bilde ein Monopol des Menschen.¹⁵⁹ Der Mensch wird nicht selten sogar gerade über seine Sprachfähigkeit definiert, so dass eine definitorische, analytische Verbindung zwischen den Begriffen »Mensch« und »Sprache« hergestellt wird. Die Sprache gilt als das, »was den Menschen zum Menschen macht und ihn vom Tier grundsätzlich scheidet« (Révész 1946).¹⁶⁰

F. Kainz ist 1961 der Meinung, Sprache komme den Tieren nur in uneigentlicher Bedeutung zu. In formaler Hinsicht fehlten ihnen »Kontaktprozedu-

ren« und Kommunikationssystemen selbst der Ansatz einer Syntax oder Grammatik. Die von ihnen verwendeten Kommunikationsmittel bestünden nicht aus selbständigen bedeutungstragenden Elementen, die frei miteinander kombiniert werden könnten (und unseren Wörtern entsprechen würden). In inhaltlicher Hinsicht sei es den Tieren mittels ihrer Zeichen unmöglich, über Vergangenes, Abwesendes oder Hypothetisches Aussagen zu machen.¹⁶¹ Das wesentliche Element, das den Tieren zur Bildung einer Sprache fehlt, besteht nach Kainz in Zeichen für echte Begriffe, die von einer jeweiligen Situation abgelöst verwendet werden können: »Was der Tierkommunikation fehlt, ist die für die Sprache wesentliche Fundamentalfähigkeit der reichhaltigen, differenzierten und frei verfügbaren symbolischen Repräsentation von Bewusstseinsinhalten beliebiger Art durch nennende und gegenstandsbezogene Begriffszeichen«.¹⁶² Das Fehlen der Sprachfähigkeit stelle für die Tiere jedoch kein Manko dar, weil sie diese einfach nicht benötigten. So sei es für die Murmeltiere völlig ausreichend, mittels eines einfachen Pfiffs zu kommunizieren, denn bei einer wahrgenommenen Gefahr gebe es nur eine einzige adäquate Reaktion: schnell in dem Bau zu verschwinden; eine differenzierte Kommunikation sei daher völlig überflüssig.¹⁶³

Gattung	Lautsprache	trainierte Schimpansen	Gibbon- und Schimpansenrufe	Hunde: vokal und nicht vokal	Finken und Krähen	Honigbienen
Bestimmungsmerkmal						
1 Vokal-auditiver Kanal	+	-	+	+	+	-
2 Rundumvermittlung	+	e	+	+	+	e
3 Schnelles Verklängen	+	+	+	+	+	+
4 Austauschbarkeit	+	+	+	+	e	e
5 völlige Rückkoppelung	+	+	+	+	+	e
6 Spezialisierung	+	+	+	+	+	+
7 Diskretheit	+	+	+	-	+	-
8 Tradierung	+	+	e	-	+	e
9 Lernen	+	+	e	e	+	e
10 Semantizität	+	+	+	+	+	r
11 Arbitrarität	+	+	r	-	r	r
12 Lüge	+	+	-	+	-	-
13 Entfernungsüberbrückung	+	+	-	-	r	e
14 Produktivität	+	e	-	-	r	-
15 Reflexivität	+	r	-	-	-	-
16 Doppelte Gliederung	+	-	-	-	-	-
17 Syntax	+	r	-	-	-	-

Abb. 238. Vergleich einiger Kommunikationsformen von Tieren mit der Sprache des Menschen anhand mehrerer Merkmale. +: vorhanden, -: fehlend, r rudimentär, e eingeschränkt (aus Nöth, W. (1985/2000). *Handbuch der Semiotik*: 272).

Der geringe Differenzierungsgrad der der Kommunikation dienenden Zeichen hat es bei den Tieren nicht ermöglicht, dass sich diese Zeichen aus dem Kontext der Kommunikation lösen, um in anderen Funktionszusammenhängen von Bedeutung zu werden. Von den vier Funktionen der Sprache, die sich nach Kainz unterscheiden lassen – der *interjektiven* (Ausdruck, Kundgabe), der *imperativen* (Appell, Auslösung), der *indikativen* (Bericht, Information) und der *interrogativen* (Frage)¹⁶⁴ – seien bei den Tieren allein die ersten voll verwirklicht (vgl. Tab. 139).

Der Zeichengebrauch der Tiere bleibt in die Bedürfnisse der Kommunikation eingebunden, er gewinnt nicht wie beim Menschen eine weltbildende Rolle, in der sich die Zeichen von den biologischen Funktionen lösen. E. Rothacker bringt diese zentrale Rolle 1934 zum Ausdruck, wenn er die Sprache des Menschen *weltschaffend* nennt: Nach Rothacker gibt es eine »weltschaffende und prägende Kraft des Wortes«.¹⁶⁵ Der Ausdruck »weltschaffend« wird vorher in einem theologischen Kontext verwendet, so 1775 bei C. Meiners (»der weltschaffende Gott«¹⁶⁶). Daneben erscheint er aber auch im 19. Jahrhundert in Bezug auf die spezifische Rolle der Sprache (Gottes), das Gegebene der Natur zu transzendieren (Molitor 1827: »[d]ie unendliche Liebe des Weltschaffenden Wortes, die einst dem Menschen zu seinem freudreichen Triumph beizustehen bereit gewesen, um ihn aus seiner anerschaffenen Creatürlichkeit zu erlösen«¹⁶⁷; vgl. Fischer 1872: »Die theoretische Intelligenz ist welterkennend, die praktische weltordnend, die künstlerische weltschaffend«¹⁶⁸).

In ähnliche Richtung argumentiert H. Plessner, wenn er die Sprache als das Medium der »vermittelten Unmittelbarkeit« bestimmt, das sich zwischen wahrnehmendes Auge und »zupackende Hand« schiebt und dem der ↑Mensch erst seine Grundverfassung der »Weltoffenheit« verdanke.¹⁶⁹ Die menschlichen Einsichten in die Welt sind für Plessner nicht anders zu erreichen als durch die Sprache.

Es sind in diesem Sinne die *monologischen Sprachfunktionen*, die bei Tieren nicht vorhanden sind, etwa der Einsatz von Sprache als *Denkhilfe*.¹⁷⁰ (Sprachphilosophisch wird aber umgekehrt auch argumentiert, dass die Ausdrucksmittel der Sprache »weit mehr als Denkhilfe« seien.¹⁷¹) In ihrer Funktion für den Monolog lassen sich wiederum verschiedene Funktionen der Sprache unterscheiden. Die monologische Sprache dient u.a. als Mittel des Ausdrucks, der Darstellung und des Appells (»Selbstausslösung«). Sie wird zur »Trägerin des Geisteslebens« und zum »Medium des Denkens« (Kainz 1941)¹⁷² und gewinnt damit

fundamentale Bedeutung für die Kulturbereiche des Menschen, so für die Verpflichtung auf ein ethisches Handeln, die Herstellung ästhetischer Werke und die Entwicklung objektivierte Wissens (↑Kultur; Kulturwissenschaft). Soll die Sprache als etwas exklusiv Menschliches verstanden werden, ist es daher durchaus konsequent, die Sprache primär als ein monologisches (und in der Kulturgeschichte akkumulatives), und nicht als ein dialogisches Phänomen aufzufassen.¹⁷³ In den allermeisten Fällen wirkt der Zeichengebrauch bei Tieren dagegen allein kommunikativ im Sinne einer *Stimmungstransfer* oder -*ansteckung*; er spielt daher nur in Ansätzen eine objektivierende Rolle.¹⁷⁴ Beim Menschen hat der dialogische Aspekt der Sprache dagegen häufig monologische Konsequenzen für das Denken und Handeln: Die Sprache als Medium der sozialen Interaktion enthält normative Implikationen, so dass mit einer Äußerung eine Selbstverpflichtung einhergeht. Die ganze kulturelle Welt des Menschen, die ebenso Pflichten und Rechte wie Versprechen und Lüge enthält, ist damit erst durch die Sprache möglich: »Sprachliche Strukturen werden zum Medium der kognitiven Tätigkeit, der Denk- und Planungsprozesse« (Hildebrand-Nilshon 1980).¹⁷⁵

Auch D. Bickerton sieht 1995 eine Sprache wesentlich durch andere Funktionen als die der Kommunikation charakterisiert, nämlich in erster Linie durch die Funktion des Denkens, genauer des *offline-Denkens*, das darin besteht, Probleme gedanklich zu bearbeiten, die in der gegenwärtigen Situation nicht von (biologischer) Relevanz sind.¹⁷⁶ Während der Mensch in seiner Sprache seine von der jeweiligen Situation losgelösten Gedanken ausdrücke, diene die Kommunikation der Tiere allein dazu, Gefühle oder Bedürfnisse anzuzeigen, nicht aber Wissen (»how the animal feels or what the animal wants, but not what the animal knows«).¹⁷⁷ Allein die menschliche Sprache etabliert also ein »situationsentkoppeltes System« (Jäger 2002) der Kognition und Kommunikation.¹⁷⁸ K. Eibl diskutiert diese Leistung der Sprache 2004 unter dem Schlagwort der *Vergegenständlichung*: Die Sprache ermögliche eine Repräsentation der Welt in einem »exosomatischen Speicher« in Form von Weltmodellen, die einerseits zum kulturellen Gedächtnis

werden und andererseits den Individuen als Medium des Überlegens und der Vorstellung von Handlungsoptionen dienen.¹⁷⁹ Im Prinzip ist diese Funktion bereits in der gesprochenen Sprache mit ihrem Inventar an abstrakten Zeichen gegeben, besonders deutlich wird sie aber in Form der Schriftsprache. Von dieser stellt der Ägyptologe J. Assmann 1992 fest, sie fungiere als »Zwischenspeicher und Außenspeicher der Kommunikation«¹⁸⁰: »Erst mit der Schrift im strengen Sinne ist die Möglichkeit einer Verselbständigung und Komplexwerdung dieses Außenbereichs der Kommunikation gegeben.«¹⁸¹ Die Verwendung von Schrift bildet für Assmann damit auch den Weg, die Inhalte der Kommunikation von den situativen Erfordernissen zu entkoppeln: Es »erschließt sich mit Hilfe der Schrift und ihr vorausgehender Notationssysteme ein »metakommunikativer« Raum jenseits der Kommunikation, ein Außen der Kommunikation, das als Depot für ausgelagerte Kommunikation dient.«¹⁸²

In der gegenwärtigen interdisziplinären Debatte spielt die Unterscheidung zwischen der Kommunikations- und Vergegenständlichungsfunktion der Sprache eine wichtige Rolle. Differenziert wird dabei zwischen Sprache als kulturspezifischem Kommunikationssystem (»communication system«) und als internes mentales System (»an internal component of the mind/brain (sometimes called »internal language« or »I-language«)¹⁸³).

		Ziel der Sprachhandlung	
		Selbst (autologisch)	Anderes (heterologisch)
Mittel der Sprachhandlung	deskriptiv (monologisch)	<i>interjektiv</i> <i>Ausdruck: Fühlen</i> <i>S: aua!</i> <i>Sender: Symptom</i>	<i>indikativ</i> <i>Darstellung: Denken</i> <i>O: oben.</i> <i>Sache: Symbol</i>
	interaktiv (dialogisch)	<i>interrogativ</i> <i>Frage: Bilden</i> <i>S←O: wo?</i> <i>?</i>	<i>imperativ</i> <i>Appell: Wollen</i> <i>S→O: komm!</i> <i>Empfänger: Signal</i>

Tab. 139. Kreuzklassifikation von vier Typen von Sprachfunktionen. In den Mittelfeldern eine knappe Bezeichnung, die Zuordnung zu einem seelischen Bereich, eine Symbolisierung und ein Beispiel sowie die Zuordnung zu einem Element der Kommunikationsrelation und zu einer Zeichenklasse. Die Zuordnungen gelten nur schwerpunktmäßig, nicht streng: So können ein Ausdruck und eine Darstellung auch dialogisch eingesetzt werden und eine Frage und ein Appell auch monologisch. Die Bezeichnungen in den Mittelfeldern nach Kainz, F. (1958). *Sprachtheoretisches zum Problem der Kommunikationssysteme im Tierreich*. Anz. Österr. Akad. Wiss.: Phil.-hist. Kl. 1957, 355-379: 375. Für die Zuordnungen vgl. ders. (1941). *Psychologie der Sprache*, Bd. 1. Grundlagen der allgemeinen Sprachpsychologie: 176f.

»In biologischer Hinsicht kann man die Färbungen in vier Kategorien bringen: *Schutzfärbung*, *Trutzfärbung*, *Putzfärbung* und *Appetitfärbung*, von denen man die zwei letzteren mit der Bezeichnung *Lockfärbung* zusammenfassen kann. [...] Die Bezeichnung »*Trutzfärbung*« schlage ich für die von Wallace aufgedeckte Thatsache vor, daß stechende, giftige, ekelhafte Thiere sehr häufig auffallende herausfordernde Farben an sich tragen [...]. Ein Vortheil ist [...] vorhanden, wenn das Thier durch eine auffällige Farbe dem betreffenden Raubthier schon von weitem ein *noli me tangere* zuruft. [...] Unter »*Putzfärbung*« verstehe ich] die durch geschlechtliche Zuchtwahl entstandene bunte Färbung der Thiere, die entweder auf ein Geschlecht beschränkt bleibt [...] oder beide Geschlechter zielt. [...] Die *Appetitfärbung*: Der Genuß, der bei ihr in Frage kommt, ist der welchen die Nahrungsaufnahme gewährt. Während die Putzfärbung den Geschlechtstrieb anregt, reizt die Appetitfärbung die Freßbegier, den Ernährungstrieb. [...] Ich denke], daß namentlich zwei Farben, die *rothe* und die *gelbe*, in einem biologischen Gegensatz zu einander stehen, so daß ich die erste die *Lüsternheits-* oder *Lockfarbe*, die letzte die *Trutzfarbe* oder *Ekelfarbe* nennen möchte. [...] so sicher es ist, daß *Grün*, *Braun*, *Grau* u. Schutzfarben sind, ebenso sicher ist, daß reines *Gelb*, *Roth* und *Blau* keine Schutzfarben sind, sondern daß alle in diese Farben getauchten Thiere und Pflanzentheile gesehen werden wollen.«

Tab. 140. Farben der Tiere und ihre Zuordnung zu funktionalen Bezügen (aus Jaeger, G. (1877). *Einiges über Farben und Farbensinn*. Kosmos 1, 486-495: 486f.; 494).

Sprachelemente in der Tierkommunikation

Trotz des Mangels einer echten Sprache bei Tieren weist ihr kommunikatives Verhalten Strukturen auf, die einigen Stilmitteln der menschlichen Sprache ähneln. Einer Metapher gleicht z.B. das Verhalten eines Zwergreihers, der seinen Partner am Nest mit einer Aggressionsgeste begrüßt, die in diesem Fall aber nicht Aggression, sondern die Bereitschaft zur gemeinsamen Nestverteidigung signalisiert.¹⁸⁴ Auch schon in morphologischer Hinsicht kann von einer Metaphorik gesprochen werden: So kann die auffällige Färbung vieler Vogelmännchen (z.B. beim Dompfaff) als anlockender Reiz für die Weibchen interpretiert werden, weil sie der Färbung der Früchte ähnelt, die die Dompfaffe als Nahrung zu sich nehmen¹⁸⁵ – in der Terminologie G. Jaegers (vgl. Tab. 140): das lockende Rot der Brust als »Putzfärbung«, die aus einer »Appetitfärbung« hervorgegangen ist. Ein bei Tieren nicht selten verwendetes Stilmittel ist auch die *Synekdоче* (*pars pro toto*), z.B. das Darbieten von Nistmaterial im Balzverhalten vieler Vögel.¹⁸⁶

Echte Symbolik ist bei Tieren dagegen selten, aber doch zumindest in Ansätzen vorhanden. So verwenden viele Tiere Zeichen, die in einer festen, aber arbiträren Verbindung zu einer Bedeutung stehen, z.B. Alarm- oder Lockzeichen oder Zeichen zur Mitteilung der Lage einer Futterquelle bei den Bienen. Schimpansen können in Experimenten soweit gebracht werden, dass sie ein angebotenes Plättchen von einer Farbe mit einer bestimmten Nahrungsart verbinden¹⁸⁷ (und schon Pawlow gelingt es ja bekanntermaßen, Hunde auf irgendein Signal zu konditionieren; ↑Lernen). Die höchsten Leistungen der Symbolverwendung erbringen die Tiere allerdings allein im Tierversuch; sie spielen in ihrem Leben in natürlicher Umwelt eine nur geringe Rolle (abgesehen von der allgemein nützlichen Fähigkeit der Assoziation durch Lernen und Konditionierung). Weil unter natürlichen Bedingungen die Analogie zwischen Symbolverwendung bei Tier und Mensch nicht sehr weit geht, gibt K. Lorenz seinen in die Diskussion gebrachten Begriff der *Symbolbewegung* später wieder auf (vgl. unten: Ritual).

G. Jacoby erkennt 1961 einigen Tieren über die Verwendung arbiträrer Zeichen hinaus auch ein Vermögen zur Abstraktion und zur Bildung von »Allgemeinbegriffen« zu, weil auch sie allgemein unterscheiden können, z.B. zwischen Beute- und Feindorganismen.¹⁸⁸ Was die Sprache des Menschen von der der Tiere unterscheidet, ist nach Jacoby allein ihre besondere Entwicklung: Sie habe sich von der *Ichsprache* der Tiere zu einer *Sachsprache* differenziert und dabei von den Bedingungen des Ich des Sprechenden emanzipiert und stelle etwas »Selbständiges« dar, das die Sphäre des Geistes begründe.¹⁸⁹ T. von Uexküll drückt dies in ähnlicher Weise aus, indem er 1980 schreibt: »Die Umwelten der Tiere haben keine Gegenstände«¹⁹⁰; die Objekte, mit denen sie umgehen, sind vergangen, nachdem die Funktionskreise abgelaufen sind. Sie haben also so wenig Konstanz wie das Tier Distanz zu ihnen hat.

Um den Unterschied zwischen der Kommunikation der Tiere und der Sprache des Menschen genau zu bestimmen, werden Tabellen erarbeitet, die das Vorkommen verschiedener Merkmale bei Tieren und Menschen darstellen (vgl. Abb. 238).¹⁹¹ Während Eigenschaften wie Diskretheit der Zeichen, Arbitrarität, Semantizität und Tradierung sich auch in der Kommunikation der Tiere finden, sind andere Merkmale nur rudimentär oder gar nicht vorhanden, z.B. die individuelle Produktivität des Zeichengebrauchs, die Syntax, Reflexivität und die sogenannte doppelte Gliederung der Sprache (in einerseits Phoneme bzw. Grapheme, d.h. strukturelle, bedeutungslose, aber

bedeutungsunterscheidende Einheiten, und andererseits Morpheme, d.h. bedeutungstragende Einheiten).

Trotz dieser Klärungsversuche bleibt die Frage nach der Tiersprache aber bis in die Gegenwart umstritten.¹⁹² Besonders in populären Darstellungen ist das Thema der »Tiersprachen« ein beliebter Gegenstand.¹⁹³ Erfolgreich sind diese Publikationen nicht zuletzt deshalb, weil sie die Tiere in einem zugleich überraschenden und angesichts der begrifflichen Tradition provokanten, aber ebenso sympathischen Licht zeigen.

Semiotik der Tierkommunikation

Semiotische Ansätze versuchen den Unterschied zwischen der Kommunikation der Tiere und der Sprache des Menschen mittels der Klassifikation von Zeichen, die auf C.S. Peirce zurückgeht, zu bestimmen: Tiere bedienen sich demzufolge im Wesentlichen einer Kommunikation mittels *ikonischer* und *indexikalischer* Zeichen, d.h. ihre Zeichen stehen in einer Beziehung der Verursachung oder Ähnlichkeit zum bezeichneten Gegenstand. Die Sprache des Menschen ist dagegen weitgehend *symbolisch*; es liegt also eine arbiträre Beziehung zwischen Zeichen und Bezeichnetem vor. Außerdem ist die Kommunikation der Tiere meist rein *analog*, d.h. kontinuierlich variierend; die des Menschen ist dagegen *digital*, d.h. sie setzt sich aus diskreten Einheiten zusammen, die in unterschiedlicher Weise kombiniert werden (die Wörter der gesprochenen und geschriebenen Sprache).

Auch viele andere Konzepte der menschlichen Kommunikation werden auf die Kommunikation der Tiere angewandt.¹⁹⁴ So lässt sich eine *syntaktische*, *semantische* und *pragmatische* Ebene der Kommunikation bei Tieren unterscheiden. C.W. Morris' Klassifikation von Zeichen in *Identifikatoren* (z.B. zur Identifizierung eines Individuums), *Designatoren* (z.B. zur Bezeichnung eines Feindes), *Valuatoren* (z.B. zur Anzeige eines bevorzugten Verhaltens) und *Präskriptoren* (die eine Erwartung und Norm ausdrücken)¹⁹⁵ können ebenfalls nicht nur auf die menschlichen Symbole, sondern auch auf die Funktionen der Signale von Tieren bezogen werden. Semantisch lassen sich biologische Signale funktional differenzieren, z.B. in *artspezifische* Informationen (für den Gesang des Buchfinken: »hier befindet sich ein Individuum der Art »Buchfink««), *sexuelle* Informationen (»Männchen«), *individuelle* Informationen (»ein bestimmtes Individuum«), Informationen über den *Motivationszustand* (»Paarungsbereitschaft«)



Abb. 239. Metakommunikation: Die »Bogenhaltung« des linken Hundes signalisiert eine Einladung zum Spiel und kennzeichnet alle unmittelbar folgenden eigenen Verhaltensweisen als Spielverhalten (beschrieben von Bekoff, M. (1972). *The development of social interaction, play, and metacommunication in mammals. An ethological perspective. Quart. Rev. Biol.* 47, 412-434; Abb. aus Maier, R.A. (1998). *Comparative Animal Behavior*: 285).

und Informationen über die Umwelt (»Markierung der Reviergrenzen«).¹⁹⁶

Eine besondere Form der Kommunikation bildet die **Metakommunikation** (Ruesch & Bateson 1951: »metacommunication«), d.h. die Kommunikation über Kommunikation (»communication about communication«).¹⁹⁷ Das bekannteste Beispiel bei Tieren ist die Aufforderung zum Spielen bei Hunden (vgl. Abb. 239): Über eine bestimmte Körperhaltung signalisiert ein Hund seinen Artgenossen, dass alle unmittelbar folgenden Verhaltensweisen als Spielen zu werten sind.

Kommunikation auf zellulärer Ebene

In der Biologie wird der Kommunikationsbegriff nicht nur für ein Verhalten im Verhältnis zwischen Individuen verwendet, sondern auch im Verhältnis anderer organisierter Systeme. Seit den 1950er Jahren ist es in der Molekularbiologie verbreitet, die Interaktion zwischen Zellen und Molekülen in linguistischer Begrifflichkeit mit Ausdrücken wie »Kommunikation«, »Nachricht« oder »Information« zu beschreiben. F. Jacob, der zu den Begründern dieser Redeweise gehört, rechtfertigt sie mit der strukturellen Ähnlichkeit der Prozesse auf der Ebene der Moleküle in der Zelle mit der menschlichen Kommunikation. Es gebe ein »System der Kommunikation auf allen Stufen der Biologie«.¹⁹⁸ Jacob beschreibt Zellen und Organismen als hoch integrierte Systeme, in denen »ein Kommunikationssystem zwischen den verschiedenen Molekülen existiert; das bewirkt, daß die Moleküle in jedem Augenblick benachrichtigt werden, was rund um sie vorgeht, und daß sie nicht irgendwie, sondern in äußerst koordinierter Form arbeiten«.¹⁹⁹

Signale der Grünen Meerkatze

Die differenziertesten und am stärksten den Sprachen des Menschen ähnelnden Kommunikationsformen finden sich bei den nächsten Verwandten des Menschen, den anderen Primaten. Viele Affen können die Mitglieder ihrer Gruppe mittels differenzierter Laute über Umweltereignisse informieren. So verfügen die Grünen Meerkatzen über drei verschiedene Alarmrufe, die je nach Art eines Feindes ausgestoßen werden, wenn eine Meerkatze den Feind wahrgenommen hat. Wie Experimente mit Tonaufnahmen belegen, verhalten sich die gewarnten Artgenossen je nach Ruf verschieden: Bei einem Warnruf vor Bodenfeinden flüchten sie auf die Bäume, bei einem Ruf, der vor Luftfeinden (Greifvögeln) warnen soll, fliehen sie ins Unterholz und bei einer Warnung vor Schlangen stellen sie sich auf die Hinterbeine und halten nach dem Feind Ausschau.²⁰⁰ Ähnliche differenzierte Rufe, die Artgenossen über den Typ eines Angreifers informieren, äußern auch andere Säugetiere, z.B. das Kalifornische Ziesel.²⁰¹

Eine Zeichenverwendung mit einer einfachen Syntax findet sich bei bestimmten Meerkatzen (*Cercopithecus nictitans*). Diese kombinieren zwei verschiedene Lautäußerungen zu unterschiedlichen Rufsequenzen, die in jeweils anderen Situationen eingesetzt werden: als Warnung vor einem Raubtier oder als Aufforderung zur Fortbewegung der Gruppe.²⁰² In Ansätzen liegt hier also ein dem Verhältnis von Wörtern und Sätzen der menschlichen Sprache ähnliches Verhältnis vor: die wechselnde Verbindung von einfachen Zeichen (»Wörtern«) zu komplexeren Einheiten (»Sätzen«).

Kommunikation zwischen Mensch und Tier

Zu einer sehr viel komplexeren Zeichenverwendung als in diesen Freilandbeobachtungen sind in Gefangenschaft gehaltene Tiere, insbesondere Primaten in der Lage. Die Versuche zur sprachlichen oder sprachähnlichen Kommunikation mit Tieren haben eine lange Tradition. Am erfolgreichsten verlaufen anfangs die Versuche, Vögeln mit einer ausgeprägten Fähigkeit zur Imitation von Lauten, wie einigen Papageien, das »Sprechen« menschlicher Wörter beizubringen. Auch andere Tiere, v.a. Haustiere, die über Jahrtausende mit dem Menschen in enger Gemeinschaft leben, haben erstaunliche Fähigkeiten in der Wahrnehmung von unbewusst gezeigten Signalen seitens des Menschen. Besonders Versuche mit Pferden sorgen zu Beginn des 20. Jahrhunderts für viel Aufsehen: Das Pferd »Hans« kann angeblich Rechenaufgaben lösen und das Ergebnis durch Schlagen mit den Hufen auf den Boden mitteilen, und das

Pferd »Mohamed« kann mithilfe einer Tastatur angeblich Worte formen²⁰³ – tatsächlich sind diese Tiere aber allein in der Lage, aus der Mimik und Gestik der menschlichen Beobachter Schlüsse zu ziehen (»Kluger-Hans-Effekt«), wie genaue Untersuchungen nachweisen: Wenn der anwesende Beobachter die Antwort selbst nicht wusste, wussten die Pferde sie auch nicht²⁰⁴.

Am erfolgreichsten verlaufen die Versuche, mit unseren nächsten Verwandten, den Menschenaffen, in einer Zeichensprache zu kommunizieren. Anekdotische Berichte dazu finden sich seit dem 17. Jahrhundert.²⁰⁵ Gut dokumentierte intensive Bemühungen werden allerdings erst seit Ende des 19. Jahrhunderts unternommen. Die frühen Lehrversuche von R.L. Garner (1892)²⁰⁶, L. Witmer (1909)²⁰⁷, W.H. Furness (1916)²⁰⁸ und K.J. und C.H. Hayes (1951)²⁰⁹ erbringen allerdings keine sehr weitreichenden Resultate: Die in Gefangenschaft aufgezogenen Affen können kaum mehr als »Mama« und »Papa« mehr oder weniger deutlich artikulieren. Außerdem zeigen die Versuche immer wieder, dass die Fähigkeit zum adäquaten Reagieren auf menschliche Worte sehr viel ausgeprägter ist als der eigene aktive Sprachgebrauch der Affen.²¹⁰

Washoe, Sarah, Lana, Nim, Koko und Kanzi

Die Versuche, Menschenaffen eine von der menschlichen Lautsprache verschiedene Sprache beizubringen, verlaufen erfolgreicher als die direkte Kommunikation über Laute. Bekannt werden die seit Ende der 1960er Jahre durchgeführten Untersuchungen an Schimpansen, und zwar v.a. folgende: R.A. und B.T. Gardner wollen *Washoe* die amerikanische Zeichensprache (ASL) beibringen²¹¹; D. Premack unternimmt es, *Sarah* eine Sprache mittels kleiner Plättchen, die sich in Größe, Form, Farbe und Textur unterscheiden und als Wörter dienen, zu lehren²¹²; D.M. Rumbaugh versucht *Lana* eine Symbolsprache auf einer Tastatur beizubringen²¹³; und H.S. Terrace macht den Versuch, dem Schimpansen *Nim* ähnlich wie die Gardners die amerikanische Zeichensprache zu lehren²¹⁴. Als das sprachbegabteste Tier gilt das Gorillaweibchen *Koko*, das über ein aktives Vokabular von etwa tausend Zeichen verfügen soll, mit denen es typischerweise Sätze mit drei bis sechs Wörtern bildet; darüberhinaus versteht *Koko* weitere tausend Wörter der englischen Sprache.²¹⁵ Als das Tier, das in der Verwendung der gesprochenen menschlichen Sprache am talentiertesten ist, gilt der Bonobo *Kanzi*, der Hunderte von englischen Wörtern versteht und auch auf neue Kombination von Zeichen in $\frac{3}{4}$ der Fälle richtig reagiert.²¹⁶

Die Ergebnisse dieser Versuche werden kontrovers diskutiert.²¹⁷ In detaillierten Studien kann gezeigt werden, dass mit den Affen kein tatsächliches Gespräch möglich ist, und dass sie nur sehr begrenzt in der Lage sind, Symbole mit neuen Bedeutungen zu schaffen und grammatisch korrekte Sätze zu generieren, sondern dass sie vielmehr in vielen Fällen v.a. auf die Zeichen des menschlichen Versuchsleiters reagieren (nach dem »Klugen-Hans-Effekt«). Die Fähigkeit der Schimpansen scheint im Wesentlichen darauf beschränkt zu sein, wie andere Säugetiere auf isolierte Symbole differenziert zu reagieren.²¹⁸ Es wird ihnen daher – wie allen anderen Tieren – von verschiedener Seite abgesprochen, wirklich eine Sprache zu sprechen. Auch die Schimpansen setzen den ihnen antrainierten Zeichengebrauch in erster Linie zur Artikulation von Wünschen ein. Der Versuch, Affen den Unterschied zwischen dem *Benennen* und dem *Verlangen* nach Gegenständen (»name/request«-Differenz) beizubringen, stößt auf erhebliche Schwierigkeiten.²¹⁹

Biologie der menschlichen Sprache

Auch die Sprache des Menschen wird von biologischer Seite untersucht. Seit langem stehen sich zwei grundsätzlich verschiedene Interpretationsansätze gegenüber: Die Sprache wird entweder als »angeborene« Fähigkeit verstanden, die der Mensch von Geburt an mitbringt, oder sie gilt als erlernt. Zur Klärung dieser Frage sind wiederholt Aufzuchtexperimente mit akustisch isolierten Menschen durchgeführt worden. Besonders bekannt ist der Versuch des indischen Großmoguls Akbar der Große, der 1578 in einer Villa neugeborene Kinder ohne Kontakt zu menschlicher Sprache aufziehen lässt und feststellt, dass sie aus sich heraus keine Sprache entwickeln. Für die Ausbildung der Sprache ist also zumindest die Wahrnehmung von Sprache Voraussetzung.

Die These, dass das menschliche Sprachvermögen eine biologische Grundlage hat, wird durch strukturelle Ähnlichkeiten in der Grammatik von (fast) allen Sprachen unterstützt. Dieser Befund und die Tatsache der Schnelligkeit, mit der Kleinkinder grammatische Regeln aus der Sprache der Erwachsenen extrahieren, sprechen gegen eine reine Lerntheorie der Sprachentwicklung. Seit den 1950er Jahren ist es besonders N. Chomsky, der für eine universale »generative Grammatik« argumentiert, die eine biologisch fixierte, angeborene Grundlage hat.²²⁰ Seit 1990 wird die Häufung von Sprachstörungen in einigen Familien näher untersucht und eine Erbllichkeit wahrscheinlich gemacht. 1998 wird ein für Sprachstörungen verantwortliches Gen auf dem Chromosomen 7 des

Menschen eingekreist und 2001 als erstes »Grammatikgen« identifiziert.²²¹ S. Pinker, der schon 1994 den »Sprachinstinkt« des Menschen in die Diskussion bringt²²², sieht damit den Beginn der »Ära der kognitiven Genetik«²²³ gekommen. Für einen genetischen Anteil an der Sprachkompetenz sprechen auch populationsbiologische Ergebnisse: Der genetische und der linguistische Stammbaum des Menschen weisen viele Parallelen auf.²²⁴ Und schließlich enthält auch die gestische Kommunikation gehörloser Kinder Strukturen, die der von gesprochener Sprache ähnelt, ohne dass diese Kinder je diese Sprache gehört hätten.²²⁵

Funktional wird die Evolution der Sprache beim Menschen v.a. in den Zusammenhang der Kontrolle und Regulierung sozialer Beziehungen gestellt.²²⁶ Es wird daneben eine (hypothetische) Verbindung zwischen der Ernährungsweise der frühen Menschen und der Entwicklung ihrer Kommunikation gesehen: Als Sammler von Nahrung war die Mitteilung über Fundorte von entscheidender Bedeutung für das Überleben einer Gruppe. Auffallend ist hier die Parallele zu den Honigbienen, die eines der am höchsten entwickelten symbolischen Kommunikationssysteme im Tierreich entwickelten: Auch die Bienen sind Sammler von Futter, das sie weiträumig suchen.²²⁷ Als eine morphologische Voraussetzung für die Entstehung der Sprache des Menschen wird der Übergang zum aufrechten Gang diskutiert, weil damit eine Loslösung des Rhythmus des Atmens von dem des Gehens erfolgte (Provine 2000: »the evolution of speech and bipedal locomotion are causally related. [...] The common link between both is *breath control*. The evolution of bipedalism set the stage for the emergence of speech by freeing the thorax of the mechanical demands of quadrupedal locomotion and loosening the coupling between breathing and vocalizing«).²²⁸ Auch ein Zusammenhang der Sprachentwicklung mit dem handwerklichen Geschick der Hände wird gesehen, begründet u.a. damit, dass ein zentrales Hirnareal zur Steuerung der Sprache direkt neben einem Zentrum für die Feinmotorik der Hand liegt.²²⁹

Kommunikation und soziale Evolution

Zwischen Kommunikation und sozialem Verhalten besteht zunächst eine allgemeine, gleichsam analytische Verbindung: Verstanden als Mittel der Interaktion zwischen kooperierenden Individuen kommt Kommunikation überall dort vor, wo auch ↑Sozialverhalten vorliegt. Konstitutionell mit Kommunikation verbunden sind alle notwendig kooperativen Verhaltensweisen, wie z.B. die Sexualität. Die Notwen-

digkeit zur Kommunikation ist auch der Grund für die Auffälligkeit der Natur in den Bereichen, die mit Sexualität zu tun haben (die Farben und Düfte der Blumen, die Gesänge der Vögel etc.) (↑Analogie).

Darüber hinaus wird der sprachlichen Kommunikation eine zentrale Rolle bei der Bildung von großen sozialen Verbänden in der Evolution des Menschen zugeschrieben. R. Dunbar argumentiert 1993, dass der Zusammenhalt von Gruppen mit einer Größe von über hundert Individuen, wie dies für die frühe Phase der Evolution des *Homo sapiens* typisch war, nur durch ein effektives soziales Bindungsmittel wie die Sprache ermöglicht wurde.²³⁰ Ohne direkten physischen Kontakt kann über sprachliche Kommunikation und Austausch über soziale Angelegenheiten (»gossip«) ein soziales Milieu der Verbundenheit erzeugt werden, welches die Identität und Einheit von großen sozialen Verbänden begründet. Die Funktion der sozialen Bindung bildet für Dunbar dabei die ursprüngliche Funktion und die treibende Kraft für die Etablierung der Sprache (»gossip theory of language evolution«).²³¹ Erst in einem zweiten Schritt habe sich die Sprache zu einem wichtigen Mittel des Zugangs und Verstehens des Fremdpsychischen (»theory of mind«) entwickelt.²³² Nach diesem Schritt fungierte die Sprache nicht nur als soziales Bindemittel, sondern ebenso als Mittel der Täuschung und Störung sozialer Gefüge, weil sie es nicht nur ermöglichte, die Intentionen eines Sozialpartners oder eines Dritten zu verstehen und nachzuvollziehen – sondern auch zu manipulieren.

Menschliche Kommunikation als Triangulation

Nach zahlreichen aufschlussreichen Experimenten zur Kommunikation mit Säuglingen und Kleinkin-

dern durch die Arbeitsgruppe um M. Tomasello ergibt sich ein differenziertes Bild von der Kommunikation unter Menschen im Vergleich zur Kommunikation der Tiere. Kennzeichnend für die menschliche Kommunikation ist danach ihre triadische Struktur, die eine *gemeinsame Aufmerksamkeit* (»joint attention«) der Kommunikationspartner für einen Gegenstand einschließt. Ontogenetisch bildet sich diese Form der Kommunikation bei Säuglingen im Alter zwischen neun und zwölf Monaten heraus (vgl. Abb. 240). Die gemeinsame Aufmerksamkeit für eine Sache steht an der Basis der ausgeprägten Kooperationsfreudigkeit von Kleinkindern: Sie führt dazu, dass ein Kind eine Situation nicht nur aus der eigenen Rolle wahrnimmt, sondern auch aus der des Kommunikationspartners, mit dem es auch bereitwillig die Rolle tauscht, so dass auf diese Weise gemeinsame Ziele entwickelt werden können, denen sich alle Beteiligten verpflichtet fühlen. Menschenaffen und andere Tiere sind im Gegensatz dazu zu einem solchen Rollentausch nicht in der Lage; sie nehmen daher offenbar selbst Kooperationssituationen (wie die gemeinsame Jagd nach einer Beute) nicht in einem Wir-Modus, sondern lediglich in einem Ich-Modus wahr (↑Intelligenz: Abb. 226).²³³ Ihnen fehlt, wie es Tomasello und seine Mitarbeiter 2005 ausdrücken, eine *geteilte Intentionalität* (»shared intentionality«): »We propose that human beings, and only human beings, are biologically adapted for participating in collaborative activities involving shared goals and socially coordinated action plans (joint intentions). Interactions of this type require not only an understanding of the goals, intentions, and perceptions of other persons, but also, in addition, a motivation to share these things in interaction with others – and perhaps special forms of dialogic cognitive representation for doing so.«²³⁴



Abb. 240. Drei Haupttypen der kommunikativen Interaktion zwischen einem Erwachsenen und einem Säugling bzw. Kleinkind; alle drei Typen beinhalten gemeinsame Aufmerksamkeit (»joint attention«) gegenüber einem Objekt. Bei Menschenaffen und anderen Tieren gibt es diese Formen einer gemeinsamen Aufmerksamkeit nicht; die Aufmerksamkeit für eine Sache folgt bei ihnen immer aus einer subjektiven Perspektive, nicht aus einer mittels des Blicks des anderen hergestellten Wir-Perspektive (aus Tomasello, M. (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition*, dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002: 88).

Sprechen als Probehandeln

Die Kommunikation der Tiere und besonders des Menschen steht in Verbindung mit der Beherrschung von symbolhaften Operationen. Symbolgesteuertes Verhalten erlaubt anders als ein stimulsausgelöstes eine Distanz von der jeweiligen Situation. In der symbolischen Repräsentation kann auch ohne kommunikative Komponente ein mentales Durchspielen von Verhaltensoptionen erfolgen, das es ermöglicht, nicht alle Operationen »auszuleben«, sondern »auszurechnen« und so ihr mögliches Risiko zu

kontrollieren.²³⁵ Darin kann der entscheidende Evolutionsvorteil der (monologischen) Sprachkompetenz gesehen werden: in dem versuchsweisen Durchdenken einer Handlung und ihrer Konsequenzen im Hinblick auf die Vor- und Nachteile für die eigene Fitness. Die symbolische Repräsentation von Zuständen der Welt und des Selbst ermöglicht ein mentales Durchspielen von Situationen, ohne sie durchleben zu müssen, ein Probehandeln, wie S. Freud das Denken 1911 allgemein nennt (↑Bewusstsein).²³⁶

Sprache als Mittel der Distanzierung

Weil in der Sprache des Menschen dieser Aspekt des mentalen Durchspielens von vorgestellten Situationen voll entwickelt ist, kann bei ihr im Gegensatz zu den Kommunikationsmedien der Tiere das kommunikative Moment ganz zurücktreten. Ihrem Wesen nach ist die menschliche Sprache daher ein Mittel zur Distanzierung von jeweiligen Situationen und zur Rechtfertigung von Entscheidungen. Die »Sprache« der Tiere ermöglicht dagegen keine so weitgehende Abstraktion von der biologischen Determination. Sie bleibt – im Rahmen des biologischen Funktionalismus (↑Biologie) – als ein bloßes Mittel einbezogen in die biologischen Ziele des Überlebens und der Fortpflanzung.

Deutlich wird dies auch daran, dass die Sprache des Menschen nicht allein zur Anzeige von etwas Vorhandenem verwendet wird, sondern gerade auch das Nicht-Vorhandene kommuniziert. Der Mensch gilt damit als der »Erfinder des Negativen«.²³⁷ In seiner symbolischen Sprache bezieht sich der Mensch auf das Nicht-Anwesende. Aber die menschliche Sprache ist nicht nur Medium der Befreiung vom biologischen Determinismus, sondern sie kann gleichfalls als ein neuer Determinismus gesehen werden, der die Freiheit und die das Überleben gefährdende Plastizität im Handeln durch die Setzung und Fixierung von kulturell verbindlichen Werten und Normen kompensiert: »Language is, initially and basically, a system of prohibitions. Am Anfang war das Verbot«²³⁸, wie E. Gellner 1989 schreibt. Die Sprache kann damit als ein notwendiges Restriktionsinstrument gesehen werden, das die Grenzenlosigkeit der menschlichen Freiheit begrenzt: »speech is the necessary condition of restraining excessive plasticity«²³⁹ (↑Kultur).

Die über die Sprache erfolgende Verortung von Handlungen in einem abstrakten Raum von normativen Bezügen unterliegt aber selbst wiederum einer gegenüber den biologischen Referenzen autonomen kulturellen Dynamik. Aufgrund der Sprache ist ein Leben nicht nur in einem Raum der Ursachen und Funktionen, sondern auch in einem *Raum der Grün-*

de möglich (↑Mensch). Oder, wie es J. McDowell 1994 formuliert: »In being initiated into a language, a human being is introduced into something that already embodies putatively rational linkages between concepts, putatively constitutive of the layout of the space of reasons, before she comes on the scene. [...] Human beings mature into being home in the space of reasons or, what comes to the same thing, living their lives in the world; we can make sense of that by noting that the language into which a human being is first initiated stands over against her as a priori embodiment of mindedness, of the possibility of an orientation to the world.«²⁴⁰ Die Sprache ist demnach also das wesentliche Mittel, das dem Menschen seine kulturelle Existenz ermöglicht.

»Sprache« als Grenzbegriff

Vor diesem Hintergrund könnte das Konzept der Sprache auch als ein theoretischer Grenzbegriff etabliert werden, als ein Begriff, der die Grenze von Mensch und Tier markiert. Der Begriff wäre damit empirischen Ansätzen zur Bestimmung weitgehend entzogen. Überlegungen in dieser Richtung stammen von M. Cartmill: »what we mean by ›language‹ is whatever substantiates the judgment that nonhuman animals are unable to talk«.²⁴¹ Der Nachweis von bestimmten Kommunikationskompetenzen bei Tieren würde also dazu führen, diese Kompetenzen aus dem Bereich desjenigen, das »Sprache« wesentlich definiert, auszuschließen. Auch andere Begriffe, wie z.B. »Intelligenz«, könnten auf diese theoretische Weise als Grenzbegriff etabliert werden: »What we mean by the word ›intelligence‹ is whatever distinguishes the human mind from those of beasts«.²⁴² Die tatsächliche Begriffsentwicklung geht aber eher in die andere Richtung: Nicht die Rechtfertigung und Stützung der Grenze von Mensch und Tier steht im Interesse der meisten empirisch arbeitenden Biologen, sondern ihre Auflösung und damit die Ausweitung der Begriffe (↑Mensch).

Biosemiotik

Der Ausdruck »Biosemiotik« wird wohl zuerst 1961 von dem Psychologen F.S. Rothschild auf der New Yorker Konferenz »The Psychology of the Self« verwendet.²⁴³ Nach Rothschild handelt die Biosemiotik von der »psychophysischen Relation«, in der der zweifache Aspekt von Zeichen zum Ausdruck kommt: »einmal Strukturen zu bilden, die man in ihren physikalischen Eigenschaften erforschen kann, und außerdem geistigen oder seelischen Intentionen als Ausdruck zu dienen«.²⁴⁴ Später werden alle Ansätze

zur Beschreibung von Lebensphänomenen als Zeichenprozesse unter dem Begriff der Biosemiotik diskutiert; eine wichtige Referenz bilden dabei die Anschauungen J. von Uexkülls zum Umweltverhältnis von Organismen (↑Umwelt).²⁴⁵

Bereits die Gründungsväter der Semiotik sind der Auffassung, dass es einen engen Zusammenhang zwischen Zeichenprozessen und Lebensvorgängen gebe. So schreibt C.S. Peirce, unter Voraussetzung seines triadischen Modells eines Zeichenprozesses, die Frage, wie ein solches triadisches Verhältnis zuerst in die Welt gekommen sei, sei eine bessere Formulierung der Frage, wie das Leben entstanden sei (»the problem of how genuine triadic relationships first arose in the world is a better, because more definite, formulation of how life first came about«).²⁴⁶ Andere Autoren schließen sich dem an: Ausgehend von seiner Umweltlehre, nach der die Organismen, die Welt, in die sie eingebunden sind, im Wesentlichen selbst aufbauen, kommt J. von Uexküll 1940 zu der Einschätzung, dass die Frage nach der Bedeutung eine universale Frage der Biologie sei, die sich noch vor jeder kausalen Analyse stelle.²⁴⁷ Und auch moderne Semiotiker teilen diese Auffassung von der Koextension von lebenden und semiotischen Prozessen, allen voran T.A. Sebeok: »animal communication studies, and linguistics may lead to a full understanding of the dynamics of semiosis, and this may, in the last analysis, turn out to be no less than the definition of life«.²⁴⁸

Naheliegend ist es, das Modell semiotischer Vorgänge in der Kommunikation zwischen Organismen anzuwenden. Vögel signalisieren mit ihrem Gesang Artgenossen ihre Anwesenheit; höhere Säugetiere geben ihren Artgenossen durch Mimik und Gestik zu verstehen, was von ihnen zu erwarten ist.²⁴⁹ Aber nicht nur die Kommunikation zwischen Organismen kann semiotisch modelliert werden, sondern auch das Verhältnis des einzelnen Organismus zu seiner Umwelt. Denn ein Tier reagiert vielfach auf ein Zeichen als Repräsentant von etwas anderem. So reagiert ein Seeigel schon auf einen Schatten, der sich über ihn legt, ein Reh reagiert auf das Knacken im Unterholz, eine Biene auf die Farben einer Blume. Aber das, worauf unmittelbar reagiert wird, ist nicht der eigentliche Adressat des Verhaltens. Beschrieben werden diese Phänomene von dem Pionier der Erforschung des Verhaltens der Einzeller, H.S. Jennings, bereits 1906: »In allen diesen Fällen kann die Reaktion auf die Veränderung nicht auf irgendeine unmittelbare schädliche oder günstige Wirkung der betreffenden Veränderung selbst zurückgeführt werden. Die tatsächliche Veränderung selbst *repräsentiert* nur eine

möglicherweise dahintersteckende Veränderung, die schädlich oder nützlich ist. Der Organismus reagiert wie auf etwas anderes als die tatsächlich eintretende Veränderung; die Veränderung wirkt als ein *Zeichen*. Wir können Reize dieser Art entsprechend als *repräsentative* Reize bezeichnen«.²⁵⁰ Die wahrgenommene, nicht selbst relevante Umwelteigenschaft wird von einem Organismus als Anzeichen oder als Aspekt eines relevanten Umweltzustandes interpretiert. Die Reaktion erfolgt also eigentlich im Hinblick auf diesen hinter der wahrgenommenen Umweltänderung stehenden Zustand. Das Zustandekommen dieser Assoziation erklärt sich Jennings durch Prozesse des Lernens, die er schon bei den einfachsten Organismen nachweisen kann.²⁵¹

Ein einfacher Zeichenprozess, eine *Semieose*, liegt also bereits in vielen Umweltbezügen von Organismen vor: Ein Gegenstand der Umwelt wird von dem Organismus als ein *Objekt* perzipiert, dem ein (kontextabhängiger) *Interpretant* zugeordnet wird. Im Unterschied zu diesem einfachen Prozess besteht *Kommunikation* dagegen in einer wechselseitigen und symmetrischen Semiose von mindestens zwei organisierten Systemen, die semiotisch so aufeinander bezogen sind, dass die ausgesandten Zeichen des einen Systems zu Objekten mit eigenen Interpretanten für ein anderes System werden. In beiden Fällen ermöglicht die Beschreibung dieser Beziehungen in semiotischer Begrifflichkeit die Identifikation von Irrtümern und Täuschungen: So wie jede Semiose das Moment des Irrtums enthalten kann, kann jede Kommunikation das Moment der Lüge enthalten.

Die Betrachtung von Sinneseindrücken als *Zeichen* geht mindestens bis ins 19. Jahrhundert zurück. Bei H. von Helmholtz heißt es: »die Sinnesempfindungen sind für unser Bewußtsein Zeichen, deren Bedeutung verstehen zu lernen unserem Verstande überlassen ist«²⁵² (↑Wahrnehmung). Aus diesen Worten wird bereits deutlich, dass der semiotische Ansatz sich nicht allein auf die Verarbeitung sinnlicher Eindrücke im Rahmen der Wahrnehmung beschränken muss. Vielmehr können auch innere Vorgänge im Organismus biosemiotisch interpretiert werden. Die Zeicheninterpretation stellt also nicht allein einen innerorganismischen Vorgang dar, der zwischen den Sinnesorganen und dem Zentralnervensystem abläuft. Jede funktionale Beziehung zwischen Elementen innerhalb eines oder zwischen mehreren Organismen kann im Prinzip semiotisch interpretiert werden (↑Funktion).

Der Funktionsbegriff selbst kann somit semiotisch fundiert werden: Jede Wirkung, die von einem System interpretiert wird und für dieses eine Bedeutung hat, bildet eine Funktion. Zeichenprozesse werden

daher als gleichursprünglich mit funktionalen Verhältnissen verstanden (Emmeche 2002: »Ontologically, sign and function are related like the chicken and the egg: It is a bit absurd to ask which came first, the sign in nature or functions in nature: biosemiotically, both arise simultaneously in the same historical process, with the creation of the first *organisms*«).²⁵³ Als »Zeichen« können die organischen Funktionen deshalb interpretiert werden, weil sie nicht allein eine kausale Relation beschreiben, sondern auch eine Dimension der *Bedeutung* für den Organismus enthalten. Zu einer Funktion wird ein Prozess, wenn er nicht nur mittels der zwei Glieder von Ursache und Wirkung beschrieben, sondern als dreistellige Relation konzipiert wird: als eine Wirkung, die von einer Ursache ausgeht und für das System eine relevante Rolle (Bedeutung) spielt.

Seit den 1970er Jahren bildet die Biosemiotik ein eigenes Forschungsfeld, von dem aus eine semiotische Neuinterpretation aller Bereiche der Biologie erfolgt. Als ein Vorzug des zeichentheoretischen Ansatzes der Biosemiotik gegenüber dem traditionellen kausalen Ansatz wird das prinzipielle Umgehen eines physikalischen Reduktionismus gesehen: Werden biologische Vorgänge als Interpretationen von Zeichen verstanden, dann liegt keine einfache kausale Determination vor, sondern dem »Subjekt« der Interpretation (z.B. dem Organismus oder der Zelle) wird eine komplexe Leistung nach Maßgabe seiner eigenen Organisation zugeschrieben.²⁵⁴ Als Träger von Zeichen interpretiert, stellen die Gene z.B. keine einfachen Determinanten der Struktur und des Verhaltens eines Organismus dar, sondern sie sind für ihre Wirksamkeit auf eine Interpretation durch den biochemischen Apparat einer Zelle angewiesen. Im Rahmen unterschiedlicher Kontexte kann das gleiche Gen daher unterschiedlich interpretiert werden und damit eine unterschiedliche Wirkung entfalten.

Neben dem umfassenden Begriff der Biosemiotik werden bereichsspezifische Termini für die verschiedenen Teildisziplinen der Biologie vorgeschlagen: Sebeok führt 1963 den Ausdruck **Zoosemiotik** (»zoosemiotics«) im Zusammenhang einer Diskussion der Kommunikation von Bienen und anderen Organismen ein. Er versteht darunter die Wissenschaft des Signalverhaltens bei Tieren (»scientific study of signalling behavior in and across animal species«).²⁵⁵ Parallel dazu sind die Ausdrücke **Endosemiotik** (Sebeok 1972)²⁵⁶, **Phytosemiotik** (Krampen 1981)²⁵⁷, **Mykosemiotik** (Sebeok 1990)²⁵⁸ und **Ökosemiotik** (Nöth 1996)²⁵⁹ gebildet. Als »Endosemiose« gilt allgemein jeder in einem Organismus ablaufende Semioseprozess.

Abiosemiotik?

Kritisch wird gegen die Biosemiotik eingewandt, dass die Ausweitung des Zeichenbegriffs auf alle Lebensvorgänge den Begriff unscharf werden lässt. Diese Unschärfe geht noch weiter, insofern auch anorganische Vorgänge semiotisch interpretiert werden. Eine derartige pansemiotische Sicht findet sich auch bereits in einigen von Peirces Sätzen: »all this universe is perfused with signs, if it is not composed exclusively of signs«.²⁶⁰ Gerechtfertigt werden könnte diese Sicht, weil auch in der physischen, nicht-organischen Welt Körper nur aufgrund bestimmter Aspekte aufeinander wirken: Auf einen Stein wirkt die Gravitation aufgrund seiner schweren Masse, unabhängig davon, welche Farbe er hat.

Dass die Semiotik keine exklusiv auf die biologischen Gegenstände anwendbare Methode ist, wird explizit von manchen Semiotikern behauptet. J. Deely etwa gibt 1992 ein Beispiel für eine abiotische Semiose: Ein versteinertes Saurierknochen verweist einerseits als Zeichen auf das Objekt eines Dinosauriers, der einmal gelebt hat, und wird andererseits in einem Naturprozess zu einer Gesteinsinformation, die als Interpretant des Knochens gedeutet werden kann.²⁶¹ Um die biologischen Bezüge hier ganz zu entfernen, kann das Beispiel modifiziert werden: Ein Lavagestein verweist einerseits als Zeichen auf einen Vulkanausbruch, andererseits führt es zu einer geologisch nachweisbaren Veränderung (Kontaktmetamorphose), die als Interpretant fungiert. Die Biosemiotik verwandelt sich damit in den Spezialfall einer allgemeinen *Physiosemiose*: »a process as broad as nature itself«²⁶² und ist damit nicht mehr das exklusive Problemfeld einer theoretischen Biologie.

Täuschung

Das Verb »täuschen« geht auf mhd. »tiuschen« »unwahr reden; lügnerisch versichern« zurück und hat eine unklare weitere Herkunft. Das Substantiv ist seit dem 18. Jahrhundert bekannt.

Die Frage, ob es Täuschung und Lüge bei Tieren gibt, wird seit langem kontrovers diskutiert. In Bezug auf die Lüge wird sie bis ins 20. Jahrhundert meist negativ beantwortet und mit dem fehlenden Sprachvermögen der Tiere begründet.²⁶³ Das Phänomen der *Sinnestäuschung* zeigt, dass das Sprachvermögen weniger eine Voraussetzung für die Täuschung als für das Lügen darstellt. In der Sinnestäuschung (oder auch in der Selbsttäuschung) liegt außerdem keine Intentionalität seitens des Täuschenden vor, sie ähnelt daher mehr einem Irrtum. Die einflussreichen Überlegungen von Augustinus über die Lüge setzen

aber auch bei ihr keine Sprachfähigkeit voraus, wenn er definiert, es »lügt derjenige, der etwas anderes, als er im Herzen trägt, durch Worte oder beliebige sonstige Zeichen zum Ausdruck bringt«²⁶⁴.

Nach dieser Definition könnten viele Formen des *Schutzverhaltens* von Tieren (↑Schutz), z.B. das Sich-Verbergen und Tarnen, als »Lüge« oder »Täuschung« bezeichnet werden. Dies erfolgt bereits im 18. Jahrhundert durch A.J. Roesel von Rosenhof: Von den Abendpfaueaugen, die tagsüber in ihrer Ruhestellung regungslos auf Ästen sitzen und so vertrockneten Blättern gleichen, schreibt Rosel, durch dieses Verhalten »betrügen sie unsere Augen«.²⁶⁵ Gut einhundert Jahre später meint auch A. Rössler, der schon vor H.W. Bates die »Nachahmung« in der Zeichnung von wenig miteinander verwandten Organismen beschreibt (↑Mimikry), zur »Malerei« auf den Schmetterlingsflügeln: »Eine [...] Absicht der Malerei bezweckt die *Sicherheit*, in dem sie das Auge der Feinde zu täuschen sucht durch Ähnlichkeit mit anderen Gegenständen, Pflanzentheilen und selbst Thieren, z.B. die Sesien gleichsam als Bienen- und Wespen-Arten verummte Schmetterlinge sind«.²⁶⁶ Auch C. Darwin nennt 1862 die Einrichtungen, mit denen Orchideen Insekten zu einer Bestäubung der Blüten veranlassen, »Täuschung« (»these plants exist by an organized system of deception«).²⁶⁷ Im An-

schluss an die Arbeiten von Bates zum Phänomen der Mimikry ist im Englischen vielfach von »deception« die Rede.²⁶⁸ Auch im Deutschen wird die Warnfärbung der Bateschen Mimikry²⁶⁹ oder auch die bloße Tarnfärbung²⁷⁰ später ausdrücklich als »Täuschung« bezeichnet. Ausführlich behandelt F. Alverdes verschiedene Formen des Schutzverhaltens, die auch bei wenig komplexen Organismen auftreten, als »Täuschungen«, z.B. die Tarnfärbung (»Sympathese«), schützende Ähnlichkeit mit Einzeldingen der Umwelt (Mimese und Mimikry), Schreckstellungen (»Phobese«) und Totstellreflex (»Thanatose«).²⁷¹ Von den späteren Autoren behandelt W. Wickler die Mimikry als Form der Täuschung, wie bereits einer seiner Buchtitel deutlich macht: »Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur« (1968).

Gegen die Fähigkeit zur Täuschung bei Tieren wird eingewandt, dass zur Täuschung eine individuelle Entscheidung gehört, das Täuschen der Tiere aber instinktmäßig festgelegt sei und daher eine »dem Belieben des Einzeltiers entzogene Verhaltensweise« (Kainz 1961) darstelle.²⁷² Allenfalls bei hoch entwickelten, sozial lebenden Säugetieren, so bei Affen und Hunden, könne ein »lügenhaftes Verhalten« identifiziert werden, das die instinktgesteuerten Verhaltensweisen durch individuelle Erfahrungen und Entscheidungen überformt.²⁷³ Von einem angeblich echten Fall des Lügens berichtet G. Rüppell 1969 bei einer Gruppe von Eisföchen: Ein alter Eisföch verscheucht seine jungen Artgenossen wiederholt durch das Ausstoßen eines Warnlauts von der Futterstelle, auch wenn offenbar keine Gefahr und damit kein Grund für den Warnlaut besteht.²⁷⁴ Fraglich ist aber, ob auch diese Täuschung als eine Lüge gelten kann. Denn es erscheint sinnvoll, einem Begriff wie »Lügen« die moralische Konnotation nicht zu nehmen, von einem moralischen Vergehen kann aber nur dort gesprochen werden, wo eine Moral in Ansatz gebracht werden kann, wo also mit der kommunikativen Äußerung eine soziale Verpflichtung, eine kulturelle Verbindlichkeit eingegangen wird. Dies ist aber bei Tieren, bei denen die Sprache rein dialogisches Kommunikationsmittel ist, nicht der Fall.

Seit den 1970er Jahren werden populationsgenetische und spieltheoretische Modelle über Strategien der »Fehlinformation« entwickelt. Die Ausbreitung des »Lügenverhaltens« kann im Rahmen dieser Modelle durch Individual-, Gruppen- oder Verwandtenselektion erklärt werden.²⁷⁵

Genaue Verhaltensstudien an Primaten, die seit den 1980er Jahren durchgeführt werden, führen auch bei ihnen zur Identifikation von Verhaltensweisen, die »taktische Täuschungen« beinhalten (vgl. Tab.

Verbergen

Stillsein, Verstecken, Mimen von Desinteresse, Ignorieren

Ablenken

Lautäußerungen, Wegschauen, Drohen, In-die-Irre-Führen, Verwickeln in eine Interaktion

Hinlocken

Lautäußerungen, Hinführen, Verwickeln in eine Interaktion

Falschen Eindruck erwecken

Neutrales Verhalten, Freundlichkeit, Drohen

Ablenken auf unbeteiligten Dritten

Umlenken einer Drohung, Zeichensprache (bei unterrichteten Primaten)

Soziale Werkzeugbenutzung

Täuschen des Werkzeugindividuums, Täuschen des Zielindividuums

Kontorn einer Täuschung

Verhindern des Erfolgs einer Täuschung, Täuschung eines Täuschenden

Tab. 141. Kategorien taktischer Täuschung bei Affen (nach Byrne, R. & Whiten, A. (1990). *Tactical deception in primates: the 1990 database. Primate Rep.* 27, 1-101: 6-9).

141).²⁷⁶ Als Konsequenz dieser Untersuchungen wird dafür plädiert, den Primaten ein Bewusstsein und die Fähigkeit zum Lügen im eigentlichen Sinne zuzuschreiben und auf die Anführungszeichen zu verzichten.²⁷⁷

Ritual

Das Wort ›Ritual‹ stellt eine Entlehnung vom lateinischen ›rituale‹ (abgeleitet von lat. ›ritus‹ »religiöser Brauch, Gewohnheit, Sitte«) dar und erscheint zu Anfang des 18. Jahrhunderts im Deutschen. In der zweiten Hälfte des Jahrhunderts nimmt es die allgemeine Bedeutung »oft wiederholtes, sich immer gleichbleibendes, regelmäßiges Vorgehen nach einer festgelegten Ordnung« an.

Von einem ›Ritual‹ im Verhalten der Tiere spricht wohl zuerst J. Huxley 1914 in Bezug auf einige Elemente des Balzverhaltens beim Haubentaucher. Er erkennt einen graduellen Wandel eines nützlichen Verhaltens zu einem Symbol und schließlich zu einem Ritual (»gradual change of a useful action into a symbol and then into a ritual«²⁷⁸). Später identifiziert Huxley auch beim Rothalstaucher einen rituellen Gebrauch von nicht-sexuellen Verhaltensweisen während der Balz (»ritual use of non-sexual actions during courtship«²⁷⁹). Er meint damit die Übernahme von ursprünglich nicht im Zusammenhang mit der Paarung stehenden Verhaltensweisen in die Balz bei diesen Vögeln (z.B. das Werben mit dem Vorzeigen von Nistmaterial).

N. Tinbergen übernimmt in den 1950er Jahren diese Bezeichnung und ordnet sie der allgemeinen Kategorie der (phylogenetisch) *abgeleiteten Aktivität* (»derived activity«) unter. In einer ritualisierten Bewegung liege eine »Befreiung« und »Emanzipation« vom funktionalen Kontext vor, in dessen Evolution ein Merkmal ursprünglich gestanden habe. Im Prozess der Ritualisierung erfahre eine Verhaltensweise eine zunehmende *Schematisierung* (»schematizing«), d.h. eine Übertreibung und Vereinfachung ihrer Struktur (»exaggeration and simplification of the movement«).²⁸⁰

Allgemein kann die Ritualisierung damit als eine Form des Funktionswechsels (↑Funktion) im Bereich des Verhaltens verstanden werden: Im Prozess der Ritualisierung werden vorher nicht im Kontext der Kommunikation stehende Verhaltensweisen (z.B. ein Lokomotions-, Ernährungs- oder Putzverhalten) als kommunikative Signale wirksam.²⁸¹ Eine Vorstellung von der evolutionären Dimension der Ritualisierung in diesem Sinne entwickelt bereits Darwin. Er bemerkt, dass viele Strukturen, die der Kommunikation

v.a. bei der Balz dienen, aus Merkmalen hervorgegangen sind, die in ihrer evolutionären Geschichte vorher in andere Funktionen eingebunden waren, z.B. die lauterzeugenden Federn von Vögeln in die Funktion der Fortbewegung und die Stimmorgane der Säugetiere in das respiratorische System.²⁸²

Eine genaue Identifizierung von ritualisierten Verhaltenselementen bei der Balz von Vögeln unternimmt zuerst O. Heinroth 1910 aufgrund von vergleichenden Verhaltensstudien.²⁸³ Lorenz übernimmt die Methode der vergleichenden Betrachtung und bezeichnet die in der Balz »bis zur Unkenntlichkeit ›formalisierten‹ Zeremonien« anfangs als *Signal- oder Symbolbewegungen*²⁸⁴, bevor er später von einer »›ritualisierenden‹ Übertreibung und Vereinfachung der Bewegung« spricht²⁸⁵ und wegen der nicht sehr weitreichenden Analogie zur menschlichen Symbolverwendung dafür den Terminus *formalisierte Intentionsbewegung* vorschlägt²⁸⁶. Das Phänomen der Ritualisierung im Verhalten von Tieren wird von Lorenz wiederholt diskutiert; er unterscheidet eine phylogenetische Ritualisierung bei Tieren und eine kulturelle beim Menschen.²⁸⁷

Den Ausdruck *Intentionsbewegung* verwendet Lorenz bereits in seinen frühen Schriften zum sozialen Verhalten von Rabenvögeln. Er versteht darunter 1931 einen im Vergleich zum normalen Ablauf nur ansatzweise ausgeführten Bewegungsablauf, ein »Rudiment« des normalen Verhaltens, wie er sagt, der im Kontext der sozialen Kommunikation steht.²⁸⁸ (Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort ›Intentionsbewegung‹ in anderer Bedeutung, nämlich für eine bewusst und geplant ausgeführte Bewegung.²⁸⁹)

In einem weiteren Sinne wird auch unabhängig vom Vorliegen eines Funktionswechsels jede Form der Vereinfachung und Verstärkung von Verhaltensweisen, die dann als Signale für andere Organismen, insbesondere Artgenossen wirken, als Ritualisierung angesehen.²⁹⁰ Für ritualisiertes Verhalten ist eine »typische Intensität« kennzeichnend.²⁹¹

Im Hinblick auf ihre Motivation können viele später ritualisierte Verhaltensweisen als Ergebnis einer Übersprungbewegung (↑Funktion) interpretiert werden. Denn die Annäherung der Partner in der Balz kann miteinander konfligierende Antriebe der Flucht und des Angriffs hervorrufen.

Eine besondere Form des Rituals stellen die so genannten *Kommenthandlungen* dar. Das Wort ist abgeleitet von dem seit Ende des 18. Jahrhunderts gebräuchlichen Ausdruck ›Komment‹ für einen studentischen Brauch, das wiederum auf franz. ›comment‹ »Art und Weise etwas zu tun« zurückgeht. K. Lorenz

versteht unter einem Kommentverhalten 1932 »konventionelle Handlungen, deren Ausbildung von dem Lebensraum der Tiere nicht direkt beeinflusst wird.«²⁹² Besonders bekannt sind die *Kommentkämpfe*, die im Gegensatz zu den Beschädigungskämpfen in einem ritualisierten Wettstreit bestehen, bei dem auf den Einsatz von verletzenden Waffen verzichtet wird.²⁹³ Lorenz beschreibt diese Kämpfe bei verschiedenen Organismen und erklärt sie durch das Prinzip der ↑Arterhaltung.²⁹⁴ Spätere Erklärungen verweisen auf den Nutzen des Individuums selbst, der sich aus dem Verzicht auf verletzende Waffen ergibt.

Nachweise

- 1 Cicero, De oratore 3, 204; Quintilian, Institutio oratoria 9, 1, 30; 9, 2, 20; 23.
- 2 Montaigne, M. de (1580). Essais (3 Bde., Paris 1998, hg. v. A. Tournon): II, 192 (II, 12).
- 3 a.a.O.: 193.
- 4 Cureau de la Chambre, M. (1648). Traité de la connoissance des animaux: 330f.
- 5 Belon, P. (1551). L'histoire naturelle des estranges poissons marins: 39 (II, vii); Fernel, J. (1554). De partium morbis et symptomatis, in: Medicina. Ad Henricum II Galliarum regem christianissimum (Lyon 1564): 544 (VI, iii).
- 6 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 52; ders. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 352; Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe (1845, Bristol 1995, 3 vols.): I, 252.
- 7 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité (Œuvres, Bd. 1-2, Paris 1962): I, 234ff. (II, Teil I, Kap. VII, §1ff.).
- 8 Stahl, G.E. (1707). Demonstratio de mixti et vivi corporis vera diversitate (in: Theoria medica vera, ed. L. Choulant, Bd. 1, Leipzig 1831, 81-158): 95; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 157.
- 9 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedanken. Von dem Gebrauche der Theile im Menschen, Thieren und Pflantzen: 61.
- 10 Milne-Edwards, H. (1827). Organisation. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd. 12, 332-344: 335.
- 11 Paynell, T. (Übs.) (1532). Erasmus, De contemptu mundi. The Dispyng of the Worlde: The Eyght Chapter, p. 2; vgl. Erasmus von Rotterdam (1521). De contemptu mundi epistola (Leiden 1529): Caput VIII, p. 1.
- 12 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-350): 326.
- 13 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 58f.
- 14 Tembrock, G. (1970). Probleme der Biokommunikation. Biol. Rundsch. 8, 129-141: 129.
- 15 Tembrock, G. (1971). Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich, 2 Bde.; ders. (2004). Biokommunikation: Nachrichtenübertragung zwischen Lebewesen. In: Kallinich, J. & Spengler, G. (Hg.). Tierische Kommunikation, 9-27.
- 16 Tembrock (1970): 137.
- 17 Strodtbeck, F.L. & Hook, L.H. (1961). The social dimensions of a twelve-man jury table. Sociometry 24, 397-415: 414.
- 18 Hall, E.T. (1963). A system for the notation of proxemic behavior. American Anthropologist N.S. 65, 1003-1026: 1022.
- 19 Isokrates, Nicocles (oratio 3): 5f.; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 32f.
- 20 Platon, Protagoras 321b; vgl. Politeia 591c.
- 21 Zuerst bei Xenophon, Hieron 7,3; vgl. Dierauer (1977): 33.
- 22 Vgl. z.B. Homer, Ilias 4, 433ff.; Aischylos, Agamemnon 1050f.; Sophokles, Antigone 1001f.; Aristophanes, Aves 199f.; vgl. Dierauer (1977): 30f.
- 23 Aristoteles, Hist. anim. 535a28ff.
- 24 ebd.
- 25 a.a.O.: 535b25ff.
- 26 Aristoteles, Politica 1253a7-18 (Übers. E. Rolfes).
- 27 Aristoteles, De part anim. 660a35-36 (Übers. W. Kullmann, Berlin 2007); vgl. Hist. anim. 504b1; 536a20ff.; 536b11ff.; 597b27-30; 608a17ff.; Steiner, G. (2008). Das Tier bei Aristoteles und den Stoikern: Evolution eines kosmischen Prinzips. In: Alexandridis, A., Wild, M. & Winkler-Horaček, L. (Hg.). Mensch und Tier in der Antike. Grenzziehung und Grenzüberschreitung, 27-46: 35.
- 28 Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposeis 1, 75; Porphyrios, De abstinencia 3, 4; vgl. Dierauer (1977): 268.
- 29 Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposeis 1, 74; Porphyrios, De abstinencia 3, 3; 3, 5.
- 30 Porphyrios, De abstinencia 3, 5; 3, 6.
- 31 Descartes, R. (1637). Discours de la Méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 57.
- 32 Hobbes, T. (1658). De homine (Opera Philosophica, vol. II, London 1839, 1-132): 88 (chap. 10).
- 33 Grew, N. (1701). Cosmologia sacra: 45.
- 34 Drechsler, J.G. (1673). Dissertatio historico-physica De sermone brutorum; Großgebaur, P. (1698). Autoschediasma de loquela brutorum Von der Sprache der Thierte.
- 35 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaux essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3. Frankfurt/M. 1996): I, 175 (II, 11, § 10).
- 36 Meier, G.F. (1749). Versuch eines neuen Lehrgebäudes von den Seelen der Thierte; ähnlich: Winkler, J.H. (1742-45). Philosophische Untersuchungen von dem Seyn und dem Wesen der Seele der Thierte. 4 Teile: II, 93.
- 37 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (Philosophical Works, vol. II., London 1874, 375-468): 401 (part III).
- 38 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 7.
- 39 a.a.O.: 40.
- 40 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschich-

te: 60.

41 ebd.

42 Hamann, J.G. (1784). Metakritik über den Purismus der Vernunft (Sämtliche Werke, Bd. 3, Wien 1951, 281-289): 286.

43 Humboldt, W. von [1806]. *Latium und Hellas* (AA, Werke, Bd. 3, hg. v. A. Leitzmann, Berlin 1904, 136-170): 168.

44 Humboldt, W. von (1820). Über das vergleichende Sprachstudium (Leipzig 1946): 12; vgl. auch Renan, E. (1859). *De l'origine du langage*; Steinthal, H. (1851). *Der Ursprung der Sprache*: 4-27; Noiré, L. (1877). *Der Ursprung der Sprache*: 63-84; Delacroix, H. (1924/30). *Le langage et la pensée*: 218ff.; Révész, G. (1946). *Ursprung und Vorgeschichte der Sprache*: 17f.

45 Wenzel, G.I. (1800). *Neue auf Vernunft und Erfahrung gegründete Entdeckungen über die Sprache der Thiere*: [4].

46 a.a.O.: [6].

47 a.a.O.: [7].

48 a.a.O.: 21.

49 a.a.O.: 52.

50 a.a.O.: 56.

51 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 56.

52 Vgl. Bosch, L. P. van den (2000). *Language as the barrier between brute and man: Friedrich Max Müller and the Darwinian debate of language*. *Saeculum* 51, 57-89: 69.

53 Haeckel, E. (1899/1919). *Die Welträtsel*: 190.

54 Jäger, G. (1867). Über den Ursprung der menschlichen Sprache. *Das Ausland* 40, 985-989; 1046-1051; 1118-1121: 1120.

55 Jäger, G. (1869). Über den Ursprung der Sprache. *Das Ausland* 42, 394-399: 397.

56 Schleicher, A. (1863). *Die Darwinsche Theorie und die Sprachwissenschaft*: 6.

57 Müller, F.M. (1861). *Lectures on the Science of Language*, vol. 1: 340; 3. Aufl. (1866): 392; vgl. Bosch (2000).

58 Müller (1861/66): 387.

59 Müller, F.M. (1888). *My predecessors* (Last Essays, London 1901, 27-62): 28.

60 Müller, F.M. (1887). *The Science of Thought*: Titelblatt; vgl. X.

61 a.a.O.: 114.

62 Wundt, W. (1863). *Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele*, 2 Bde.: II, 389.

63 a.a.O.: 388.

64 a.a.O.: 389f.

65 Gottsched, L.A.V. (Übers.) (1749). *Betrachtungen über den Hobbesischen Stand der Natur*, in einem Gespräche zwischen dem Hobbes und Timotheus. In: Gottsched, L. (Hg.) *Neue Sammlung auserlesener Stücke*, aus Popen, Eachards, Newtons, und andrer Schriften, 133-280: 154f.

66 Swedenborg, E. (1770). *Von den Erdkörpern der Planeten und des gestirnten Himmels Einwohnern*: 88f.

67 Herder, J.G. (1786). *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit*, Bd. 2: 359.

68 Bergmann, G.H. (1836). *Ueber das Ursächliche der Taubstummheit und deren Verschiedenheit von Idiotismus und Imbecillität*. *Hannoversche Annalen für die gesammte*

Heilkunde 1, 60-82: 60.

69 Hazlitt, W. (1826). *The Plain Speaker: Opinions on Books, Men, and Things*, vol. 1: 55.

70 Anonymus (1781). *Die Steckenpferde unsers aufgeklärten Jahrhunderts*. In: *Neue Miscellaneen historischen, politischen, moralischen, auch sonst verschiedenen Inhalts* (hg. v. K.G. Küttner) 13, 125-144: 135; vgl. Baumgarten-Crusius, L.F.O. (1832). *Lehrbuch der christlichen Dogmengeschichte*, Bd. 2: 879.

71 Eberhard, J.A. (1786). *Ueber den Werth der Empfindsamkeit besonders in Rücksicht auf die Romane*: 134.

72 Hoffbauer, J.C. (1809). *Ueber die Neigung Wahnsinniger und ähnlicher Kranken, für sich zu reden besonders in nosologisch-semiotischer Hinsicht. Mit beiläufigen Bemerkungen über die Sprache der Taubstummen*. *Bibliothek der practischen Heilkunde* 21, 197-204: 198f.

73 Nasse, F. von (1826). Über den Ursprung der Sprache. *Zeitschrift für die Anthropologie* 4, 1-51: 42.

74 Jördens, K.H. (1809). *Lexikon deutscher Dichter und Prosaisten*, Bd. 4: Seite 327.

75 Salat, J. (1820/26). *Lehrbuch der höhern Seelenkunde; oder: Psychische Anthropologie*: 332.

76 Hauptmann, M. (1853). *Die Natur der Harmonik und der Metrik*: 364.

77 Heyse, K.W.L. (1856). *System der Sprachwissenschaft*: 80.

78 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 158 (II, 11, 7).

79 a.a.O.: 159 (II, 11, 10).

80 Romanes, G.J. (1883). *Mental Evolution in Animals*: 318-340.

81 Romanes, G.J. (1888). *Mental Evolution in Man*: 39.

82 a.a.O.: 34; vgl. 276; ders. (1889). *The origin of the human faculty* (Essays, London 1897, 86-113): 108.

83 Romanes (1888): 36.

84 a.a.O.: 191.

85 a.a.O.: 191; vgl. 185.

86 a.a.O.: 357.

87 Landois, H. (1867). *Die Ton- und Stimmapparate der Insecten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung*; ders. (1874). *Thierstimmen*.

88 Wasmann, E. (1899). *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*; Forel, A. (1901). *Sensations des insectes* (dt. *Das Sinnesleben der Insekten*, München 1910).

89 Nachweise für Tab. 135: Frings, H. & Frings, M. (1964). *Animal Communication*: 3; Bastian, J. (1968). *Psychological perspectives*. In: Sebeok, T.A. (ed.). *Animal Communications*, 572-591: 577; Klopfer, P. & Hatch, J.J. (1968). *Experimental considerations*. In: Sebeok, T.A. (ed.). *Animal Communications*, 31-43: 32; Burghardt, G.M. (1970). *Defining "communication"*. In Johnston Jr, J. W., Moulton, D. G., & Turk, A. (eds.), *Communication by Chemical Signals*, 5-18: 16; Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology*: 176; Smith, W.J. (1977). *The Behavior of Communicating. An Ethological Approach*: 2; Green, S. & Marler, P. (1979) *The analysis of animal communication*. In: Marler, P. & Vandenbergh, J.G. (eds.). *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 3. *Social Behavior and Communication*, 73-158: 73; Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1978). *Animal signals: informa-*

- tion or manipulation. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). *Behavioural Ecology*, 282-309: 283; Lewis, D.B. & Gower, D.M. (1980). *Biology of Communication*: 2; Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981/93). *Introduction to Behavioural Ecology*: 349; Hauser, M.D. (1996). *The Evolution of Communication*: 6; Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. *J. evol. Biol.* 21, 387-395: 388.
- 90** Scott, J.P. (1968). Observation. In: Sebeok, T.A. (ed.). *Animal Communications*, 17-30: 17.
- 91** Diebold, A.R. (1968). Anthropological perspectives. In: Sebeok, T.A. (ed.). *Animal Communications*, 525-571: 526; Frings, H. & Frings, M. (1964). *Animal Communication*.
- 92** Bastian (1968): 576f.
- 93** Burghardt (1970): 12.
- 94** Tavalga, W.N. (1968). Fishes. In: Sebeok, T.A. (ed.). *Animal Communications*, 271-288: 275f.
- 95** Vgl. Scott-Phillips (2008): 392.
- 96** Cherry, C. (1957). On Human Communication; Burghardt (1970): 14.
- 97** Haldane, J.B.S. (1955). Animal communication and the origin of human language. *Science Progress* 43 (171), 385-401: 385.
- 98** Vgl. Wilson (1975): 176; Dawkins, M.S. (1986/95). *Unravelling Animal Behaviour*: 73.
- 99** Dawkins (1986/95): 74.
- 100** Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1978). Signale der Tiere: Information oder Manipulation?. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Hg.). *Behavioural Ecology* (dt. Etho-Ökologie, Berlin 1981, 222-245): 223.
- 101** Nachweise für Tab. 136: Otte, D. (1974). Effects and function in the evolution of signaling systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5, 385-417: 385; Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology*: 183; Krebs, J.R. & Dawkins, R. (1984). Animal signals: mind-reading and manipulation. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 2nd ed., 380-402: 380f.; Markl, H. (1985). Manipulation, modulation, information, cognition: some of the riddles of communication. In: Hölldobler, B. & Lindauer, M. (eds.). *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology* (= Fortschritte der Zoologie, Bd. 31), 163-194: 165; Hasson, O. (1994). Cheating signals. *J. theor. Biol.* 167, 223-238: 225; Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (1995). Animal signals: models and terminology. *J. theor. Biol.* 177, 305-311: 306f.; Hasson, O. (2000). Knowledge, information, biases and signal assemblages. In: Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G. (eds.). *Animal Signals. Signalling and Signal Design in Animal Communication*, 445-463: 449; Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (2003). *Animal Signals*: 3; Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. *J. evol. Biol.* 21, 387-395: 388; Owren, M.J., Rendall, D. & Ryan, M.J. (2010). Redefining animal signals: influence versus information in communication. *Biol. Philos.* 25, 755-780: 771.
- 102** Hasson, O. (1994). Cheating signals. *J. theor. Biol.* 167, 223-238.
- 103** Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981/93). *Introduction to Behavioural Ecology*: 349.
- 104** Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. *J. evol. Biol.* 21, 387-395: 388.
- 105** Vgl. Stegmann, U.E. (2005). John Maynard Smith's notion of animal signals. *Biol. Philos.* 20, 1011-1025.
- 106** Scott-Phillips (2008): 392.
- 107** a.a.O.: 389.
- 108** Berz, P. (2008). Die Kommunikation der Täuschung. Eine Medientheorie der Mimikry. In: Becker, A. et al. (Hg.). *Mimikry. Gefährlicher Luxus zwischen Natur und Kultur*, 27-44.
- 109** Lorenz, K. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 41 (= *Zool. Anz. Suppl.* 12), 69-102: 98.
- 110** a.a.O.: 100.
- 111** Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (2003). *Animal Signals*: 3; vgl. Hasson (1994): 232f.
- 112** Scott-Phillips (2008): 393.
- 113** Büchner, L. (1855). *Kraft und Stoff*: 186.
- 114** Aristoteles, *Hist. anim.*: 624b7; vgl. Kraak, W.K. (1953). First attempts at animal ethology in Greek biology (Theophrastus). *Actes VIIe Congr. Int. Hist. Sci.*, 411-414; Wenner, A.M. & Wells, P.H. (1990). Anatomy of a Controversy. The Question of a "Language" Among Bees: 270ff.
- 115** Butler, C. (1609). *The Feminine Monarchie* (New York 1969): Kap. 5, Sekt. 62.
- 116** Wildman, T. (1768). *A Treatise on the Management of Bees*: 30.
- 117** Spitzner, M.J.E. (1788). Ausführliche Beschreibung der Korbbienenzucht im Sächsischen Churkreise: 102.
- 118** Unhoch, N. (1823). Anleitung zur wahren Kenntnis und zweckmäßigen Behandlung der Bienen: 118.
- 119** Dujardin, F. (1852). Quelques observations sur les abeilles, et particulièrement sur les actes qui, chez les insectes peuvent rapporter à l'intelligence. *Ann. Sci. Nat. (B) Zool.* 3. sér. 18, 231-240; Emery, J. (1875). Ants and bees. *Nature* 12, 25-26; Bonnier, G. (1906). Sur la division du travail chez les abeilles. *Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris)* 143, 941-946; Root, E.R. (1908). Gleanings in Bee Culture 36, 830; 868.
- 120** Maeterlinck, M. (1901). *La vie des abeilles* (engl. *The Life of the Bee*, New York 1901): 167.
- 121** Lineburg, B. (1924). Communication by scent in the honeybee: a theory. *Amer. Nat.* 58, 530-537.
- 122** Françon, J. (1938). *L'esprit des abeilles* (engl. *The Mind of the Bees*, London 1939): V.
- 123** Frisch, K. von (1920). Über die „Sprache“ der Bienen. *Münch. med. Wochenschr.* 1920, 566-569.
- 124** Park, W. (1923). The "language" of bees. *Amer. Bee J.* 63, 227.
- 125** Vgl. Lindauer, M. (1985). The dance language of honeybees: the history of a discovery. *Fortschr. Zool.* 31, 129-140.
- 126** Frisch, K. von (1923). Über die „Sprache“ der Bienen. *Zool. Jb. (Physiol.)* 40, 1-186; ders. (1965). *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*.
- 127** Frisch, K. von (1946). *Die Tänze der Bienen*. *Österr. Zool. Z.* 1, 1-48; ders. (1948). Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienen-sprache *Naturwiss.* 35, 12-23, 38-43; ders. (1950). *Bees, their Vision, Chemical Senses and Language*.
- 128** Frisch, K. von & Rosch, G.A. (1926). Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorganen und Pollenduft für die

Verständigung im Bienenvolk. *Z. vergl. Physiol.* 4, 1-21.

129 Vgl. Benveniste, E. (1953-54). Die menschliche Sprache und die Mitteilung der Tiere. *Diogenes* 1, 1-8.

130 Vgl. Gould, J.L. (1976). The dance-language controversy. *Quart. Rev. Biol.* 51, 211-244; Rosin, R. (1978). The honey bee "language" controversy. *J. theor. Biol.* 72, 589-602; Wenner, A.M. & Wells, P.H. (1990). Anatomy of a Controversy. The Question of a "Language" Among Bees; Wenner, A.M. (1998). Honey bee "dance language" controversy. In: Greenberg, C. & Hara, M. (eds.). *Handbook of Comparative Psychology*, 859-872; Dyer, F.C. (2002). Biology of the dance language. *Ann. Rev. Entomol.* 47, 917-949.

131 Wenner, A.M., Wells, P.H. & Rohlfs, F.J. (1967). An analysis of the waggle dance and recruitment in honeybees. *Physiol. Zool.* 40, 317-344; Wenner, A.M., Wells, P.H. & Johnson, D.L. (1969). Honeybee recruitment to food sources: olfaction or language? *Science* 164, 84-86.

132 Dawkins, R. (1969). Bees are easily distracted. *Science* 165, 751.

133 Michelsen, A., Anderson, B.B., Kirchner, W.H. & Lindauer, M. (1989). Honey bees can be recruited by a mechanical model of a dancing bee. *Naturwiss.* 76, 277-280.

134 Vgl. Proust, J. (2003). Les animaux, pensent-ils?: 77-80.

135 Révész, G. (1946). Ursprung und Vorgeschichte der Sprache: 252; vgl. ders. (1940). Die menschlichen Kommunikationsformen und die sog. Tiersprache. *Proc. Nederl. Acad. Wetenschappen* 43.

136 Révész, G. (1954). Zum Artikel „Géza Révész, Der Kampf um die sogenannte Tiersprache“. *Psychol. Rundsch.* 5, 150-152: 151.

137 Révész, G. (1953). Der Kampf um die sogenannte Tiersprache. *Psychol. Rundsch.* 4, 81-83: 82.

138 Frisch, K. von (1953). „Sprache“ oder „Kommunikation“ der Bienen? *Psychol. Rundsch.* 4, 235-236.

139 Hediger, H. (1967). Verstehens- und Verständigungsmöglichkeiten zwischen Mensch und Tier. *Psychologie* 26, 234-255: 235.

140 Vgl. z.B. Hediger (1967): 235; vgl. ders. (1970). Zur Sprache der Tiere. *Der Zoolog. Garten (N.F.)* 38, 171-180.

141 Koehler, O. (1954). Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 1954, 327-341: 329.

142 Koehler, O. (1943). Die Aufgabe der Tierpsychologie (Darmstadt 1968): 27.

143 a.a.O.: 28; ders. (1956). Tierische Vorstufen menschlicher Sprache. Erste Arbeitstagung über zentrale Regulation der Funktionen des Organismus, 3-15: 9.

144 Koehler, O. (1952). Vom unbenannten Denken. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 46, 202-211.

145 Koehler, O. (1958). Zur Frage nach der Grenze zwischen Mensch und Tier. *Freiburger dies universitatis* 6, 97-116: 113.

146 Lorenz, K. (1949). Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen: 119.

147 Platon, *Kratylos* 388b.

148 Novalis (1797-98). *Fragmente und Studien (Werke)*, ed. G. Schulz, München 1969/87, 375-413): 392; vgl. Kainz, F.

(1938). Die Sprachpsychologie der deutschen Romantik. *Z. Psychol.* 143, 317-390: 328; 371; ders. (1941): 185.

149 Oken, L. (1809-11). *Lehrbuch der Naturphilosophie*, 3 Bde.: III, 193 (Nr. 2758).

150 a.a.O.: 194 (Nr. 2764f.); vgl. Kainz (1938): 371.

151 Kainz, F. (1958). Sprachtheoretisches zum Problem der Kommunikationssysteme im Tierreich. *Anz. Österr. Akad. Wiss. Phil.-hist. Kl.* 1957, 355-379: 374; vgl. ders. (1961). Die „Sprache“ der Tiere: 273.

152 Köhler, W. (1921-22). Zur Psychologie der Schimpansen. *Psychol. Forsch.* 1, 2-46: 27.

153 Cassirer, E. (1944). *An Essay on Man* (dt. Versuch über den Menschen, Hamburg 1996): 56.

154 a.a.O.: 58.

155 a.a.O.: 51.

156 a.a.O.: 183.

157 Schwemmer, O. (1997). Die kulturelle Existenz des Menschen: 28f.; vgl. Tugendhat, E. (2003). Egozentrität und Mystik: 15f.

158 Buytendijk, F.J. (1958). Mensch und Tier.

159 Bertalanffy, L. von (1956). A biologist looks at human nature. *Scientific Monthly* 82, 33-41: 37.

160 Révész, G. (1946). Ursprung und Vorgeschichte der Sprache: 17; vgl. Kainz (1961): 272.

161 Kainz (1961): 170f.; 254ff.

162 a.a.O.: 278.

163 a.a.O.: 172; vgl. 176.

164 a.a.O.: 175; vgl. ders. (1958). Sprachtheoretisches zum Problem der Kommunikationssysteme im Tierreich. *Anz. Österr. Akad. Wiss. Phil.-hist. Kl.* 1957, 355-379: 375.

165 Rothacker, E. (1934). *Geschichtsphilosophie*: 107.

166 Meiners, C. (1775). Versuch über die Religionsgeschichte der ältesten Völker besonders der Ägypter: 283 vgl. auch Ullmann, C. (1823). Ueber den durch Wilhelm Friedrich Rinck aus armenischer Uebersetzung bekannt gemachten dritten Brief Pauli an die Korinther: 20; Schwarz, J.L. (1844). Schelling's alte und neue Philosophie: 85; Perty, M. (1846). *Allgemeine Naturgeschichte*, Bd. 4: 230; Noack, L. (1853). Die Theologie als Religionsphilosophie in ihrem wissenschaftlichen Organismus: 13.

167 Molitor, F.J. (1827). Philosophie der Geschichte oder über die Tradition: 115 (§155).

168 Fischer, K. (1872). *Geschichte der neueren Philosophie*, Bd. 6: 699.

169 Plessner, H. (1973). Zur Anthropologie der Sprache (Gesammelte Schriften, Bd. 8, Frankfurt/M. 1983, 400-408): 405; vgl. Cheung, T. (2006). The language monopoly: Plessner on apes, humans and expressions. *Language & Communication* 26, 316-330.

170 Kainz, F. (1936). Zur Psychologie der Sprachfunktionen. *Z. Psychol.* 139, 38-97: 42; 93; ders. (1941). *Psychologie der Sprache*, Bd. 1. Grundlagen der allgemeinen Sprachpsychologie: 185.

171 Funke, O. (1927). Studien zur Geschichte der Sprachphilosophie: 60.

172 Kainz (1941): 187.

173 Voßler, K. (1905). Sprache als Schöpfung und Entwicklung: 98.

174 Kainz (1958): 373.

- 175** Hildebrand-Nilshon, M. (1980). Die Entwicklung der Sprache. Phylogenese und Ontogenese: 111; vgl. Jäger, L. (2002). Medialität und Mentalität. Die Sprache als Medium des Geistes. In: König, E. & Krämer, S. (Hg.). Gibt es eine Sprache hinter dem Sprechen?, 45-75.
- 176** Bickerton, D. (1995). *Language and Human Behaviour*: 58f.
- 177** a.a.O.: 12.
- 178** Jäger (2002): 55.
- 179** Eibl, K. (2004). *Animal poeta*. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie: 232.
- 180** Assmann, J. (1992). Das kulturelle Gedächtnis: 22.
- 181** a.a.O.: 23.
- 182** a.a.O.: 91.
- 183** Hauser, M.D., Chomsky, N. & Fitch, W.T. (2002). The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298, 1569-1579: 1570.
- 184** Kainz, F. (1961). Die „Sprache“ der Tiere: 207.
- 185** Koepecke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.: II, 1223.
- 186** Kainz (1961): 206; 281.
- 187** Wolfe, J.B. (1936). Effectiveness of token-rewards for chimpanzees. *Compar. Psychol. Monogr.* 12, H.5.
- 188** Jacoby, G. (1961). Beiträge zu der Frage nach dem Übergange von dem tierischen Bewusstsein zu dem menschlichen, von der Tiersprache zu der Menschensprache. In: Erdmann, G. & Eichstaedt, A. (1961). *Worte und Werte*. Bruno Markwardt zum 60. Geburtstag, 142-152: 144f.
- 189** Jacoby (1961): 147f.
- 190** Uexküll, T. von (1980). Einleitung. In: ders. (Hg.). *Jakob von Uexküll. Kompositionslehre der Natur*, 17-85: 75.
- 191** Hockett, C.F. (1960). Logical considerations in the study of animal communication. In: Lanyon, W.E. & Tavolga, W.N. (eds.) *Animal Sounds and Communication*, 392-430; Thorpe, W.H. (1972). The comparison of vocal communication in animals and man. In: Hinde, R.A. (ed.). *Non-Verbal Communication*, 27-47.
- 192** Vgl. Bright, M. (1984). *Animal Language*; Premack, D. (1986). *Gavagai! or the Future of the Animal Language Controversy*.
- 193** Vgl. Mery, F. (1973). Auch die Tiere haben ihre Sprache; Baumann, P. & Kaiser, D. (1992). *Die Sprache der Tiere*; Hart, S. (1997). *Von der Sprache der Tiere*.
- 194** Vgl. Marler, P. (1961). The logical analysis of animal communication. *J. theor. Biol.* 1, 295-317.
- 195** Morris, C.W. (1946). *Signs, Language and Behavior*: 359ff.
- 196** Marler (1961): 302.
- 197** Ruesch, J. & Bateson, G. (1951). *Communication*: 209.
- 198** Jacob, F. [1967]. [Diskussionsbeitrag in: *Leben und Sprechen. Ein Gespräch zwischen François Jacob, Roman Jakobson, Claude Lévi-Strauss und Philippe L'Héritier unter der Leitung von Michel Tréguer*] (dt. in: Holenstein, E. (Hg.). *Roman Jakobson, Semiotik, Ausgewählte Texte*, 1919-1982, Frankfurt/M. 1988, 398-423: 399.
- 199** a.a.O.: 400.
- 200** Struhsaker, T.T. (1967). The Red Colobus Monkey; Seyfarth, R.M., Cheney, D.L. & Marler, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence for predator classification and semantic communication. *Science* 210, 801-803; dies. (1980). Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Anim. Behav.* 28, 1070-1094.
- 201** Owings, D.H. & Leger, D.W. (1980). Chatter vocalizations of California ground squirrels: predator and social-role specificity. *Z. Tierpsychol.* 54, 163-184.
- 202** Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2006). Semantic combinations in primate calls. *Nature* 441, 303.
- 203** Krall, K. (1912). *Denkende Tiere*. Beiträge zur Tierseelenkunde auf Grund eigener Versuche. Der kluge Hans und meine Pferde Muhamed und Zarif.
- 204** Pfungst, O. (1907). Das Pferd des Herrn von Osten „Der kluge Hans“. Ein Beitrag zur experimentellen Tier- und Menschen-Psychologie; vgl. Chandland, D.K. (1993). *Feral Children and Clever Animals*; Ingensiep, H.W. & Baranzke, H. (2008). *Das Tier*: 58ff.
- 205** Vgl. Ward, E.F. (1983). Teaching sign language to a chimpanzee: some historical references. *J. Exp. Anal. Behav.* 40, 341-342.
- 206** Garner, R.L. (1892). *The Speech of Monkeys*.
- 207** Witmer, L. (1909). A monkey with a mind. *Psychol. Clinic* 3, 179-205.
- 208** Furness, W.H. (1916). Observations on the mentality of chimpanzees and orangutans. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 55, 281-290.
- 209** Hayes, K.J. & Hayes, C.H. (1951). The intellectual development of a home-raised chimpanzee. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 95, 105-109.
- 210** Kellogg, W.N. & Kellogg, L.A. (1933). *The Ape and the Child*.
- 211** Gardner, R.A. & Gardner, B.T. (1969). Teaching sign language to a chimpanzee. *Science* 165, 664-672.
- 212** Premack, D. (1971). Language in chimpanzee? *Science* 172, 808-822; ders. & Premack, A.J. (1983). *The Mind of an Ape*.
- 213** Rumbaugh, D.M. (ed.) (1977). *Language Learning by a Chimpanzee*. The Lana Project.
- 214** Terrace, H.S. (1979). *Nim*.
- 215** Patterson, F. (1982). *The Education of Koko*.
- 216** Savage-Rumbaugh, E.S. & Lewin, R. (1994). *Kanzi. At the Brink of the Human Mind*.
- 217** Vgl. z.B. Parker, S.T. & Gibson, K.R. (eds.) (1990). „Language“ and Intelligence in Monkeys and Apes; Wallman, J. (1992). *Aping Language*; Kreisel-Korz, U. (1997). *Affen und Sprache. Studien zur Biolinguistik*.
- 218** Terrace, H.S., Petitto, L.A., Sanders, R.J. & Bever, T.G. (1979). Can an ape create a sentence? *Science* 206, 891-902: 901; vgl. Terrace, H.S. (1983). Apes who „talk“: language or projection of language by their teachers? In: de Luce, J. & Wilder, H.G. (eds.). *Language in Primates*, 19-42.
- 219** Savage-Rumbaugh, E.S. (1986). *Ape Language. From Conditioned Response to Symbols*.
- 220** Chomsky, N. (1957). *Syntactic Structures*; ders. (1965). *Aspects of the Theory of Syntax*.
- 221** Lai, C.S.L. et al. (2001). A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. *Nature*

- 413, 519-523.
- 222** Pinker, S. (1994). The Language Instinct. The New Science of Language and Mind.
- 223** Pinker, S. (2001). Talk of genetics and vice versa. *Nature* 413, 465-466.
- 224** Cavalli-Sforza, L. (1999). Geni, Popoli e Lingue.
- 225** Goldin-Meadow, S. (1975). The Representation of Semantic Relations in a Manual Language Created by Deaf Children of Hearing Parents: a Language You Can't Dimiss Out of Hand; Iverson, J.M. & Goldin-Meadow, S. (eds.) (1998). The Nature and Functions of Gesture in Children's Communication.
- 226** Vogel, C. (1977). Zum biologischen Selbstverständnis des Menschen. *Naturwiss. Rundsch.* 30, 241-250: 247.
- 227** Bickerton, D. (2002). Interview. *Der Spiegel* 43/2002, 223-228: 225.
- 228** Provine, R.R. (2000). Laughter. A Scientific Investigation: 87.
- 229** Ambrose, S.H. (2001). Paleolithic technology and human evolution. *Science* 291, 1748-1754.
- 230** Dunbar, R.I.M. (1993). Coevolution of neocortical size, group size and language in humans (with commentary). *Behav. Brain Sci.* 16, 681-735
- 231** Dunbar, R.I.M. (1996). Grooming, Gossip, and the Evolution of Language.
- 232** Dunbar, R.I.M. (1998). Theory of mind and the evolution of language. In: Hurford, J.R., Studdert-Kennedy, M. & Knight, C. (eds), *Approaches to the Evolution of Language: Social and Cognitive bases*, 92-110: 102.
- 233** Moll, H., & Tomasello, M. (2007). Cooperation and human cognition: The Vygotskian intelligence hypothesis. *Philos. Trans. Roy. Soc. B* 362, 639-648; Tomasello, M. (2009). Why we cooperate (dt. Warum wir kooperieren, Frankfurt/M. 2010): 57.
- 234** Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. *Behav. Brain Sci.* 28, 675-735: 676; vgl. Tomasello, M. & Carpenter, M. (2007). Shared intentionality. *Developm. Sci.* 10, 121-125.
- 235** Vgl. Foerster, H. von (1968). From stimulus to symbol. The economy of biological computation. In: Buckley, W. (ed.), *Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook*, 170-181: 180.
- 236** Freud, S. (1911). Formulierungen über die zwei Prinzipien des psychischen Geschehens (Gesammelte Werke, Bd. 8, 229-238): 233.
- 237** Burke, K.D. (1961). The Rhetoric of Religion. *Studies in Logology*: 40.
- 238** Gellner, E. (1989). Culture, constraint and community: semantic and coercive compensations for the genetic under-determination of Homo sapiens sapiens. In: Mellers, P. & Stringer, C. (eds.). *The Human Revolution*, 514-525: 518.
- 239** a.a.O.: 520.
- 240** McDowell, J. (1994). *Mind and World*: 125.
- 241** Cartmill, M. (1990). Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. *Intern. J. Primatol.* 11, 173-192: 184.
- 242** ebd.
- 243** Vgl. Bülow, G. & Schindler, I. (1993). Schöpfung durch Kommunikation. *Die Biosemiotik* Friedrich S. Rothschilds: 72.
- 244** Rothschild, F.S. (1989). Die Biosemiotik des menschlichen Gehirns. *Dynam. Psychiat.* 22, 191-206: 194.
- 245** Stepanov, Y.S. (1971). *Semiotika* [russ.].
- 246** Peirce, C.S. (ca. 1909). Notes on metaphysics (in: *Collected Papers*, vol. 6, Cambridge 1935, 318-394): 322.
- 247** Uexküll, J. von (1940). Bedeutungslehre. In: *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre* (Hamburg 1956, 103-161): 115.
- 248** Sebeok, T.A. (1970). Is a comparative semiotics possible? In: Pouillon, J. & Maranda, P. (eds.). *Échanges et Communications. Mélanges Offerts à Claude Lévi-Strauss*, Bd. 1, 614-627: 624.
- 249** Vgl. Sebeok, T.A. (1969). Semiotics and ethology. In: Sebeok, T.A. & Ramsay, A. (eds.). *Approaches to Animal Communication*, 200-231.
- 250** Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910): 466.
- 251** a.a.O.: 273f.
- 252** Helmholtz, H. von (1855-67/96). *Handbuch der physiologischen Optik*: 947.
- 253** Emmeche, C. (2002). The chicken and the Orphean egg: on the function of meaning and the meaning of function. *Sign Syst. Stud.* 30.1, 15-32: 20f.; vgl. 26f.
- 254** Vgl. Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). *On Semiotic Modeling*, 117-166: 144.
- 255** Sebeok, T.A. (1963). Reviews. *Language* 39, 448-466: 465; vgl. ders. (1968). Goals and limitations of the study of animal communication. In: ders. (ed.). *Animal Communications*, 3-14: 12; ders. (1969). Semiotics and ethology. In: Sebeok, T.A. & Ramsay, A. (eds.). *Approaches to Animal Communication*, 200-231: 200; ders. (1972). Perspectives in Zoosemiotics.
- 256** Sebeok (1972): 163.
- 257** Krampen, M. (1981). Phytosemiotics. *Semiotica* 36, 187-209.
- 258** Sebeok, T.A. (1990). Semiotics in the United States. In: Sebeok, T.A., Umiker-Sebeok, J. & Young, E.P. (eds.). *The Semiotic Web 1989*, 275-395: 358; ders. (1991). A Sign is just a Sign: 92.
- 259** Nöth, W. (1996). Ökosemiotik. *Z. Semiotik* 18, 7-18.
- 260** Peirce, C.S. (1905). Issues in pragmatism (Collected Papers, vol. 5, Cambridge 1934, 438-463): 448 (Fußnote).
- 261** Deely, J. (1992). Semiotics and biosemiotics: are sign-science and life-science coextensive? In: Sebeok, T.A. & Umiker-Sebeok, J. (eds.). *Biosemiotics. The Semiotic Web 1991*, 45-75: 58f.
- 262** a.a.O.: 62.
- 263** Vgl. z.B. Alverdes, F. (1927). Täuschung und „Lüge“ im Tierreich. In: Lipmann, O. & Plaut, P. (Hg.). *Die Lüge*, 332-350: 332; Kainz, F. (1961). Die „Sprache“ der Tiere: 141.
- 264** Augustinus, De mendacio (dt. Würzburg 1953): 3 (Kap. 3).
- 265** Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). *Insekten-Belustigung*.

gungen: 1. Teil, 3. Sammlung: 1.

266 Rössler, A. (1861). Gedanken über die Bedeutung der Malerei auf den Schmetterlingsflügeln. Wiener Entomol. Monatsschr. 5, 163-166: 164.

267 Darwin, C. (1862). On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects: 45.

268 Aldrich, C. (1879). Mimicry in a snake. Amer. Nat. 13, 711-712: 712.

269 Gerstäcker (1871). [Zwei Fälle von Parasitismus]. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin im Jahre 1870, 110-123: 111.

270 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 51.

271 Alverdes (1927).

272 Kainz (1961): 144.

273 a.a.O.: 148.

274 Rüppell, G. (1969). Eine „Lüge“ als gerichtete Mitteilung beim Eisfuchs (*Alopex lagopus* L.). Z. Tierpsych. 26, 371-374.

275 Vgl. Wallace, B. (1973). Misinformation, fitness, and selection. Amer. Nat. 107, 1-7; Otte, D. (1975). On the role of intraspecific deception. Amer. Nat. 109, 239-242.

276 Vgl. Whiten, A. & Byrne, R. (1986). The St. Andrews catalogue of tactical deception in primates. St. Andrews Psychol. Reports 10, 1-47; dies. (1988). Tactical deception in primates. Behav. Brain Sci. 11, 233-273; dies. (eds.) (1988). Machiavellian Intelligence.

277 Mitchell, R.W. & Thompson, N.S. (eds.) (1986). Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit: 361; Sommer, V. (1992). Lob der Lüge. Täuschung und Selbstbetrug bei Tier und Mensch: 45.

278 Huxley, J.S. (1914). The courtship habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*). Proc. Zool. Soc. Lond. 1914, 491-562: 506.

279 Huxley, J.S. (1923). Courtship activities in the red-throated diver. J. Linn. Soc. London 25, 253-292: 278.

280 Tinbergen, N. (1952). "Derived" activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. Quart. Rev. Biol. 27, 1-32: 24; vgl. Blest, A.D. (1961). The concept of 'ritualization'. In: Thorpe, W.H. & Zangwill, O.L. (eds.). Current Problems in Animal Behaviour, 102-124.

281 Lorenz, K. (1966). Stammes- und kulturgeschichtliche Ritenbildung. Naturw. Rundsch. 19, 361-370: 362.

282 Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals: 94.

283 Heinroth, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. V. Int. Ornithol.-Kongr. 1910, 589-702.

284 Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 13-113): 20.

285 Lorenz, K. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 220.

286 Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 114-200):

147.

287 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (München 1974): 62ff.; ders. (1966); ders. (1973). Die Rückseite des Spiegels (München 1977): 259ff.

288 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 13-69): 39.

289 Rothstein, H. (1857). Ueber die Gewohnheitsbewegungen. Athenaeum für rationelle Gymnastik, Bd. 4, 201-227: 212; Marie, P. (1894). Vorlesungen über die Krankheiten des Rückenmarkes: 119; Hofbauer, L. (1897). Interferenzen zwischen verschiedenen Impulsen im Centralnervensystem. Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Thiere 68, 546-595: 567.

290 Wickler, W. (1992). Ritualisierung. Hist. Wb. Philos. 8, 1050-1051.

291 Morris, D. (1957). "Typical intensity" and its relation to the problem of ritualization. Behaviour 11, 1-12.

292 Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 109.

293 Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 437; Wickler, W. & Seibt, U. (1977). Das Prinzip Eigennutz: 55.

294 Lorenz (1963).

Literatur

Kainz, F. (1961). Die „Sprache“ der Tiere.

Sebeok, T.A. (ed.). (1968). Animal Communication.

Burghardt, G.M. (1970). Defining "communication". In Johnston Jr, J. W., Moulton, D. G., & Turk, A. (eds.), Communication by Chemical Signals, 5-18.

Tembrock, G. (1971). Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich, 2 Bde.

Sebeok, T.A. (ed.). (1977). How Animals Communicate.

Bright, M. (1984). Animal Language.

Sommer, V. (1992). Lob der Lüge. Täuschung und Selbstbetrug bei Tier und Mensch.

Hillix, W.A. & Rumbaugh, D.M. (1998). Language in Animals. In: Greenberg, G. & Haraway, M.M. (eds.). Comparative Psychology, 837-848.

Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. J. evol. Biol. 21, 387-395.

Konkurrenz

Das Wort ›Konkurrenz‹ ist abgeleitet von lat. ›concurrere‹ »zusammenlaufen, zusammentreffen, aufeinanderstoßen« und wird in der Verbform mit dieser Bedeutung im 16. Jahrhundert ins Deutsche entlehnt. Erst im 18. Jahrhundert nimmt es die heutige Bedeutung »Wettbewerb« an (Herder 1787: »thätige Concurrenz mit andern Nationen«¹).

Das englische Äquivalent ›competition‹ geht dagegen auf das lateinische Verb ›competere‹ zurück, das bereits in der römischen Antike in der Bedeutung des Strebens nach einem Gegenstand, der auch von jemand anderem angestrebt wird, verwendet wird (ähnlich auch lat. ›competitor‹ »Rivale«). Die geläufigen griechischen und lateinischen Ausdrücke für den Wettstreit im Spiel und Ernst gehen aber nicht auf diese Wurzel zurück, sondern vielmehr auf griech. ›ἀγών‹ und lat. ›agon‹ oder ›pugnax‹. Zwischen direktem Kampf und indirekter Konkurrenz wird in der Antike terminologisch meist nicht unterschieden.

Als biologischer Terminus etabliert sich der Begriff erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts, zunächst im Kontext der Forst- und Landwirtschaft. In M.B. Borkhausens ›Handbuch der Forstbotanik‹ aus dem Jahr 1800 heißt es: »[U]nter Buchen erzieht man mit vielem Nutzen die Eichen; weil sie mit ihrer Pfahlwurzel in die Tiefe gehen, aus solcher die meiste Nahrung holen, diese ihnen also nicht durch zu starke Concurrenz geraubt oder geschmälert wird.«² In einem von A. Thaer 1807 herausgegebenen (aber nicht übersetzten) Grundlagenwerk der Landwirtschaft, das zuerst auf Englisch erschienen ist, wird der Ausdruck auf den Wettstreit verschiedener Getreidearten bezogen: »Wo das Wachsthum und das Gedeihen einer Frucht durch die Concurrenz anderer Pflanzen [im Original: »by the occurrence of other plants«³] gehemmt wird, wie bei dem Weizen und bei der Gerste, da erfordert der Acker einen vorzüglich feinen und lockern Zustand«⁴ (vgl. auch Robertson 1808: »com-

Konkurrenz ist das Verhältnis von Organismen zueinander, die eine gemeinsame Ressource nutzen, wenn diese Ressource einen begrenzenden Einfluss auf die Lebensäußerungen (insbesondere die Ernährung und Fortpflanzung) der Organismen ausübt und durch die Nutzung verbraucht wird. Aus physiologischer Perspektive ergibt sich die Konkurrenz aus der Tatsache, dass Organismen offene Systeme sind, die für ihre Erhaltung und Fortpflanzung auf Ressourcen aus der Umwelt angewiesen sind, diese Ressourcen nur in begrenzten Mengen zur Verfügung stehen, die Organismen aber durch die natürliche Selektion auf die Maximierung ihrer Fortpflanzung und in deren Folge die Maximierung ihrer Nutzung der begrenzenden Ressourcen ausgerichtet sind.

Kampf ums Dasein (Malthus 1798) 279
 Konkurrenz (Borkhausen 1800) 277
 Kampf der Teile (Roux 1881) 282
 Allelopathie (Molisch 1937) 286
 Ausbeutungskonkurrenz (Park 1954) 284
 Gedrängekonkurrenz (Nicholson 1954) 284
 Interferenzkonkurrenz (Park 1954) 284
 Wettbewerbskonkurrenz (Nicholson 1954) 284
 apparente Konkurrenz (Holt 1977) 283

petition between these plants [...]. In every struggle between plants of different qualities, we see that the baser gets the mastery, unless the other be rescued from his antagonist by human industry«⁵). Neben dieser Verwendung, die einen Antagonismus bezeichnet, wird das Wort ›Konkurrenz‹ um 1800 aber auch im Sinne einer kooperierenden Interaktion gebraucht (Hufeland 1800: »Das Leben entsteht durch die Konkurrenz gewisser Bedingungen, die wir daher Lebensbedingungen nennen«⁶; ↑Umwelt).

Antike

Der Kampf unter den Lebewesen ist immer auch ein philosophisches Thema, das sich bis in die Antike zurückverfolgen lässt. Hesiod stellt die Rechtlosigkeit der Tiere, die sich gegenseitig verzehren, der geregelten Ordnung der Menschen gegenüber.⁷ Eine frühe Ansicht lautet, dass der beständige Kampf der Lebewesen zu ihrer Natur gehöre, weil sie zu ihrer Selbsterhaltung auf die Zerstörung anderer Lebens angewiesen sind. Damit sich das eine Leben erhalten könne, müsse es ein anderes nehmen. Heraklit sagt, in der Übersetzung W. Jaegers: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben dieser.«⁸ Ausgeweitet auf die anorganische Natur steht dahinter ein allgemeines Kontinuitätsprinzip, dem zufolge ein Gegenstand nicht aus dem Nichts entstehen kann. Bei Aristoteles heißt es, »daß das Vergehen des einen die Geburt des andern bedeutet und das Werden dieses Dinges das Vergehen eines andern.«⁹ An anderer Stelle berichtet Aristoteles von einem Kampf der Organismen um Ressourcen, wenn diese knapp sind: »Kriegszustand [πόλεμος] herrscht zwischen den Tieren desselben Lebensraumes, die sich vom gleichen Futter nähren.«¹⁰ Werde für ausreichende Nahrung gesorgt, wie dies in Zoologischen Gärten vorkomme, dann könnten auch die wildesten Tiere einträchtig nebeneinander leben, so Aristoteles. Die Konkurrenz um Nahrung bildet hier also den Grund für den Kampf unter den Tieren.

Auch unter römischen Autoren ist die Vorstellung eines Krieges in der Natur – Cicero: »bellum quasi naturale«¹¹ – verbreitet. Seneca bringt es auf die

knappe Formel, zu leben bedeute zu kämpfen (»Vivere [...] militare est«¹²). Plotin hält fest, dass viele Tiere andere fressen und leitet daraus ab, dass ein »dauernder Krieg« in der Natur herrsche.¹³ Weil dadurch die Menge und Vielfalt des Lebens gesteigert werde, sei dies aber kein Übel. Der Tod eines Lebewesens sei vielmehr nützlich, weil er anderes Leben ermögliche. Bereits die Begrifflichkeit macht hier deutlich, wie weit die Beschreibung der Verhältnisse in der Natur aus den Verhältnissen des menschlichen Zusammenlebens entlehnt ist.

Konkurrenz und Kampf werden von der Antike bis in die Neuzeit meist im Zusammenhang dargestellt und nicht klar voneinander unterschieden. Aristoteles diskutiert zwar die Fälle der Konkurrenz und des Räubertums getrennt¹⁴; er entwickelt aber keine allgemeinen Begriffe dafür. Bei Plutarch findet sich die Feststellung, dass die größeren Gegner der Organismen einer Art häufig nicht ihre Fressfeinde sind, sondern ihre Konkurrenten, die die gleiche Nahrung zu sich nehmen.¹⁵ Erst im Laufe des 19. Jahrhunderts etabliert sich aber eine klare sachliche und terminologische Unterscheidung dieser beiden Phänomene.¹⁶

Frühe Neuzeit: außerbiologische Bedeutungen

In seiner Beschreibung als »natürlicher Krieg« ist der Begriff der Konkurrenz offensichtlich außerbiologischen Ursprungs. Es erstaunt daher nicht, wenn die Ausdrücke zur Bezeichnung der Sache in der Frühen Neuzeit primär auf den Menschen bezogen werden. Besonders deutlich wird dies bei T. Hobbes Mitte des 17. Jahrhunderts. Er sieht den Menschen gerade im Gegensatz zu den Tieren in ständiger Konkurrenz (»competition«) mit seinen Mitmenschen um Ehre und Würde.¹⁷ Er ist der Ansicht, bei den Tieren unterscheide sich das Gemeinwohl nicht von dem Privatwohl. Beim Menschen liege dagegen ein beständiger Wettkampf vor, »because the way of one competitor, to the attaining of his desire, is to kill, subdue, supplant, or repel the other«¹⁸. Bei Hobbes ist der Konkurrenzbegriff demnach nicht auf eine begrenzte Ressource bezogen, die verschiedene Individuen gleichzeitig anstreben. Sie ergibt sich vielmehr aus der menschlichen Neigung, sich mit anderen zu vergleichen und sich wechselseitig Anerkennung zu verschaffen. Sie ist also ein innergesellschaftliches Phänomen, nicht eines, das die Gesellschaft in Bezug auf ihre Umwelt betrifft. Im Gegensatz zu Hobbes, der im Wesentlichen ein negatives Bild von der Konkurrenz zeichnet und deshalb die Notwendigkeit einer staatlichen Ordnung sieht, wird der Begriff bei den Klassikern der Ökonomie (z.B. bei A. Smith und D. Ricardo) zu einem Konzept, das gerade im

Zusammenhang der Stabilität und der Erreichung einer für das Gemeinwohl optimalen Lösung gesehen wird. In der Preisbildung führe das Gewinnstreben des Einzelnen in der Konkurrenz mit den anderen Marktteilnehmern zu einem Konkurrenzpreis, der der langfristige niedrigste Preis ist.¹⁹

18. Jh.: Einbettung in die Physikotheologie

Im biologischen Kontext bezeichnet der moderne Begriff der Konkurrenz das Verhältnis einer Population zu den Ressourcen, die ihre Mitglieder am Leben erhalten. In physikotheologischen Gedanken der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird ein im Wesentlichen harmonisches Bild von der Häufigkeit der Organismen gezeichnet. Die Vermehrung einer Art wird durch die einer anderen ausgeglichen, so dass sich insgesamt ein ausbalanciertes System von mehreren miteinander koexistierenden Arten ergibt. Jeder Organismus bringt gerade so viele Nachkommen hervor, wie zur Erhaltung seiner Art notwendig ist. Schon bei C. von Linné findet sich die mathematische Überlegung, dass die ganze Erde von den Organismen einer Art bevölkert wäre, wenn die Tendenz zum exponentiellen Wachstum durch die wiederholte Fortpflanzung nicht durch andere Faktoren begrenzt wird. Als wesentlichen Grund für die Begrenzung des Populationswachstums gibt Linné die Konkurrenz um Nahrung an, wenn er behauptet, »daß nur eine gewisse und verhältnismäßige Anzahl von Thieren auf der Welt ihren Lebensunterhalt findet«.²⁰ Linné ist auch der Auffassung, das Populationswachstum sei der Grund für Neid, Bössartigkeit und einen »Krieg aller gegen aller«²¹ – eine Formulierung, die sich später ähnlich bei D. Hume findet²². Als unvermeidliche und positive Kraft stellt G.L.L. Buffon 1753 die Konkurrenz und die Vernichtung des Lebens dar: »pour vivre il faut détruire, & ce n'est en effet qu'en détruisant des êtres que les animaux peuvent se nourrir & se multiplier«.²³ Auch C. de Bonnet drückt den Gedanken von der lebensvernichtenden Grundlage des Lebens aus: »la destruction des uns fait la conservation des autres«.²⁴ Besonders bekannt und für die weitere Entwicklung der Biologie einflussreich ist die Diagnose T.H. Malthus', der 1798 ein Missverhältnis zwischen dem Wachstum einer Population in geometrischer Progression und dem der Nahrungsressourcen in nur arithmetischer Progression konstatiert. Der drohenden Nahrungsmittelknappheit müsse daher mit einer Geburtenkontrolle entgegengetreten werden.²⁵

19. Jh.: Entwicklung zu einem zentralen Begriff

Zu einem wichtigen biologischen Begriff wird die

Konkurrenz erst in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Vor dieser Zeit wird zwar vereinzelt auf die Konkurrenz verwiesen, sie erscheint aber nicht als wesentlicher Faktor in der Gestaltung natürlicher Gemeinschaften von Organismen. Es ist daher eine Blindheit für das Phänomen der Konkurrenz von der Antike bis ins 19. Jahrhundert konstatiert worden (Egerton 1973: »A blindness to the existence of competition had existed among naturalists since antiquity«²⁶). Vor allem der Glaube an eine (durch Gott) planvoll und harmonisch eingerichtete Welt verhindert bis ins 19. Jahrhundert eine Integration des Faktors der Konkurrenz in die Theorien der organischen Welt. Zu einem wirklich zentralen Naturfaktor wird die Konkurrenz erst mit der Evolutionstheorie C. Darwins. Darwin erwähnt als seine Vorgänger in der Betonung des Konkurrenzbegriffs für das Verständnis der Lebensphänomene den Botaniker A.P. de Candolle und den Geologen C. Lyell.²⁷ Auch sein Großvater Erasmus Darwin könnte in dieser Reihe stehen. Denn er gibt als erstes Gesetz der Natur an: »Eat or be eaten«, und die Natur beschreibt er an einer Stelle als ein großes Schlachthaus (»great slaughter-house, one universal scene of rapacity and injustice«).²⁸ De Candolle spricht 1820 von einem *permanenten Kampf* (»lutte perpétuelle«) unter den Pflanzen: »Toutes les plantes d'un pays, toutes celles d'un lieu donné, sont dans un état de guerre les unes relativement aux autres«.²⁹ Später heißt es bei de Candolle im Zusammenhang einer Diskussion des Parasitismus unter Pflanzen, es bestehe ein Kampf der Pflanzen, der einen großen Teil der Pflanzengeographie ausmache (»lutte des végétaux entre eux qui constitue une grande partie de la géographie botanique«).³⁰ Der Grund für den Kampf der Pflanzen liegt nach de Candolle in einer Konkurrenz um Raum und Nahrung. Lyell, der 1832 auf diese Passage verweist, gebraucht daran anschließend die für Darwin und seine Anhänger zentrale Formel des **Kampfs ums Dasein**. Lyell beurteilt diesen Kampf als ein universales Prinzip des Organischen (»universal struggle for existence«).³¹

Diese Formel geht zurück auf Malthus, der sie im dritten Kapitel seines »Essay« (1798) im Zusammenhang des Wettstreits von wenig zivilisierten Stämmen des Menschen miteinander verwendet.³² Die für Darwins spätere Theorie wichtigste Form der Konkurrenz, die innerartliche zwischen Individuen, findet sich aber bei Malthus gerade nicht. Malthus konstatiert in seinem Essay allein eine Divergenz zwischen dem Wachstum einer Population und dem Wachstum der notwendigen Ressourcen, die von den Mitgliedern der Population konsumiert werden. Von

einem Wettstreit unter Individuen oder Klassen – wie im späteren Marxismus – ist bei Malthus aber nicht die Rede. Er ist weit davon entfernt, die Reichen als die Sieger in einem Wettstreit mit den Armen zu konzipieren – statt tatsächlicher Fähigkeiten oder des akkumulierten Kapitals macht er vielmehr einfach den Zufall dafür verantwortlich, wer zu welcher Klasse gehört.³³ Für Malthus trifft die Ressourcenknappheit daher die Population als Ganzes – die Unterschiedenheit ihrer Mitglieder interessiert für seine These zunächst gar nicht. Es geht nicht um den Wettkampf der Individuen, sondern um den Kampf der Organismen einer Population insgesamt gegen ihre Umwelt. Die Population kann zu diesem Zweck als eine Schicksalsgemeinschaft von Gleichen verstanden werden.

Der Sache nach (aber in anderen Formulierungen) geht die Vorstellung des Kampfs eines Individuums oder einer Gemeinschaft um die Existenz weit vor Malthus zurück (↑Selektion).³⁴ Lyell bezieht den Kampf im Wesentlichen auf das Verhältnis zwischen Organismen verschiedener Arten und geht damit – anders als später Darwin – nicht von der individuellen Variation innerhalb einer Art aus. Aber auch für Lyell ist nicht die physische Stärke, sondern die Konkurrenzüberlegenheit hinsichtlich der Reproduktion der für den Ausgang der Konkurrenz entscheidende Aspekt: »the strength and durability of a race depends mainly on its prolificness«.³⁵ Lyell sieht die Konkurrenz aber als eine primär negativ wirksame Kraft und erkennt nicht ihre mögliche kreative Rolle in einer Evolution der Arten, wie sie später für Darwin zentral wird. Die Umwandlung (»conversion«) einer Art in eine andere bildet für ihn allein eine »abstrakte Möglichkeit«, über die ein »müßiger Disput« geführt werde (↑Phylognese).³⁶

Darwin: Konkurrenz als Basis der Evolution

Für Darwin wird der Konkurrenzbegriff zu einem zentralen Konzept seiner Selektionstheorie (↑Evolution; Selektion). Er übernimmt ihn von seinen Vorgängern (und aus dem durch Kapitalismus und Kolonialismus geprägten Milieu der Gesellschaft seiner Zeit³⁷). Darwin kennt das Phänomen aber auch aus eigener Anschauung, insbesondere von seinen Studien zum Wachstum von Korallenriffen: Hier ist es die intensive Konkurrenz um Raum unter den Korallen, die Darwin beeindruckt.³⁸ In seinem Hauptwerk zur Evolution behauptet er später, alle Lebewesen würden einer starken Konkurrenz unterliegen (»all organic beings are exposed to severe competition«³⁹), weil die Organismen danach streben, sich unbegrenzt zu vermehren, die Ressourcen für ihr Leben aber begrenzt seien: »It is the doctrine of Malthus applied

with manifold force to the whole animal and vegetable kingdoms«⁴⁰. Wesentlich für die Bedeutung des Konkurrenzbegriffs bei Darwin ist die Übertragung von einer interspezifischen auf eine intraspezifische Ebene.⁴¹ Der Begriff wird damit in einen populationsbiologischen Kontext eingebunden. Die Tendenz zum ungebremsen exponentiellen Wachstum einer Population von sich vermehrenden Organismen führe unweigerlich zur Konkurrenz: »A struggle for existence inevitably follows from the high rate at which all organic beings tend to increase«.⁴² Den Ausdruck »struggle« wählt Darwin sehr bewusst und in absichtlicher Absetzung von einer Gleichgewichtsvorstellung (explizit in Absetzung von Lyells »equilibrium in the number of species«⁴³), die ihm zu viel Ruhe (»quiescence«) ausdrückt; Darwin übernimmt den Ausdruck »struggle« von zeitgenössischen Naturforschern, er verweist auf W. Herbert und J.D. Hooker.⁴⁴ Den »struggle« sieht Darwin auf drei Ebenen: zwischen dem einzelnen Organismus und seiner Umwelt, zwischen verschiedenen Organismen der gleichen Art und solchen verschiedener Arten. Am stärksten sieht er die Konkurrenz dort, wo die Organismen sich am ähnlichsten sind: »competition will generally be most severe between those forms which are most nearly related to each other in habits, constitution, and structure«.⁴⁵ Die Selektion werde daher die Bildung von einander verschiedenen Organismen nach sich ziehen (»divergence of character«⁴⁶). Mit diesem Divergenzprinzip (↑Phylogenese) formuliert Darwin einen Zusammenhang zwischen Diversifizierung und Konkurrenzvermeidung – ein Zusammenhang, der ein harmonisches Nebeneinander von sich beständig diversifizierenden Arten ermöglichen könne. Darwins Denken bleibt allerdings stark von der Vorstellung eines Ausschlusses von Arten durch Konkurrenz geprägt.⁴⁷

Die zur Divergenz der Formen führende Konkurrenz bildet in Darwins Theorie den entscheidenden Mechanismus des Fortschritts und der Höherentwicklung der Organismen (der Rationalität des kapitalistischen Wirtschaftsmodells folgend). Im Gegensatz zu den älteren auf die Harmonie und das Gleichgewicht der Natur zielenden Theorien bildet bei Darwin also die beständige Innovation und Störung des Gleichgewichts den entscheidenden Aspekt der organischen Natur.

Darwins Konzipierung der Konkurrenz geht damit in einem entscheidenden Sinne an Malthus vorbei und über ihn hinaus. Die richtungsweisende theoretische Neuerung Darwins ist es, sich die Population als heterogen, d.h. zusammengesetzt aus Konkurrenten verschiedener Typen vorzustellen. Der von

Darwin beschriebene Mechanismus der Konkurrenz im Sinne einer unterschiedlichen Nachkommenzahl der Typen ist dabei gar nicht angewiesen auf den von Malthus behaupteten »struggle« im Sinne einer Nahrungsknappheit für die Population. Differenzielle Reproduktion von Organismen und damit Evolution kann es auch in Populationen geben, die unter keinem Ressourcenmangel leiden (s.u.).⁴⁸ Angesichts der Betonung, die Darwin auf den Faktor der Konkurrenz legt, stellt es eine Ironie der Evolutionstheorie dar, dass eine im weiteren Sinne darwinistische Evolution gar nicht auf das Prinzip der Konkurrenz (um Ressourcen) angewiesen ist.

Seine Vorstellung von der Konkurrenz unter den Organismen veranschaulicht Darwin anhand eines Bildes (das sich in verschiedenen Formulierungen findet; in Darwins Hauptwerk allerdings nur in der ersten Auflage⁴⁹): Die Organismen verschiedener Arten bilden Keile, die in ein Substrat geschlagen werden und tiefer in dieses hineingleiten, wenn ein Keil an einer anderen Stelle herausrutscht, d.h. eine Art ausstirbt (»there is a force like a hundred thousand wedges trying to force every kind of structure into the gaps in the economy of nature, or rather forming gaps by thrusting out the weaker ones«).⁵⁰ Die »Lücken« in der Ökonomie der Natur stellt sich Darwin als »Plätze« in einem ökologischen System vor. Die Konkurrenz besteht wesentlich in einem Kampf der Organismen um die Besetzung dieser »Plätze« in der Ökonomie der Natur (↑Nische).

Trotz seiner Ansätze für ein Denken in Kategorien der ↑Population ist es in Darwins Argumentationen oft noch der einzelne Organismus, der als hauptsächlicher Gegenstand der Evolution erscheint. Gerade in den Metaphern des *Kampfs ums Dasein* und des *Überlebens des Angepasstesten* (»survival of the fittest«) (↑Anpassung) wird diese Fokussierung auf das einzelne Individuum deutlich. Diese Fokussierung ist in der deutschen Übersetzung *Kampf ums Dasein* noch markanter als in der englischen Formulierung, denn der Bedeutungsaspekt des Wettkampfs und der Konkurrenz, der in »struggle« steckt, ist in dem deutschen »Kampf« verloren gegangen. Das individualistische Verständnis der biologischen Konkurrenz mag auch ein Grund dafür sein, dass das Konzept vom Ende des 19. bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts eine vielfache Rückübertragung in den sozialen und ökonomischen Kontext erfährt – und in diesem Prozess von einem deskriptiven zu einem normativen Begriff mit weltanschaulichem Anspruch wird.⁵¹ Nach der späteren populationszentrierten Fundierung der Evolutionstheorie bildet dagegen nicht das Überleben des einzelnen Organismus (im Kampf oder in

der Konkurrenz mit anderen Organismen), sondern seine Reproduktion, d.h. sein relativer Beitrag zur Erzeugung der Organismen seiner Population, die eigentlich evolutionstheoretisch relevante Größe. Es besteht demnach keine Konkurrenz ums Überleben, sondern um die Maximierung der Reproduktion.

Als eine schöne biografische Randnotiz der Biologiegeschichte kann es gewertet werden, dass Darwin – der eigentliche Begründer des Konkurrenzprinzips für die Natur –, in seinem intellektuellen Leben die offene Konfrontation und scharfe Debatten meidet: Nachdem er zwischen 1838 und 1842 in London die Grundzüge seiner Theorie entwickelt hat (ohne sie zu veröffentlichen), entzieht er sich der offen ausgetragenen Konkurrenz in der Großstadt, dem Kampf mit seinen Gegnern und dem Schmieden von Bündnissen mit seinen Mitstreitern, und zieht sich auf seinen Landsitz in idyllischer und harmonischer Natur zurück, um dort seine Theorie der Konkurrenz auszuarbeiten.⁵²

Auch A.R. Wallace, der durch seinen Brief vom Juni 1858 Darwin zum schnellen Abschluss seiner Arbeit veranlasst, bedient sich bereits in seiner ersten Publikation zur Selektionstheorie der Rede vom »Kampf ums Dasein« (»struggle for existence«).⁵³

Ausweitung des Konkurrenzbegriffs

Zu einem grundlegenden Prinzip nicht nur der organischen Natur wird die Konkurrenz bei dem Physiologen W. Preyer seit Ende der 1870er Jahre. Preyer wendet sich gegen die Vorstellung einer in Eintracht und Harmonie lebenden Natur und stellt im Anschluss an Darwin dagegen das Bild eines universalen »Kampfes ums Dasein«: Es »herrscht in der belebten Natur sichtbar unsichtbar ein Kampf aller gegen alle, ein Kampf aller um alles, ein Kampf um das, was die erste Grundbedingung eines jeden Wesens ausmacht, ein Kampf um das Dasein«.⁵⁴ Später heißt es bei Preyer: »alle Thiere und Pflanzen sind Räuber, sofern sie sich gegenseitig schädigen und das Leben verkürzen«⁵⁵; »Concurrenz ist immer und überall«⁵⁶. Zur Stützung seiner Thesen beruft sich Preyer auch auf die Schriftsteller der deutschen Klassik, so auf F. Schiller, der dichtet: »Leicht beieinander wohnen die Gedanken./Doch hart im Raume stoßen sich die Sachen./Wo Eines Platz nimmt, muß das Andre rücken./Wer nicht vertrieben sein will, muß vertreiben./Da herrscht der Streit, und nur die Stärke siegt«⁵⁷, und auf Goethe, bei dem es heißt: »Alles, was entsteht, sucht sich Raum und will Dauer; deswegen verdrängt es ein anderes vom Platz und verkürzt seine Dauer«⁵⁸. Preyer unterscheidet zwei Formen des »Kampfes um's Dasein«, die in ähnlicher Weise Mit-

te des 20. Jahrhunderts terminologisch fixiert werden (s.u.): »Einestheils befinden sich die Organismen im offenen Kampf miteinander, wenn einer den anderen überwältigt, wie es die Raubthiere im Grossen und Kleinen regelmässig thun, anderentheils waltet eine ruhige Concurrenz, in der ohne Fehde [...] Eines dem Anderen wegnimmt, was es selbst braucht«.⁵⁹ Preyer bezieht den Begriff der Konkurrenz nicht nur auf das Verhältnis zwischen den Organismen, sondern auch auf den »Kampf« des Lebenden »gegen die Naturgewalten«; er spricht von der »Concurrenz des Lebenden mit dem Anorganischen«⁶⁰. Und auch die Verhältnisse der Teile innerhalb eines Organismus kennzeichnet er mit dem Begriff der Konkurrenz, eine »Concurrenz der Organe für ihre Functionen, welche die Präponderanz einzelner nur auf Kosten anderer zu Stande kommen lässt«⁶¹ – ein Ansatz der wenig später von W. Roux zu einem »Kampf der Theile im Organismus« ausgebaut wird (s.u.). Auch auf die anorganische Natur weitet Preyer das Prinzip der Konkurrenz aus, wenn er von einer »allgemeinen chemischen Concurrenz um Beibehaltung des Zustandes« und einer »Concurrenz der Moleküle« spricht.⁶² Schließlich sieht er auch die Gesellschaften des Menschen durch die Konkurrenz beherrscht. Es sei ein »Recht« der Gesellschaft, »das als unvollkommen erkannte, das Unbrauchbare und alles was ihr schädlich ist [...] auszuschliessen«.⁶³ In den Schriften Preyers wird der Übergang der »Konkurrenz« von einem biologisch-deskriptiven zu einem sozial-normativen Konzept also besonders deutlich.

Prominente Rezeption findet die Vorstellung der Konkurrenz im Bereich des Organischen bei F. Nietzsche. Prägnant formuliert Nietzsche Mitte der 1880er Jahre: »Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens«⁶⁴, und er vertritt die These, dass »das Leben *essentiell*, nämlich in seinen Grundfunktionen verletzend, vergewaltigend, ausbeutend, vernichtend funktiert und gar nicht anders gedacht werden kann ohne diesen Charakter«⁶⁵. Ausdrücklich bezeichnet Nietzsche die Ausbeutung als »organische Grundfunktion«: »sie gehört in's Wesen des Lebendigen«.⁶⁶

Kritik an Darwin

Neben dieser biologischen und außerbiologischen Zustimmung und Anwendung des Konkurrenzbegriffs wird die Hervorhebung der Konkurrenz und des Kampfs durch Darwin und seine Nachfolger von vielen seiner Zeitgenossen aber auch als einseitig kritisiert. F. Engels urteilt in seiner »Dialektik der Natur« (1873-83): »Die Wechselwirkung toter Naturkörper schließt Harmonie und Kollision, die lebender bewußtes und unbewußtes Zusammenwirken wie be-

wußten und unbewußten Kampf ein. Es ist also schon in der Natur nicht erlaubt, den einseitigen »Kampf« allein auf die Fahne zu schreiben. [...] Die ganze Darwinsche Lehre vom Kampf ums Dasein ist einfach die Übertragung der Hobbesschen Lehre vom bellum omnium contra omnes und der bürgerlichen ökonomischen von der Konkurrenz, sowie der Malthusschen Bevölkerungstheorie aus der Gesellschaft in die belebte Natur.«⁶⁷ Der Biologiehistoriker E. Rádl meint zu Beginn des 20. Jahrhunderts insbesondere zu Darwins Aufsatz aus dem Jahr 1858, dieser sei »nach der Schablone der nationalökonomischen Logik geschrieben« und enthalte »fast nichts anderes als die Anwendung dieser auf die Logik der Natur.«⁶⁸ Von vielen Biologen und Philosophen der Biologie seit Ende des 19. Jahrhunderts wird bemerkt, dass die Konkurrenz nicht das letztlich fundierende Prinzip für die Biologie sein könne. Die methodische Grundlage der Biologie bilde eher der Gegenbegriff der Konkurrenz, die Kooperation und das wechselseitige Miteinander der Teile in einem Ganzen. So heißt es bei dem Neukantianer R. Kroner 1913: »Alle spezifisch organischen Prozesse haben gemeinsam, daß sie sich an oder in einem zusammenhängenden Ganzen vollziehen und zwar so, daß sie nur als Teilvorgänge, die dem Ganzen irgendwie ein- und untergeordnet sind, begriffen werden können. Die Herrschaft eines organisierten Ganzen über seine Teile – das ist das hervorstechendste Charakteristikum alles Lebens. Wenn irgendwo, so werden wir in diesem Ganzen den Faktor suchen müssen, durch den sich das Organische vom Anorganischen unterscheidet.«⁶⁹

Roux: »Der Kampf der Theile im Organismus«

Nachdem sich das Prinzip der Natürlichen Selektion bewährt hat, um die zweckmäßigen Abwandlungen von Teilen in Organismen zu erklären, unternehmen einige Biologen den Versuch, das Prinzip auch auf die internen Verhältnissen in Organismen anzuwenden. Nicht nur das Verhältnis verschiedener Organismen, die die gleiche Ressource nutzen, sollte als Konkurrenz beschrieben werden können, sondern auch die inneren Verhältnisse der Teile in einem Organismus zueinander. Bekannt wird die These, dass der einzelne Organismus ein Ort der Konkurrenz ist, durch W. Roux' frühe Arbeit mit dem Titel »Der Kampf der Theile im Organismus« (1881). Roux vertritt mit der These vom **Kampf der Teile** die Auffassung, jedes Gewebe und Organ in einem Organismus funktioniere im Hinblick auf seine eigene Vermehrung und seine typischen Verrichtungen, unabhängig davon, ob diese dem Ganzen des Organismus zu Gute kämen. Grundlage der Konkurrenz der Teile ist in der

Vorstellung Roux' ihre Unterschiedlichkeit und ihre Tendenz zum unbegrenzten Wachstum bei aber nur begrenzten Ressourcen innerhalb des Organismus: »Die Ungleichheit der Theile wird also die Grundlage des Kampfes der Theile sein müssen; aus ihr ergibt sich der Kampf von selber infolge des Wachstums und, [...] auch schon einfach infolge des Stoffwechsels. Denn, da alle Theile sich im Stoffwechsel verzehren, so werden sie zur Erhaltung und zur Production sich ernähren müssen, und dabei werden diejenigen Theile, welche mit der vorhandenen Nahrung oder aus sonst einem Grunde weniger gut, d.h. weniger rasch und weniger vollkommen sich zu regenerieren vermögen, bald in erheblichen Nachtheil gegen andere günstiger angelegte kommen.«⁷⁰ Weil die einzelnen Gewebe normalerweise aber doch funktional für das Ganze arbeiten, postuliert Roux ein eigenes, über den Geweben stehendes Integrationsprinzip, das für die Wachstumsbegrenzung und Aktivitätsabstimmung der Gewebe verantwortlich ist. In der Struktur des Organismus greifen demnach zwei Determinationsketten ineinander: Die erste bezieht sich auf den Aufbau des Organismus gleichsam von unten nach oben, von seinen Elementareinheiten zum Ganzen, von den Zellen über die Gewebe und Organe bis zum kompletten Organismus; die zweite, den Organismus zu einer Einheit formende Größe dagegen, die *Selbstregulation*, wie Roux sie nennt, ordnet und reguliert die Aufbauvorgänge im Organismus.⁷¹

Mit der Annahme eines derartigen ganzmachenden Faktors, der zu den Teilen des Organismus hinzukommt, enthält Roux' Theorie eine im Kern vitalistische Vorstellung. Entgegen diesem Modell der zentralen Steuerung der Aktivität der Organe geht die moderne Selbstorganisationstheorie davon aus, dass die Teile nicht sekundär nach ihrer Bildung einer zu ihnen hinzukommenden Ordnung bedürfen, sondern dass die organisatorische Bezogenheit der verschiedenen Gewebe und Organe aufeinander schon mit ihrer Entstehung gegeben ist. Die Einheit des Organismus wird also nicht durch etwas Drittes erzeugt, das neben den miteinander kämpfenden Teilen steht, sondern der Organismus selbst ist nichts anderes als die »Einheit des Kampfes«, wie es H. Plessner 1928 ausdrückt.⁷²

Konkurrenz unter Pflanzen

Die Erfahrung, dass manche Pflanzen gut zusammen gedeihen, andere dagegen nicht, führt seit der Antike zu der Vorstellung, es gebe auch zwischen Pflanzen Freundschaften und Feindschaften, wie es G. Coseo 1578 formuliert (»Stirpium inter se amicitiae atque inimicitiae«⁷³).

Aber erst der dänische Botaniker E. Warming thematisiert am Ende des 19. Jahrhunderts die Konkurrenz unter Pflanzen als den entscheidenden Faktor zur systematischen Erklärung der Zusammensetzung von Pflanzengesellschaften. Warming ist der Meinung, dass »der Wettbewerb zwischen den Pflanzenarten untereinander« von so großer Bedeutung sei, »daß viele Arten von großen Gebieten der Erdoberfläche nicht durch den unmittelbaren Eingriff der leblosen Faktoren, sondern durch ihren mittelbaren Eingriff, durch den Nahrungswettbewerb mit anderen, stärkeren Pflanzenarten, ausgeschlossen werden«.⁷⁴ Hier ist also bereits der Gedanke formuliert, dass Konkurrenz zu einem Ausschluss von Arten führen kann – das später so genannte *Konkurrenzausschlussprinzip* (↑Koexistenz).

Definition von »Konkurrenz«

Explizite Definitionen des Konkurrenzbegriffs werden erst im 20. Jahrhundert gegeben. Von botanischer Seite wird der Begriff Ende der 1920er Jahre knapp definiert als gemeinsamer Bedarf (an einer Ressource), der über das Angebot hinausgeht (Clements et al. 1929: »combined need in excess of the supply. [...] competition exists only where two or more individuals together seek more than the space they occupy affords«⁷⁵; Clements und Shelford 1939: »a more or less active demand in excess of the immediate supply of material or condition on the part of two or more organisms«⁷⁶). Vielfach variiert erscheinen Definitionen dieser Art im Laufe des 20. Jahrhunderts (vgl. z.B. Crombie 1947: »Competition may be defined as the demand at the same time by more than one organism for the same resources of the environment in excess of immediate supply«⁷⁷; Milne 1961: »Competition is the endeavour of two (or more) animals to gain the same particular thing, or to gain the measure each wants from the supply of a thing when that supply is not sufficient for both (or all)«⁷⁸).

R.H. MacArthur, dessen Schriften für die Entwicklung der Theorien der Koexistenz von Konkurrenten sehr einflussreich sind, bezweifelt in den frühen 1970er Jahren die Möglichkeit einer präzisen Definition von »Konkurrenz«. Sein weitgefasster Vorschlag lautet, zwei Arten würden miteinander konkurrieren, wenn die Zunahme der einen der anderen schade (»two species are competing if an increase in either one harms the other«).⁷⁹ Als Beispiele für Konkurrenz führt MacArthur an: den direkten Kampf zwischen Organismen, die gemeinsame Nutzung einer limitierten Ressource und die gemeinsame Betroffenheit durch den gleichen Räuber. Es sind also

sehr unterschiedliche Kategorien der Interaktion, die unter dem Begriff zusammengefasst werden.

Für den letzten Fall, d.h. das Vorhandensein eines gemeinsamen Räubers für Organismen verschiedener Arten, verwendet R.D. Holt 1977 den Ausdruck *apparente Konkurrenz* (»apparent competition«).⁸⁰ Die Konkurrenz wird hier vermittelt über den Räuber: Die Zunahme der einer Art kann zur Zunahme der Räuberart führen, die wiederum eine Verminderung der Populationsgröße der anderen Art bewirken kann.

Die bis dahin enge Verbindung, die zwischen den Prinzipien der Konkurrenz und der Selektion gezogen werden, gerät seit den 1950er Jahren in die Kritik. R.A. Fisher betont 1953, dass es in der Selektion nicht um einen Kampf unter den Organismen geht, sondern allein um ihre differenzielle Reproduktion, die auch ohne Konkurrenz vorhanden sein kann.⁸¹ Ebenso weist L.C. Birch 1957 darauf hin, dass es eine natürliche Selektion sehr wohl auch dann geben kann, wenn keine Konkurrenz vorliegt.⁸² Denn auch ohne Ressourcenknappheit kann es eine differenzielle Vermehrung von Genen (oder Typen von Organismen) in einer Population (d.h. Selektion) geben. R. Lewontin und E. Sober tragen später zur Verbreitung und weiten Akzeptanz dieser Auffassung bei (Lewontin 1970: »[T]he element of competition between organisms for a resource in short supply is not integral to the argument. Natural selection occurs even when two bacterial strains are growing logarithmically in an excess of nutrient broth if they have different division times«⁸³). Auch die von Darwin so betonte Überproduktion von Nachkommen ist für das Wirken der Selektion nicht notwendig. Selbst wenn alle Organismen überleben, kann es trotzdem eine Selektion geben. Denn entscheidend für die Selektion kann die differenzielle Reproduktion sein – es muss nicht das differenzielle Überleben sein, das bei Darwin im Vordergrund steht.

Die meisten Definitionen des Konkurrenzbegriffs beziehen sich auf die Konkurrenz als biologisches Phänomen, als ein Faktum der organischen Welt. Seit Darwin wird das Vorliegen von Konkurrenz aus Beobachtungen erschlossen. Eine positiv begründete Einführung und Einbindung des Konzepts in eine allgemeine Theorie des Organischen findet sich dagegen kaum. Zu berücksichtigen hätte eine solche systematische Einbindung, dass die Konkurrenz nicht schon aus der Fundierung des Organismus als einer Einheit der Selbstorganisation und Selbstregulation folgt, sondern erst aus seiner Konzipierung als *offenes System* (↑Bedürfnis). Weil sie nur als offene Systeme zu existieren vermögen, benötigen Organismen für ihre

Selbsterhaltung und Fortpflanzung Ressourcen aus der Umwelt. Und weil der Evolutionsprozess nicht auf die Stabilisierung von individuellen Organismen gerichtet ist, sondern auf die komparative Maximierung ihrer Vermehrung, wird auch ihr Ressourcenbedarf durch die Evolution maximiert. In einer Umwelt, die diese Ressourcen nicht unbegrenzt zur Verfügung stellt, werden diese zu knappen Gütern, so dass eine Konkurrenz um sie einsetzt. Die Konkurrenz (zumindest die Verschärfung von Konkurrenz) kann sich also in manchen Kontexten eher als Konsequenz denn als Grund der Selektion darstellen, wie Darwin dachte. Umgekehrt kann Selektion aber auch eine Verminderung der Konkurrenz bewirken (durch Diversifizierung; ↑Evolution).

Konkurrenz, Kooperation und Arterhaltung

Die von W.C. Allee et al. 1949 vertretene Anschauung, dass es auch eine »kooperative Konkurrenz« geben könne, die darin bestehen soll, dass Organismen aus der Anwesenheit anderer einen Vorteil ziehen,⁸⁴ konnte sich nicht durchsetzen. Sinnvoller erscheint es, in einem solchen Fall nicht von »Konkurrenz«, sondern eher einfach von »Kooperation« zu sprechen. Es gibt daneben aber viele Versuche, auch die antagonistische Konkurrenz als ein biologisch nützliches Phänomen zu interpretieren. So gliedert W. Fischel 1947 die biologische Bedeutung des Kampfs bei Tieren in sechs verschiedene Bereiche: Verbesserung der Fortpflanzungsmöglichkeiten, Sicherung der Ernährungsmöglichkeiten, Herstellen einer Rangordnung, gemeinschaftsbildendes Erlebnis, geschlechtliches Stimulierungsmittel und phänotypische Auslösung psychischer Geschlechtseigenschaften (Ausbildung des geschlechtsspezifischen Verhaltens).⁸⁵ Besonders im Rahmen solcher Konzepte wie dem der ↑Arterhaltung wird von K. Lorenz und anderen für eine Sicht plädiert, welche Konkurrenz und Kampf als Mittel verstehen, die der Art nützen. So spricht Lorenz 1963 ausdrücklich vom »Arterhaltungswert des Kämpfens« und bemüht sich in seiner Monografie »Das sogenannte Böse« um eine naturalistische Erklärung.⁸⁶ Mit der nachhaltigen Kritik des Arterhaltungsdenkens seit Mitte der 1960er Jahre gelten diese Versuche einer harmonischen und funktionalen Interpretation der Konkurrenz als wissenschaftlich erledigt.

Typen der Konkurrenz

Mitte der 1950er Jahre werden zwei wichtige Unterscheidungen innerhalb des Konzeptes der Konkurrenz eingeführt. T. Park differenziert zwischen Konkurrenz durch **Interferenz** (»interference«) und

durch **Ausbeutung** (»exploitation«).⁸⁷ Bei der ersten besteht eine direkte Auseinandersetzung zwischen Organismen – Crombie, der bereits 1947 von Konkurrenz durch »Interferenz« spricht, beschreibt sie als eine direkte Auseinandersetzung (»direct attacks, conditioning the medium, consuming food, etc.«⁸⁸). Die zweite Form der Konkurrenz ist dagegen allein über eine gemeinsam genutzte Ressource vermittelt. Die elementare Form der Konkurrenz durch Ausbeutung stellt der im Deutschen seit den 1880er Jahren so genannte **Raumparasitismus** dar (↑Parasitismus). Der Begriff wird ausgehend von Untersuchungen von endophytisch wachsenden Algen gebildet⁸⁹ und später auch auf Tiere übertragen⁹⁰. Nach F. Dahl liegt ein Raumparasitismus vor, wenn bei zusammen vorkommenden Organismen einer den anderen »lediglich durch seine Gegenwart, nicht durch seine Ernährung« schädigt.⁹¹

Ähnlich gelagert wie Parks Differenzierung ist die Unterscheidung, die A.J. Nicholson 1954 vornimmt: Er differenziert zwischen einer **Gedrängekonkurrenz** (»scramble«; ungeordnete Konkurrenz) und einer **Wettbewerbskonkurrenz** (»contest«; geordnete Konkurrenz).⁹² Erstere bezeichnet die Konkurrenz um eine Ressource, die bei ihrem Konsum verbraucht wird, z.B. Nahrung; die zweite betrifft dagegen eine Ressource, die durch ihre Verwendung nicht aufgebraucht wird, z.B. ein Nistplatz. Während bei der Gedrängekonkurrenz alle Organismen in Mitleidenschaft gezogen werden, können sich in der Wettbewerbskonkurrenz einige den Konsequenzen der Konkurrenz entziehen. Eine konstante Anzahl von Organismen (z.B. die Nistplatzbesitzer) ist hier von der Populationsdichte nicht betroffen (d.h. es liegt – bei Lebensnotwendigkeit der Ressource – eine genaue Kompensation der Reproduktionsrate durch die Mortalitätsrate vor).

Konkurrenz und Gemeinschaftsökologie

Einen ersten Versuch zur quantitativ exakten Formulierung der Konkurrenz unter Pflanzen unternimmt C. Nägeli 1874. Er untersucht dabei mehrere theoretische Fälle, u.a. denjenigen, »dass die Lebensdauer [einer Form] in gewisser Abhängigkeit stehe von der Individuenzahl der eigenen oder der concurrenden Form«.⁹³ Diese Ansätze einer populationsökologischen Modellierung der Konkurrenz finden aber keine unmittelbaren Nachfolger. Erst in den 1920er und 30er Jahren wird die Theorie der Konkurrenz mit den Modellen von V. Volterra und A.J. Lotka auf eine mathematisch präzise Grundlage gestellt (↑Koexistenz). Neben den mathematischen Modellierungen erfolgen in den 1930er Jahren auch experimentelle Untersu-

chungen der Konkurrenz, zunächst meist im Labor. Am bekanntesten werden die Laborexperimente mit konkurrierenden Einzellern, die G.F. Gause 1934 veröffentlicht (vgl. Abb. 241).⁹⁴

Seit Mitte des Jahrhunderts werden Freilandstudien durchgeführt, um den Einfluss der Konkurrenz auf die Strukturierung natürlicher Gemeinschaften zu ermitteln. Pionierhafte Studien sind die Untersuchung von Laubsängern durch R.H. MacArthur 1958⁹⁵ und von felsbewohnenden Tieren in der Brandungszone der Meere (z.B. Seepocken) durch J.H. Connell 1961⁹⁶. Vor allem die Untersuchungen von Connell belegen durch ihre umfangreichen manipulativen Eingriffe (die experimentelle Umsetzung von Seepocken, den Ausschluss von Konkurrenten und Räubern etc.) die Bedeutung der Konkurrenz in der Strukturierung von zumindest einigen natürlichen Gemeinschaften.

Nicht nur aus experimentellen, sondern v.a. aus theoretischen Gründen wird die Konkurrenz im 20. Jahrhundert allgemein als einer der wichtigsten Faktoren zur Bestimmung von Populationsgrößen und zur Gestaltung von Lebensgemeinschaften angenommen.⁹⁷ Die Konkurrenz erscheint insbesondere deshalb als eine entscheidende Größe, weil sie ein perfekt dichteabhängiger Faktor ist und über sie daher eine exakte Kompensation von Störungen und damit die langfristige Konstanz von Populationsgrößen gewährleistet werden kann (↑Gleichgewicht).⁹⁸ Die vollständige Dichteabhängigkeit unterscheidet die innerartliche Konkurrenz von anderen unvollständig dichteabhängigen Faktoren wie der Konkurrenz mit anderen Arten oder den Einfluss von Räubern (die jeweils den einen Ressourcen- bzw. Beutetyp durch andere substituieren können) (Milne 1958: »There is only one perfectly density-dependent factor, intraspecific competition«⁹⁹). Aufgrund der perfekten Dichteabhängigkeit ist die Konkurrenz als der *ultimate Kontrollfaktor* (»ultimate controlling factor«) des Populationswachstums beschrieben worden.¹⁰⁰ Selbst für solche Fälle, in denen eine Kontrolle der Populationsgröße durch die Limitierung der Ressourcen nur selten gegeben ist – wie z.B. bei herbivoren Insekten, die oft einen Überfluss von Nahrung zur Verfügung haben –, wird das gelegentliche Wirken der Konkurrenz für die langfristige Konstanz der Populationsgröße verantwortlich gemacht: »If it

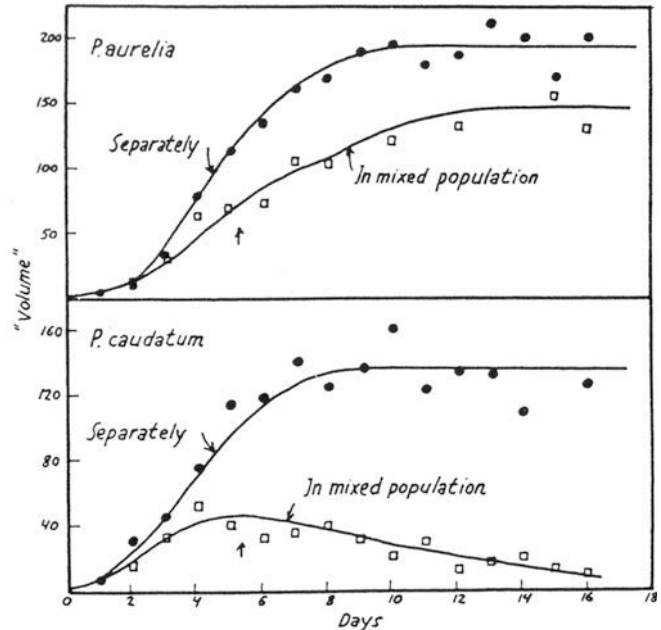


Abb. 241. Zeitlicher Verlauf der Populationsgröße von zwei Arten von Panoffeltierchen (*Paramecium aurelia* und *P. caudatum*) in reinen und in gemischten Kulturen (nach Gause, G.F. (1934). *The Struggle for Existence*: Fig. 25).

is evoked at all, no matter how seldom, then, in the long view, it is the all-important factor in preventing extinction from multiplication to the point of collective suicide«¹⁰¹.

Auch morphologische Unterschiede zwischen Organismen verschiedener Arten werden durch eine Konkurrenz bzw. Strategien der Konkurrenzvermeidung in der Vergangenheit erklärt. Es wird eine untere Grenze der Ähnlichkeit (»limiting similarity«) von Organismen verschiedener Arten angenommen, damit eine ↑Koexistenz möglich ist. In die Kritik geraten diese Auffassungen besonders seit Anfang der 1980er Jahre. Vorgeworfen wird ihnen v.a., dass sie mit einer vergangenen Konkurrenz argumentieren, ohne Belege für diese anzuführen (Connell 1980: »the ghost of competition past«).¹⁰² Gefordert wird, die Konkurrenz in der Vergangenheit erst dann als Faktor in der Verursachung von morphologischen Unterschieden anzunehmen, wenn sich tatsächlich empirische Belege dafür finden lassen. Aufgrund seines Vergangenheitsbezugs ähnelt das Problem methodisch der Erklärung von organischen Merkmalen als Anpassungen (»Adaptationismus«; ↑Anpassung).

Bezweifelt wird im 20. Jahrhundert immer wieder, ob die Konkurrenz wirklich in allen Gemeinschaft-

ten einen entscheidenden Einfluss ausübt, oder ob in vielen Fällen nicht andere Faktoren ausschlaggebend sind. So wird insbesondere für Insektenpopulationen eine Limitierung durch Nahrungskonkurrenz für unwahrscheinlich gehalten und stattdessen klimatische Faktoren für die wichtigsten Determinanten der Populationsgröße gehalten.¹⁰³ In empirischen Studien zeigen L.C. Birch und H.G. Andrewartha 1941, dass Heuschreckenplagen in Südastralien mit Wetterbedingungen korrelieren¹⁰⁴, und auch für andere Insekten wird eine dichte-unabhängige Kontrolle der Populationsgröße nachgewiesen¹⁰⁵. Für herbivore Insekten wird daraufhin allgemein argumentiert, dass ihre Populationen nicht durch Nahrungskonkurrenz limitiert sind, weil ihre Nahrung, die durch die Primärproduktion erzeugte Pflanzenmasse, in unerschöpflicher Menge zur Verfügung stehe (»the world is green«).¹⁰⁶ Nicht synökologische Faktoren wie zwischenartliche Konkurrenz, sondern autökologische Reaktionen auf Umweltbedingungen gelten vor diesem Hintergrund als die wichtigsten strukturierenden Einflussgrößen von Gemeinschaften.

Kritische Untersuchungen der empirischen Studien weisen aber auch darauf hin, dass der Schluss auf die Irrelevanz der dichteabhängigen Faktoren nicht zwingend ist. Auch wenn die Größe der Population zu bestimmten Jahreszeiten allein von Wetterbedingungen abhängt, können die Maxima oder Minima in kritischen Phasen eines Jahres oder in kritischen Jahren insgesamt durchaus durch den Faktor der Konkurrenz bedingt sein.¹⁰⁷

Allelopathie

Eine besondere Form der Konkurrenz stellt die v.a. bei Pflanzen beschriebene Abgabe von schädigenden Substanzen dar. Allgemein bestehen allelopathische Beziehungen zwischen benachbarten Organismen aufgrund von schädigenden Stoffen, die von mindestens einem der Organismen abgegeben werden. Der Terminus wird von H. Molisch 1937 eingeführt.¹⁰⁸ Molisch versteht unter der Allelopathie allerdings sowohl einen inhibitorischen als auch einen stimulierenden Einfluss einer Pflanze auf ihre Nachbarn. Weil der Effekt auf die Nachbarpflanze oft allein eine Frage der Konzentration eines abgegebenen Stoffes ist, wird diese weite Bedeutung des Wortes bis in die Gegenwart vertreten¹⁰⁹, wenn auch die engere Bedeutung, die die Allelopathie auf einen schädigenden Einfluss einengt, dem Wortstamm eher entspricht und weiter verbreitet ist.¹¹⁰ Im Unterschied zur Konkurrenz um Ressourcen, die in einem Entzug von Stoffen oder Energie aus der Umgebung besteht,

liegt das Wesen der Allelopathie in der Abgabe von schädigenden Stoffen in die Umwelt.¹¹¹ Bevor der Ausdruck »Allelopathie« geprägt wurde, wird das Phänomen wiederholt beschrieben.¹¹²

Nachweise

- 1 Herder, J.G. (1787). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, Bd. 3: 136 (Werke, Bd. 6, Frankfurt/M. 1989: 516).
- 2 Borkhausen, M.B. (1800). Theoretisch-praktisches Handbuch der Forstbotanik und Forsttechnologie, Bd. 1: 506.
- 3 Dickson, A.W. (1805). Practical Agriculture or a Complete System of Modern Husbandry, vol. 1: 414.
- 4 Dickson, A.W. (1807). Der praktische Ackerbau oder vollständiges System der verbesserten neuen Landwirtschaft, Bd. 1 (hg. v. A. Thaer, Berlin 1807): 288.
- 5 Robertson, J. (1808). General View of the Agriculture of the County of Inverness: 138.
- 6 Hufeland, C.W. (1800). System der practischen Heilkunde, Bd. 1: 51.
- 7 Hesiod, Erga 276ff.; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 15f.
- 8 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. nach Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.) (1968). Um die Begriffswelt der Vorsokratiker, 49-87): 84; vgl. Ziegler, S. (2001). Götter gegenüber Menschen: Heraklits Fragment 62. In: Schmidt, M.G. & Bisang, W. (Hg.). Philologica et linguistica. Historia, pluralitas, universitas, 512-528.
- 9 Aristoteles, De corruptione et generatione 318a.
- 10 Aristoteles, Hist. anim. 608b19.
- 11 Cicero, De natura deorum 125 (II, xlix).
- 12 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 96, 5.
- 13 Plotin, Enneaden III, 2, 15.
- 14 Aristoteles, Hist. anim. 608b19-609b20.
- 15 Plutarch, De fraterno amore 486B.
- 16 Vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 329.
- 17 Hobbes, T. (1651). Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil (Oxford o.J.): 111.
- 18 a.a.O.: 64.
- 19 Smith, A. (1776). An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations; Ricardo, D. (1817). On the Principles of Political Economy and Taxation; vgl. Rammsedt, O. (1976). Konkurrenz. Hist. Wb. Philos. 4, 970-974: 971.
- 20 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (Abhandlungen, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 51.
- 21 Linné, C. von (1760). Politia naturae (in: Anker, J. & Dahl, S. (Hg.). Werdegang der Biologie, Leipzig 1938, 274-279): 274.
- 22 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Reli-

- gion (Oxford 1993): 96 (pt. X).
- 23 Buffon, G.L.L. (1753). Le bœuf. In: Histoire naturelle générale et particulière Tome 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 358-359): 358.
- 24 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 284.
- 25 Malthus, T.H. (1798/1803). An Essay on the Principle of Population.
- 26 Egerton (1973): 338; vgl. ders. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968, vol. VII, 41-46.
- 27 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 62.
- 28 Darwin, E. (1800). Phytologia, or the Philosophy of Agriculture and Gardening: 556; vgl. ders. (1803). The Temple of Nature; or, the Origin of Society: 130ff.
- 29 De Candolle, A.P. (1820). Géographie botanique. In: Cuvier, F. (ed.). Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 18, 359-422: 384.
- 30 Candolle, A.-P. de (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: III, 1401.
- 31 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 56.
- 32 Malthus, R. (1798). An Essay on the Principle of Population: 48 (chap. 3).
- 33 Vgl. Bowler, P.J. (1976). Malthus, Darwin, and the concept of struggle. J. Hist. Ideas 37, 631-650: 640ff.
- 34 Vgl. Zirkle, C. (1941). Natural Selection before the "Origin of Species". Proc. Amer. Philos. Soc. 84, 71-123: 71; 123; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 483.
- 35 Lyell (1830-33): II, 56.
- 36 a.a.O.: II, 174f.
- 37 Vgl. Young, R. (1971). Darwin's metaphor: does nature select? Monist 55, 442-503; ders. (1985). Darwin's Metaphor. Nature's Place in Victorian Culture.
- 38 Darwin, C. (1842). The Structure and Distribution of Coral Reefs.
- 39 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 62.
- 40 a.a.O.: 63.
- 41 Vgl. Vorzimmer, P. (1969). Darwin, Malthus, and the theory of natural selection. J. Hist. Ideas 30, 527-542; Herbert, S. (1971). Darwin, Malthus, and selection. J. Hist. Biol. 4, 209-218; Ghiselin, M. (1971-72). The individual in the Darwinian revolution. New Lit. Hist. 3, 113-134: 123.
- 42 Darwin (1859): 63.
- 43 Lyell, C. (1830-33): II, 134.
- 44 Herbert, W. (1846). Local habitations and wants of plants. J. Horticult. Soc. I, 44-59: 47; Hooker, J.D. & Thomson, T. (1855). Flora Indica: 41f.; vgl. Egerton, F.N. (1968). Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. J. Hist. Biol. 1, 225-259: 252.
- 45 Darwin (1859): 121.
- 46 a.a.O.: 111.
- 47 Vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 162f.
- 48 Vgl. Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; vgl. ders. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 1; Bowler, P.J. (1976). Malthus, Darwin, and the concept of struggle. J. Hist. Ideas 37, 631-650: 634.
- 49 Darwin (1859): 67.
- 50 Darwin, C. [1838]. Notebook on Transmutation. In: De Beer, G., Rowlands, M.J. & Skramovsky, B.M. (eds.). Darwin's Notebooks on Transmutation of Species Darwin, Part IV. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Hist. Ser. 3, 135; vgl. ders. & Wallace, A. R. (1858). On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. J. Proc. Linn. Soc. (Zool.) 3, 45-62; Herbert (1971); Colp, R. Jr. (1979). Charles Darwin's vision of organic nature: "a force like a hundred thousand wedges". New York State J. Med. 79, 1622-1629.
- 51 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprache: 132-140; Weingart, P. (1995). "Struggle for existence": selection and retention of a metaphor. In: Maasen, S., Mendelsohn, E. & Weingart, P. (eds.). Biology as Society, Society as Biology: Metaphors, 127-151.
- 52 Vgl. Worster (1977/94): 167.
- 53 Wallace, A.R. (1859). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type (in: Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays, London 1870, 26-44): 32.
- 54 Preyer, W. (1869). Der Kampf um das Dasein: 7.
- 55 Preyer, W. (1879). Die Concurrenz in der Natur (Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme, Berlin 1880, 65-96): 70.
- 56 a.a.O.: 76.
- 57 Schiller, F. von (1800). Wallensteins Tod: II, 2.
- 58 Goethe, J.W. von (Nachlass). Maximen und Reflexionen (HA, Bd. 12, 365-547): 369.
- 59 Preyer (1879): 76.
- 60 a.a.O.: 86.
- 61 a.a.O.: 91.
- 62 a.a.O.: 83; 85.
- 63 Preyer (1869): 37.
- 64 Nietzsche, F. (1885-87). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 12): 167.
- 65 Nietzsche, F. (1887). Zur Genealogie der Moral. Eine Streitschrift (KSA, Bd. 5, 245-412): 312.
- 66 Nietzsche, F. (1886). Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft (KSA, Bd. 5, 9-243): 208.
- 67 Engels, F. (1873-83). Dialektik der Natur (MEW, Bd. 20, 307-568): 565; vgl. ders. (1875). Brief an Lawrow (MEW, Bd. 34, 169-172): 169f.
- 68 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 127.
- 69 Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 31.
- 70 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 69; vgl. Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigawechsel in der Evolutionsbiologie: 81ff.
- 71 Vgl. Weingarten (1993): 85.
- 72 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 195.

- 73 Costeo, G. (1578). De universali stirpium natura libri duo: 78f.; Zaluziansky, A. (1592). Methodi herbariae libri tres: I, XXXIII; vgl. Hoppe, B. (1976). Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit: 45.
- 74 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (Berlin 1896): 94.
- 75 Clements, F.E., Weaver, J.E. & Hanson, H.C. (1929). Plant Competition: 317.
- 76 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 159.
- 77 Crombie, A.C. (1947). Interspecific competition. J. Anim. Ecol. 16, 44-73: 66.
- 78 Milne, A. (1961). Definition of competition among animals. In: Mechanisms in Biological Competition. Symp. Soc. Exper. Biol. 15, 40-61: 57.
- 79 MacArthur, R. (1972). Geographical Ecology: 21.
- 80 Holt, R.D. (1977). Predation, apparent competition and the structure of prey communities. Theor. Pop. Biol. 12, 197-229.
- 81 Fisher, R.A. (1953). The expansion of statistics. J. Roy. Statist. Soc., Ser. A, Part 1, 116, 1-6: 5.
- 82 Birch, L.C. (1957). The meanings of competition. Amer. Nat. 91, 5-18: 13.
- 83 Lewontin, R. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 1; vgl. Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 195.
- 84 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 395.
- 85 Fischel, W. (1947). Die kämpferische Auseinandersetzung in der Tierwelt.
- 86 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (München 1974): 37.
- 87 Park, T. (1954). Experimental studies of interspecies competitions. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. Physiol. Zool. 27, 177-238: 179.
- 88 Crombie, A.C. (1947). Interspecific competition. J. Anim. Ecol. 16, 44-73: 49.
- 89 Klebs, G. (1881). Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen, Teil V. Bot. Zeitung 39, 313-319: 318; Franke, M. (1883). *Endoclonium polymorphum*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 3, 365-376: 372.
- 90 Zelinka, C. (1887). Studien über Räderthiere. Der Raumparasitismus und die Anatomie von *Discopus synaptae* nov. gen. nov. sp. Zool. Anz. 1887, 465-468; Hertwig, R. (1910). Lehrbuch der Zoologie: 402.
- 91 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39; vgl. 91f.
- 92 Nicholson, A.J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. Aust. J. Zool. 2, 9-65: 19f.; für die deutschen Ausdrücke vgl. Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1986/96). Ecology (dt. Ökologie, Heidelberg 1998): 150.
- 93 Nägeli, C. (1874). Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber. Sitzb. math.-phys. Cl. Akad. Wiss. München 4, 109-164: 132.
- 94 Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence; ders. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. Science 79, 16-17.
- 95 MacArthur, R.H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39, 599-619.
- 96 Connell, J.H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle, *Chthamalus stellatus*. Ecology 42, 710-723.
- 97 Vgl. Anonymus (1944). British Ecological Society. Easter Meeting 1944. Symposium on "The Ecology of Closely Allied Species". J. Anim. Ecol. 13, 176-177.
- 98 Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2, 132-178; Nicholson, A.J. & Bailey, V.A. (1935). The balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London 551-598; Lack, D. (1954). The Natural Regulation of Animal Numbers.
- 99 Milne, A. (1958). Perfect and imperfect density dependence in population dynamics. Nature 182, 1251-1252: 1251.
- 100 Milne, A. (1957). Theories of natural control of insect populations. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22, 253-271: 264.
- 101 ebd.
- 102 Connell, J.H. (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35, 131-138; Schoener, T.W. (1982). The controversy over interspecific competition. Amer. Sci. 70, 586-595; Simberloff, D. (1982). The status of competition theory in ecology. Ann. Zool. Fenn. 19, 241-253; Roughgarden, J. (1983). Competition and theory in community ecology. Amer. Nat. 122, 583-601; Connell, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Amer. Nat. 111, 1119-1144; Cooper, G. (1993). The competition controversy in community ecology. Biol. Philos. 8, 359-384.
- 103 Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The Distribution and Abundance of Animals.
- 104 Birch, L.C. & Andrewartha, H.G. (1941). The influence of weather on grasshopper plagues in South Australia. J. Dep. Agr. S. Austr. 45, 95-100.
- 105 Davidson, J. & Andrewartha, H.G. (1948). The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). J. Anim. Ecol. 17, 200-222.
- 106 Hairston, N.G., Smith, F.H. & Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. Amer. Nat. 94, 421-425.
- 107 Varley, G.C., Gradwell, G.R. & Hassell, M.P. (1973). Insect Population Ecology; Wiens, J.A. (1977). On competition and variable environments. Amer. Sci. 65, 590-597.
- 108 Molisch, H. (1937). Der Einfluß einer Pflanze auf die anderen – Allelopathie.
- 109 Rice, E.L. (1984). Allelopathy: 1.
- 110 Vgl. Schumacher, W. (1962). Physiologie. In: Strasburger, E. et al., Lehrbuch der Botanik, 28. Aufl., 186-345: 300; Muller, C.H. (1966). The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. Bull. Torrey Bot. Club 93, 332-351.
- 111 Rice, E.L. (1974). Allelopathy; ders. (1979). Allelopathy – an update. Bot. Rev. 45, 15-109.

112 Willis, R.J. (1985). The historical basis of the concept of allelopathy. *J. Hist. Biol.* 18, 71-102.

Literatur

- Zirkle, C. (1941). Natural Selection before the "Origin of Species". *Proc. Amer. Philos. Soc.* 84, 71-123.
- Birch, L.C. (1957). The meanings of competition. *Amer. Nat.* 91, 5-18.
- Milne, A. (1961). Definition of competition among animals. In: *Mechanisms in Biological Competition*, 40-61.
- Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. *Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968*, vol. VII, 41-46.
- Gale, B.C. (1972). Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in the extrascientific origins of scientific ideas. *Isis* 63, 321-344.
- Rammstedt, O. (1976). Konkurrenz. *Hist. Wb. Philos.* 4, 970-974.
- Lennox, J.G. & Wilson, B.E. (1994). Natural selection and the struggle for existence. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 25, 65-80.

Krankheit

Das Wort ›Krankheit‹ (mhd. ›krancheit‹ »Schwäche, Not, Leiden«) stellt eine Ableitung von dem Grundwort ›krank‹ dar (mhd. ›kranc‹ »schmal, schwach«; ahd. ›kranc‹ »hinfällig«). Das Adjektiv ›krank‹ ersetzt im Laufe der deutschen Wortgeschichte den älteren Ausdruck ›siech‹. ›Krank‹ geht wahrscheinlich auf die indogermanische Wurzel ›*ger-‹ »drehen, biegen, krümmen« zurück und bedeutet dann ursprünglich »gebeugt, gekrümmt«. Der Gegenbegriff zu ›Krankheit‹ **Gesundheit** (mhd. ›gesundheit‹) ist eine Ableitung von ›gesund‹ (mhd. ›gesunt‹; ahd. ›gisunt‹), das mit ›geschwind‹ verwandt ist und weiter auf indogermanisch ›*sighund-‹ und die Ausgangsbedeutung »mächtig, stark« zurückgeführt werden kann.

Antike

In den ältesten Ansätzen zur Erklärung von Krankheiten werden vielfach übernatürliche Kräfte als Ursache für das Auftreten von Krankheiten gesehen. Unterscheiden lassen sich dabei solche Auffassungen, die die Krankheit als von einem Gott verhängte Ermahnung und Sühne für begangene Sünden interpretieren (*Iatrotheologie*) und solche, die an den dämonischen Ursprung der Krankheit glauben (*Iatrodämonologie*).¹ Die frühen medizinischen Lehren differenzieren nicht klar zwischen der Krankheit und ihren Symptomen; die Krankheit wird vielmehr mit ihren Symptomen identifiziert. Außerdem werden häufig sehr verschiedene lokale Ursachen für das Erscheinen einer Krankheit angenommen.

Eine einheitliche naturalistische Theorie für alle Krankheiten wird mit der hippokratischen Säftelehre entwickelt. Nicht mehr eine übernatürliche und unerforschliche Bestrafung wird als Krankheitsursache unterstellt, sondern eine Störung der Natur des Körpers. Nach dieser Theorie, die für die Entwicklung der abendländischen Medizin bis in die Neuzeit prägend ist, liegt die Ursache einer Krankheit in der Störung des Gleichgewichts der Säfte des Körpers (»Humoralpathologie«). So wie die Gesundheit mit der Harmonie und Ordnung des Körpers in Verbindung gebracht wird, gilt die Krankheit als deren Störung.² Sehr unterschiedliche Krankheiten werden durch

Eine Krankheit ist eine (meist episodische) Beeinträchtigung eines Organismus in seiner funktionalen Organisation, die eine Verminderung seiner Fähigkeiten zur Selbsterhaltung oder Fortpflanzung bedingt und die zwar durch einen äußeren Einfluss verursacht sein kann, jedoch in ihrem weiteren Verlauf nicht von einer beständig wirksamen äußeren Ursache abhängt, sondern ein dem Organismus eigener Zustand ist.

Medizin (Cicero um 80 v. Chr.) 297
 Veterinärmedizin (Columella 1. Jh.) 297
 Pathologie (Galen 2. Jh.) 297
 Degeneration (Augustinus 4. Jh.) 296
 Gesundheit (mhd.) 290
 Krankheit (mhd.) 290
 Tiermedizin (Colin 1592) 298
 Tierheilkunde (Ludwig 1786) 298
 Pflanzenpathologie (Plenck 1794) 298
 Psychosomatik (Heinroth 1818) 293
 Krankheitserreger (Steinheim 1832) 293
 Hyperkrankheit (MacPhee & Marx 1997) 296

diesen einheitlichen naturalistischen Deutungsansatz zu erklären versucht. Zu einem kanonisierten Lehrgebäude wird die Humoralpathologie von dem römischen Arzt Galen entwickelt, der vier grundlegende Säfte des Körpers unterscheidet, die mit den vier Elementen in Verbindung stehen (»Vier-Säfte-Lehre«).

Nach Hippokrates kann das Phänomen der Krankheit von verschiedener Seite beleuchtet werden. Er stellt ein Beziehungsdreieck auf, in dem die drei Begriffe *Erkrankung* (»νόσημα«), *Kranker* (»νόσθεον«) und *Arzt* (»ιατρός«) in Relation zueinander stehen.³ Terminologisch fixiert wird bei den Hippokratikern die Unterscheidung zwischen Krankheiten aus inneren Ursachen (»νοσήματα«) und aus äußeren Ursachen (»πάθηματα«) sowie ein beide zusammenfassender Oberbegriff (»νοσος«).⁴ Eine allgemeine Systematik der Krankheiten entwickeln die hippokratischen Ärzte jedoch nicht; sie studieren und heilen Kranke, nicht Krankheiten.⁵

Ein anderer bereits antiker Ansatz zur Erklärung von Krankheiten geht von einer *Infektion* und einem von außen kommenden *Erreger* der Krankheit aus. Von der Möglichkeit der Ansteckung im Fall der Lepra wird bereits im Alten Testament der Bibel berichtet.⁶ Im hippokratischen Korpus fehlt dagegen das Konzept des ansteckenden Erregers⁷; der erste griechische Bericht eines Erregers ist erst in der Beschreibung der Plage von Athen durch Thukydides enthalten⁸. Galen verwendet das Konzept des Erregers in einer Unterscheidung verschiedener Arten des Fiebers⁹; bei Galen und bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts gelten die Erreger als leblose Entitäten.

Von der »Humoral-« zur »Solidarpathologie«

Mit den Fortschritten der Naturwissenschaften wird die antike Vier-Säfte-Lehre im 16. Jahrhundert durch Paracelsus in eine Lehre von drei chemischen Prinzipien überführt (Salz, Quecksilber und Schwefel). Die Krankheiten werden damit auf chemische Eigenschaften des Körpers zurückgeführt (»Iatrochemie«).

Parallel dazu wird seit der Antike eine andere Lehre entwickelt, nach der die Erkrankungen auf Störungen in den Bewegungen fester Stoffe im Körper zurückgehen (Asklepiades), z.B. der Stoffe in den hohlen Nervenfasern (S. Santorio und A. Borelli) (»Solidarpathologie«). Spätere Deutungen der Krankheit gehen von physiologischen Störungen im Tonus der Körperfasern (»Iatrophysik«, z.B. bei Descartes) oder anatomischen Veränderungen (J. Fernel) aus. Als eigentlicher Begründer der modernen pathologischen Anatomie gilt G.B. Morgagni, der in seinem Hauptwerk von 1761 »Über den Sitz und die Ursachen der Krankheiten, aufgespürt durch die Anatomie« die Krankheiten auf charakteristische Veränderungen der inneren Organe zurückzuführen versucht, indem er umfangreiche vergleichende Beobachtungen an Leichen durchführt.¹⁰ Dieser Ansatz wird von X. Bichat am Ende des 18. Jahrhunderts weiter zu einer pathologischen Histologie ausgebaut. Bichat sieht dabei die ↑Gewebe als letzte Einheiten der Physiologie und Pathologie.¹¹ Auf einer organischen Hierarchieebene tiefer, nämlich der der Zellen, siedelt R. Virchow die eigentlichen Krankheitsträger an, nachdem die Zellen in der Mitte des 19. Jahrhunderts als die universalen Form- und Funktionselemente der Lebewesen identifiziert werden. »Das pathologische Wesen ist die kranke Zelle«, heißt es bei ihm, und er wird damit zum Begründer der *Zellulärpathologie* (1855).¹² Mit der anatomischen Bestimmung von Teilen des Körpers als krank, seien es Organe, Gewebe oder Zellen, wird einem *lokalistischen* Prinzip in der Identifizierung der Krankheiten gefolgt: Der Organismus ist nur insofern krank, als es seine Teile sind, und nicht umgekehrt.

Seit der mittelalterlichen Scholastik wird die Krankheitslehre systematisch in verschiedene Disziplinen aufgefächert. Unterschieden werden die Lehren von den Ursachen der Krankheit (*Ätiologie*), ihrem Verlauf (*Pathogenese*), den Krankheitszeichen (*Symptomen*), der Aufnahme der Krankengeschichte (*Anamnese*), der Feststellung der Krankheit (*Diagnose*), ihrer Behandlung (*Therapie*) und der Voraussage des Krankheitsverlaufs (*Prognose*).

Eine seit der Antike bestehende Definition des Krankheitsbegriffs bestimmt die Krankheit als einen gegen die Natur des Lebewesens (»παρὰ φύσιν«; »praeter naturam«) verlaufenden gestörten Prozess (vgl. Tab. 142).¹³ Fernel definiert Mitte des 16. Jahrhunderts in diesem Sinne: »Morbus est affectus corpori contra naturam insidens«¹⁴.

Einteilung der Krankheiten

Versuche, zu einer natürlichen Systematik der

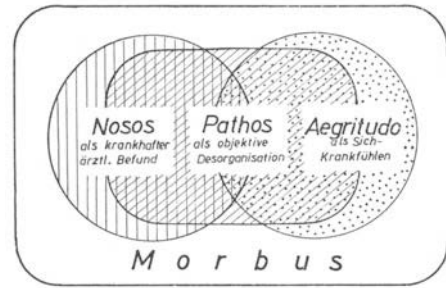


Abb. 242. Drei Aspekte der Krankheit (Morbus): die objektive physiologische oder psychologische Störung (Pathos); das klinische Krankheitsbild (Nosos) und das Krankheitserlebnis des Kranken (Aegritudo). Die einzelnen Aspekte können auch unabhängig voneinander auftreten, z.B. ein Sichkrankfühlen ohne ärztlichen Befund oder ein Krankheitsbild ohne objektive Desorganisation (aus Rothschild, K.E. (1965). *Prinzipien der Medizin*: 129).

Krankheiten zu gelangen (*nosologisches System*), werden seit dem 17. Jahrhundert unternommen.¹⁵ Voraussetzung für eine solche Systematik ist zunächst, die Krankheiten selbst als definierte Einheiten zu betrachten. Erfüllt ist diese Voraussetzung bereits in Platons Krankheitstheorie, insofern er Krankheiten als Wesen sieht, die im Hinblick auf ihre konstante Erscheinung und Dauer mit Lebewesen verglichen werden können.¹⁶ Ausgebaut wird diese Analogie von dem englischen Arzt T. Sydenham, der Mitte des 17. Jahrhunderts den Versuch unternimmt, Krankheiten in ein ähnliches System zu bringen wie die Botaniker die Pflanzen.¹⁷ Krankheiten stellen in dieser Sicht natürliche Arten dar, die den Tier- und Pflanzenarten ähneln. Wie diese bilden sie wohlumgrenzte Einheiten, die konstante und charakteristische Merkmale aufweisen und einen geordneten Verlauf nehmen. Später wird diese Auffassung als *ontologischer Krankheitsbegriff* bezeichnet und einem *physiologischen Krankheitsbegriff* gegenübergestellt.¹⁸ Als Wegbereiter des ontologischen Krankheitsbegriffs in der Neuzeit gelten Paracelsus und J.B. van Helmont.¹⁹ Im Gegensatz zur physiologischen Auffassung, der zufolge eine Krankheit in einem Ungleichgewicht der Körpersäfte besteht, geht das ontologische Krankheitsmodell von einer Krankheit als einer definierten Entität oder Substanz aus, die entweder als reales Ding in den Körper eindringt (als »Krankheitserreger«; s. u.) oder als logischer Typ eine wohldefinierte Identität aufweist.²⁰ Van Helmont bezeichnet eine Krankheit in diesem Sinne als ein positives, aktuelles und wirkliches Wesen, das über einen Samen, eine eigene Ursache, Art und Ordnung verfügt (»Morbus est ex causa efficiente seminali,

positivo, actuali & reali, cum semine, modo specie & ordine».²¹

Ontologischer Krankheitsbegriff

Die ontologische Anschauung der Krankheit kann so weit gehen, dass jede Krankheit selbst als ein parasitärer Organismus betrachtet (so bereits von Paracelsus)²² oder der von der Krankheit befallene Organismus als eine niedrigere Lebensform gesehen wird²³. Die Heilung besteht dann in einer erneuten Erkrankung, und zwar des kranken Organismus. Seit der Renaissance wird immer wieder vermutet, dass es kleine lebende Krankheitskeime sind, die die Ursache von Erkrankungen – besonders im Rahmen der großen Epidemien – bilden. So postuliert H. Fracastoro in der ersten Hälfte des 16. Jahrhunderts die Existenz von krankheitsauslösenden »Kontagien«, die in unsichtbaren Partikeln bestehen und »vielfache Lebenstätigkeit aufweisen«.²⁴ Im Gegensatz zu den Krankheiten, die durch Gifte verursacht sind, sind die »kontagiösen Krankheiten« nach Fracastoro ansteckend, können also von einem Individuum auf ein anderes übertragen werden.²⁵ Ebenso vertritt A. Kircher Mitte des 17. Jahrhunderts eine solche Keimtheorie der Krankheitsauslösung.²⁶ Auch bei W. Harvey findet sich explizit die Annahme eines ansteckenden Erregers (»contagion«) für Krankheiten und die Vorstellung von Krankheiten als autonomen Einheiten, die sich wie ein Organ in einem Körper aufgrund ihres eigenen Lebensprinzips entwickeln.²⁷

Allmählich überwunden wird der ontologische Krankheitsbegriff im 19. Jahrhundert. Der Mediziner A. Röschlaub entwickelt in seiner Lehre von der Entstehung der Krankheiten (»Pathogenie«) die Vorstellung, dass auch Krankheiten, d.h. »Zustände des Uebelbefindens« als »Lebenserscheinungen am organischen Körper« zu werten sind. Röschlaubs Krankheitslehre stellt eine vom Organismus ausgehende Theorie dar. Weil sie Krankheiten in den Zusammenhang von physiologischen Lebensprozessen stellt, gibt es in ihr keine Krankheiten, die nicht »natürlich« sind²⁸: Es habe »die Nosologie bloß einen Zweig der Geschichte der Natur des Organismus darzustellen«²⁹. Eine ähnliche Sicht vertritt bereits in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts J. Brown: Brown interpretiert alle Krankheiten als Ausdruck gestörter Erregbarkeit, d.h. als Störung des Verhältnisses von Organismus und Umwelt (»Brownianismus«). Er wählt somit ebenfalls einen physiologischen Ausgangspunkt für die Krankheitslehre. In diesem Sinne versteht C. Bernard 1865 Krankheiten als »physiologische Phänomene« unter besonderen Bedingungen (»Les malades ne sont au fond que des phénomènes

physiologiques dans des conditions nouvelles qu'il s'agit déterminer«³⁰). Gegen die Identifikation der Krankheiten mit den Krankheitserregern wendet sich Ende des 19. Jahrhunderts R. Virchow. Er plädiert für eine strikte Trennung von der Krankheit als Entität (»ens morbi«) und der Ursache der Krankheit (»causa morbi«).³¹ Virchow weist dabei auf die komplexe, von vielen Faktoren abhängige Verbindung von Krankheitserreger und Krankheitsauslösung hin: In einem Organismus können sich Krankheitserreger befinden, ohne dass diese tatsächlich die Krankheit auslösen.³²

Von der Polarität zum Kontinuum

Gegen den alten ontologischen Krankheitsbegriff wirkt auch eine andere Entwicklung: Seit den 1820er Jahren erscheint eine Krankheit nicht mehr als ein absolut und qualitativ definierter Zustand, sondern als ein graduierbares Phänomen, das durch ein Mehr oder Weniger charakterisiert werden kann. Krankheitszustände gelten daher als bloß quantitative Abweichungen von der Gesundheit (dies findet seinen Ausdruck in der häufigen Rede von Krankheiten als Ausdruck einer Hypo- oder Hyperfunktion in dieser Zeit).³³ Befördert wird diese Entwicklung durch die vergleichenden Untersuchungen É. und I. Geoffroy Saint-Hilaires zur Normalität und Anomalie anatomischer Strukturen.³⁴ Im Gegensatz zur älteren Monstertforschung wird das Anomale im Sinne einer Unregelmäßigkeit oder Abweichung vom artspezifischen Typus verstanden. Weil dabei unter die Anomalien sowohl nicht-krankhafte Varietäten und Abarten einer Art als auch Missbildungen und Monstrositäten fallen, erfährt die polarisierende Gegenüberstellung von dem Gesunden und dem Kranken in diesen Untersuchungen ihre Schärfe.³⁵ »Krankheit« bezeichnet in der Folge ein zunehmend unscharfes Phänomen, das besser mittels statistischer Methoden als scharfer begrifflicher Abgrenzungen dargestellt werden kann.³⁶

Krankheitserreger

Die Vorstellung, dass Krankheiten auf definierte Erreger zurückgehen, die in einen gesunden Körper eindringen und ihn infizieren, hat ihre Wurzeln in dem ontologischen Krankheitsbegriff (s.o.). Im 19. Jahrhundert werden mit der tatsächlichen Entdeckung zahlreicher Mikroorganismen als Urheber von Krankheiten sowohl des Menschen als auch der Pflanzen und Tiere diese zwar nicht mehr als die Krankheit selbst betrachtet, es wird aber doch die enge und spezifische Beziehung zwischen einem bestimmten Mikroorganismus und einer Krankheit

nachgewiesen.³⁷ Seit den 1830er Jahren wird in diesem Zusammenhang, besonders in der Untersuchung der Cholera, die Annahme von **Krankheitserregern** diskutiert (Steinheim 1832: »der Krankheitserreger ist ein außerhalb des organischen Geschlechtes, in dem er herrscht, erzeugtes Agens; [...] dieses Agens [ruft] durch den erregten Krankheitsproceß ein Contagium hervor«³⁸). Nicht nur kleine Organismen, sondern auch anorganische oder faulende Stoffe werden dabei »Krankheitserreger« genannt; so werden »bestimmte zersetzte Stoffe als Krankheitserreger für gewisse Krankheiten« diskutiert.³⁹ F. Hueppe schlägt 1886 vor, die Bakterien, die eine Krankheit tatsächlich auslösen, als »Krankheitserreger« zu bezeichnen.⁴⁰ Näher analysiert wird der Begriff der Krankheitsursache vor dem Hintergrund, dass nicht jeder Stoff oder jeder Mikroorganismus eines Typs in jeder Situation auch eine Krankheit auslöst. Dabei gewinnen die Begriffe der *Konstitution* und *Disposition* zentrale Bedeutung. A. Gottstein unterscheidet 1897 bei Infektionskrankheiten die beiden Größen der »Virulenzstärke« des Erregers und der »Resistenz« oder »Konstitutionskraft« des befallenen Organismus. Der Quotient aus Virulenz und Konstitution bildet nach Gottstein die Disposition für die Erkrankung.⁴¹ Diese Ansätze werden von F. Martius zu einer *Konstitutionspathologie* weiter ausgebaut. Nach Martius sollte das Konzept einer äußeren Krankheitsursache ganz fallen gelassen werden und nur von auslösenden Momenten, wie z.B. Giften und Erregern gesprochen werden.⁴²

Lokalismus versus Holismus

Die Medizin des 20. Jahrhunderts ist durch eine Abwendung von lokalistischen Vorstellungen und einer *ganzheitlichen* Betrachtung des kranken Organismus charakterisiert. Die Krankheit wird als Prozess begriffen – wie dies im 19. Jahrhundert bereits 1838 von K.W. Stark erfolgt⁴³ –, als Ausdruck einer fehlenden Anpassung an die Lebensbedingungen.⁴⁴ In diesem Zusammenhang wird verstärkt die psychische Verursachung vieler Krankheiten hervorgehoben. Als Wegbereiter dieser Richtung der Medizin in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts gelten neben S. Freud S. Ferenczi⁴⁵ und G. Groddeck⁴⁶. Als *terminus technicus* etabliert sich hier der Begriff der *psychosomatischen* Krankheit.⁴⁷ Das Wort **Psychosomatik** geht auf J.C. Heinroth zurück, der damit 1818 allgemein die Korrelation von körperlichen und seelischen Veränderungen bezeichnet.⁴⁸

Seit den 1960er Jahren wird der Versuch unternommen, die verschiedenen Ansätze der Pathologie in einer integrierten Sicht zusammenzuführen. In Deutschland läuft diese Absicht unter dem Titel

Theoretische Pathologie, nachdem W. Doerr Mitte der 1960er Jahre in der Heidelberger Akademie der Wissenschaften eine »Kommission für Theoretische Pathologie« gründete, in der das Ziel verfolgt wird, ein »elementares Verstehen für jegliche Krankheitsentwicklung« zu verwirklichen.⁴⁹

Aspekte und Typen von Krankheiten

Um die verschiedenen Aspekte des Krankheitsbegriffs voneinander abzugrenzen, schlägt K.E. Rothschuh 1965 folgende Begriffe vor (vgl. Abb. 242): *Pathos* steht für die krankhafte Desorganisation des Organismus, also die objektiv vorliegende Funktionsstörung (naturwissenschaftlicher Krankheitsbegriff); *Nosos* steht für das Krankheitsbild als ärztlicher Befund (z.B. Kropf, Krebs) (klinischer Krankheitsbegriff); *Aegritudo* bezeichnet das subjektive Gefühl des Unwohlseins des Kranken (personalistischer Krankheitsbegriff); und *Morbus* soll den umfassenden Oberbegriff darstellen.⁵⁰ (Die klassische Unterscheidung von »Pathos« und »Nosos« wird nicht einheitlich gehandhabt. H. Ribbert ist 1909 der Ansicht, »Pathos« bezeichne die subjektive Seite des »Nosos«, »das durch die funktionelle Störung herbeigeführte Leiden«⁵¹; L. Aschoff versteht dagegen im gleichen Jahr unter »Pathos« den »Krankheitszustand«, »Nosos« bezeichne dagegen den »Krankheitsprozeß«.⁵²) Die Differenz zwischen klinischem Krankheitsbild und subjektivem Leiden wird seit langem gesehen: Es kann ein Leiden ohne klinischen Befund geben, und es kann einen klinischen Befund ohne Leiden geben.⁵³ Eine Definition der Gesundheit, die in ausgeprägter Weise die subjektive Seite betont, liegt in der Satzung der Weltgesundheitsorganisation vor. Dort wird die Gesundheit definiert als »Zustand völligen körperlichen, seelischen und sozialen Wohlbefindens«.⁵⁴

Eine allgemeine Einteilung der Krankheiten kann nach der Spezifität ihrer auslösenden Ursachen und ihrer Erscheinungsformen erfolgen (mit vier Formen von spezifisch verursachten mit spezifischen Krankheitsbildern bis hin unspezifisch verursachten mit unspezifischen Krankheitsbildern).⁵⁵ Die Unterscheidung von *akuten*, d.h. unvermittelt einsetzenden und kurz anhaltenden, und *chronischen*, d.h. langwierigen Krankheiten wird bereits von römischen Ärzten getroffen (»*morbis acutus*« und »*morbis chronicus*« oder »*morbis longus*«).⁵⁶ In den hippokratischen Schriften ist diese Unterscheidung unscharf und steht neben anderen Einteilungen. Die langwierigen, chronischen Krankheiten werden von den Hippokraten im Allgemeinen als unheilbar angesehen; ihre Heilungsbemühungen richten sich daher v.a. auf die

akuten Krankheiten. Eine scharfe Gegenüberstellung von akuten und chronischen Krankheiten wird von Soranos und Caelius Aurelianus am Anfang des 2. nachchristlichen Jahrhunderts entwickelt.⁵⁷ Galen gibt verschiedene Erklärungen der Unterscheidung, wobei weniger die Dauer der Krankheit als die Geschwindigkeit ihres Fortschreitens das Abgrenzungskriterium bildet.⁵⁸ Es gibt demnach sowohl langandauernde akute Krankheiten als auch kurz verlaufende, die nicht akut einsetzen. Die Differenzierung zwischen den akuten und chronischen Krankheiten wird allerdings nicht immer einheitlich verstanden. Zusätzlich zu dem plötzlichen Einsetzen gilt auch der typische, fieberhafte Verlauf als ein Charakteristikum der akuten Krankheiten.⁵⁹ Daneben wird seit der Antike auch innerhalb einer Krankheit zwischen einem akuten und einem chronischen Verlauf unterschieden. Im Gegensatz zu den alten überlieferten Einteilungen ist K. Sprengel am Ende des 18. Jahrhunderts der Meinung, dass die Dauer der Krankheit nichts Wesentliches ist, sondern allein von zufälligen Umständen und subjektiver Verschiedenheit herrührt⁶⁰ – eine Auffassung, die sich bis ins 20. Jahrhundert erhält, insofern bereits die Bestimmung der Dauer einer Krankheit als »nicht wissenschaftlich fundiert« erscheint⁶¹.

Krankheit als soziales Konstrukt

Von juristischer und sozialwissenschaftlicher Seite wird ein Krankheitsbegriff erarbeitet, der ein wesentlich soziales Moment enthält. Im Mittelpunkt dieser Bestimmungen steht die für die Krankenversicherung relevante *Arbeitsunfähigkeit* und *Behandlungsbedürftigkeit* des kranken Menschen.⁶² Mit dem Austritt aus seiner jeweiligen Arbeitswelt und dem Eintritt in die medizinische Versorgung vollzieht der kranke Mensch in der modernen Gesellschaft einen Wechsel von einem sozialen System in ein anderes. Was als Krankheit definiert wird, hängt dabei zumindest z.T. von der Relation des Kranken zu einem gesellschaftlichen System ab.⁶³ Deutlich wird in diesen Ansätzen die nicht naturalistische, sondern soziale Basis der Identifikation von Krankheiten: Als »krank« gilt nicht ein mit naturwissenschaftlichen Methoden erfasster Zustand, sondern eine soziale Zuschreibung, die auf Wertsetzungen beruht.

Naturalistische Krankheitsdefinitionen

Neben dieser Interpretation von Krankheit als sozialem Konstrukt werden weiterhin naturalistische Krankheitsdefinitionen gegeben. Die Bestimmung des Krankheitsbegriffs soll bei diesen Ansätzen unabhängig von einer Bewertung erfolgen. Angelehnt

sind diese Definitionen meist an Galens Sicht der Krankheit als naturwidrige und untypische Erscheinung. Krankheiten sind allerdings nicht nur anders als die Norm, sondern sie stellen auch eine Benachteiligung in biologischer Hinsicht dar, d.h. sie vermindern die Überlebens- und Fortpflanzungsaussichten eines Organismus.⁶⁴ Seit den 1950er Jahren wird versucht, Krankheiten im Rahmen von kybernetischen Modellen zu beschreiben. Für K.E. Rothschuh sind Krankheiten allgemein Ausdruck des Versagens der Steuerungs- und Regelungseinrichtungen eines Organismus.⁶⁵ Eine Definition, die sich auf die Störung der inneren funktionalen Struktur des Organismus bezieht, gibt auch C. Boorse 1977. Um eine Krankheit als Eigenschaft eines Organismus zu kennzeichnen, die auch ohne fortwährende äußere Ursache Bestand hat, bezeichnet Boorse sie als einen inneren Zustand (vgl. Tab. 142).⁶⁶ Ähnlich lautet die Definition im »Brockhaus« aus dem Jahr 1990, nach der Krankheiten »Störungen im Ablauf der normalen Lebensvorgänge« bilden (vgl. Tab. 142). Schwierigkeiten bereiten diesen Definitionen solche Fälle von Störungen, die weit verbreitet und nicht untypisch sind, wie z.B. Karies.

Eine wichtige Ergänzung des naturalistischen Krankheitsbegriffs nehmen C.M. Culver und B. Gert 1982 vor: Danach besteht eine Krankheit nicht allein in der Minderung der Überlebens- und Fortpflanzungsaussichten eines Organismus aufgrund eines äußeren Einflusses; vielmehr bildet die das Übel bewirkende Ursache – im Gegensatz zu einer Verletzung oder einer Unterdrückung durch äußere Faktoren – selbst einen Teil des Organismus (oder der Person). Nach der Definition der Autoren hat eine Person dann und nur dann eine Krankheit (»malady«), wenn das Übel, unter dem sie leidet, nicht eine aufrechterhaltende Ursache (»sustaining cause«) hat, die eindeutig von der Person verschieden ist (vgl. Tab. 142).⁶⁷ Eine Krankheit ist damit also als eine Eigenschaft eines Organismus zu betrachten, die durch Prozesse im Organismus selbst verursacht wird (auch wenn der ursprüngliche Auslöser außerhalb des Organismus liegen kann). Wie aus der Definition deutlich wird, weisen die Autoren ausdrücklich darauf hin, dass ihr Konzept von Krankheit (»malady«) ein normativer Begriff ist, der ein Übel bezeichnet, dem ein Organismus nicht indifferent gegenübersteht, sondern das vielmehr ein Leiden bedingt.⁶⁸

Normative Ansätze

Um die Probleme der rein naturalistischen oder statistischen Krankheitsdefinitionen zu vermeiden, erweitern andere Ansätze die naturalistische Begriffs-

Naturwidrigkeit

»νόσος ἐστὶ διάθεσις παρὰ φύσιν« [morbus constitutio corporis est praeter naturam] (Galen, De symp. diff. 47).

»Morbus est affectus corpori contra naturam insidens« (Fernel 1542/1610, 2, 179).

Normabweichung

»Krankheit, Störungen im Ablauf der normalen Lebensvorgänge in Organen und Organsystemen durch einen Reiz, der zu einer von der Norm abweichenden vorübergehenden Beeinträchtigung der phys. Funktionen und/oder der psych. Befindlichkeit ggf. auch zu wahrnehmbaren körperl. Veränderungen, im Extremfall zum Tod führt« (Brockhaus 1990, 444).

physiologisches Phänomen

»Les malades ne sont au fond que des phénomènes physiologiques dans des conditions nouvelles qu'il s'agit déterminer« (Bernard 1865, 346).

Funktionsstörung

»A disease is a type of internal state which is either an impairment of normal functional ability, i.e. a reduction of one or more functional abilities below typical efficiency, or a limitation on functional ability caused by environmental agents« (Boorse 1977, 567).

biologische Benachteiligung

»A disease ist the sum of the abnormal phenomena displayed by a group of living organisms in association with a specified common characteristic or set of characteristics by which they differ from the norm for their species in such a way as to place them at a biolocial disadvantage« (Scadding 1967, 877).

Behandlungsbedürftigkeit und Arbeitsunfähigkeit

»Der Begriff der Krankheit im Sinne des II. Buches der Reichsversicherungsordnung ist von Rechtsprechung und Schrifttum übereinstimmend dahin festgelegt, daß man darunter einen regelwidrigen körperlichen oder geistigen Zustand versteht, der entweder Behandlungsbedürftigkeit oder Arbeitsunfähigkeit oder beides zur Folge hat« (Schweighäuser 1938, 76).

sozial zugeschriebene Behandlungsbedürftigkeit

»[T]he concept of disease may be a basically heterogeneous concept standing for a set of phenomena collected together out of diverse social interests, not on the basis of the recognition of a natural type or a common conceptual structure. Disease would then be whatever physicians in a particular society treat, rendering circular the definitions of disease and medicine« (Engelhardt 1975, 127).

Leiden oder Leidensrisiko

»A person has a malady if and only if he has a condition, other than his rational beliefs and desires, such that he is suffering, or at increased risk of suffering, an evil (death, pain, disability, loss of freedom or opportunity, or loss of pleasure) in the absence of a distinct sustaining cause« (Culver & Gert 1982, 81).

Subjektiv empfundene oder objektive Veränderung

»[I.]w.S. das Fehlen von Gesundheit, i.e.S. das Vorhandensein von subjektiv empfundenen und/oder objektiv feststellbaren körperl., geistigen und/oder seel. Veränderungen bzw. Störungen, die vorübergehend oder dauerhaft sein können und im Extremfall zum Tod führen« (Brockhaus 2006, 673).

Tab. 142. Definitionen des Krankheitsbegriffs.

bestimmung und machen die Zuschreibung einer Krankheit zu einer Frage der Bewertung. Dies gilt z.B. für H.T. Engelhardts Definition, der eine Krankheit 1975 als die Summe abnormer Phänomene sieht, die sich bei einer Gruppe von Organismen zeigen und die als signifikante Benachteiligung beurteilt werden (vgl. Tab. 142). Auch W. Wieland entwickelt 1986 einen Krankheitsbegriff in diesem Sinne, wenn er ihn als »praktischen normativen Begriff« versteht: »Mit Hilfe praktischer Begriffe bestimmt man, was sein soll oder nicht sein soll, nicht aber, was ist oder nicht ist«⁶⁹. Weiter führt er aus: »Ein praktikabler Krankheitsbegriff ist in seinem Kern stets ein deontologischer Begriff. Er ist daher bestimmt, auf Zustände angewendet zu werden, die nicht sein sollen, deren Änderung deswegen gerechtfertigt werden kann. Wer einen Zustand als krank bezeichnet, will damit zugleich eine Veränderung dieses Zustandes legitimieren«.⁷⁰ In der ersten Jahrhunderthälfte formuliert K. Jaspers dies in der These, dass »in dem

Worte Krankheit sich Wertbegriffe und Seinsbegriffe immer miteinander verschlingen«: »Krank« ist ein allgemeiner Unwertbegriff, der alle möglichen Unwerte umfaßt«⁷¹.

Kontextspezifische Bestimmungen

Die Schwierigkeiten einer objektiven und umfassenden Bestimmung des Krankheitsbegriffs führen inzwischen dazu, den Ansatz einer allgemeinen Definition aufzugeben und allein kontextspezifisch Krankheiten zu definieren.⁷² Enthalten ist diese Sicht bereits in den Analysen G. Canguilhems, der die Bestimmung des Pathologischen und Normalen auf die Verhältnisse eines einzelnen Individuums relativiert (»individuelle Norm«; ↑Gleichgewicht/Norm): »Betrachtet man viele Personen zugleich, so ist die Grenze zwischen Normalem und Pathologischem ganz unbestimmt; beobachtet man indessen eine Zeit lang ein und dieselbe Person, so läßt sie sich sehr genau festlegen. Das unter bestimmten Bedingungen Nor-

male, weil Normative, kann in einer anderen Situation zum Pathologischen werden, obwohl es selbst gleich bleibt. Das Urteil über diese Veränderung liegt allein beim einzelnen Menschen: er nur leidet unter ihr.⁷³ Auch wenn sich die individuelle Norm also nicht aus der statistischen Verteilung ableiten lässt, ist sie nach Canguilhem aber doch eine Norm im Sinne einer Normativität, eines Wertbegriffs für das Individuum, denn das Leben ist nach Canguilhem eine »normative Aktivität«, die immer eine »Wertsetzung«, die Unterscheidung von »nützlich« und »schädlich« enthält: »Es gibt kein Leben ohne Lebensnormen«.⁷⁴

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird das Vorliegen einer scharfen Grenze zwischen Krankheit und Gesundheit von verschiedener Seite bezweifelt. So schreibt H. Schipperges 1993: »Gesundheit und Krankheit gehen ineinander über; sie sind Prozesse und keine Zustände«⁷⁵; »Krankheit gilt [...] weniger als Defekt an einem Mechanismus denn als Antwort eines lebendigen Systems auf die vielfältigen Herausforderungen der Lebenswelt«.⁷⁶ »Krankheit ist somit kein bloßes Abweichen von der Norm eines Naturgefüges; sie bleibt vielmehr eingeflochten in des Menschen erlebter und erlittener Existenz. Sie gibt ihm bei allen Risiken auch die Chance zur Selbstbestimmung und Selbstverwirklichung. Unter diesem Aspekt wird der Mensch zentral von seiner fragilen Verfassung aus als »pathische Existenz« gedeutet, weil er als ein Ganzes leibhaftig verwurzelt ist in der labilen Natur wie er auch in der rhythmischen Wiederkehr der Zeit sein Leben zu führen hat«⁷⁷.

Krankheit als Spezifikum von Organismen

Die »pathische Existenz« und »labile Natur« stellt ein Charakteristikum von Organismen dar. Es liegt in ihrer Daseinsform, dass sie beständig gefährdet sind, also in ihrer Existenz gestört und zerstört werden können. Dies gilt für anorganische Körper gerade nicht. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts weist X. Bichat auf diesen Unterschied hin: »Es giebt nichts in den physischen Wissenschaften, was der Therapeutik in den physiologischen entspräche«.⁷⁸ Die Wissenschaft der Pathologie könne es daher nur in Bezug auf »vitale Erscheinungen« geben, nicht aber für die »physischen Erscheinungen«. In den 1870er Jahren formuliert F. Nietzsche: »Leben überhaupt heisst in Gefahr sein«.⁷⁹ Die Gefährdung des Lebens gehört also *analytisch* zum Begriff des Lebens. Nur ein System, das gestört und zerstört werden kann, ist ein Organismus; und er ist es nur solange, wie diese Störbarkeit besteht. Eine Welt, in der organisierte Systeme in ihrem Bestand nicht gefährdet sind (ein Paradies),

kann es aus begrifflichen Gründen daher nicht geben. Denn ein in seinem Bestand nicht gefährdetes, sondern naturgesetzlich auch in Bezug auf seinen Erhalt determiniertes System ist kein organisiertes System (kein Organismus) mehr.⁸⁰ Andererseits können aber auch nur organisierte Systeme therapiert und repariert werden: »Der Begriff der Reparatur kommt in der Physik nicht vor« (Bischof 1988).⁸¹

Hyperkrankheit

Als »Hyperkrankheit« (engl. »hyperdisease«) wird eine Krankheit bezeichnet, die eine ganze Art bedroht. R.D.E. MacPhee und P.D. Marx führen diesen Ausdruck 1997 im Zusammenhang einer Analyse des Aussterbens von Säugetierarten auf Madagaskar nach der Kolonisierung der Insel durch den Menschen ein.⁸² Hyperkrankheiten können für das Aussterben nicht weniger Tierarten verantwortlich sein, nachdem diese mit Krankheitserregern des Menschen oder seiner Haustiere in Kontakt gekommen sind. Die Hypothese der Hyperkrankheit zur Erklärung von Aussterbeereignissen ist aber umstritten, weil ein Krankheitserreger mit dem Aussterben seiner Wirtsart seine Lebensgrundlage verliert (wenn er keine weiteren Wirte hat) und es daher zu einem Gleichgewicht zwischen den Populationsgrößen des Wirts und Krankheitserregers kommen sollte.

Degeneration

Seit der Spätantike erscheint das lateinische Substantiv »degeneratio« vereinzelt, um Abweichungen von einem Normal- oder Gesundheitszustand zu bezeichnen (Augustinus 4. Jh.: »in nostram salutem sine ulla degeneratione manuerit«⁸³; Alain de Lille 12. Jh.: »in bestias morum degeneratione transmigrant«⁸⁴; Johannes von Ford 12-13. Jh.: »De flore et fructuum degeneratione, quae hodie in plerisque uineis cernitur«⁸⁵). In der Renaissance wird das Wort vermehrt in medizinisch-biologischen Texten verwendet (Vives vor 1540: »in belluas degenerationem, morbos, debilitates, proclivitatem ad pessima«⁸⁶; Marcellus Vergilius 1518: »plantam degeneratione in aliud genus«⁸⁷). Im Französischen erscheint der Ausdruck »dégénération« im 15. Jahrhundert. Er tritt ebenso wie das lateinische »degeneratio« in der Bedeutung »Rückentwicklung, Verkümmern, Ausartung« auf. Das Wort trägt bis ins 18. Jahrhundert u.a. die Bedeutung der Umwandlung der Individuen einer Art in die einer anderen, einfacher gebauten (als Synonym für »Transmutation«) (Chambers 1728: »Degeneration [...] the Change of a Plant of one Kind into that

of another viler Kind. Thus, [...] Wheat degenerates into Tares«⁸⁸).

Die heutige allgemeinsprachliche Bedeutung des Wortes ist eindeutig wertend; die biologische Bedeutung schwankt dagegen zwischen einem rein deskriptiven und einem evaluativen Sinn. Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts dominiert in der Biologie die deskriptive Bedeutung. So versteht J.F. Blumenbach 1779 unter einer Degeneration im Wesentlichen die »Abweichungen« der Nachkommen von den Eltern; die Degenerationen bringt er in Zusammenhang mit den Spielarten und Varietäten eines Typus.⁸⁹ Hundert Jahre später verwendet auch E. Haeckel den Begriff weitgehend neutral im Sinne des Abbaus der Differenzierung organischer Strukturen, wie er im Laufe der Evolution auftreten kann.⁹⁰ Sein Schüler E.R. Lankester definiert eine Degeneration als Anpassungserscheinung an einfache Lebensräume: »a gradual change of the structure in which the organism becomes adapted to less varied and less complex conditions of life«.⁹¹ Lankester diskutiert zahlreiche Beispiele von Degenerationen und sieht sie vor allem bei Parasiten verwirklicht, die als Anpassung an die Physiologie ihres Wirts auf viele organische Strukturen verzichten können: »Let the parasitic life once be secured, and away go legs, jaws, eyes, and ears; the active, highly gifted crab, insect, or annelid may become a mere sac, absorbing nourishment and laying eggs«.⁹² Bei aller vordergründigen Neutralität sind die biologischen Beschreibungen der Degenerationen häufig – so auch bei Lankester – durchsetzt mit Verweisen auf Degenerationen als Verfallserscheinungen in der Kulturgeschichte und Lebensführung des Menschen, z.B. den Verfall Roms.

Nach der Instrumentalisierung der biologischen Terminologie im Nationalsozialismus wird der Begriff der Degeneration seltener und z.T. nur noch in Anführungszeichen verwendet.⁹³ Es setzt sich auch im biologischen Sprachgebrauch eine abwertende Konnotation durch. So definiert B. Rensch 1972: »Degeneration bezeichnet eine abnorme und meist die Lebenstüchtigkeit mindernde Ausbildung von Strukturen oder Organen oder eine Schwächung der gesamten Konstitution«.⁹⁴ Nicht nur Organismen einer Art, auch ganze Arten und sogar »ganze Stammesreihen vor ihrem Aussterben« können nach Rensch degenerieren; gemeint sei damit dann aber lediglich »eine zunehmende und manchmal weitgehende Abweichung vom Gruppentypischen«. In Bezug auf die klassischen Fälle der Degenerationen bei Parasiten ist heute meist von *Rückbildungen* die Rede.⁹⁵

Pathologie

Die Bezeichnung »Pathologie« (»παθολογικὸν«) für das wissenschaftliche Studium der Krankheiten wird von Galen eingeführt.⁹⁶ Er greift damit auf das Grundwort »πάθος zurück, das ursprünglich allgemein das Übergehen in einen anderen Zustand meint und insbesondere ein geistig-seelisches Leiden bezeichnet. Galen versteht die Pathologie als eine der Subdisziplinen der Medizin und grenzt sie von der Physiologie, Ätiologie, Diätetik, Symptomatik und Therapeutik ab.⁹⁷ Zu weiterer Verbreitung kommt der Terminus allerdings erst, nachdem J. Fernel ihn Mitte des 16. Jahrhunderts erneut verwendet.⁹⁸ Mitte des 18. Jahrhunderts erscheint das Wort im Deutschen.⁹⁹

Die Lehre der Heilung von Krankheiten, die *Medizin*, trägt diesen Namen seit der Antike (Cicero um 80 v. Chr.: »si medicinae materiam dicamus morbos ac vulnera«¹⁰⁰; vgl. »ars medicina« als Lehnübersetzung von »τέχνη ἰατρική« zu »medicus« »Arzt« und »mederi« »heilen, helfen«, das mit »metiri« »messen« verwandt ist; Quintilian 1. Jh.: »erit ars medicina«¹⁰¹, d.h. seine Medizin wird eine Kunst sein; Thomas von Aquin: »ars medica quae est quaedam potentia, ut dictum est, se habet ad infirmitatem et sanitatem faciendam«¹⁰²).

Das systematische Studium von Krankheiten bezieht sich in seinen Anfängen auf den Menschen. Pflanzen und Tiere werden anfangs v.a. in Bezug auf ihre mögliche Verwendung als Heilmittel thematisiert. Eine eigenständige Pflanzen- und Tiermedizin entwickelt sich ausgehend von den menschlichen Nutzpflanzen und Haustieren. Monografische Darstellungen der Krankheiten der Tiere finden sich seit dem 16. Jahrhundert¹⁰³, Abhandlungen zur Pflanzenpathologie erscheinen dagegen erst später¹⁰⁴. Der Arzt, der die Krankheiten der Tiere heilt, wird seit der Antike *Veterinär* genannt (abgeleitet von lat. »veterinarius« »zum Vieh gehörig« zu lat. »veterinus« »altes Pferd« und »vetus« »alt«).¹⁰⁵ Der Ausdruck bezieht sich anfangs v.a. auf die Untersuchung von Pferden (und dabei in erster Linie der alten Pferde, die im Militär als Zugtiere verwendet wurden).¹⁰⁶ In den 1760er Jahren wird in Paris eine königliche Veterinärsschule gegründet, an der C. Bourgelat seine Kunst der *Hippiatrie*, der Pferdeheilkunde, lehrt.¹⁰⁷ In dieser Zeit verbreitet sich auch die Bezeichnung *Veterinärmedizin* (Joubert 1579: »medecine veterinaire«¹⁰⁸), die schon Columella im ersten nachchristlichen Jahrhundert gebraucht (»veterinariae medicinae«¹⁰⁹) und die später in andere Sprachen übernommen wird (engl. 1790: »veterinary medicine«: »The veterinary art is a practical application of sure and scientific principles to the preservation of

health in domestic animals, and to the cure of their diseases«¹¹⁰; Hufeland 1797: »Veterinärmedizin«¹¹¹). Im Deutschen setzt sich der Ausdruck »Veterinärmedizin« im Laufe des 19. Jahrhunderts durch.¹¹² Zur Bezeichnung des Faches etablieren sich außerdem die Termini **Tiermedizin** (Colin 1592: »medecine des animaux«¹¹³ als Übersetzung für Luis de Granada 1583: »la cura de los animales«¹¹⁴; Anonymus 1788: »Animal Medicine«¹¹⁵; Fueter 1828: »Thiermedizin, oder Veterinärkunde«¹¹⁶ und **Tierheilkunde** (Ludwig 1786)¹¹⁷ bzw. **Pflanzenpathologie** (Plenck 1794)¹¹⁸.

Nachweise

- 1 Vgl. Rothsuh, K.E. (1976). Krankheit. Hist. Wb. Philos. 4, 1184-1190: 1187.
- 2 Vgl. Vonessen, F. (1962). Idee und Begriff der Gesundheit im abendländischen Denken. Arzt u. Christ 8, 129-139.
- 3 Hippokrates, Epidemiorum libri VII: I.2, 5.
- 4 Vgl. Kudlein, F. (1967). Der Beginn des medizinischen Denkens bei den Griechen: 75.
- 5 Vgl. Grmek, M.D. (1996). Das Krankheitskonzept. In: ders. (Hg.). Die Geschichte des medizinischen Denkens. Antike und Mittelalter, 260-277: 273.
- 6 Levitikus 13-14; vgl. Temkin, O. (1953). An historical analysis of the concept of infection. In: Studies in Intellectual History, 123-147.
- 7 Vgl. Goodall, E.W. (1934). On infectious diseases and epidemiology in the Hippocratic collection. Proc. Roy. Soc. Med., Hist. Med. Sec. 27, 525-534.
- 8 Thukydides, Geschichte des Peloponnesischen Krieges: II, 7; vgl. Lichtenthaeler, C. (1962). Thucydide a-t-il cru à la contagiosité de la 'peste' d'Athènes? Gesnerus 19, 83-86.
- 9 Galen, De februm differentiis (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Bd. 7, Leipzig 1824, 273-405): 279; vgl. Greenwood, M. (1920). Galen as an epidemiologist. Proc. Roy. Soc. Med. 14, 3-16.
- 10 Morgagni, G.B. (1761). De sedibus et causis morborum.
- 11 Bichat, X. (1800). Anatomie générale, appliquée à la physiologie et à la médecine.
- 12 Virchow, R. (1855). Cellular-Pathologie. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 8, 3-39; ders. (1858). Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre.
- 13 Galen, De symptomatum differentiis liber (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Bd. 7, Leipzig 1824, 42-84): 47; vgl. ders., De methodo medendi (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 50.
- 14 Fernel, J. (1542/1610). Universa medicina: 2, 179.
- 15 Vgl. Karst, W. (1941). Zur Geschichte der »Natürlichen Krankheits-Systeme«; Diepgen, P. (1941). Die Stellung der nosologischen Systeme in der Geschichte der Medizin. Sudh. Arch. 34, 61-67.
- 16 Platon, Timaios 89b.
- 17 Sydenham, T. (1676). Observationes medicae circa morborum acutorum historiam et curationem (engl. London 1948): I, 13.
- 18 Vgl. Riese, W. (1953). The Conception of Disease. Its History, its Versions, its Nature: 74; Rather, L.J. (1958). Zur Philosophie des Begriffs »Krankheit«. Deutsche Med. Wochenschr. 83, 2012-2018: 2015.
- 19 Vgl. Pagel, W. (1972). Van Helmont's concept of disease – to be or not to be. The influence of Paracelsus. Bull. Hist. Med. 46, 419-454; ders. (1982). Joan Baptista van Helmont.
- 20 Vgl. Engelhardt, H.T. Jr. (1975). The concepts of health and disease. In: ders. & Spicker, S.F. (eds.). Evaluation and Explanation in the Biomedical Sciences, 125-141: 127f.
- 21 Helmont, J.B. van [1644]. Tractatus de morbis (Introductio diagnostica) (Opera omnia, Frankfurt 1682, 502-504): 503 (§8); vgl. Pagel, W. & Winder, M. (1968). Harvey and the "modern" concept of disease. Bull. Hist. Med. 42, 496-509: 498.
- 22 Vgl. Stark, K.W. (1844). Allgemeine Pathologie oder allgemeine Naturlehre der Krankheit: 72; Pagel, W. (1958). Paracelsus: 137.
- 23 Hoffmann, K.R. von (1834). Vergleichende Idealpathologie. Ein Versuch, die Krankheiten als Rückfall der Idee des Lebens auf tiefere normale Lebensstufen darzustellen; Jahn, F. (1840). Sydenham. Ein Beitrag zur wissenschaftlichen Medicin.
- 24 Fracastoro, H. (1546). De contagionibus et contagiosis morbis et eorum curatione libri tres (dt. Leipzig 1910): 28 (I, 9).
- 25 a.a.O.: 30 (I, 11).
- 26 Kircher, A. (1658). Scrutinium pestis; vgl. Garrison, F.H. (1910). Fracastorius, Athanasius Kircher and the germ theory of disease. Science 31, 500-502.
- 27 Vgl. Pagel & Winder (1968): 502.
- 28 Röschlaub, A. (1798/1800). Untersuchungen über Pathogenie, oder Einleitung in die medizinische Theorie. Theil I: 19 (§24).
- 29 Röschlaub, A. (1800). Von dem Zwecke und den Erfordernissen einer klinisch-medizinischen Schule: VII; vgl. Tsouyopoulos, N. (1982). Andreas Röschlaub und die Romantische Medizin. Die philosophischen Grundlagen der modernen Medizin: 212.
- 30 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 346.
- 31 Virchow, R. (1874). Die Fortschritte in der Kriegsheilkunde, besonders im Gebiete der Infektionskrankheiten (Gesammelte Abhandlungen aus dem Gebiete der öffentlichen Medicin und der Seuchenlehre, Bd. 2, Berlin 1879, 170-199: 185; ders. (1895). Hundert Jahre allgemeiner Pathologie. In: Festschrift zur 100jährigen Stiftungsfeier des medizinisch-chirurgischen Friedrich-Wilhelms-Instituts, 589-628: 608; 624.
- 32 Virchow (1895): 624.
- 33 Vgl. Canguilhem, G. (1943/72). Le normal et le pathologique (dt.: Das Normale und das Pathologische, Frankfurt/M. 1977): 21; 71f.
- 34 Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1832). Histoire générale et

particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux, Bd. 1: 30; vgl. Canguilhem (1943/72): 87.

35 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1822). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines; vgl. Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1829). Propositions sur la monstruosité, considérée chez l'homme et les animaux: These Nr. XIV.

36 Vgl. Becker, T. (2007). Leben als Medium der kalten Normalisierung. In: Ahrens, J., Biermann, M. & Toepfer, G. (Hg.). Die Diffusion des Humanen. Grenzregime zwischen *Leben und Kulturen*, 161-176: 169.

37 Vgl. Bassi, A.M. (1835). Del mal del segno calcinaccio o moscardino Mulattia che affligge i bachi da seta e sul modo di liberarne le bigattaje anche le più infestate, p. I. Theoria, Lodi.

38 Steinheim, S.L. (1832). Beleuchtung der Ansichten des Hrn. Dr. Aug. Wilh. v. Stosch von der Natur und den Ursachen der asiatischen Cholera. Allgemeine Cholera Zeitung 4, 113-126: 113; für den Ausdruck vgl. auch Helfferich, A. (1856). Der Organismus der Wissenschaft und die Philosophie der Geschichte: 221; Steudener, F. (1872). Ueber pflanzliche Organismen als Krankheitserreger.

39 Hemmer, M. (1866). Experimentelle Studien über die Wirkung faulender Stoffe auf den thierischen Organismus: 5; vgl. Philippi, W. (1878). Sauerstoff (O_2 , O_3) und Kleinschmarotzer als Krankheitserreger.

40 Hueppe, F. (1886). Die Formen der Bakterien und ihre Beziehungen zu den Gattungen und Arten: 74; vgl. ders. (1887). Über Beziehungen der Fäulnis zu den Infektionskrankheiten.

41 Gottstein, A. (1897). Allgemeine Epidemiologie.

42 Martius, F. (1898). Krankheitsursachen und Krankheitsanlagen; ders. (1914). Konstitution und Vererbung in ihren Beziehungen zur Pathologie.

43 Stark, K.W. (1838-44). Allgemeine Pathologie oder allgemeine Naturlehre der Krankheit.

44 Ribbert, H. (1909). Das Wesen der Krankheit: 165; Bieganski, W. (dt. 1909). Medizinische Logik. Kritik der ärztlichen Erkenntnis: 54-74.

45 Ferenczi, S. (1916-17). Von Krankheits- oder Pathoneurosen. Z. ärztl. Psychoanal. 4, 219-228.

46 Groddeck, G. (1917). Die psychische Bedingtheit und psychoanalytische Behandlung organischer Leiden.

47 Vgl. L'encéphale: Journal de neurologie, de psychiatrie et de médecine psychosomatique (Paris 1906-); Dunbar, F. (1948). Synopsis of Psychosomatic Diagnosis and Treatment; Weizsäcker, V. von (1949). Psychosomatische Medizin. Verh. Deutsch. Ges. inn. Med. 55, 13; Alexander, F. (1951). Psychosomatische Medizin; Uexküll, T. von (1981). Lehrbuch der Psychosomatischen Medizin.

48 Heinroth, J.C. (1818). Lehrbuch der Störungen des Seelenlebens, Bd. 2: 43 (§313); vgl. Häfner, H. (1989). Psychosomatik. Hist. Wb. Philos. 7, 1698-1702.

49 Vgl. Doerr, W. & Schipperges, H. (1979). Was ist theoretische Pathologie?; Schipperges, H. (1983). Historische Konzepte einer theoretischen Pathologie.

50 Rothschild, K.E. (1965). Prinzipien der Medizin: 127ff.

51 Ribbert, H. (1909). Vom Wesen der Krankheit.

52 Aschoff, L. (1909). Ueber den Krankheitsbegriff und

verwandte Begriffe. Deutsch. Medizin. Wochenschr. 35, 1417-1423; ders. (1910). Pathos und Nosos. Deutsch. Medizin. Wochenschr. 36, 201-204.

53 Vgl. Rössle, R. (1921). Innere Krankheitsbedingungen. In: Aschoff, L. (Hg.). Pathologische Anatomie, Bd. 1 (5. Aufl.), 1-57: 2.

54 Vgl. Deich, F. (1957). Was ist Gesundheit? Ärztl. Mitteil. 42, 493-500: 498.

55 Vgl. Uexküll, T. von & Wesiack, W. (1988). Theorie der Humanmedizin: 35.

56 Vgl. Günther, H. (1941). Geschichtliche Erläuterung der Ausdrücke „akute“ und „chronische“ Krankheit. Sudh. Arch. 34, 105-124.

57 Vgl. Caelius Aurelianus, De Morbis Acutis et Chronicis.

58 Galen, Definitiones medicae 138-142.

59 Henle, J. (1846). Handbuch der rationellen Pathologie, Bd. 1: 284-295.

60 Sprengel, K. (1795). Handbuch der Pathologie, Bd. 1: 67.

61 Günther (1941): 115.

62 Oldemeyer, E. (1937). Kassenarzt und Krankenversicherung; Schweighäuser, F. (1938). Krankheit im Sinne der reichsgesetzlichen Krankenversicherung. Deutsches Ärztebl. 68, 76-77: 76.

63 Vgl. Steinebrunner, B. (1987). Die Entzauberung der Krankheit. Vom Theos zum Anthropos – Über die alteuropäische Genesis moderner Medizin nach der Systemtheorie Niklas Luhmanns.

64 Vgl. Scadding, J.G. (1967). Diagnosis: the clinician and the computer. Lancet 290, 877-882: 877; ders. (1988). Health and disease: What can medicine do for philosophy? J. Med. Eth. 14, 118-124: 121; Kendell, R.E. (1975). The concept of disease and its implications for psychiatry. Br. J. Psych. 127, 305-315.

65 Rothschild, K.E. (1958/63). Theorie des Organismus. Bios – Psyche – Pathos.

66 Nachweise für Tab. 142: Fernel, J. (1542/1610). Universa medicina: 2, 179; Brockhaus. Enzyklopädie in vierundzwanzig Bänden, Bd. 12 (1990): 444; Boorse, C. (1977). Health as a theoretical concept. Philos. Sci. 44, 542-573: 567; vgl. ders. (1997). A rebuttal on health. In: Humber, J.M. & Almeder, R.F. (eds.). What is Disease?; Scadding (1967): 877; Schweighäuser (1938): 76; Engelhardt, H.T. Jr. (1975). The concepts of health and disease. In: ders. & Spicker, S.F. (eds.). Evaluation and Explanation in the Biomedical Sciences, 125-141: 127; Culver, C.M. & Gert, B. (1982). Philosophy in Medicine: 81; Brockhaus. Enzyklopädie in 30 Bänden, Bd. 15 (21. Aufl. 2006): 673.

67 Culver & Gert (1982): 81; vgl. Clouser, K.D., Danner, C. & Gert, B. (1981). Malady: a new treatment of disease. Hastings Center Rep. 11, 29-37.

68 Culver & Gert (1982): 70.

69 Wieland, W. (1986). Strukturwandel der Medizin und ärztlichen Ethik. Philosophische Überlegungen zu Grundfragen einer praktischen Wissenschaft: 38.

70 a.a.O.: 41.

71 Jaspers, K. (1913/46). Allgemeine Psychopathologie: 655.

- 72 Hesslow, G. (1993). Do we need a concept of disease? *Theor. Med.* 14, 1-14; Worrall, J. & Worrall, J. (2001). Defining disease: much ado about nothing? In: Tymieniecka, A.-T. & Agazzi, E. (eds.). *Life. Interpretation and the Sense of Illness Within the Human Condition*, 32-55.
- 73 Canguilhem, G. (1943/72). *Le normal et le pathologique* (dt.: *Das Normale und das Pathologische*, Frankfurt/M. 1977): 122.
- 74 a.a.O.: 155; vgl. 82.
- 75 Schipperges, H. (1993). Historische Analyse der Krankheitsforschung. In: Becker, V., Doerr, W. & Schipperges, H. (Hg.). *Krankheitsbegriff und Krankheitsforschung im Lichte der Präsidialansprachen der Deutschen Gesellschaft für Pathologie (1897-1992)*, 1-42: 1.
- 76 Schipperges, H. (1999). Krankheit und Kranksein im Spiegel der Geschichte: 194.
- 77 Schipperges (1993): 12.
- 78 Bichat, X. (1801). *Anatomie générale appliqué à la physiologie et à la médecine*, Bd. 1 (dt. *Allgemeine Anatomie angewandt auf die Physiologie und Arzneywissenschaft* Teil 1, Abth. 1, Leipzig 1802): 19.
- 79 Nietzsche, F. (1873-76). *Unzeitgemäße Betrachtungen* (KSA, Bd. 1, 157-510): 360.
- 80 Vgl. Toepfer, G. (2004). *Zweckbegriff und Organismus*: 172.
- 81 Bischof, N. (1988). Ordnung und Organisation als heuristisches Prinzip des reduktiven Denkens. In: Meier, H. (Hg.). *Die Herausforderung der Evolutionsbiologie*, 79-128: 97.
- 82 MacPhee, R.D.E. & Marx, P.A. (1997). The 40,000-year plague: humans, hyperdisease, and first-contact extinctions. In: Goodman, S. M. & Patterson, B.D. (eds.). *Natural Change and Human Impact in Madagascar*, 169-217.
- 83 Augustinus (4. Jh.). *De ordine* (ed. W.M. Green, Turnhout 1970): lib. 2, cap. 5, lin. 49f.; vgl. ders. *De beata vita*: cap. 4, lin. 272.
- 84 Alain de Lille (= Alanus ab Insulis) (12. Jh.). *De planctu naturae* (in: Häring, N.M. (1978). *Studi Medievali*, Bd. 19, 2, p. 806-879): 871 (cap. 16, lin. 197).
- 85 Johannes von Ford (12.-13. Jh.). *Super extremam partem Cantici canticorum sermons cxx* (ed. E. Mikkers & H. Costello, Turnhout 1970): sermo 90, 3; vgl. Wilhelm von Saint-Thierry (= Guillelmus de Sancto Theodorico) (um 1138). *De natura corporis et animae* (*Opera didactica et spiritualia*, ed. P. Verdeyen, Turnhout 2003, 105-146): 130 (par. 78).
- 86 Vives, J.L. [1540]. *De veritate fidei christianae* (in: *Opera in duos distincta tomos*, Bd. 1, Basel 1555, 286-497): 346.
- 87 Marcellus Vergilius (Hg.) (1518). *Pedacii Dioscoridae Anazarbei De medica materia libri sex. Interprete Marcello Virgilio*: 71 (I, 142, Interpres).
- 88 Chambers, E. (1728). *Cyclopædia*, 2 vols.: I [Degeneration].
- 89 Blumenbach, J.F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*, Bd. 1: 28.
- 90 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 23; 135.
- 91 Lankester, E. Ray (1879). Degeneration: a chapter in darwinism (*The Advancement of Science*, London 1890, 1-59): 26f.
- 92 a.a.O.: 27.
- 93 Vgl. z.B. Wurbach, H. (1957). *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 1: 131.
- 94 Rensch, B. (1972). Degeneration. *Hist. Wb. Philos.* 2, 44.
- 95 Vgl. Siewing, R. (Hg.) (1980). *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 1: 651.
- 96 Galen, *Introductio s. medicus* (*Galenus adscriptus*) (*Opera omnia*, ed. K.G. Kühn, Bd. XIV, Leipzig 1827, 674-797): 689f.; vgl. Schadewaldt, H. (1952). Ein Beitrag zur Geschichte des Wortes „Pathologie“. *Zentralbl. allg. Pathol. pathol. Anat.* 89, 185-190.
- 97 ebd.
- 98 Fernel, J. (1565). *Pathologiae libri septem*; Riolan, J. (1586). *Pysiologia et pathologia*; Bordingus, J. (1591). *Pathologia tertiae medicinae pars*; Liddelius, D. (1597). *Disputationum pathologicarum secunda de causis morborum in genere*.
- 99 Krüger, J.G. (1750). *Naturlehre, welche die Pathologie oder die Lehre von den Krankheiten in sich fasset*.
- 100 Cicero (um 80 v. Chr.). *De inventione* 1, 7; vgl. ders. *De finibus bonorum et malorum* 5, 161.
- 101 Quintilian, *Institutio oratoria* lib. 2, cap. 17, par. 39.
- 102 Thomas von Aquin (13. Jh.). In *Aristotelis libros Metaphysicorum*: IX, 2.
- 103 Vgl. z.B. Erziehung, Gebrauch, Lernung, Arzney in zufälligen und natürlichen Krankheiten, aller zahmen, den menschen gebrechlichen, und geheimen Thier und Viehs (Augsburg 1531); Ruellius, J. (1571). *Zwey nützliche sehr gute Bücher von allerley Gebrechen und Krankheiten, damit die Roße, Maulesel und andere vierfüßige Thier [...] geplaget, darinnen eigentlich beschrieben*.
- 104 Zallinger, J.B. (1779). *Abhandlung über die Krankheiten der Pflanzen, ihrer Kenntnis und Heilung*; Seithers, J. (1779). *Gründlicher Unterricht zur fruchtbaren Gärtney: Worinn kurz, und deutlich die verschiedene Gartenanlage, Zubereitung der Erde, Pflanzung, Einpropfung und Beschneidung der Bäume, auch die Heilmittel wider alle Krankheiten der Gartengewächse angeführt, und erklärt werden*; Plenck, J.J. von (1794). *Physiologia et pathologia plantarum*.
- 105 Vgl. Adams, J.N. (1992). The origin and meaning of Lat. *veterinus, veterinarius*. *Indogerm. Forsch.* 97, 70-95.
- 106 Vgl. Renay, P.V. (1563). *Quatre livres [...] de la médecine des chevaux malades et autres vétérinaires aliénez et altérez de leur naturel*; Massé, I. (1563). *L'art vétérinaire, ou grande maréchalerie*.
- 107 Bourgelat, C. (1750). *Elémens d'hippiatrique, ou nouveaux principes sur la connoissance et sur la médecine des chevaux*; ders. (1765). *Matiers médicale raisonnée au précis des médicamens considérées dans leurs effets, à l'usage des élèves de l'école royale vétérinaire*; ders. (1769). *Elémens de l'art vétérinaire; Veterinarius, oder theoretisch-praktischer Unterricht von der Behandlung, Kur und Wartung der Pferde und des Rindviehs (1779-80)*.
- 108 Joubert, L. (1579). *Traité du ris*: 246; vgl. Genson (1758). *Discours prononcé le 17 Juin 1756, par Genson*

fiis, à l'Ecole Royale Militaire, à l'ouverture des premières leçons d'osthologie du cheval. *Mercure de France* (Aug. 1758) 157-160: 159; Guyot, J.N. (Hg.) (1767). *Le grand vocabulaire François*, Bd. 2: 345 (*Analeptique*).

109 Columella, *De re rustica* 7, 3, 16.

110 Anonymus (1790). The importance, and the neglect of veterinary medicine. *The Gentleman's Magazine* 60(1), 289-300: 298.

111 Hufeland, C.W. (1797). [Anmerkung des Herausgebers]. *Journal der practischen Arzneykunde und Wundarzneykunst* 3, 567; vgl. Anonymus (1806). [Nachrichten aus Universitäten und anderen öffentlichen Lehranstalten: Charkow. *Intelligenzblatt der Jenaischen allgemeine Literatur-Zeitung* 3 (Nr. 39), 323-324: 324.

112 Schmidt, J.H. (1831). Zwölf Bücher über Morphologie überhaupt und vergleichende Noso-Morphologie: 111; *Correspondenzblatt, Repetitorium und Literatur-Journal für die gesammte Veterinär-Medicin* (Augsburg 1843-44); Frey, J. (1852). *Etymologisches Wörterbuch der Veterinär-Medicin*.

113 Colin, N. (Übers.) (1592). *Luis de Granada, Catechisme, ou introduction au symbole de la foy*: 39; vgl. auch Bernier, J. (1689). *Essais de medecine où il est traité de l'histoire de la medecine et des medecins*: 112.

114 Luis de Granada (1583/85). *Parte primera dela introduction del simbolo de la fe*: 59 (I, xvi).

115 Anonymus (1788). [Buchanzeige]. *Analytical Review, or History of Literature, Domestic and Foreign* 1, 370; vgl. 2 (1788), 367: [Überschrift]; *Zoophilus* (1790). [Brief]. *The Gentleman's Magazine* 60 (1), 496-497: 496; 497.

116 Fueter, E. (1828). Versuch einer Darstellung des neuern Bestandes der Naturwissenschaften im Canton Bern: 97; Liedbeck, P.J. (1845). Ueber die Funktion des kleinen Gehirnes. *Hygea* 20, 481-522: 507; *Deutsche Zeitschrift für Thiermedizin und vergleichende Pathologie* (Leipzig 1875-97); *Zeitschrift für Veterinärkunde: mit Berücksichtigung aller Zweige der Tiermedizin* (Berlin 1889-1945).

117 Ludwig, C.F. (1786). *Auserlesene Beyträge zur Thierarzneykunst*, Bd. 1: iv (Vorrede); vgl. ders. (1794). *Tabellarische Uebersicht der Geschichte der Thierheilkunde*; Anonymus (1797). *Lehrbuch der populären Thierheilkunde für aufgeklärte Oekonomen*; d'Arboval, L.H.J.H. (1830-32). *Wörterbuch der Thierheilkunde; Magazin für die gesammte Thierheilkunde* (Berlin 1835-74).

118 Plenck, J.J. (1794). *Physiologia et pathologia plantarum*; Medikus, F.C. (1799). *Beyträge zur Pflanzen-Anatomie, Pflanzen-Physiologie und einer neuen Charakteristik der Bäume und Sträucher*, Viertes Heft: 297; [Römer, J.J.] (1801). [Rez. Hoffmann, G.F. (1800). *Deutschlands Flora*]. *Archiv für die Botanik* 2(3), 432-434: 433; Werneck, L.F.F. von (1807). *Versuch einer Pflanzen-Pathologie und Therapie. Ein Beitrag zur höheren Forstwissenschaft*; Meyen, F.J.F. (1841). *Pflanzen-Pathologie. Lehre von dem kranken Leben und Bilden der Pflanzen*.

Literatur

Ribbert, H. (1899). *Die Lehren vom Wesen der Krankheiten in ihrer geschichtlichen Entwicklung*.

Ribbert, H. (1909). *Vom Wesen der Krankheit*.

Berghoff, E. (1945/47). *Entwicklungsgeschichte des Krankheitsbegriffes*.

Riese, W. (1953). *The Conception of Disease. Its History, its Versions, its Nature*.

Diepgen, P., Gruber, G.B. & Schadewaldt, H. (1969). *Der Krankheitsbegriff, seine Geschichte und Problematik*. In: Büchner, F., Letterer, E. & Schadewaldt, H. (Hg.). *Handbuch Allgemeine Pathologie 1: Prolegomena*, 1-50.

Rothschuh, K.E. (Hg.) (1975). *Was ist Krankheit?*

Caplan, A.L., Engelhardt, T. Jr. & McCortney, J.J. (eds.) (1981). *Concepts of Health and Diseases*.

Leschhorn, I.-E. (1985). *Der Gesundheits- und Krankheitsbegriff in der griechischen Antike von Homer bis Demokrit*.

Reznek, L. (1987). *The Nature of Disease*.

Engelhardt, D. von (1995). *Der Wandel der Vorstellungen von Gesundheit und Krankheit in der Geschichte der Medizin*.

Schipperges, H. (1999). *Krankheit und Kranksein im Spiegel der Geschichte*.

Thagard, P. (1999). *How Scientists Explain Disease*.

Kreislaut

Das Wort ›Kreis‹ (mhd., ahd. ›kreiz‹ »Umkreis, Bezirk«) hat wahrscheinlich eine Verbindung zu ahd. ›krizzōn‹ »einritzen« und bezeichnet dann ursprünglich einen durch Einritzen im Boden markierten (Kampf-)Platz. Der Ausdruck ›Kreislaut‹ als davon abgeleitetes dynamisches Konzept findet sich im Deutschen seit Ende des 17. Jahrhunderts (Blankaart 1692: »Kreiß-Lauff des Geblüts«¹; Hübner 1714: »Kreislaut«²; Gladow 1729: »die Circulatio, oder Kreiß-Lauff des Wassers«³; vorher in geometrischer Bedeutung: Sturm 1670: »Kreiß-Lauff«⁴). In der griechischen Antike gilt die Kreisbewegung (»κυκλοφορία«) aufgrund ihrer fehlenden Richtung, potenziellen Kontinuität und insofern Unendlichkeit als besonders ausgezeichnete Bewegungsform; Aristoteles bezeichnet sie als die primäre Art aller Bewegungen.⁵ Die Lebewesen haben in der aristotelischen Lehre aufgrund des ständig wiederholten Wechsels von Fortpflanzung und Tod an der Ewigkeit der Kreisbewegung teil.⁶

Der Kreis als Symbol

Das dynamische Bild des Kreislauts verweist auf das geometrische Zeichen des Kreises. Dem Kreis kommen verschiedene symbolische Bedeutungen zu. Eine zentrale Bedeutung ist die der Totalität und Vollständigkeit. Die Rundung der Kreislinie kann als Überwindung von Gegensätzen und als Einbindung von auseinanderlaufenden Kräften zu einer Einheit interpretiert werden. Auch die fortwährende Wiederkehr des Gleichen und angenommene Ewigkeit der Welt wird über den Kreis symbolisiert.⁷ In zeitlicher Interpretation steht der Kreis als *Zeitkreis* im Gegensatz zum Zeitpfeil für eine Ordnung und periodische

Ein Kreislaut ist ein Muster eines Prozessgefüges, das durch eine Rekursivität gekennzeichnet ist und in verschiedenen Typen vorliegen kann: (1) als *Stoffkreislaut*, bei dem ein Körper eine wiederholte räumliche Verlagerung erfährt, die ihn jeweils an die gleichen Orte zurückführt (z.B. die Bewegung der Blutkörperchen im Blutkreislaut), (2) als *Entwicklungskreislaut*, bei dem sich ein organisiertes System in zyklischer Weise verändert (z.B. im Aktivitätszyklus im Leben eines Organismus oder im generationenübergreifenden Lebenszyklus von Organismen einer Art), (3) als *Wirkungskreislaut*, bei dem mehrere Körper oder Teilprozesse in einem Verhältnis der wechselseitigen Beeinflussung stehen (z.B. in einem Regelkreis), oder (4) als *Bedingungskreislaut*, bei dem mehrere Körper oder Teilprozesse wechselseitig voneinander abhängen (z.B. die Organe oder physiologischen Prozesse eines Organismus oder die Organismen eines Ökosystems).

Kreislaut (Cesalpino 1571) 302
 Blutkreislaut (Cesalpino 1571) 322
 Stoffkreislaut (Whitlock 1654) 323
 Nitrifikation (Anonymus 1766) 330
 Lebenszyklus (John 1810) 314
 Entwicklungskreis (Nees von Esenbeck 1817) 315
 Zyklose (Schultz 1828) 323
 Zeugungskreis (Albers 1843) 315
 Denitrifikation (Gayon & Dupetit 1882) 330
 Zellzyklus (Conklin 1901) 320
 Populationszyklus (Commons, McCracken & Zeuch 1922) 320
 biogeochemisch (Vernardsij 1923) 323
 Kreiskausalität (Hughes 1925) 306
 Wirkungskreislaut (Boas 1937) 311
 Bedingungsgefüge (Hoffmann 1933) 312
 Bedingungskreislaut (Koschorke 1990) 312

Regelmäßigkeit eines Geschehens, wie es vielfach für die kosmologische und organische Welt gleichermaßen als kennzeichnend gilt.⁸ Ausgehend davon wird das Zyklische eines Prozesses als inhärente Eigenschaft der Zeit selbst verstanden und in dieser Weise auf frühe Theorien der Erdgeschichte angewendet.⁹

Vom Kreis zum Kreislaut

In der Form des *Kreislauts* (engl. ›cycle‹) geht die Figur des Kreises (engl. ›circle‹) über die Darstellung eines statisch-geometrischen Sachverhalts hinaus und ermöglicht die Repräsentation eines *Prozesses*. Der durch einen Kreislaut beschriebene Prozess hat dabei die Besonderheit, zugleich eine Dynamik und eine Abgeschlossenheit aufzuweisen. Weil genau diese beiden Momente – die Dynamik der Einheit des Organismus – seit langem als für das Wesen von Lebewesen charakteristisch gelten, hat sich der Kreislaut als eine besonders fruchtbare Metapher im Bereich der Biologie erwiesen.

In der griechischen Antike ist die Vorstellung eines Kreislauts einerseits mit der Annahme einer zyklischen Umwandlung der Elemente ineinander und andererseits mit dem Glauben an eine Seelenwanderung verbunden. Beide Annahmen finden sich bei Empedokles: In einem für seine Philosophie zentralen Fragment behauptet Empedokles ein zyklisches Zusammengehen und Wiederauseinandergehen der Elemente und Dinge, paradigmatisch dafür ist der Lebenszyklus der Lebewesen mit dem Wechsel von Leben und Tod: »Insofern sie [die Elemente oder Dinge] aber ihren fortwährenden Wechsel niemals aufhören, insofern existieren (sind) sie ewig, unveränderlich im Kreislaut [»κατὰ κύκλον«].¹⁰

In den hippokratischen Schriften wird die Ganzheit des Körpers und Abhängigkeit der organischen

Prozesse voneinander dargestellt, indem der Körper eines Lebewesens mit einem Kreis (»κύκλος«) verglichen wird: »Es gibt keinen Anfangspunkt im Körper, jeder Teil ist vielmehr zugleich Anfang und Ziel [πάντα ὁμοίως ἀρχὴ καὶ παντα τελευτή], ebenso wie in der Figur eines Kreises kein Anfang gefunden werden kann«¹¹. Weil alles zugleich Anfang und Ziel ist, besteht eine Relation der ↑Wechselseitigkeit zwischen den Teilen des Körpers.

Physiologische »circulatio«

Von einem »Kreislauf« ist im Deutschen seit dem 18. Jahrhundert die Rede, und zwar im medizinischen Kontext als Lehnübersetzung des lateinischen »circulatio«. Der lateinische Ausdruck erscheint seit dem Mittelalter vereinzelt im Zusammenhang von Beschreibungen der Aktivität des Herzens, z.B. Mitte des 13. Jahrhunderts bei Thomas von Aquin. Bei Thomas ist es allerdings die Bewegung des Herzens, die – analog zur Bewegung der Himmelskörper – als Kreislauf beschrieben wird, nicht die des Blutes. Die periodische Kontraktion des Herzens erscheint Thomas als Analogie zur ewigen Bewegung der Gestirne und er entwirft sie als Ursache und Ziel aller Bewegungen in einem Tier (»Unde ad hoc quod cor esset principium et finis omnium motuum qui sunt in animali, habuit quendam motum non circularem sed similem circulari, compositum scilicet ex tractu et pulsu«).¹²

Die Analogie von Mikrokosmos des Körpers und Makrokosmos der Himmelsbewegungen ist auch schon für Platon leitend zur Beschreibung der körperlichen Prozesse. Er bezieht die Analogie auch auf die Bewegung des Blutes und nicht des Herzens: Nach Platon imitiert die Bewegung des Blutes im Körper die Bewegungen des Universums¹³ – und von letzterer denkt er, sie sei kreisförmig¹⁴. Aus diesen Darstellungen Platons und der Hippokratiker darf aber nicht darauf geschlossen werden, sie würden über physiologische Einsichten in den Blutkreislauf verfügen.¹⁵

Als erster, der im physiologisch-medizinischen Zusammenhang das Wort »circulatio« verwendet, gilt A. Cesalpino in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts. Was Cesalpino darunter versteht, ist jedoch nicht ganz eindeutig: Er spricht zwar wörtlich von dem *Blutkreislauf* (»sanguinis circulatio«) und beschreibt den Weg des Blutes vom rechten Ventrikel des Herzens zur Lunge und zurück zum linken Ventrikel des Herzens (also den später so genannten »kleinen Blutkreislauf«); er verwendet das Wort »Zirkulation« aber vornehmlich in seiner alten, von der Alchemie übernommenen Bedeutung im Sinne eines periodischen



Abb. 243. Das Symbol einer sich in den Schwanz beißenden Schlange (Ouroboros). Das Symbol wird bereits im Alten Reich Ägyptens und in Elam seit 3.000 v. Chr. verwendet; es wird gedeutet als Sinnbild der zyklisch verlaufenden Zeit, der Ewigkeit oder des Kosmos. Das Zeichen erscheint auch als Symbol des sich periodisch erneuernden Lebens. Diese Deutung wird durch den Bezug zur Schlange als ein sich regelmäßig häutendes Tier und als Raubtier nahegelegt: Das Häuten verweist auf die Rhythmen des individuellen Lebens, das Fressen anderer Tiere auf den Kreislauf des Aufbaus und Zerstörens durch Fressen und Gefressenwerden. Die obige Darstellung aus einer alchemistischen Handschrift des 10. oder 11. Jahrhunderts enthält in der Mitte die griechischen Worte »ἐν τῷ πᾶσι« »Das Eine ist Alles«, die Xenophanes und dessen Schüler Parmenides zugeschrieben werden. Das Zeichen ist also nicht zuletzt ein Symbol der Einheit (aus Berthelot, M. & Ruelle, C.-E. (1888). *Collection des anciens alchimistes grecs*, Bd. 1: 132, Fig. 11).

Wechsels von Erwärmung und Abkühlung eines Körpers und geht davon aus, dass die Funktion der Passage des Blutes durch die Lunge in dessen Abkühlung besteht (s.u.: Blutkreislauf).¹⁶

Eindeutig zur Bezeichnung der Bewegung des Blutes im Körper gebraucht G. Bruno 1590 den Ausdruck (»Sanguis enim, qui in corpore animalis in circulum movetur, quia vectorem spiritum ibi sortitur«).¹⁷ Die Funktion der Blutbewegung ist nach Bruno die Verteilung der Lebensgeister im Körper. Die These von der Kreisbewegung des Blutes ist bei Bruno aber rein spekulativ, und er bemüht sich nicht um anatomische Belege. Die These folgt vielmehr deduktiv aus der Annahme einer Analogie zwischen kosmischen und lebendigen Phänomenen und der Heiligkeit der Kreisbewegung.¹⁸

18. Jh.: Der Organismus als Kreislauf

Über spezifische physiologische Beschreibungsmodelle im Sinne des Blutkreislaufs hinausgehend, gewinnt das Konzept des Kreislaufs im 18. Jahrhundert den Status eines umfassenden Erklärungsprinzips für die Eigenart lebender Systeme. Im Zentrum steht dabei die Beschreibung der Prozessgestalt von ↑Organismen als Einheiten von wechselseitig voneinander

abhängigen Teilen (s.u.: Bedingungskreislauf) – parallel dazu werden aber auch andere biologische Zusammenhänge, wie der Aktivitätswechsel innerhalb des Lebens eines Organismus, der Lebenszyklus oder ökologische Zusammenhänge als Kreisläufe konzipiert (s.u.: ökologische Stoff- und Abhängigkeitskreisläufe).

Mitte des 18. Jahrhunderts erscheint die Kreislaufmetapher v.a. im Rahmen mechanistisch orientierter Analysen der Organisation lebender Körper. Über das Bild des Kreislaufs erfolgt eine Anwendung der kausalen Sprache auf die offensichtliche Einheit und Geschlossenheit der organisierten Körper der Lebewesen; es ermöglicht eine direkte kausale Beschreibung des Verhältnisses der wechselseitigen Hervorbringung und Abhängigkeit der Teile eines Organismus. In der Darstellung des menschlichen Körpers als eine »Maschine« findet sich diese Sicht in dem berühmten »L'homme machine« (1747) von J.O. de La Mettrie: »l'Homme n'est qu'un Animal, ou un Assemblage de ressorts, qui tous se montent les uns par les autres, sans qu'on puisse dire par quel point du cercle humain la Nature a commencé.«¹⁹ Die Neuerung besteht darin, nicht mehr einen zentralen, materiellen oder immateriellen Faktor auszuzeichnen, der alle Bewegungen des Organismus initiiert und koordiniert, sondern statt dessen eine Vielzahl von unabhängig wirkenden Bewegungszentren anzunehmen und auf diese Weise ein Bild des Organismus als ein dezentriertes System zu zeichnen. La Mettrie belegt seine Auffassung durch die Angabe empirischer Beobachtungen und die Ergebnisse eigener physiologischer Untersuchungen (und schließt damit an die Untersuchungen seines Lehrers H. Boerhaave und seines Kollegen A. von Haller an; †Organismus): Gliedmaßen und Organe wie Herzen und Eingeweide bewegen sich noch lange Zeit, nachdem sie vom Körper eines Tieres getrennt wurden, und aus den Teilen eines zerschnittenen Polypen regeneriert sich jeweils ein vollständiger neuer Polyp.²⁰ Weitreichende Interpretationen sehen in der Beschreibung des organischen Körpers durch La Mettrie eine Vorwegnahme des kybernetischen Organismusmodells als eines »closed self-feeding system«.²¹

Mitte des 18. Jahrhunderts findet die Darstellung der Abhängigkeiten der Organe innerhalb eines Organismus im Bild des Kreislaufs viele Anhänger. Aufgegriffen wird sie z.B. in einem Artikel zur Anatomie in der »Encyclopédie« von 1754: »Les corps animés étant une espece de cercle dont chaque partie peut être regardée comme le commencement, ou être prise pour la fin, ces parties se répondent, & elles tiennent toutes les unes aux autres.«²² Im folgenden

Jahr beschreibt L. de la Caze das Miteinander (»ensemble«) der Organe im Körper als einen *Aktionskreislauf* (»cercle d'action«), in dem die Ursachen und Wirkungen wechselseitig voneinander abhängen (»à tout instant les effets y deviennent des causes, & les causes à leur tour y deviennent des effets«).²³ Und auch J.G. Herder verwendet das Bild einer Generation später, wenn er im ersten Buch seiner »Ideen zur Geschichte der Menschheit« von 1784 zum Bau organischer Körper feststellt, dass »die Organisation ein vielverschlungener Kreis ist, der eigentlich nirgend Anfang und Ende findet«.²⁴

Das für die nachfolgende Biologie maßgebliche Organismusmodell eines »organisierten Wesens der Natur« oder »Naturzwecks« formuliert I. Kant 1790 in seiner »Kritik der Urteilskraft«; als einen »Kreislauf« bezeichnet Kant die Ordnung der Prozesse in Wesen dieser Art aber nicht (der Ausdruck kommt in der »Kritik der Urteilskraft« überhaupt nicht vor). Kant setzt die besondere Kausalverbindung zwischen den Teilen in einem Organismus jedoch von einer bloß mechanischen Verbindung, »die eine Reihe (von Ursachen und Wirkungen) ausmacht« und die er eine Kausalverbindung der »wirkenden Ursachen (*nexus effectivus*)« nennt, ab und beschreibt sie als eine Verbindung nach »Endursachen (*nexus finalis*)«. Von dieser sagt er, dass sie, »wenn man sie als Reihe betrachtet, sowohl abwärts als aufwärts Abhängigkeit bei sich führen würde, in der das Ding, welches einmal als Wirkung bezeichnet ist, dennoch aufwärts den Namen einer Ursache desjenigen Dinges verdient, wovon es die Wirkung ist«.²⁵ Ausdrücklich bestimmt Kant dieses Verhältnis der Teile als ↑Wechselseitigkeit: »Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesamt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen«.²⁶ Wie in einem Kreislauf, so ließe sich ergänzen, ist in einem solchen »organisierten Product der Natur« »alles Zweck und wechselseitig auch Mittel«, wie es bei Kant heißt.²⁷

Ausdrücklich als Kreislauf beschrieben werden die Organismen und mit ihnen der Lebensprozess bei Kants unmittelbaren Nachfolgern in der Philosophie des Deutschen Idealismus.²⁸ So schreibt Schelling 1798: »Das Leben aber besteht in einem Kreislauf, in einer Aufeinanderfolge von Processen, die continuirlich in sich selbst zurückkehren, so daß es unmöglich ist anzugeben, welcher Proceß eigentlich das Leben anfahe, welcher der frühere, welcher der spätere seye? Jede Organisation ist ein in sich beschloßnes

Ganzes, in welchem alles zugleich ist«.²⁹ Einen solchen Kreislauf von Ursache und Wirkung bezeichnet Schelling als eine $\uparrow$ Organisation. Er erweitert die kantische Vorstellung der wechselseitigen Bezogenheit, der Gleichzeitigkeit von Ursache und Wirkung auf eine kausale Kette, die in sich zurückläuft.

Auch J.W. von Goethe versteht den »Kreis des Lebens« 1795 als etwas, das durch das Verhältnis der »unmittelbarsten Wechselwirkung« zwischen den Teilen des Ganzen eines Tieres erneuert werden kann; das Ganze des Organismus selbst kennzeichnet Goethe als eine in sich abgeschlossene, »kleine Welt, die um ihrer selbst willen und durch sich selbst da ist«.³⁰

An der Wende zum 19. Jahrhundert wird das Bild des Kreises auch von Biologen zur Beschreibung verschiedener organischer Phänomene verwendet. Im physiologischen Kontext gebraucht es A. Riche- rand, um das Verhältnis der anatomischen Teile und ihrer Funktionen zu bezeichnen: »Tout se tient, tout est lié, tout est coordonné dans l'économie animale; les fonctions s'enchaînent mutuellement, se nécessitent l'une l'autre, s'exécutent simultanément; toutes ensembles représentent un cercle auquel il est impossible d'assigner, soit un commencement, soit une terminaison«.³¹ J.B. de Lamarck ist der Auffassung, im Leben und in der Natur im Allgemeinen bestehe ein ewiger Kreislauf der Bewegung und des Wandels (»un cercle éternel de mouvemens et de changemens«).³² Lamarck bezieht diesen Kreislauf einerseits auf den Wechsel von Leben und Tod (den Lebenszyklus; s.u.) – »Ces passages de la vie à la mort, et de la mort à la vie, font évidemment partie du cercle immense de toutes les sortes de changemens auxquels, pendant le cours des temps, tous les corps physiques sont soumis«³³ –, andererseits aber auch auf seine Annahme einer langfristigen Transformation der Organismen, die von einer wiederholten sukzessiven Höherentwicklung von einfachen durch Urzeugung gebildeten Organismen ausgeht.³⁴ Das Nebeneinander von hochdifferenzierten und einfach gebauten Organismen kann sich Lamarck nur damit erklären, dass mehrere Akte der Urzeugung zeitlich versetzt erfolgten; aufgrund der inneren Tendenz zur Höherentwicklung müssten bei nur einer Urzeugung alle Organismen gleich hoch entwickelt sein ($\uparrow$ Lamarckismus: Abb. 266).

Aktivitätskreislauf

Viele in der Biologie des 19. Jahrhunderts als »Kreislauf« beschriebene Prozesse weisen kein eigentliches Zirkulat auf, das eine kreisförmige räumliche Bewegung vollführt. Sie bestehen vielmehr in anderen

zyklischen Vorgängen, z.B. der wechselseitigen Abhängigkeit von Teilen eines Ganzen oder der periodischen Zustandsänderung eines Gegenstandes. Für letztere ist der Lebenszyklus paradigmatisch (s.u.). Ein anderer Kreislauf dieser Art entfaltet sich in der regelmäßig sich wiederholenden Folge von Aktivitäten, die das Leben eines Tieres ausmachen. Dieser regelmäßige Aktivitätswechsel oder -kreislauf findet statt, weil das Leben der Tiere in einer Mehrzahl von charakteristischen Aktivitäten besteht (z.B. Nahrungsaufnahme, Fortbewegung, Erholung), die nicht alle gleichzeitig ausgeführt werden können. Der offensichtlichste dieser periodischen Wechsel ist der Schlaf-Wach-Rhythmus der meisten Tiere ($\uparrow$ Metamorphose: Abb. 310). Aber bereits D. Troxler stellt 1804 fest: »Wachen und Schlafen ist nur das alltäglichste von dem Rhythmischen im Organismus«.³⁵ Nach Troxler erfolgen die organischen Rhythmen – der »Kreislauf des thierischen Lebens« – aufgrund einer »Selbstbestimmung des Organismus«³⁶, also einer »Selbstthätigkeit«³⁷; sie seien »durch sich selbst und für sich selbst bestimmt«³⁸, denn »der Organismus ist autonomisch«³⁹. In den beiden Phasen des Schlaf-Wach-Rhythmus zeige sich die »Doppelseitigkeit des Lebens«.⁴⁰ Dieser ethologische Kreislauf der Verhaltensweisen wird im 19. Jahrhundert wiederholt thematisiert. H. Bronn spricht 1850 vom »täglichen Kreislauf der Lebensäußerungen«, der u.a. darin bestehe, »daß kurze Perioden der Ruhe mit solchen der Thätigkeit wechseln«.⁴¹ Wenige Jahre später nennt H. Spencer den rhythmischen Wechsel von organischen Tätigkeiten den *Kreislauf der Funktionen* (»the cycle of the functions«; $\uparrow$ Gleichgewicht).⁴² In den Aktivitätskreisläufen konstituiert sich nach Spencer das organische Leben (»rhythmical changes constituting organic life«).⁴³

Pflanzen: Mangel eigentlicher Kreislaufsphänomene

Einen »Mangel eigentlicher Kreislaufsphänomene« konstatiert G.T. Fechner dagegen für das Leben der Pflanzen. Bei den Pflanzen liege kein Kreisen eines Stoffes vor, wie bei den Tieren (z.B. der Blutkreislauf), sondern allein ein »Kreis der Beziehungen«⁴⁴: »Das Pflanzenleben dreht sich mehr um ein Aeußeres, und namentlich eben um die Sonne; das Thierleben mehr um sich selbst«⁴⁵. Auch der für das Leben der Tiere typische Wechsel der Aktivitäten kommt in dieser Form bei Pflanzen nicht vor; periodische Veränderungen beziehen sich bei den Pflanzen in der Regel allein auf physiologische Prozesse und manifestieren sich nicht in einem äußerlich sichtbaren Wechsel des $\uparrow$ Verhaltens.

Der Kreis als Lebenssymbol

Aufgrund seiner vielfältigen Anwendung auf Phänomene des Lebens – vom Blutkreislauf der Wirbeltiere oder den Stoffkreislauf in Ökosystemen über den Kreislauf der Funktionen, der einen Organismus ausmacht, bis zum Zyklus der Aktivitäten, Generationen und ökologischer Abhängigkeiten (vgl. Tab. 143) – wird der Kreis nicht selten als ein Symbol des Lebens interpretiert. In dieser Rolle als Lebenssymbol erscheint das Bild des Kreises ausdrücklich bei dem Physiologen C. Bernard. 1865 verwendet Bernard den Ausdruck *Lebenskreis* (»circulus vital«); er versteht darunter die wechselseitige Bestimmung der physiologischen Phänomene (»se déterminent les uns les autres en s'associant«), z.B. den Kreislauf der wechselseitigen Abhängigkeit in der Aktivität der Muskeln und Nerven auf der einen Seite und des Blutes auf der anderen Seite (»les organes musculaires et nerveux entretiennent l'activité des organes qui préparent le sang; mais le sang à son tour nourrit les organes qui le produisent«).⁴⁶ Es besteht in den Worten Bernards hier eine *organische Solidarität* (»solidarité organique«) zwischen den Teilen eines Organismus. Bernard verweist in diesem Zusammenhang auf das alte Bild einer Schlange, die sich in den Schwanz beißt, als Lebenssymbol (»L'emblème antique qui représente la vie«).⁴⁷ Das Bild einer sich in den Schwanz beißenden Schlange, der Ouroboros (vgl. Abb. 243), lässt sich bis in die Frühzeit der altägyptischen Kultur nachweisen. Der Bedeutungskern des Zeichens kreist um den Gedanken einer periodischen Erneuerung und bezieht sich in dem Symbol wohl auf die Beobachtung des Häutens der Schlange.⁴⁸ Es handelt sich dabei nicht unbedingt und immer um ein Symbol des Lebens, sondern das Zeichen kann auch als ein Sinnbild der Zeit, der Ewigkeit, der Einheit der Welt oder anders interpretiert werden. Die ägyptische Hieroglyphe für das Leben ist das Anzeichen, ein Henkelkreuz (*crux ansata*; ↑Leben).

20. Jh.: Verwissenschaftlichung der Metapher

Im 20. Jahrhundert erfährt die Betrachtung der Organismen als Systeme, die wesentliche durch eine zyklische Verknüpfung von Kausalketten gekennzeichnet sind, eine allgemeine wissenschaftliche Etablierung und zunehmende Integration in mechanistische Forschungsprogramme. Großen Anteil an der Verwissenschaftlichung des Kreislaufdenkens hat die Systemtheorie und Kybernetik (mit dem Modell des Regelkreises; ↑Regulation). L. von Bertalanffy stellt 1968 fest, das Schema von isolierbaren Einheiten, die in linearer Kausalität aufeinander einwirken, habe sich als unzureichend für die Analyse von Organis-

men erwiesen (»this scheme of isolable units acting in one-way causality has proved to be insufficient«).⁴⁹ Zu ersetzen sei es durch das Schema eines Systems, das aus interaktiven Elementen bestehe (»we must think in terms of systems of elements in mutual interaction«).⁵⁰ Ein Modell für dieses Schema ist nach von Bertalanffy die Zirkularität von Kausalprozessen (»circular causal chains«) in einem System. Sie stehe an der Grundlage des Konzepts der ↑Organisation. Mit der Betonung dieser Zirkularität sei daher auch das Konzept der Organisation, das in der klassischen Mechanik unbekannt gewesen sei, eigentlich erst begründet worden.⁵¹

Im englischen Sprachraum ist seit den 1920er Jahren der Ausdruck *zirkuläre Kausalität* oder **Kreis-kausalität** in Gebrauch. P. Hughes verwendet ihn 1925 zur Charakterisierung des Verhältnisses zwischen den Partnern in einem symbiotischen Verhältnis, wie der menschlichen Familie, der Symbiose zwischen Ameisen und Blattläusen oder zwischen Insekten und Pflanzen. In diesen symbiotischen Beziehungen bestehe die zirkuläre Kausalität (»circular causality«) darin, dass Merkmale der Art von der sozialen Struktur abhängen, diese aber umgekehrt auch bedingen (»essential characters of the species [...] depend on the family organization and in turn condition them«).⁵² Seit den 1940er Jahren erscheint der Ausdruck in verschiedenen Kontexten (Kroeber 1948: »circular causality [in cultural changes]«⁵³; Hutchinson 1948: »circular causal systems in ecology«⁵⁴; Varela 1981: »circular nature of the autopoietic organization«⁵⁵). Eine Kreisförmigkeit der Kausalität liegt vor, wenn Elemente (z.B. physische Körper oder Zustandsgrößen) in einem System so aufeinander einwirken, dass sie zugleich Ursache und Wirkung von anderen Elementen des Systems sind. Im Unterschied zur kausalen *Zirkularität*, die auf die Interaktion von Elementen in einem System bezogen ist, bezeichnet die *Zyklizität* in der Regel den periodischen Wechsel des Zustands eines Systems oder einer Größe. Einer der Begründer der Kybernetik, H. Schmidt, führt 1953 im Deutschen den Begriff der *Kreiskausalität* ein (↑Regulation): Eine Kreiskausalität besteht nach Schmidt darin, »daß eine physische Ursache nicht nur eine Wirkung hat, sondern daß diese Wirkung auf die Ursache zurückwirkt«.⁵⁶

In modernen systemtheoretischen Analysen dient das Konzept des Kreislaufs insbesondere zur Modellierung der kausalen Struktur, die die Organisation eines Organismus ausmacht. Das Muster der kausalen Zirkularität fungiert im Rahmen verschiedener Ansätze als zentrale vereinheitlichende Idee.⁵⁷ Sie erscheint u.a. in N. Rashevskys *topologischer Biologie*

(1954; ↑Wechselseitigkeit: Abb. 570)⁵⁸, R. Rosens Modellen einer *relationalen Biologie* auf der Basis von »Metabolismus-Reparatur (M,R)-Systemen« (1958; ↑Organismus: Abb. 354)⁵⁹, M. Eigens *Hypertzylustheorie* (1971; ↑Selbstorganisation: Abb. 460)⁶⁰, H.R. Maturanas und F.J. Varelas Modellen zur *Autopoiese* (1974)⁶¹ und S. Kauffmans Theorie *autokatalytischer Netzwerke* (1985; ↑Selbstorganisation: Abb. 461)⁶². Gemeinsam ist diesen Ansätzen, dass die Komponenten sich wechselseitig erzeugen, bzw. in einem Kreislauf der katalytischen Beziehung zueinander stehen: Jede Komponente des Systems wirkt auf andere Komponenten, die wiederum auf die erste Komponente zurückwirken. Prägnant beschreibt Maturana 1970 sein Modell der operationalen Geschlossenheit und »Selbstreferentialität« von organischen Prozessen als eine »zirkuläre Organisation«, in der die Komponenten, die die Organisation ausmachen, beständig neu synthetisiert werden. In dieser besonderen Organisation besteht nach Maturana die Lebendigkeit des Systems: »This circular organization is the living organization.«⁶³ Als ein besonders geeignetes Modell zur Darstellung der Konstitution der Organismen erscheint der Kreislauf vielen Autoren, weil er zugleich die Möglichkeit einer kausalen Analyse eröffnet und die autonome Abgrenzung eines Systems gegenüber der Umwelt darstellen kann. Er vereint in sich also analytische und holistische Aspekte: Ein System mit zirkulärer Organisation verfügt über identifizierbare Elemente, die miteinander interagieren und in ihrer Interaktion die funktionale Geschlossenheit des Systems bedingen. In einer thermodynamischen Perspektive bezeichnet J. Wicken den Kreislauf 1988 als Vorläufer der biologischen Organisation, der in seinem autokatalytischen Charakter thermodynamische Gradienten auszunutzen vermag, um Arbeit zu verrichten (»The cycle is the precursor of biological organization. Once a cycle becomes autocatalytic, it is able to exploit thermodynamic gradients instead of being passively driven by them«).⁶⁴

Molekularbiologische Kreisläufe

Kreisläufe biochemischer Natur werden seit Ende des 19. Jahrhunderts diskutiert, zunächst in hypothetischer Weise. So verwendet E. Montgomery 1880 das Bild des Kreislaufs und bezeichnet damit ein Modell für die Fortbewegung des Protoplasmas und für dessen funktionale Einheit trotz des Wechsels seiner Bestandteile aufgrund seines Verfalls und seiner Wiederherstellung durch Nahrungsstoffe (»restitution of the functionally disintegrated protoplasm«; »the chemical or functional oscillation of the living subs-

Stoffkreislauf

ein Körper in zyklischer Veränderung seiner räumlichen Lage, z.B. Blutkreislauf, ökologischer Stoffkreislauf

Zustandsänderungskreislauf

ein Körper oder System in zyklischer Zustandsänderung, z.B. Systole/Diastole des Herzen, Aktivitätskreislauf eines Organismus, Populationszyklus

Fortpflanzungskreislauf

wiederholte Umwandlung eines Körpers (oder eines Systems) in einen ähnlichen anderen, z.B. Zellzyklus, Lebenszyklus, Artbildung

Wirkungskreislauf

mehrere Körper oder Prozesse in wechselseitiger kausaler Relation zueinander, z.B. Regelkreis

Organkreislauf (Bedingungskreislauf)

dieselben Körper (oder Moleküle) in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit hinsichtlich ihrer Funktionen, z.B. Moleküle in biochemischen Stoffwechselkreisläufen, Organe im Organismus, Organismen verschiedener Arten im Ökosystem

Prozesskreislauf (Bedingungskreislauf)

Prozesse in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit, z.B. physiologischer Funktionskreislauf (Absorption, Digestion, Zirkulation, Lokomotion), Produktion und Reduktion im Ökosystem

Tab. 143. Typen von Kreisläufen.

tance«).⁶⁵ Die funktionale Einheit des Protoplasmas besteht nach Montgomery allein in der Desintegration und Reintegration auf chemischer Ebene (»the functional unity is nothing but the elementary vital activity of disintegration and reintegration now definitely regulated by means of the intussusception of nutrition«).⁶⁶ Ohne ihn auf chemischer Ebene wirklich nachweisen zu können, schreibt Montgomery die Bewegung, Gestalt und Differenzierung des Protoplasmas einem chemischen Kreislauf zu (»chemical cycle forming the protoplasm«).⁶⁷

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts üben die organischen Theorien des Lebens mit ihrer Betonung der Ganzheit des Organismus und der Wechselseitigkeit von Prozessen zwar einen großen Einfluss auf die Entwicklung der chemischen Theorien des Lebens aus – deutlich z.B. in L.J. Hendersons biochemischen Studien zum Blut⁶⁸ – der eigentliche Nachweis von Kreisläufen auf einer molekularbiologischen Ebene erfolgt aber erst in den 1930er Jahren. Ermöglicht wird die Aufklärung der biochemischen Stoffwechselwege durch die Etablierung zahlreicher molekularbiologischer Labormethoden, u.a. die radioaktive Markierung bestimmter Atome (↑Molekularbiologie).

		Verhältnis zwischen den Zuständen bzw. Gliedern	
		Veränderung (Identität eines Glieds oder Zustands hängt nicht von den anderen ab)	Abhängigkeit (Identität eines Glieds oder Zustands hängt von den anderen ab)
Anzahl der beteiligten Körper	ein Körper	<i>Stoffkreislauf</i> (ein Körper in zyklischer räumlicher Veränderung) z.B. Blutkreislauf	<i>Entwicklungskreislauf</i> (ein Körper in zyklischer zeitlicher Veränderung) z.B. Aktivitätszyklus
	mehrere Körper	<i>Wirkungskreislauf</i> (mehrere Körper in kausaler Relation zueinander) z.B. Regelkreis	<i>Bedingungskreislauf</i> (mehrere Körper in kausaler Abhängigkeit voneinander) z.B. Organe im Organismus

Tab. 144. Eine Kreuzklassifikation von vier Typen kausaler Kreisläufe.

Der basale Stoffwechselweg zur Energiegewinnung aus der Nahrung, der sich in allen Tieren und Pflanzen findet, hat als sein Herzstück den so genannten *Zitronensäurezyklus* (↑Molekularbiologie: Abb. 320). Dieser biochemische Kreislauf, der nach seinem Entdecker H.A. Krebs auch *Krebs-Zyklus* genannt wird, besteht aus einer Folge enzymatisch katalysierter chemischer Reaktionen, in deren Verlauf energiereiche Substanzen abgespalten und andere hinzugefügt werden, so dass am Ende der Ausgangsstoff wieder zur Verfügung steht. Im Prinzip sind es mehrere hintereinander geschaltete chemische Gleichgewichte, in denen der Endstoff des einen Gleichgewichts den Ausgangsstoff für das nächste Gleichgewicht bildet. Krebs ist der Auffassung, dass es in der anorganischen Natur zwar einfache Gleichgewichte zwischen Stoffen gebe (die er als »Enzymzyklen« bezeichnet) – die Hintereinanderschaltung mehrerer solcher einfacher Gleichgewichte zu einem »Stoffwechselzyklus« hält

Krebs aber für ein Charakteristikum des Lebens.⁶⁹ Insofern die in ihm gebildeten Stoffe in einem materiellen Sinne voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung sind, kann der Zitronensäurezyklus als ein organisiertes System verstanden werden. Bis in die Gegenwart gilt die Kreislaufstruktur der Stoffwechselprozesse (»metabolic circularity«) als ein zentrales Merkmal der lebendigen Organisation.⁷⁰

Näher charakterisiert werden können die biochemischen Stoffwechselkreisläufe (neben dem Krebs-Zyklus, z.B. auch der Calvin-Zyklus der Photosynthese; ↑Ernährung/Photosynthese) als eine Form von Wirkungskreisläufen, nämlich als Abhängigkeits- oder *Bedingungskreisläufe* (vgl. Tab. 144): Eine Substanz wird unter Einfügung und Abtrennung von Atomgruppen sukzessive in andere Substanzen als Zwischenstufen umgewandelt, bis wieder eine Substanz der gleichen Stoffklasse wie die erste entsteht. Die Entstehung jeder Substanz hängt also von der

		Verhältnis zwischen den Zuständen bzw. Gliedern	
		Tokenidentität: zyklische Veränderung an demselben Körper	Typidentität: zyklische Wiederkehr des gleichen Typs von Körpern oder Prozessen
Anzahl der beteiligten Körper oder Prozesse	eine Entität: Entwicklungskreislauf: Einheit diachroner Körper oder Prozesse	<i>Veränderungskreislauf</i> (ein Körper in zyklischer Zustandsänderung) z.B. Systole/Diastole des Herzens	<i>Lebenskreislauf</i> (wiederholte Umwandlung eines Körpers in einen ähnlichen anderen) z.B. Fortpflanzungskreislauf
	mehrere Entitäten: Wirkungskreislauf: Einheit synchroner Körper oder Prozesse	<i>Organkreislauf</i> (dieselben Körper in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit voneinander) z.B. Organe im Organismus	<i>Prozesskreislauf</i> (Prozesse in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit voneinander) z.B. Produktion und Reduktion im Ökosystem

Tab. 145. Eine andere Kreuzklassifikation von vier Typen kausaler Kreisläufe.

Anwesenheit der anderen Substanzen im Kreislauf ab. Es handelt sich dabei nicht um einen Stoff- oder Bewegungskreislauf, weil es keinen einzelnen Körper gibt, der sich im Kreis bewegt, und auch nicht um einen Entwicklungskreislauf, weil nicht die Entwicklung einer individuellen Substanz vorliegt, sondern Moleküle verschiedener Stoffklassen (zyklisch) miteinander interagieren. Untypisch für einen biologischen Kreislauf ist es allerdings, dass die Glieder des Kreislaufs, die chemischen Substanzen, nicht *biologisch* durch ihre Wirkung (Funktion), sondern *chemisch* über ihre Struktur definiert sind.

Der Kreislauf als Konstitutionsmodell

Zentrale Bedeutung hat das Kreislaufmodell für die Konstitution von Organismen als funktional geschlossene Entitäten. Auf einfachste kausale Modelle reduziert, stellt jeder Organismus einen Kreislauf dar, insofern er aus Prozessen besteht, die sich wechselseitig bedingen, d.h. in einem kausalen Kreislauf aufeinander einwirken. Der Kreis bildet in dieser Hinsicht ein Schema für die Ausgliederung von Organismen aus dem kausalen Fluss der Prozesse. Über das Kreismodell wird das kausale Gefüge eines Organismus als eine kausal rekursive, in sich geschlossene und nach außen abgegrenzte individuelle Einheit darstellbar.

Die Figur des Kreises ermöglicht damit eine spezifische Annäherung an die Prozesse des Organischen, die unterschieden ist von anderen Annäherungen, die ebenfalls von einfachen geometrischen Figuren geleitet sein können. In einer einfachen Einteilung ließen sich vier Perspektiven abgrenzen, die durch die Figuren von *Linie*, *Baum*, *Kreis* und *Netz* als Modelle für biologische Prozesse und Gegenstände erzeugt werden.⁷¹ Diese Figuren weisen nicht nur eine unterschiedliche Affinität zu verschiedenen biologischen Teildisziplinen auf, sie ermöglichen auch eine unterschiedliche Perspektive auf das gleiche Phänomen und haben damit unterschiedliche methodologische Funktionen für die Biologie: Die *Linie* betont die dyadische Relation und ist mit dem Konzept von Kausalität in einer basalen Weise verbunden; sie ermöglicht damit die Integration der biologischen Gegenstände in eine allgemeine kausale Naturtheorie: Über das Modell der Linie als Ursache-Wirkungsprozesse erschlossen, sind die Gegenstände der Biologie zu verstehen als kausal geordnete in die Natur integrierte Phänomene. Das Modell des *Baums* als einer Figur der sukzessiven Aufgliederung und Verzweigung legt den Schwerpunkt auf die Differenzierung und Diversifizierung einer Struktur. In zeitlicher Interpretation ist er mit der Vorstellung eines Fortschritts verbun-

Autopoiesesyklus (»Selbstreproduktion«)

Der Autopoiesesyklus ist der Kreislauf kausaler Prozesse, der einen Organismus ausmacht und seinen Bestand erhält. Er besteht in der wechselseitigen Abhängigkeit der organischen Teile (Organe) und organischen Prozesse voneinander. Dieser Kreislauf kommt mit dem Tod eines Organismus an sein Ende; er kann aber einen anderen Kreislauf gleicher Art in seinen Nachkommen initiieren und damit eine Phase in einem Allopoiesesyklus bilden.

Allopoiesesyklus (»Reproduktion«)

Der Allopoiesesyklus ist der Entwicklungskreislauf der Erzeugung von Organismen. Er besteht in der wiederholten Fortpflanzung von Organismen in ihren Nachkommen. Er umfasst damit verschiedene Individuen, die jeweils charakteristische Entwicklungsstadien durchlaufen.

Auch der gesamte Prozess der Phylogenese auf der Erde kann als eine Folge von Allopoiesesyklen verstanden werden, insofern Organismen mit den immer gleichen organischen Funktionen (z.B. Stoffwechsel, Schutz, Fortpflanzung, Brutpflege) einmal entstanden sind und sich in den verschiedenen Organismen mannigfaltig vervielfältigen.

Tab. 146. *Autopoiesesyklus und Allopoiesesyklus, die beiden biologisch fundamentalen Kreisläufe.*

den und liefert damit eine wesentliche Grundlage für die Betrachtung von biologischen Phänomenen als Entwicklungsprozesse, also für den Charakter der Historizität des Lebendigen (in ontogenetischer und phylogenetischer Hinsicht). Der *Kreis* bildet als biologisches Modell ein Schema für die Abgrenzung von funktional geschlossenen Systemen aus interdependenten Elementen (Organismen oder Ökosysteme). Das *Netz* schließlich eröffnet als biologisches Modell die Möglichkeit der Repräsentation von organischen Systemen als komplexe Gebilde, in denen viele Prozesse parallel und in wechselseitiger Abhängigkeit voneinander ablaufen; das Bild des Netzes legt die Betonung auf die Abwesenheit einer Hierarchie und eines Zentrums und hebt die Bedeutung der Interaktion und Symbiose für die Erzeugung von neuen Eigenschaften (Emergenz) von Phänomenen als grundlegend für die Biologie hervor. Schlagwortartig lassen sich also mit den vier Figuren Linie, Baum, Kreis und Netz in der Biologie die Aspekte von *Kausalität* (Einbindung in die Natur), *Historizität* (Entwicklung mit Differenzierung und Diversifizierung), *Individualität* (geschlossene Organisation) und *Komplexität* (Emergenz durch Interaktion) verbinden.

In den verschiedenen Phasen der historischen Entwicklung der Biologie werden diese vier Aspekte in

Typ	Eigenschaften	Beispiel
autokatalytischer chemischer Kreislauf («chemische Uhr»)	Selbstumwandlung und Musterbildung	Belousov-Zhabotinskij-Reaktion: Abb. 459
autopoietisches System	Selbsterstellung und Selbsterhaltung	autokatalytische Netzwerke : Abb. 461
Chemoton	Selbstabgrenzung und Selbstreproduktion	Abb. 350
Organismus	komplexe, wechselseitig voneinander abhängige Funktionen	Abb. 570

Tab. 147. Vier Typen kausaler Kreislaufsysteme mit Funktionen unterschiedlicher Komplexität.

unterschiedlichem Maße hervorgehoben, so dass die vier entsprechenden Figuren als biologische Modelle auch nicht zu allen Zeiten gleichermaßen verbreitet sind. Die zeitliche Verbindung geht so weit, dass anhand der phasenweisen Abfolge der Vorherrschaft eines dieser Modelle geradezu eine Periodisierung der Biologiegeschichte vorgenommen werden kann⁷²: Die *Linie* hat eine Verbindung zum Bild der »Stufenleiter der Natur« (*scala naturae*). Die Vielfalt der Lebewesen wird in einer linearen Abfolge der nach dem Komplexitäts- oder Organisationsgrad aufsteigend angeordneten Formen abgebildet; die einzelnen »Stufen« sind dabei zwar gegeneinander isoliert, nach dem »Prinzip der Fülle« aber alle notwendig (↑Hierarchie). Dieses Modell entfaltet von der Antike bis ins 18. Jahrhundert eine grundlegende Rolle für die biologische Theoriebildung. Es wird abgelöst durch die Annahme einer Transformation und Diversifikation der Formen in der Zeit. Das statische Modell der Stufenleiter oder »Kette der Wesen« erfährt im Rahmen dieses Prozesses eine innere Strukturierung und Temporalisierung durch das Modell des *Stammbaums*. Parallel zu dieser Betrachtung der Natur als dynamisches Geschehen etabliert sich das Konzept eines Organismus als besonderes Gefüge einer kausal rekursiven und damit in sich geschlossenen Struktur im Sinne eines *Kreislaufs*. Der Ansatz der Ausgliederung von Organismen als zyklisch geschlossene kausale Gefüge kann also als korrespondierende und komplementäre Bewegung zur Dynamisierung der Natur am Ende des 18. Jahrhunderts gesehen werden. Ablöst werden die Leitmodelle des Baums und des Kreises in der Biologie des 20. Jahrhunderts durch das Modell des *Netzes*. Angeregt ist diese Ablösung wesentlich durch einerseits die ökologische Perspektive der Einbettung der Organismen in den komplexen Raum der Interaktion und Interdependenz mit an-

deren Organismen und andererseits die kausale Analyse der komplexen inneren Struktur der Organismen, also den verschlungenen und doch höchst geordneten Weg der physiologischen und biochemischen Prozesse.

Das Modell des Kreislaufs dient in der Biologie also wesentlich als Einheitsprinzip zur Konstitution von Gegenständen. Dass die Kreis-

figur eine methodische Funktion dieser Art hat, wird allerdings weniger in der Biologie, häufiger dagegen in der Soziologie betont. Einer der Begründer der Soziologie, G. Simmel, streicht 1908 das Grundprinzip des Kreislaufs, die Wechselwirkung, als das gegenstandskonstituierende Einheitsprinzip des Sozialen heraus: »Einheit im empirischen Sinn ist nichts anderes als Wechselwirkung von Elementen: ein organischer Körper ist eine Einheit, weil seine Organe in engerem Wechseltausch ihrer Energien stehen, als mit irgend einem äußeren Sein«.⁷³ Deutlich sieht auch T. Litt 1919/26 den Kreisprozess als den einzigen sich selbst abgrenzenden Prozess in der Natur und in der Gesellschaft an: »Der geschlossene Kreis ist das elementarste Strukturverhältnis, welches innerhalb jener verfließenden Unendlichkeit von Wesensverknüpfungen gesellschaftlicher Gebilde nicht nach der Willkür des Betrachters, sondern auf Grund eines echten Aufbauprinzips abgegrenzt wird«.⁷⁴

In der Philosophie der Biologie wird die gegenstandskonstituierende Rolle des Kreislaufmodells im Zusammenhang mit Diskussionen um den biologischen Funktionsbegriff thematisiert. In neueren Ansätzen, die an Kant anschließen, wird der biologische Begriff der ↑Funktion in seiner für die Biologie methodisch grundlegenden Rolle über das Modell eines Kreislaufs eingeführt (↑Zweckmäßigkeit: Abb. 579). So macht beispielsweise C. Emmeche im Jahr 2000 deutlich, inwiefern der biologische Grundbegriff der Funktionalität an der Geschlossenheit und damit an der Kreislaufvorstellung von Prozessen hängt: »functionality is only possible under a closure of operations [...] Only when the causal chain from one part to the next closes or feeds back in a closed loop – at once a feedback on the level of parts and an emergent function defined [...] as a part-whole relation – can we talk about a genuine function«.⁷⁵

Kreise und Kreisläufe haben, ebenso wie die anderen Modellfiguren zur Darstellung und Analyse biologischer Prozesse, einen bemerkenswerten ontologischen Status: Sie sind selbst allein in den Gegenständen, die sie organisieren, real; sie bestehen nicht neben diesen. Und doch werden die Gegenstände, die mittels der Modellfiguren beschrieben werden, erst in dieser Modellierung zu den Gegenständen, als die sie eben konzipiert sind: Ein Ökosystem oder ein Organismus kann kaum anders als in der Figur des funktionalen Kreislaufts verstanden werden. In gewisser Weise erzeugen also die Modellfiguren erst das, was durch sie erkannt wird, auch wenn sie nur in diesem Erzeugten selbst existieren.⁷⁶ Sie sind damit auch in erster Linie für die Erschließung eines Feldes von Bedeutung, für die grundsätzliche konzeptuelle Ausrichtung, weniger für die Erforschung der Details. Als Figuren, d.h. geometrische Analogien, die ihren Gegenstand direkt visuell repräsentieren, sind die Modelle notorisch einfach und überschaubar; sie reduzieren die Komplexität des Repräsentierten bis zu maximaler Vereinfachung. Auf diese Weise können sie die wesentliche Konzipierung des Gegenstandes zur Darstellung bringen – manchmal besser als die Sprache, weil sie nicht deren Einschränkungen unterliegen: Ein Kreislauf ist auch deshalb ein geeignetes Modell für biologische Systeme, weil er die Simultaneität der Interaktion, die Gleichzeitigkeit der Teilvorgänge in einem Ganzen repräsentiert.

Allerdings kann die Anwendung des Kreislaufmodells auch überzogen werden. E. Schramm weist 1997 in seiner Monografie zur Ideengeschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf darauf hin, dass das Kreislaufkonzept gerade dann intensiv verwendet wird, wenn sich kein klarer Kreisprozess angeben lässt. Der Verweis auf den Kreislauf hat also etwas von einer Beschwörungsformel, die »quasi-religiös« oder gar eine »vulgärmaterialistische Vergötzung« (Schramm) genannt werden kann: Die Beschreibung eines Geschehens erfolgt »im Namen des Kreislaufs«, selbst wenn tatsächlich kein Kreislauf vorliegt.⁷⁷ Sinnvoll erscheint es aber, den Kreislauf als eine wissenschaftlich fruchtbare Metapher auch für solche Bereiche zu akzeptieren, in denen es nicht ein eindeutiges »Zirkulat« gibt, weil die Kreisförmigkeit nicht in einem sich bewegenden Körper, sondern in einer periodischen Zustandsänderung oder einer Interdependenz von Prozessen besteht.

Wirkungskreislauf

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts tritt der Ausdruck, v.a. im Englischen, in wirtschafts- und sozialwis-

senchaftlichen Theorien auf (als »causal circle«⁷⁸ oder »causal cycle«⁷⁹). Systematisch kann damit eine wichtige Kategorie von Kreisläufen bezeichnet werden: Kreisläufe von Ereignissen oder Systemkomponenten, die in einem Verhältnis der gegenseitigen kausalen Beeinflussung, nicht aber der wechselseitigen Abhängigkeit stehen (im Gegensatz zu einem Bedingungskreislauf; s.u.).

Typische Wirkungskreisläufe sind die *Regelkreise* (↑Regulation). Bei ihnen liegt eine zyklische Wirkung (d.h. eine Form der Wechselwirkung) von Zustandsgrößen eines Systems vor. Im Unterschied zu einem Bedingungskreislauf wird das betreffende System durch die zyklische Wirkung seiner Komponenten aber nicht konstituiert, sondern nur stabilisiert. Die im Wirkungskreislauf aufeinander bezogenen Größen bestehen auch unabhängig von ihrem Wirkungskreislauf. Ein Wirkungskreislauf hat also im Unterschied zu einem Bedingungskreislauf keine systemkonstituierende Funktion. Ein Beispiel: Die Stabilisierung der Temperatur auf der Erdoberfläche ist nach einem einfachen Modell durch den CO₂-Gehalt der Atmosphäre und die Intensität der Verwitterung von Gesteinen vermittelt (↑Biosphäre): Hohe Temperaturen auf der Erdoberfläche führen zu einer verstärkten Verwitterung von kalzium- und magnesiumhaltigen Gesteinen, die freigesetzten Kationen reagieren in den Meeren mit dem gelösten CO₂ und binden dieses in Gesteinen, so dass der Gehalt des CO₂ in der Atmosphäre abgesenkt wird und über den reduzierten Treibhauseffekt die Temperatur vermindert und damit langfristig reguliert wird.⁸⁰ Temperatur, Verwitterungsintensität und CO₂-Gehalt der Atmosphäre stehen also in einem Verhältnis der wechselseitigen Beeinflussung. Zwar hängen die Werte dieser Größen in dem einfachen Modell wechselseitig voneinander ab – die Größen selbst und die von ihnen bestimmten physischen Gegenstände bestehen aber auch unabhängig von ihrer wechselseitigen Beeinflussung: Temperatur, Verwitterungsintensität und CO₂-Gehalt der Atmosphäre bestehen auch, wenn sie sich nicht wechselseitig beeinflussen. Es liegt also ein Wirkungskreislauf zwischen den Größen vor, der lediglich einen Bedingungskreislauf ihrer Werte, nicht aber der Größen selbst einschließt.

Im Beispiel des Regelkreises zur Regulation der Raumtemperatur durch einen Thermostaten stehen Raumtemperatur (Regelgröße), Fühlerstellung des Thermostat (Fühlgröße) und Heizintensität (Stellgröße) in einem Verhältnis der zyklischen Wirkung zueinander, und sie bedingen sich wechselseitig in ihren jeweiligen Werten – aber die Größen sind nicht wie in einem Abhängigkeitskreislauf einer Organisation

über ihren Bezug zu den anderen Größen des Systems bedingt. Die Raumtemperatur ist auch unabhängig von der Tatsache ihrer Regulation als Raumtemperatur bestimmt. Die Feststellung der Regulation eines Systems setzt also die Ausgliederung des Systems bereits voraus, sie hat mit anderen Worten keine systembegründende Funktion – anders als im Fall eines Bedingungskreislaufs, in dem die aufeinander bezogenen Größen und die von ihnen bezeichneten physischen Gegenstände erst durch diesen Bezug möglich werden (s.u.).

Im biologischen Kontext taucht das Wort ›Wirkungskreislauf‹ 1937 bei F. Boas im Rahmen seiner ›Dynamischen Botanik‹ auf und bezeichnet den Prozess der zyklischen Veränderung von chemischen Stoffen und deren Wirkung auf die Organismen in ökologischen Stoffkreisläufen. So heißt es z.B. »Von den Kohlenhydraten aus entfalten sich Ströme von in-einander verflochtenen Wirkungskreisläufen über alle Lebenskreise«. ⁸¹ Oder: »Von den [...] Gruppen von Pflanzenstoffen aus [z.B. den Kohlenhydraten, Fetten, Ölen und Eiweißstoffen] verbreitet sich über alle Lebenskreise Mensch, Tier und Pflanze ein unübersehbarer Kreislauf von Wirkungen. Diese Wirkungen führen zu großen Wirkungskreisläufen im Gesamtbereich des Lebens«. ⁸² Nach dem Wortlaut von Boas entfalten sich die Kreisläufe allein ausgehend von den chemischen Stoffen, die Kreisläufe selbst vollziehen sich aber im Bereich der Lebewesen und bestehen offenbar in wechselseitigen ökologischen Abhängigkeiten. Im Anschluss an Boas wird das Wort gelegentlich, aber insgesamt nur wenig verwendet. ⁸³

An Stelle von ›Wirkungskreislauf‹ wird gelegentlich der Ausdruck *Wirkungskreis* verwendet. ⁸⁴ Dieses Wort ist allerdings mehrdeutig, da darunter traditionell meist der räumliche oder ideelle kulturelle Einflussbereich eines Menschen verstanden wird (z.B. ›der Wirkungskreis Goethes‹).

Bedingungskreislauf

Der Ausdruck ›Bedingungskreislauf‹ lässt sich parallel zu ›Entwicklungskreislauf‹, ›Stoffkreislauf‹ und ›Wirkungskreislauf‹ bilden (vgl. Tab. 144). Er ist aber kaum verbreitet und taucht nur gelegentlich in einer allgemeinen Bedeutung auf (Koschorke 1990: »[Gott als] die transzendente Bedingung, die den Bedingungskreislauf der Naturgesetze in Gang hält« ⁸⁵; Richter 1991: »wechselseitigen Bedingungskreislauf mit seinen Ein- und Ausgrenzungen [zwischen Alltag und Wissenschaft]« ⁸⁶).

Etabliert ist jedoch der bedeutungsähnliche Ausdruck *Bedingungsgefüge*, der in verschiedenen

Zusammenhängen, v.a. im psychologisch-pädagogischen Kontext verbreitet ist. ⁸⁷ In der Biologie erscheint er seit den 1930er Jahren, zunächst im entwicklungs- und erbbiologischen Sinne (Hoffmann 1933: »die Ziele und das Kräftespiel menschlicher Entwicklung in einem Bedingungsgefüge« ⁸⁸; Haack et al. 1936: »Nachweis der Stetigkeit eines strukturellen Bedingungsgefüges während des persönlichen Lebens«; d.h. »einer relativ stetigen [und daher vielleicht vererbten] seelischen Struktur als Bedingung jedes seelischen Geschehens überhaupt« ⁸⁹). Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck besonders in der Ökologie verwendet. Er wird dabei in zwei Bedeutungen gebraucht: einerseits für ein Gefüge von Faktoren, die organisches Leben ermöglichen (also im Sinne eines zweistelligen Prädikats von »Gefüge von Bedingungen x für y «: Ballauff 1943/44: »Die anorganische Schicht bedeutet die tragende Schicht: ein Bedingungsgefüge des Organischen, welches das Anorganische überformt und überholt« ⁹⁰; Illies & Schwabe 1959: »[das organismische Leben in einer Biozönose] in seiner kausalen und historischen Abhängigkeit vom örtlich gegebenen Bedingungsgefüge« ⁹¹), andererseits im Sinne einer intrinsischen Eigenschaft eines Gefüges von Faktoren, die sich gegenseitig bedingen (Hiebisch 1966 »das komplizierte Beziehungsgefüge der gesamten Biozönose« eines Ökosystems als ein »Bedingungsgefüge« ⁹²).

Über die Verhältnisse in einem Wirkungskreislauf hinausgehend stehen in einem Bedingungs- oder auch Abhängigkeitskreislauf die aufeinander bezogenen Größen in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander. Es liegt nicht bloß eine wechselseitige kausale *Wirkung* zwischen den Größen (und damit eine Abhängigkeit ihrer Werte voneinander), sondern eine *Abhängigkeit* vor, insofern die eine Größe ohne den Einfluss der anderen Größen keinen Bestand hätte. Die durch die Größen des Kreislaufs charakterisierten Gegenstände sind in ihrer Existenz also auf die jeweils anderen angewiesen. Es liegt ein Kreislauf vor, bei dem Wirkungen jedes Glieds für die definierenden Eigenschaften der anderen Glieder notwendig sind, bei dem also der Verlust eines Glieds ein Vergehen anderer Glieder und damit die Zerstörung des ganzen Kreislaufs nach sich zieht. Paradigmatische Beispiele für diese Form des Kreislaufs sind das Verhältnis zwischen den organischen Teilen eines Organismus und das zwischen den Organismen verschiedener ökologischer Rollen in einem Ökosystem: Es existieren die Organe in einem Organismus, z.B. Herz, Lunge, Niere und Magen, nur, insofern sie in einer wechselseitigen Kausalverbindung zueinander stehen. Jedes Organ ist nur möglich, inso-

fern es in das Beziehungsnetz einbezogen ist, das aus der Gesamtheit der Organe des Organismus besteht.

In einem Bedingungskreislauf liegt also im Unterschied zu einem Wirkungskreislauf die Betonung auf der Systemperspektive: Die Elemente des Kreislaufs wirken in der Weise aufeinander ein (»wirken zusammen«), dass das System Bestand hat. Entscheidend ist dabei die Konstitution der Glieder durch die Wirkung der jeweils anderen: Sie hätten nicht ihre Identität, wenn die Wirkung der anderen Glieder nicht vorhanden wäre. In einem Bedingungs- oder Abhängigkeitskreislauf erfolgt also eine Gegenstandskonstituierung, in ihm werden Gegenstände geschaffen, die es außerhalb von ihm nicht gibt, die ihre Identität erst in ihrer Interaktion gewinnen.

Ohne direkt von einem »Kreislauf« zu sprechen, charakterisiert Kant einen Organismus über das Vorliegen einer wechselseitigen Bedingung im Verhältnis seiner Teile. In der »Kritik der Urteilskraft« bestimmt er seinen Begriff eines »organisierten Wesens« u. a. über die Bestimmung, es »erzeugt ein Theil dieses Geschöpfs auch sich selbst so: daß die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselseitig abhängt«. ⁹³ Weiter erläutert Kant, ein Organismus als Naturzweck bestehe darin, »daß die Teile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind«. ⁹⁴ Die von Kant gewählte Formulierung »Ursache und Wirkung ihrer Form« kann darauf bezogen werden, dass in einem Organismus die Teile erst durch ihre Wirkungen aufeinander zu dem werden, was sie sind, dass also, in Kants Worten, »die Teile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind«. ⁹⁵

Einige der unmittelbaren Nachfolger Kants machen dies noch deutlicher: So stellt J.G. Fichte 1797 fest, dass in einem organisierten Naturprodukt sowohl die Gestalt des Ganzen als auch die Gestalt der Teile von der Wechselwirkung der Teile untereinander abhängt: Weder der ganze Organismus, noch seine Organe können bestehen, wenn der kausale Kreislauf zwischen den Organen nicht bestehen würde. Fichte schreibt: »In dem organischen Körper erhält jeder Theil immerfort das Ganze, und wird, indem er es erhält, dadurch selbst erhalten«. ⁹⁶

Spezifisch ökologische Kreislaufvorstellungen werden bereits Mitte des 18. Jahrhunderts entwickelt, indem das Miteinander der Organismen verschiedener Arten als ein harmonisches, sich im Gleichgewicht befindliches Gefüge beschrieben wird. Ein Modell in diesem Sinne entwirft C. von Linné 1760, wenn er die Beziehungen der Orga-

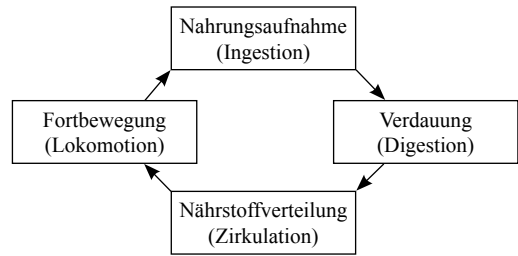


Abb. 244. Ein einfacher organischer Bedingungskreislauf: vier wechselseitig voneinander abhängige Grundfunktionen eines Tieres, die an der Ernährung beteiligt sind.

nismen verschiedener Arten ausdrücklich als einen Kreislauf beschreibt (»circulo enim haec volvuntur omnia«). ⁹⁷ An anderer Stelle führt er aus, die Verhältnisse seien so geordnet, dass alle Naturkörper sich wechselseitig hilfreich die Hand zur Erhaltung der Art reichen (»omnia Naturalia ad cujuscunq[ue] speciei conservationem auxiliatrices sibi invicem porrigere manus«). ⁹⁸ Insofern die Organismen zur Erhaltung ihrer Art jeweils auf Organismen anderer Arten angewiesen sind, besteht hier also ein Kreislauf der wechselseitigen Abhängigkeit.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird deutlich, dass dieses zyklische Verhältnis der wechselseitigen Bedingung und Erhaltung von Organismen verschiedener Arten die Konstitution spezifischer überorganismischer Systeme nach sich zieht. K. Möbius führt in diesem ökologischen Zusammenhang 1877 den Terminus »Biozönose« ein für eine »Gemeinschaft von lebenden Wesen [...], welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten« (↑Biozönose). ⁹⁹ Möbius bezieht das Verhältnis der gegenseitigen Bedingung sowohl auf die interagierenden Organismen als auch auf verschiedene Arten. Analog zum homöostatischen Gleichgewicht in einem Organismus besteht nach Möbius ein »biocönotisches Gleichgewicht« ¹⁰⁰ in einem ökologischen System, das auf der Störungen kompensierenden Interaktion der Organismen beruht.

Der amerikanische Ökologe S.A. Forbes verwendet die Kreismetapher 1880, um das Miteinander von Organismen verschiedener Arten als eine lebende Einheit (»a living unit«) zu beschreiben. Eine Einheit stellt ein solcher »organischer Komplex« nach Forbes dar, weil zwischen den Arten Verhältnisse der wechselseitigen Abhängigkeit (»interdependence«) bestehen. ¹⁰¹ Jede Veränderung einer Gruppe, in Anzahl, Verhalten oder Gewohnheit ziehe eine Veränderung anderer Gruppen nach sich, die wiederum in einem Kreis (»circlex«) auf die erste zurückwirke. ¹⁰²

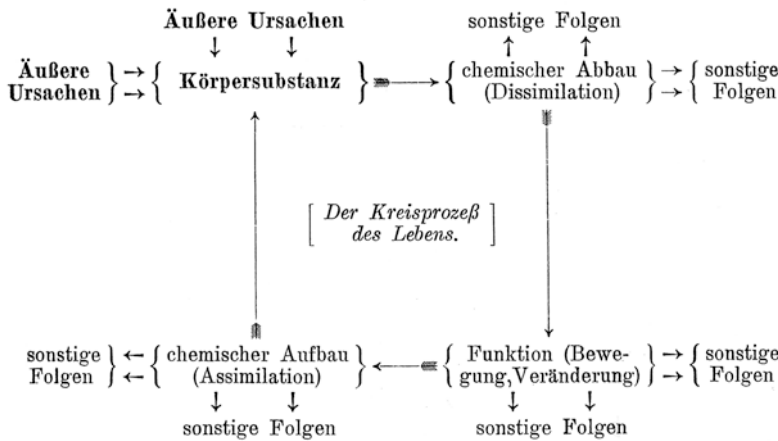


Abb. 245. »Der Kreisprozeß des Lebens«. Die organischen Funktionen (Bewegungen, Veränderungen etc.) erhalten ihre Energie aus dem chemischen Abbau des Körpers (Dissimilation) und wirken umgekehrt im Sinne eines Aufbaus dieses Körpers (Assimilation) (aus Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Z. Konstitutionslehre 12, 1-49: 43).

Nach der Unterscheidung verschiedener ökologischer Rollen in einem Ökosystem zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird der ökologische Abhängigkeitskreislauf vielfach dargestellt (z.B. 1925 durch A.J. Lotka als das »Mühlrad des Lebens«; ↑Rolle, ökologische: Abb. 439). O. Renkonen differenziert 1938 zwischen produzierenden, konsumierenden und reduzierenden »Elementen« in einer Biozönose und ist der Auffassung, eine Biozönose liege nur dann vor, wenn sich ein »vollständiger Kreislauf der organischen Elemente vollzieht«.¹⁰³ Weil die organischen Elemente hier keine Stoffe, sondern funktionale Rollen in der Biozönose bezeichnen, ist mit dem Kreislauf nicht ein Stoffkreislauf, sondern vielmehr ein funktionaler Kreislauf der Abhängigkeiten der »organischen Elemente« von einander, also ein Bedingungskreislauf, beschrieben.

Auch die biochemischen Stoffwechselkreisläufe (z.B. der Krebs- oder Calvin-Zyklus; s.o.) sind zum Typ des Bedingungskreislaufs zu rechnen. Denn auch die Moleküle, die in einem solchen Kreislauf miteinander interagieren, werden erst im Kreislauf gebildet. Und schließlich kann J.J. Piklers Darstellung des »objektiven (theoretischen) Kriteriums des Lebens« von 1926 als Beispiel für einen kausalen Bedingungskreislauf gelten. Pikler beschreibt einen »Kreisprozeß des Lebens«, bei dem »Selbstaufbau« und »Selbstabbau« der Körpersubstanz auf eine solche Weise miteinander verbunden sind, dass die eigentlichen organischen Aktivitäten (die Funktionen und Tätigkeiten eines Lebewesens) zwischen ihnen vermitteln: Die Ener-

gie aller Lebenstätigkeiten stammen nach Pikler aus dem Selbstabbau des Körpers; und umgekehrt sind diese Lebenstätigkeiten auf den Selbstaufbau eben dieses Körpers gerichtet.¹⁰⁴ Zwischen Körpersubstanz und Lebensfunktionen sind also Selbstaufbau und Selbstabbau (↑Selbstorganisation) im Sinne eines Kreislaufs geschaltet. Die Körpersubstanz bildet gleichzeitig Quelle (als Energiespeicher) und Resultat der Aktivitäten der Lebewesen (vgl. Abb. 245).

Das Umlaufende in diesem Typ des Kreislaufs besteht nicht in einem Stoff, und nicht allein in einer kausalen Wirkung, sondern in einer Bedingung und vielfach auch in einer begrifflichen Bestimmung (*Bestimmungskreislauf*): Jedes Glied wird durch die Wirkung der anderen Teile erzeugt und durch seine Wirkung auf die anderen Teile bestimmt (so wie die Organe eines Körpers vielfach durch ihre jeweiligen Funktionen bestimmt sind; ↑Wechselseitigkeit; Zweckmäßigkeit).

Lebenszyklus

Eine konstante Terminologie für die Vorstellung eines Kreislaufs des Lebens in Bezug auf die Transformationen im Laufe des Lebens eines Organismus oder in der Folge der Generationen entwickelt sich seit dem frühen 19. Jahrhundert. Nach der Darstellung bei G.R. Treviranus von 1802 durchläuft jeder »lebende Organismus« einen »Kreislauf« zwischen einem Zustand des *minimalen Lebens* (»vita minima«), den Treviranus mit dem Leben des Embryos verbindet¹⁰⁵ (↑Schlaf), und des *maximalen Lebens* (»vita maxima«), bei dem alle Funktionen voll entfaltet sind.¹⁰⁶

Der Ausdruck »Lebenszyklus« für diesen Kreislauf etabliert sich seit Beginn des 19. Jahrhunderts (in unklarer Bedeutung bei Kieser 1808: »Nur nach Vollendung einer gewissen Bildungsstufe und nach Schließung eines bestimmten Lebenszyklus thut sich der Geist in Worten und Thaten kund, und geht aus dem vollendeten Innern in ein Äußeres über«¹⁰⁷; John 1810: »Lebencyclus [von Pflanzen]«¹⁰⁸; Nüß-

lein 1818: »Lebens-Zyklus [von Tieren]«¹⁰⁹; Anonymus 1818: »Lebenscyclus jedes Thieres«¹¹⁰; Troxler 1820 für den Menschen¹¹¹; Naumann 1825 in Bezug auf Tiere: »Lebenscyclus«¹¹²; Nordmann 1832, bezogen auf parasitische Würmer¹¹³; Kammerer 1841: »menschlichen Lebenscyklus«¹¹⁴; ältester Nachweis für den englischen Sprachraum: Owen 1855¹¹⁵). H. Bronn spricht 1850 in diesem Zusammenhang allgemein vom »Kreislauf des Lebens«.¹¹⁶

Neben »Lebenszyklus« etabliert sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts der Ausdruck **Entwicklungskreis**. Bei dem Naturforscher C.G. Nees von Esenbeck heißt es 1817: »Es kann das Gleiche in veränderter Gestalt, und doch in gleicher Bedeutung, wieder in einen neuen Entwicklungskreis treten«.¹¹⁷ Der Botaniker A. Braun verwendet 1854 »Lebenszyklus« und »Entwicklungskreis« nebeneinander und ist der Auffassung, es ließen sich auf den beiden Ebenen des Individuums und der Art ein »Lebenscyklus« oder »Entwicklungskreis« identifizieren: »das Verhältnis des Individuums's zur Species ist das eines untergeordneten Entwicklungskreises zu einem übergeordneten, das Individuum ist ein Glied der Species«.¹¹⁸ Am Ende des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck »Entwicklungskreis« meist auf Einzeller bezogen (im Englischen: Anonymus 1876: »developmental cycles«).¹¹⁹ Im 20. Jahrhundert wird statt »Entwicklungskreis« in der Regel der Terminus *Entwicklungskreislauf* verwendet.¹²⁰

Ein weiterer Terminus, der seit den 1840er Jahren zur Bezeichnung eines Entwicklungskreislaufs in Gebrauch ist, lautet **Zeugungskreis**.¹²¹ Gemeint ist damit ein Kreislauf, der von einem charakteristischen Entwicklungsstadium über den Prozess der Fortpflanzung zu dem gleichen Stadium zurückführt.

Der Ausdruck wird besonders in Beschreibungen eines ↑Generationswechsels verwendet, also bei der regelmäßigen Abfolge von morphologisch verschiedenen Individuen aufeinanderfolgender Generationen (»Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde verschiedene Generationen«¹²²). Auch E. Haeckel verwendet den Ausdruck »Zeugungskreis (Cyclus generationis)« 1866 und beschreibt ihn als eine »geschlossene Entwicklungseinheit, eine ringförmige Kette von Formzuständen, deren Ausgangspunct und Ende gleich ist«.¹²³ Der Zeugungskreis umfasst danach also mehr als das Leben eines Individuums.

Seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts setzt sich zur Benennung des Entwicklungskreislaufs aber das Wort »Lebenszyklus« durch. Es bezeichnet den normalen Entwicklungsweg zwischen den Generationen, angefangen mit dem Ursprung eines Organismus in einer Zelle über die voll differenzierte Form bis hin zur Hervorbringung einer Keimzelle, aus der ein neuer Organismus entsteht. Der Lebenszyklus bezieht sich also auf die zyklische Veränderung einer durch die Generationen durchlaufenden organischen Struktur, mit den beiden alternierenden Phasen der Kontraktion in den Keimzellen und der Expansion im entfalteten Phänotyp. Es handelt sich dabei also um einen Kreislauf der Entwicklung, nicht der Wirkung (vgl. Tab. 144). Nicht ganz korrekt ist die Rede von einem »Individualzyklus«¹²⁴ oder »Lebenszyklus des Individuums«¹²⁵ – denn für das Individuum stellt sich sein Leben gerade nicht als Zyklus dar, sondern als lineare, auf die Ausbildung der Fortpflanzungsfähigkeit gerichtete Entwicklung (s.u.). Für die Folge der Ereignisse im Leben eines Individuums sollte daher besser von dessen ↑*Lebensgeschichte* gesprochen werden.

Funktionskreis	Phasen	Organ	Periodendauer
Blutkreislauf	Systole, Diastole	Herz	0,8 Sekunden
Atmung	Einatmung, Ausatmung	Lunge	5 Sekunden
Ernährung	Nahrungsaufnahme	Verdauungssystem	6-24 Stunden
		Verdauung, Ausscheidung	
Erholung	Schlaf, Bewegung	gesamter Körper	24 Stunden
Regeneration	Mitose, Interphase	Zellen	1-100 Tage
Fortpflanzung	Auf- und Abbau der Gebärmutter Schleimhaut	Gebärmutter	30 Tage
Generationswechsel	Geburt, Fortpflanzung	gesamter Körper	15-30 Jahre
Evolution	Artbildung	Population	10 ⁶ Jahre

Tab. 148. Rhythmische Prozesse (Entwicklungskreisläufe) im Leben eines Wirbeltiers (am Beispiel des Menschen).

Neben dem Lebenszyklus bestehen bei vielen Organismen andere Entwicklungskreisläufe, also periodisch wiederkehrende Phänomene am ganzen Körper oder an einzelnen Organen, z.B. der oft an den abiotisch bedingten Jahreswechsel gekoppelte Fortpflanzungsrhythmus oder die Rhythmen des Herzschlags, der Atmung, der Ernährung, der Ruhe und des Zellzyklus (vgl. Tab. 148).

Die Kreisvorstellung in der Rede vom »Kreis des Lebens« bezieht sich allerdings nicht immer auf Entwicklungsprozesse, sondern kann auch den (räumlichen) Lebensbereich eines Organismus bezeichnen. In diesem Sinne spricht im 18. Jahrhundert z.B. C. de Bonnet allgemein von einem *natürlichen Kreis* (»cercle naturel«) der Organismen¹²⁶, J.G. Herder von einer »Sphäre« oder einem »Kreis« der Tiere¹²⁷ (†Nische) und J.-J. Rousseau von einem besonderen Kreis oder Horizont eines Menschen (»Chaque homme a ainsi son Cercle particulier ou horizon dont il est le Centre«)¹²⁸. Bei H. Plessner bezieht sich die Formulierung »Lebenskreis« 1928 auf die Einheit eines Organismus mit seiner Umwelt (im Anschluss an J. von Uexkülls Lehre der Funktionskreise; †Verhalten).¹²⁹

Antike

In der ideengeschichtlichen Genese der naturphilosophischen Kreislaufvorstellungen stellt der Entwicklungskreislauf die ursprüngliche Form dar. In dem vorwissenschaftlichen Naturbild vieler Kulturen wird der periodische Wechsel der Jahreszeiten mit der Regeneration der Natur in Verbindung gebracht. Der rhythmische Lauf der Zeit liefert danach die Basis für eine periodische Erneuerung des Lebens. Unter dem Einfluss der antiken Lehren der Umwandlung der Elemente ineinander ist es v.a. eine Kombination aus Bewegungs- und Entwicklungskreislauf, die in den Vordergrund tritt.¹³⁰ Aristoteles entwickelt auf dieser Grundlage Vorstellungen eines Wasserkreislaufs, bei dem die Ortsveränderung des Wassers auf der Erde verbunden gedacht wird mit seiner Transformation in Luft (Verdunstung) und der reziproken Transformation der Luft in Wasser (Kondensation; s.u.: biogeochemischer Kreislauf).

In der vorsokratischen und klassischen griechischen Philosophie ist es der Wechsel von Leben und Tod, der als ein Kreislauf gedeutet wird. Ausdrücklich findet sich diese Deutung bei Heraklit.¹³¹ Auch Platon ist später der Auffassung, aus dem Leben entstehe das Tote und aus dem Toten wieder das Lebende.¹³² Unter atomistischen Voraussetzungen kann dieser Wechsel als ein Zusammengehen und Trennen von Atomen interpretiert werden.

Für Aristoteles bedeutet das Vorliegen eines Kreislaufs die höchste Annäherung der irdischen Dinge an die himmlischen Bewegungen, die durch Vollkommenheit und Ewigkeit ausgezeichnet sind. An einer Stelle ist er der Auffassung, die Lebewesen hätten insofern am Ewigen und Göttlichen teil, als sie sich selbst der Art nach zyklisch (durch Fortpflanzung) hervorbringen¹³³, an anderer Stelle lehnt Aristoteles aber ausdrücklich die Kreisfigur als inadäquat zur Beschreibung der Lebensprozesse ab, weil die Fortpflanzung ein linearer, gerichteter Prozess mit einseitiger Abhängigkeit der Nachkommen von ihren Vorfahren sei. Ausdrücklich stellt Aristoteles fest, dass »Menschen und Tiere nicht im Kreislauf in sich selber zurückkehren, so daß immer wieder derselbe« entsteht. Er begründet dies mit der Einseitigkeit genealogischer Verhältnisse: »Denn es ist nicht notwendig, daß Du da bist, wenn Dein Vater da ist, nur wenn Du da bist, muß jener dagewesen sein. Diese Entwicklung scheint doch geradeaus zu gehen«.¹³⁴ Aristoteles diskutiert auch, inwiefern die Lebewesen von den Zyklen der Gestirne, v.a. von Sonne und Mond abhängen.¹³⁵ Daneben bezieht er die Kreislaufvorstellung auf die Umwandlung der anorganischen Elemente ineinander, z.B. im Wasserkreislauf (s.u.).¹³⁶

Im Sinne eines Kreislaufs kann ebenfalls das alttestamentarische Wort »Staub bist du, zum Staub mußt du zurück«¹³⁷ gedeutet werden. Als Stoffkreislauf verstanden, bildet dieses Bild keine Schwierigkeiten. Problematisch ist es aber, wenn es als Entwicklungskreislauf gedeutet wird. Denn das Wesen, das hier mit »du« angesprochen wird, bestand gerade nicht schon vorher im Staub und wird auch nicht nach Ende des Lebens im Staub fortexistieren, sondern seine Existenz beginnt und endet mit seinem Leben.

Später findet sich die Vorstellung eines Kreislaufs im Leben der Organismen bei dem Neuplatoniker Proklos im fünften nachchristlichen Jahrhundert. Bei Proklos ist es nicht, wie vielfach vorher, der Wechsel von Leben und Tod, der den Kreislauf begründet, sondern von Samen und erwachsenem Organismus. Von den Pflanzen und Tieren heißt es bei Proklos: »sie gehen aus dem Samen hervor, und der Same wieder aus ihnen; so vollzieht sich ein wechselseitiges Werden und ein Kreislauf vom Unvollkommenen zum Vollkommenen und umgekehrt«.¹³⁸

Mittelalter

In der Naturlehre des »Sendschreibens« der arabischen Lauteren Brüder des 10. Jahrhunderts wird der biologische Kreislauf der Natur mit dem Rotieren eines Räderwerks verglichen (vgl. Tab. 149).¹³⁹

Darüberhinaus erscheint das Bild eines Kreislaufs hier im Sinne einer ununterbrochenen Kette des Entstehens und Vergehens, die Mineralien, Pflanzen und Tiere umfasst, – also im Sinne eines ökologischen Kreislaufs: »Auch die Pflanzen, Lebewesen und Minerale bilden eine dauernde, ununterbrochene Kette des Entstehens und Vergehens«.¹⁴⁰ Schließlich wird auch die Bewegung einzelner Elemente, so besonders des Wassers, von den arabischen Gelehrten als ein Kreislauf beschrieben.¹⁴¹

»Lebensrad« und »Lebenstreppe«

Nicht nur der Wechsel von jung und alt zwischen den Generationen, auch die Folge der Lebensalter eines menschlichen Individuums wird seit der Antike als ein Kreislauf gedeutet. Sie geht nach der antiken Überlieferung auf die Pythagoreer zurück und steht im Zusammenhang mit der Parallelisierung des Lebenslaufs eines Menschen mit dem zyklischen Verlauf der Jahreszeiten (die schon Aristoteles vornimmt; s.o.). Diodorus Siculus, der Kompilator einer Universalgeschichte aus dem ersten vorchristlichen Jahrhundert, schreibt den Pythagoreern die Unterscheidung von vier Lebensaltern des Menschen zu (Kleinkind, Kind, junger Erwachsener, Alter), die parallel zu den vier Jahreszeiten stehen.¹⁴² Die Viergliederung und die Analogisierung wird von anderen antiken Autoren später wiederholt¹⁴³ und in Zusammenhang mit anderen Verteilungen (z.B. der Elemente) diskutiert¹⁴⁴. Im christlichen Mittelalter entwickelt sich eine reiche Bildtradition, die die Analogie und Gleichförmigkeit verschiedener Erscheinungen grafisch darzustellen versucht. In den verbreiteten Abbildungen eines Vierschemas in Form der Verteilung eines Kreises ist eine Darstellung des menschlichen Lebenslaufs jedoch zunächst nicht enthalten.¹⁴⁵ Darstellungen, die eine Verteilung des menschlichen Lebenslaufs in Form eines Kreises enthalten, erscheinen erst im 10./11. Jahrhundert (vgl. Abb. 246).¹⁴⁶ Die Parallelisierung von menschlichem Lebenslauf mit dem Verlauf kosmischer und irdischer Ereignisse erfolgt

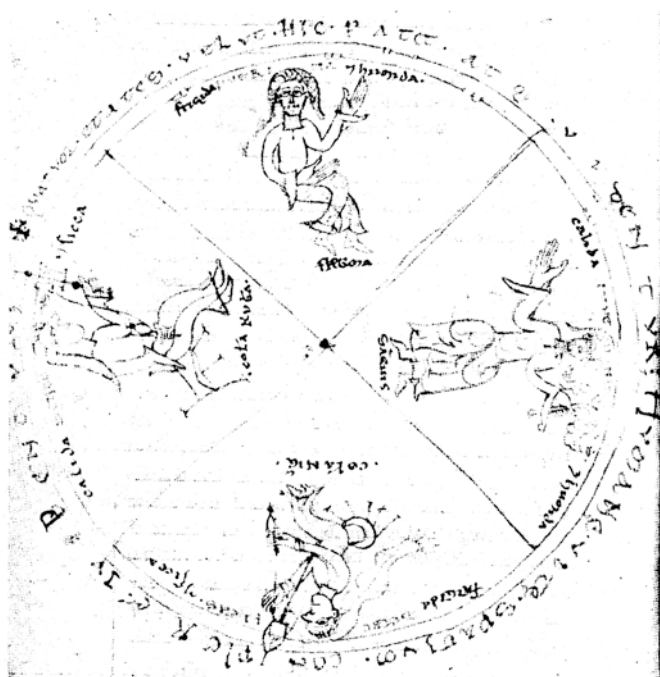


Abb. 246. Darstellung der menschlichen Lebensphasen in Form eines Kreises aus dem frühen 12. Jahrhundert. Das Leben wird in vier Phasen eingeteilt, symbolisiert über typische Körperhaltungen und parallelisiert mit einer Kombination elementarer Qualitäten sowie einem zugehörigen Körpersaft: (1) die Kindheit (»Pueritia«; oben) in einer Figur mit gekreuzten Beinen und der Kombination kalt und feucht sowie dem Körpersaft Schleim (»Phlegma«); (2) das Jugendalter (»iuventus«; rechts) in einer Figur mit einem Ast in der Hand und der Kombination heiß und feucht sowie dem Körpersaft Blut; (3) das Erwachsenenalter (»Senectus«; links) in einer sitzenden Figur, die einen Faden (den Lebensfaden?) auf eine Spule aufrollt, mit der Kombination heiß und trocken und dem Körpersaft rote Galle; und (4) das Alter (»Decrepitas«; unten) in einer sitzenden Figur mit einer langen Kopfbedeckung bei der Tätigkeit des Spinnens und mit der Kombination kalt und trocken sowie dem Körpersaft schwarze Galle. Die Anordnung der Lebensalter ist zwar kreisförmig, dargestellt ist aber nicht ein Kreislauf, weil Kindheit und Alter nicht nebeneinander, sondern einander gegenüber liegen (Anonymus (frühes 12. Jh.). *Tractatus de quaternario*: fol. 28v; aus Sears, E. (1986). *The Ages of Man. Medieval Interpretations of the Life Cycle*: fig. 6).

gemäß dem allgemeinen Schema der Analogisierung von Mikrokosmos und Makrokosmos.

Wohl zunächst unabhängig von dieser Bildtradition stehen bildliche Darstellungen des Glücksrads (»rota fortunae«), in denen ein moralischer Hinweis auf die Unbeständigkeit des Lebens und Kurzfristigkeit allen Glücks symbolisch abgebildet ist.¹⁴⁷ In ihrer anfänglichen Form enthalten die Glücksräder keinen Bezug zu den Lebensaltern des Menschen; erst seit dem 12. Jahrhundert werden allmählich solche Bezüge hergestellt (z.B. in den Kirchenfenstern von St. Étienne in Beauvais und der Kathedrale in Amiens),

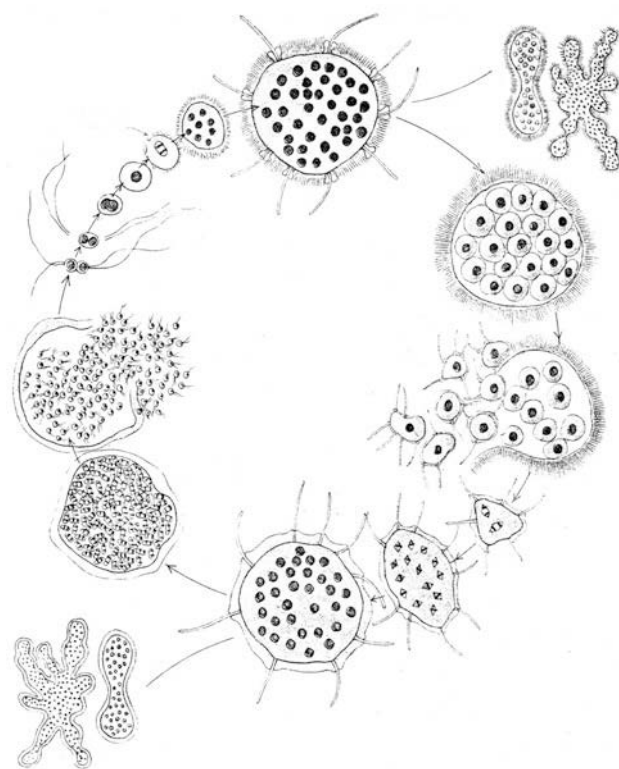


Abb. 247. Entwicklungskreislauf: Der »Zeugungskreis« von Trichosphaerium sieboldi Schn. Die geschlechtliche Fortpflanzung erfolgt durch die Kopulation von zwei Schwärmsporen (oben links); der aus dem Verschmelzungsprodukt sich bildende »Schizont« (oben Mitte) vermehrt sich ungeschlechtlich und bildet den »Sporont« (unten Mitte), aus dem die Schwärmsporen entstehen (aus Schaudinn, F. (1899). Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn.: Taf. I).

so dass im 13. Jahrhundert Lebensrad und Glücksrad ineinander integriert erscheinen.¹⁴⁸ Im Mittelalter und in der Frühen Neuzeit wird das Lebensrad ein beliebtes Motiv, das im sakralen und profanen Kontext verwendet wird.¹⁴⁹ Auf dem äußeren Kreis eines Lebensrades werden Menschen zu verschiedenen Zeitepochen, in verschiedenen Ländern, auf verschiedenen sozialen Ebenen oder in verschiedenen Lebensphasen abgebildet. Entsprechend den dargestellten Motiven kann das Lebensrad unterschiedlich interpretiert werden, z.B. als Vanitasmotiv, das von der Vergeblichkeit allen irdischen Strebens berichtet, als Glücksmetapher, die die Zufälligkeit und Vergänglichkeit des gegenwärtigen Daseins betont, oder als Ausdruck des zyklischen Charakters des menschlichen Lebens, das in stereotyper Weise die immer gleichen Phasen von Zeugung, Jugend, Reife, Alter und Tod durchläuft.¹⁵⁰

Seit der ersten Hälfte des 16. Jahrhunderts wird das Bild des Lebensrades zunehmend von dem Bild der *Lebensstreppe* ersetzt (für ein Beispiel ↑Lebensgeschichte: Abb. 274).¹⁵¹ Gemeinsam ist beiden Darstellungsformen die vertikale Schichtung in ein Oben und Unten und die Dynamik des Aufstiegs und Abfalls. Unterschieden sind sie aber darin, dass das Lebensrad eine zyklische Form bildet, die Treppe jedoch eine lineare. Als möglicher Grund für die Ablösung des einen Bildtyps durch den anderen wird die Veränderung der Messinstrumente der Zeit vom zyklischen Jahreslauf zum linearen Kalender diskutiert. Außerdem ist über die lineare Darstellung eher die Wiedergabe des persönlichen, individuellen Charakters eines Lebens möglich als über das zyklische Bild eines Lebensrads.¹⁵² Andererseits ist das Bild der Treppe eher ein Zeichen für Stabilität und Ordnung als das Bild eines Rads. Der Wechsel vom Lebensrad zur Lebensstreppe spiegelt daher auch das zunehmende Bedürfnis nach sozialer Ordnung und Stabilität angesichts der von zahlreichen Umbrüchen gekennzeichneten sozialen Situation in der Frühen Neuzeit.

»Lebenszyklus« setzt Typenontologie voraus
Eine direkte Beziehung der Lebens- und Glücksräder zu den biologischen Darstellungen eines Lebenszyklus besteht offenbar nicht. Biologische Abbildungen eines Lebenszyklus finden sich erst seit Ende des

19. Jahrhunderts! Bereits seit Mitte des Jahrhunderts ist die Rede von einem »Zyklus« oder »Kreislaufr« des Lebens aber fest in der Sprache der Biologen verankert, wenn sie auch von einigen mit Vorbehalt verwendet wird: Der Zoologe Bronn bedient sich 1850 zwar auch des Bildes vom »Kreislaufr« des Lebens für die organische Entwicklung. Er distanziert sich jedoch gleichzeitig von ihm, weil er die Entwicklung der Organismen – von der »größten Lebensthätigkeit« der befruchteten Eizelle bis zur »Unbehülllichkeit« des Alters – so sieht, dass »die frühesten und spätesten Zustände nur eine negative Aehnlichkeit miteinander haben und deshalb keineswegs in einem Kreise aneinanderschließen.«¹⁵³

Auch im 20. Jahrhundert stehen einige Autoren deshalb der Verwendung des Kreises als Symbol für das Leben skeptisch gegenüber. Das Leben der Lebewesen sei immer durch einen Anfang und ein Ende

zu charakterisieren und daher gleichursprünglich mit der linear ablaufenden Zeit: »Das Leben des Individuums bildet offenbar keinen Kreis, es führt nicht zurück zum Anfangspunkt; die gerade Linie – die Linie, die von einem Ort zu einem anderen, entfernten Orte führt – das ist das Symbol des Lebens«, heißt es 1905 bei H.S. Chamberlain.¹⁵⁴

Die Geschlossenheit des Lebenszyklus besteht also nur insofern, als die Ausgangsform und Endform des Prozesses einander ähneln. Der Lebenszyklus verkörpert damit keinen Bedingungs-kreislauf, sondern einen Entwicklungskreislauf, so wie die Abfolge von Tag und Nacht als Kreislauf verstanden werden kann: eine Abfolge von ähnlichen Stadien in einer immer gleichen Reihenfolge. Eine kausale Geschlossenheit bzw. Rückwirkung oder Wechsel-seitigkeit liegt nur in dem Sinne vor, dass ein Teil auf einen ande-

ren Teil gleichen Typs folgt oder einwirkt. Die Rede von einem »Kreislauf« in diesem Zusammenhang setzt somit eine Ontologie von Typen voraus. Nicht ein individueller Körper wirkt vermittelt über andere Körper auf sich zurück, sondern die Rückwirkung besteht lediglich auf einen anderen Körper gleichen Typs (z.B. einer Keimzelle auf eine andere) (Salthe 1993: »Closure is based on types, not tokens«¹⁵⁵).

E. Haeckel betrachtet im Anschluss an T. Huxley den Lebenszyklus als »genealogisches Individuum«, genauer als »genealogisches Individuum erster Ordnung«.¹⁵⁶ Als genealogisches Individuum zweiter Ordnung gilt Haeckel die Art (Spezies) und als genealogisches Individuum dritter Ordnung der Stamm (Phylon). Diese genealogischen Einheiten höherer Ordnung bestehen allerdings nicht aus Prozessen, die sich regelmäßig wiederholen; sie stellen also keinen Kreislauf der Entwicklung wie das genealogische Individuum erster Ordnung dar. Als »Lebenszyklus« will Haeckel »den geschlossenen Cyclus aufeinanderfolgender Formzustände bezeichnen, der innerhalb der Species sich in rhythmischem Wechsel vom mütterlichen Ei bis zum kindlichen Ei beständig wiederholt«.¹⁵⁷ Anders als bei der morphologischen Individualität handele es sich dabei nicht um eine Raumeinheit, »sondern eine Zeiteinheit, die erst

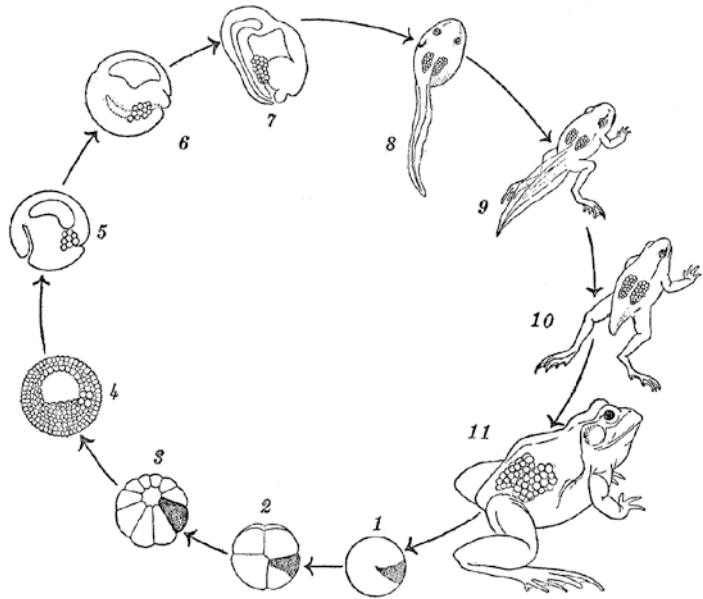


Abb. 248. Der Lebenszyklus des Frosches: 1 Ei, punktiert das Geschlechtszellenmaterial; 2-3 Eifurchung; 4 Blastula; 5-7 Embryo; 8-9 Kaulquappe; 10-11 Frosch (aus Conklin, E.G. (1919). *The mechanism of evolution in the light of heredity and development*. *Scientific Monthly* 9, 481-505: 491; auch in Goldschmidt, R. (1922). *Ascaris. Eine Einführung in die Wissenschaft vom Leben für Jedermann*: 284).

durch die geschlossene Reihenfolge ihrer räumlichen Veränderungen zur Individualität wird«.¹⁵⁸

Als Glied des Lebenszyklus kann der Organismus insgesamt als ein Organ für die Erzeugung anderer Organismen betrachtet werden. Deutlich wird diese Sicht z.B. an dem als Kritik an Darwin formulierten Bonmot S. Butlers: »a hen is only an egg's way of making another egg«.¹⁵⁹ Die Reproduktionskette kann damit als eine Art wechselseitige Abhängigkeit konzipiert werden: Ein Ei ist ein Mittel zur Produktion einer Henne und eine Henne ein Mittel zur Produktion von Eiern. Ei und Henne können in dieser Sicht als Durchgangsstadien eines zirkulären Prozesses gesehen werden.

Darstellungen des Lebenszyklus

Im Gegensatz zu den zahlreichen grafischen Darstellungen des Lebenszyklus des Menschen gibt es vor dem 20. Jahrhundert nur wenige, die sich auf andere Lebewesen beziehen. Die älteste dem Verfasser bekannte Darstellung eines »Zeugungskreises« eines nicht-menschlichen Lebewesens betrifft einen Einzeller und stammt von dem Protistenforscher F. Schaudinn aus dem Jahr 1899 (vgl. Abb. 247). Auch die »Zoologischen Wandtafeln zum Gebrauche an Universitäten und Schulen« (1877-1892) von R.

Leuckart und H. Nitsche enthalten die Darstellung eines fast geschlossenen Entwicklungskreislaufs, und zwar den der Reblaus.¹⁶⁰ Im Gegensatz zu den mittelalterlichen grafischen Darstellungen des Lebenszyklus des Menschen, die meist – aber nicht immer¹⁶¹ – als ein Rad mit Speichen präsentiert werden, sind die Lebenskreisläufe der Tiere weniger metaphorisch als ein einfacher Kreislauf abgebildet.

Zellzyklus

Neben dem Lebenszyklus als dem generationenübergreifenden Kreislauf des Lebens von Organismen steht der **Zellzyklus** als Kreislauf der Entwicklung von Zellen. Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts wird unter dem Ausdruck ›Zellzyklus‹ (›cell-cycle‹) Unterschiedliches verstanden. Zum einen wird mit dem Wort die Folge von Zellen von einer Generation zur nächsten bezeichnet (Anonymus 1884: »the whole series of generations of cells from a single ovum«¹⁶²); der Zellzyklus entspricht in dieser Bedeutung also dem Lebenszyklus. Außerdem bezeichnet der Ausdruck den Wechsel verschiedener Stadien bei Einzellern (mit Zysten-, Zilien- und Amöbenphase).¹⁶³ Schließlich erscheint das Wort, um die Folge von Zustandsänderungen einer Zelle zwischen zwei Teilungen zu benennen (Conklin 1901).¹⁶⁴ Diese letzte Bedeutung ist im 20. Jahrhundert die dominierende.

Mittels radioaktiver Isotope (P^{32}), die während der Synthese der Chromosomen in diese integriert werden, beschreiben A. Howard und S.R. Pelc 1953 den regelmäßigen zeitlichen Rhythmus in der Teilung von Zellen. Ein Zellzyklus (›cell cycle‹) reicht dabei von der Teilung einer Zelle bis zur nächsten (eine Zelle »stirbt« also nicht notwendig in einem Zellzyklus). Howard und Pelc gliedern den Zellzyklus in vier Phasen: eine Periode der Zellteilung (Mitose), eine prä-synthetische Periode (G1), eine Periode der Synthese der Chromosomen (S) und eine prä-mitotische Periode (G2). Bei dem von den Autoren untersuchten System, den Zellen des Wurzelmeristems der Bohne (*Vicia faba*), beträgt der gesamte Zellzyklus etwa 30 Stunden, dabei entfallen 4 Stunden auf die Mitose, 12 auf die G₁-, 6 auf die S- und 8 auf die G₂-Phase.¹⁶⁵

Lebenszyklus und Evolution

Evolutionstheoretische Deutungen erfährt das Vorhandensein des Lebenszyklus insbesondere seit den 1980er Jahren. Herausgestellt wird dabei, dass die Organisation des Lebens in individuellen Entwicklungskreisläufen insofern einen Vorteil darstellt, als dadurch radikale Umstrukturierungen und somit

Anpassungen möglich werden. Würde keine Kontraktion der Organisation auf das Einzellstadium erfolgen, dann würde sich jede Veränderung allein auf eine beschränkte Körperregion auswirken. Vollzieht sich die Reproduktion dagegen durch den Flaschenhals des Einzellstadiums, dann können evolutionär relevante Mutationen auftreten, die sich auf den gesamten Organismus auswirken (Dawkins 1982: »radical restructuring«; »a ›return back to the drawing board‹«).¹⁶⁶

Populationszyklus

Als ein Entwicklungs- oder Zustandsänderungskreislauf ähnlich dem Lebenszyklus und den physiologischen Zustandsänderungen von Körperteilen kann auch das Phänomen des Populationszyklus angesehen werden. Der Terminus ›Populationszyklus‹ erscheint seit den 1920er Jahren, zuerst in Bezug auf den Menschen (Commons et al. 1922: »Malthusian population cycle«)¹⁶⁷, später wird er auf Tiere angewendet (Wright 1926).¹⁶⁸

Als ein a priori gültiges Prinzip formuliert H. Spencer bereits in den 1860er Jahren den zyklischen Verlauf von Populationsgrößen, die unter dem Einfluss antagonistischer Kräfte stehen. Eine *rhythmische Bewegung* (›rhythmical movement‹) stelle sich im Wechsel der Populationsgröße von Pflanzen und Tieren ein, weil hier die dynamischen Faktoren der Fertilität und Mortalität in entgegengesetzte Richtung wirksam seien: Die Vermehrung der Individuen einer Population über den Gleichgewichtszustand hinaus (›over-peopling of the habitat‹) würde über antagonistische Kräfte, wie die Konkurrenz (›competition for places [...] or for food‹) oder den Einfluss von Parasiten und Feinden, zu einer ausgleichenden Verminderung der Population führen (›until there is reached the limit at which the mortality equals the reproduction«).¹⁶⁹ Wenn der Einfluss der begrenzenden Kräfte aber über den Gleichgewichtszustand hinauschießt, würde das Habitat zunächst unterbevölkert (›underpeopled‹), die überschüssige Räuberpopulation zusammenbrechen (›its unduly numerous enemies decimated by starvation‹) und anschließend der Verlust der begrenzenden Kräfte zu einer erneuten Vermehrung der Beutepopulation führen. Die Ursache dieser Zyklen beschreibt Spencer als kompensierende Anpassungen der Vermehrung an die Mortalität (›permanent compensating adjustments of multiplication to mortality among species in general«).¹⁷⁰

Empirische Untersuchungen von zyklischen Veränderungen in der Größe einer Population werden

seit dem Ende des 19. Jahrhunderts bei verschiedenen Arten durchgeführt. Unabhängig voneinander beschreiben L.O. Howard in den USA und P. Marchal in Frankreich solche Populationszyklen bei parasitischen Insekten und ihren Wirten.¹⁷¹ *Lebenswellen* nennt der russische Biologe S.S. Četverikov 1905 diese rhythmischen Schwankungen in der Größe einer Population unter natürlichen Bedingungen.¹⁷² Der Entomologe W.R. Thompson sieht in den frühen 1920er Jahren in diesem Phänomen eine Regelmäßigkeit, die in einem mathematischen Modell repräsentiert werden kann, und er entwickelt einfache algebraische Gleichungen zur mathematischen Beschreibung dieses *zyklischen Parasitismus* (*«parasitisme cyclique»*).¹⁷³ Die Analysen Thompsons werden aber nur sehr zögerlich aufgenommen, weil viele Biologen zur damaligen Zeit die mathematische Darstellung von Populationsphänomenen zumindest als verführt ansehen, insofern viele der kritischen Größen, z.B. die natürlichen Reproduktionsraten, nicht bekannt waren.¹⁷⁴

Mit anderen Verfahren der mathematischen Darstellung, nämlich solchen, die ursprünglich zur Beschreibung chemischer Reaktionen entwickelt wurden, nähert sich A. Lotka dem Phänomen der zyklischen Schwankung von Populationen interagierender Organismen.¹⁷⁵ Er modelliert die Populationsgrößen in Form von gekoppelten Differenzialgleichungen und verwendet, anders als Thompson, nicht die Generationsfolge als (diskrete) Zeiteinheit, sondern einen kontinuierlichen Zeitmaßstab. In seinem bekannten Buch von 1925 illustriert Lotka den zyklischen Verlauf der Populationsgrößen in zahlreichen Grafiken und formuliert präzise und allgemein die Bedingungen, unter denen eine kontinuierliche Oszillation vorliegt und unter welchen diese gestört wird (↑Gleichgewicht: Abb. 201).¹⁷⁶ Die große Allgemeinheit der mathematischen Modelle Lotkas macht ihre empirische Anwendung in den Augen vieler zeitgenössischer Biologen auf der anderen Seite aber schwierig.¹⁷⁷ Unabhängig von Lotka beginnt auch V. Volterra 1925 mit der mathematischen Analyse des Wachstums von Populationen von interagierenden Organismen.¹⁷⁸

Frühe Versuche zur empirischen Überprüfung der mathematischen Modelle beziehen sich auf die Populationszyklen von Schneeschuhhasen und Luchsen im Norden Kanadas (↑Gleichgewicht: Abb. 203) und auf die Interaktion von Einzellern, die Gause in Laborversuchen beobachtet (↑Konkurrenz: Abb. 241; ↑Räuber: Abb. 425).

Stoffkreislauf im Organismus (Blutkreislauf)

Das auffallendste Kreislaufphänomen in der Physiologie der Wirbeltiere besteht im Kreisen des Blutes durch die Adern des Körpers. Dieses Phänomen wird nach spekulativen Ansätzen im 16. Jahrhundert endgültig von W. Harvey 1628 nachgewiesen.¹⁷⁹ Die lateinische Bezeichnung für dieses Phänomen (*«circulatio»*) erscheint bereits im 16. Jahrhundert; das deutsche Wort »Stoffkreislauf« in diesem Zusammenhang wird aber erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts verwendet.¹⁸⁰

Die organischen Stoffkreisläufe in einem Organismus werden in der Neuzeit im Hinblick auf die Versorgung aller Körperteile mit Nährstoffen und die Entsorgung von Abfallstoffen gedeutet. Bei einigen Organismen werden diese Funktionen offensichtlich nicht von einem Kreislauf, sondern von einer linearen Transportkette erfüllt. Bei den höheren Pflanzen z.B. erfolgt der Strom von Nähr- und Botenstoffen sowie von Wasser in Phloem und Xylem in linearer Richtung vom Boden über die Wurzeln und den Spross zu den Blättern (eine zu den Tieren analoge Stoffzirkulation bei Pflanzen wird im 18. und 19. Jahrhundert allerdings intensiv diskutiert¹⁸¹).

Nach der Lehre des Aristoteles' erfolgt die Ernährung der inneren Organe (und auch ihre ursprüngliche Erzeugung) durch das Blut. Das Blut wird aus der Nahrung gebildet und in Magen, Leber und Milz aufbereitet. Von der Leber und Milz gelangt es über das Herz und die Blutgefäße zu den Organen, die so mit Nährstoffen versorgt werden. Die Blutbewegung stellt sich Aristoteles nicht (allein) durch das Herz angetrieben vor – das Herz wird zwar als periodisch sich zusammenziehend, aber doch nicht als Pumpe beschrieben –, sondern sie erfolgt v.a. aufgrund einer bewegenden Kraft, die sich im Blut selbst befindet. Weil die Nährstoffe in den Endorganen vollständig verbraucht werden, gibt es in Aristoteles' Vorstellung keinen Rückfluss des Blutes zum Herzen. Das »Kreislaufsystem« bei Aristoteles ist also ein Einwegsystem: Das Blut fließt vom Herzen zu den Körperteilen, die mittels des Blutes ernährt werden. Aristoteles veranschaulicht den Mechanismus durch den Vergleich mit einer Bewässerungsanlage, in der das Wasser mit den Nährstoffen von einer Quelle über Gräben zu den Pflanzen geleitet wird, ohne zur Quelle zurückzufließen.¹⁸²

Der römische Arzt Galen stellt sich zumindest die Bewegung der Nährstoffe (wenn auch nicht des Blutes) je nach vorhandenem Bedarf als eine Hin- und Herbewegung ausgehend von der Leber vor. Von der ihm oft zugeschriebenen Blutbewegung analog den Bewegungen des Wassers bei Ebbe und Flut distanziert sich Galen allerdings ausdrücklich.¹⁸³ Es be-

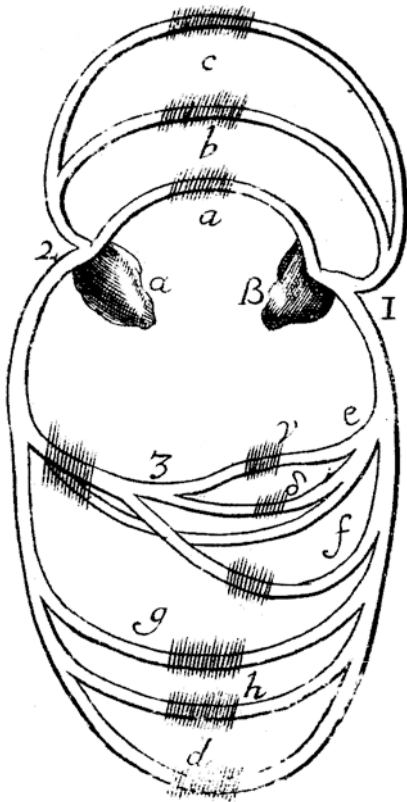


Abb. 249. Schema des großen Blutkreislaufs mit Darstellung der Kapillargefäße (»vasa capillaria«), die 1661 von M. Malpighi erstmals beschrieben werden, als vertikal schraffierte Bereiche. Legende: a rechter, β linker Herzventrikel, 1 Arterie, 2 Vene, 3 Pfortader, a, b, c, d, etc. Gefäße zur Versorgung der Körperorgane (nach Bartholin, C. (1707). *De circulatione sanguinis disputatio*: 9; aus Jahn, I. (Hg.) (1982/98). *Geschichte der Biologie*: 200).

steht für ihn eine Verbindung zwischen linker und rechter Hauptkammer des Herzens, durch die das Blut strömt.

Ohne größere Wirkung bleibt die von dem arabischen Arzt Ibn An-Nafis im 13. Jahrhundert behauptete, aber nicht anatomisch oder experimentell begründete Existenz eines kleinen Kreislaufs des Blutes zwischen Herz und Lunge. Erst nach der Übersetzung ins Lateinische im Jahr 1547 ruft der Text ein gewisses Echo hervor.¹⁸⁴ Die falsche Sicht Galens erhält ihren Status als offizielle Lehrmeinung bis in die Renaissance. A. Vesal kann in seinen anatomischen Studien zwar die von Galen postulierten Poren in der Herzwand nicht finden, er weicht aber trotzdem erst in der zweiten Auflage seines Hauptwerks (1555) von der Lehrmeinung ab.¹⁸⁵

Mehrere Hindernisse stehen der Durchsetzung der Lehre des Blutkreislaufs im Wege: zunächst die aristotelische Ansicht, der zufolge nur himmlische Körper sich auf einer Kreisbahn bewegen, die irdischen dagegen natürlicherweise Anfang und Ende aufweisen; außerdem die Galensche Vorstellung einer hierarchischen Stufung der physiologischen Funktionen (den drei Seelenteilen gemäß, die bereits Aristoteles unterscheidet; ↑Funktion); schließlich die empirische Schwierigkeit des Nachweises der Kapillargefäße, die für die Annahme der Kreisbewegung vorausgesetzt werden müssen.

Größere Aufmerksamkeit und eigenständige empirische Untersuchungen zur Blutbewegung erfolgen daher erst seit der Mitte des 16. Jahrhunderts. Als Ergebnis solcher Studien beschreibt M. Serveto 1553 den kleinen Blutkreislauf von der rechten in die linke Herzkammer durch die Lungen. Nach Serveto erfolgt in der Lunge eine Mischung des Blutes mit der eingeatmeten Luft, die das Blut zu einem belebenden Prinzip macht.¹⁸⁶ Ausgehend von den Beobachtungen Vesals zum Zusammenhang zwischen Herzaktivität und Lungenvolumen postuliert zumindest ansatzweise auch M.R. Colombo 1559 das Vorhandensein eines kleinen Blutkreislaufs; sich gegen die galenische Tradition wendend, bestreitet Colombo auch das Vorhandensein von Poren in der Herzscheidewand.¹⁸⁷ Colombos Schüler A. Cesalpino übernimmt ebenfalls 1571 die Theorie des kleinen Blutkreislaufs und prägt dafür den Begriff des *Kreislaufs* (»circulatio«).¹⁸⁸

Aber erst W. Harvey verbindet verschiedene empirische Befunde miteinander und kann die Theorie des Blutkreislaufs experimentell bestätigen. Wesentlich für seine These des Kreisens des Blutes im Körper sind Harveys Einsicht in die Wirksamkeit des Herzens als Blutpumpe und quantitative Untersuchungen zur bewegten Blutmenge: Die vom Herzen in einer bestimmten Zeiteinheit gepumpte Menge Blut kann nach Harveys Überlegungen unmöglich allein aus der aufgenommenen Nahrung erzeugt worden sein, sondern muss aus anderen Teilen des Körpers zum Herzen gelangt sein. Die quantitativen Betrachtungen Harveys werden häufig als Beginn der quantifizierenden Biologie überhaupt gewertet – tatsächlich stellen sie aber doch eher Gedankenexperimente dar, die nicht für die Auffindung der Ergebnisse ausschlaggebend waren, sondern nur die qualitativen Argumente im Nachhinein bestätigen sollten.¹⁸⁹ Harvey baut außerdem auf der Beobachtung seines Lehrers in Padua, Fabricio Aquapendente, auf, dass die Klappen in den Venen den Fluss des Blutes in nur einer Richtung ermöglichen.¹⁹⁰ Experimentell belegt Harvey dies durch das Abbinden der Venen und deren

Anschwellung unterhalb der Stelle des Abbindens. Nach Harveys Theorie kreist das Blut im Körper auf einer 8-förmigen Bahn mit dem Herzen im Knoten der 8: Angetrieben von den Kontraktionen des Herzens fließt das Blut von der rechten Herzkammer zur Lunge und von dort zur linken Kammer und kehrt dann nach seinem Weg durch den Körper zur rechten Kammer zurück.¹⁹¹

Nach seiner Entdeckung des Blutkreislaufs bemüht sich Harvey auch in anderen Bereichen auf der Erde Kreisläufe zu finden. So verweist er auf Aristoteles' Beschreibung des Kreislaufs des Wassers auf der Erde.¹⁹² Und er schließt sich gleichfalls der aristotelischen Beschreibung der über Fortpflanzung verbundenen zeitlichen Folge der Individuen einer Art als Kreislauf an, durch die aus den sterblichen Individuen eine »unsterbliche Art« erzeugt werde.¹⁹³

Harvey versteht die *circulatio* des Blutes nicht allein im räumlichen Sinne, in dem sie heute selbstverständlich ist: dass eine Bluteinheit eine räumliche Strecke durchwandert und am Ende wieder an ihrem Ausgangspunkt ankommt. Neben diesem räumlichen Kreislauf vollzieht das Blut in der Darstellung Harveys auch einen Kreislauf in seiner Zustandsänderung: Es wird vom Herzen, dem »Anfang des Lebens« mit Nährstoffen und Wärme versorgt, diese verliert es während seiner Passage durch den Körper bis es wieder zum Herzen gelangt und von diesem erneuert Verjüngung und Perfektion erlangt.¹⁹⁴

Harvey bezeichnet das Herz zwar als »Prinzip des Lebens« und Sonne der »kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmi«)¹⁹⁵; er schreibt, das ganze Lebewesen (»totum animal«) sei das Werk (»opus«) des Herzens¹⁹⁶ und dieses regiere wie ein Fürst im Staat überall im Körper (»ubique gubernans«)¹⁹⁷ (↑Regulation). Trotzdem deutet das Bild des Kreislaufs, das durch Harvey für die Beschreibung der Blutbewegung etabliert wird, gerade auf eine Enthierarchisierung der körperlichen Organisation: An die Stelle einer zentralen Regulationsinstanz tritt in einem Kreislauf gerade die wechselseitige Abhängigkeit der beteiligten Prozesse und Körper. In einem zeitgleich zur Entdeckung des Blutkreislaufs verfassten Manuskript beschreibt Harvey dann auch die Bewegung der Tiere nicht als Ergebnis einer zentralen Steuerung durch eine Seele oder das Gehirn, sondern als Interaktion vieler körperlicher Komponenten.¹⁹⁸ Die gute Herrschaft des Herzens zeigt sich nach Harvey gerade darin, dass die Bewegungen der Körperteile keines ständigen Eingriffs bedürfen.

Die endgültige Bestätigung des Blutkreislaufs erfolgt durch den anatomischen Nachweis der Kapillaren 1661 durch M. Malpighi¹⁹⁹ – nachdem deren

Existenz bereits im 13. Jahrhundert durch Ibn al-Quff²⁰⁰ und später durch Harvey theoretisch postuliert wurde.

Trotz der allgemeinen Anerkennung gibt es bis in die 1920er Jahre abweichende Meinungen, die das Vorhandensein eines Blutkreislaufs grundsätzlich leugnen.²⁰¹ Als Problem könnte die Frage gelten, ob es ein als individueller Körper bestehendes Zirkulat im Blutkreislauf tatsächlich gibt. Empirische Untersuchungen zur Blutbewegung in den Kapillaren, nach der sich die Blutkörperchen in den Kapillaren mit der erheblichen Geschwindigkeit von ca. 1 mm in der Sekunde bewegen (damit aber noch um ein Vielfaches langsamer als in den Arterien und Venen)²⁰², lassen allerdings keinen Zweifel daran, dass individuelle Blutkörperchen tatsächlich im Körper kreisen.

Ein Kreislauf von Stoffen besteht nicht allein im Körper von Wirbeltieren, bereits in vielen Zellen kann ein Stoffkreislauf festgestellt werden. M. Schultz bezeichnet die kreisförmige Säftebewegung innerhalb von Pflanzenzellen 1828 als **Zyklose** (»Cyclose«).²⁰³ Später wird diese innerzelluläre Strömung auch bei Einzellern wie Wimpertierchen anhand der Bewegung der Nahrungsvakuolen beschrieben. Schultz grenzt die Zyklose als »peripherische Zirkulation des Lebenssaftes« in Pflanzenzellen von der Blutbewegung bei höheren Tieren ab. Der Terminus könnte aber auch in einem allgemeinen Sinn für jeden Prozess des zyklischen Transports von Stoffen innerhalb eines Organismus, der der Verteilung von Nahrungsstoffen oder der Entfernung von Abfallstoffen im Körper dient, verwendet werden.

Biogeochemischer Kreislauf (ökologischer Stoffkreislauf)

Den Ausdruck **biogeochemisch** führt der russische Biologe V.I. Vernadskij 1923 zur Bezeichnung von Aspekten des globalen Stoffflusses zwischen Lebewesen und anorganischen Depots ein.²⁰⁴ Das Konzept steht damit in Verbindung zum Begriff der ↑Biosphäre als einer bio-geologischen Einheit. Das Wort »Biogeochemie« ist eine Erweiterung des älteren *Geochemie*.²⁰⁵ Zur Analyse der biogeochemischen Stoffflüsse betreibt Vernadskij ein »biogeochemisches Labor« (»Biogeochemical Laboratory«).²⁰⁶ Erst in den 1970er Jahren verbreitet sich der Terminus allgemein und wird zu einem zentralen ökologischen Konzept zur Beschreibung der Verhältnisse auf globaler Ebene.²⁰⁷ Es wird aber auch auf einzelne begrenzte Ökosysteme bezogen.²⁰⁸

Der allgemeine Terminus **Stoffkreislauf** (»circulation of matter« im Englischen²⁰⁹, »circulation ma-

»Die Körper der Lebewesen werden alle wieder zu Staub. Sie schwinden dahin und werden zu Erde. Daraus entstehen wiederum die Pflanzen und aus den Pflanzen Lebewesen [...]. Wenn man auch dies betrachtet, findet man, daß es wie ein Rad ist, das sich dreht. Wenn man über die Verhältnisse bei den Menschen nachdenkt, bemerkt man, daß sich auch hier alles in einem Kreislauf bewegt. Der Mensch wird durch einen Samentropfen zur Existenz gebracht. Dann tritt er ins Leben, wächst auf, wird vollendet und kommt so weit, daß aus ihm (wieder) der Samentropfen hervorgeht.«

Tab. 149. Beschreibung des ökologischen und des entwicklungsbiologischen Kreislaufs in der arabischen Philosophie des 10. Jahrhunderts (aus Lautere Brüder (10. Jh.). *Rasā'il* (»Sendschreiben«). Zit. nach: Diwald, S. (1975). *Arabische Philosophie und Wissenschaft in der Enzyklopädie Kitāb Ihwān as-safā' (III). Die Lehre von Seele und Intellekt: 151* (Abh. 3, B 223).

térielle« im Französischen²¹⁰) erscheint als regelmäßig verwendeter Ausdruck erst im 20. Jahrhundert. Bereits Mitte des 17. Jahrhunderts sieht R. Whitlock aber ausdrücklich das Gras und die Kühe oder Schafe in einen gemeinsamen Stoffkreislauf (»Circulation of matter«) einbezogen (als Teil von »Natures perpetual Motion of Generation and Corruption«).²¹¹ Mitte des 19. Jahrhunderts wird der deutsche Ausdruck auf den Blutkreislauf in einem Lebewesen bezogen (s.o.).²¹² Bei C.H. Schultz-Schultzenstein wird das Konzept 1855 zu einem Grundprinzip des Lebens: »das ganze Leben nur ein Stoffkreislauf«.²¹³ Seit den 1880er Jahren etabliert sich der Ausdruck v.a. in Bezug auf den Kreislauf von Stoffen innerhalb eines Ökosystems.²¹⁴ Bei W. Wundt heißt es 1889: »Indem der Lebensproceß des Thieres und der Pflanze die Stoffe wieder erzeugt, welche die letztere bei ihrer organisirenden Function verwendet, und indem bei dieser der zur Unterhaltung der Verbrennungsvorgänge im Pflanzen- und Thierleib dienende Sauerstoff frei wird, ist im allgemeinen die Möglichkeit geboten, dass ohne Aenderung der äußeren Lebensbedingungen die Organismen einen Stoffkreislauf unterhalten, welcher die einem jeden lebenden Wesen erforderlichen Stoffe immer wieder neu schafft«.²¹⁵

Besonders im limnologischen Zusammenhang ist seit den 1870er Jahren die Vorstellung eines Kreislaufs von Stoffen etabliert. Ohne eigene Untersuchungen dazu durchzuführen spricht A. Weismann 1876 von dem »Gesetz vom Kreislauf der organischen Substanz«, das er als ein »allgemeines Gesetz« »aus der Thiergesellschaft eines Sees herauslesen« zu können meint.²¹⁶ Das Zirkulat in diesem Kreislauf bezeichnet Weismann als »organische Substanz«,

diese werde als »todte, organische Substanz« in den See geschwemmt, diene dann dem Aufbau der Tierkörper und werde nach deren »Verwesung« wieder dem See zugeführt.²¹⁷ Die Pioniere der Limnologie A. Forel und O. Zacharias nehmen die theoretische Anregung durch dieses Konzept auf und füllen es mit empirischen Studien (Forel 1888: »le cycle de la circulation de la matière organique, entre la nature morte et la nature vivante«²¹⁸). Ausführlich schildert F.A. Forel 1901 den »Kreislauf der organischen Materie«: »Die vegetabilische Substanz bildet den Grundstock der animalischen Nahrung jeder Art. Die Wandlungen und Wanderungen, die eine Pflanze, eine Alge zum Beispiel durchmacht, sind mannigfaltig. Eine Diatomee wird durch eine Rotatore gefressen, diese durch eine Clodocere, diese durch einen insektivoren Fisch, dieser durch einen Raubfisch, der endlich einem Fischotter oder dem Fischer zum Opfer fällt. Die Kleinen und Schwachen werden von den Großen und Starken verspeist und diese werden schließlich selbst ein Raub der Aller kleinsten, der Fäulnisbakterien. Nach der Inkarnation im Tiere wird die organische Substanz entweder organisiert oder in gelöstem Zustande abgeschieden. Wie der Prozeß auch verlaufen mag, das Schlußresultat ist immer dasselbe. Die organische Substanz kehrt immer wieder in die große Vorratskammer, den See, zurück, sei es in Form von tierischen Sekretionen, wie Kohlensäure, Harnstoff und anderen Produkten der tierischen Verbrennungsvorgänge, oder nach dem Tode der Organismen als Produkte ihrer Verwesung«.²¹⁹ Mit A. Thienemanns Untersuchung zum »Stoffkreislauf im See« (1926) und seiner grafischen Darstellung dieses Kreislaufs (↑Ernährung: Abb. 118) etabliert sich der Ausdruck endgültig als ökologischer Terminus.²²⁰

Wasserkreislauf

Der am längsten bekannte Typ eines ökologischen Stoffkreislaufs ist der Wasserkreislauf. Älter als der Ausdruck in seiner Kompositumform ist die Simplexform, die sich im Deutschen bereits Mitte des 18. Jahrhunderts findet (von Windheim 1754: »Kreislauf des Wassers«²²¹), im Englischen aber erst gut einhundert Jahre später (Young 1874: »cycle of water«²²²). Das Kompositum »Wasserkreislauf« erscheint im Deutschen Mitte des 19. Jahrhunderts (Graul 1844: »der riesige Erdkörper [...] mit seinem ewigen Wasserkreislauf«²²³), im Englischen erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts (von Richthofen 1904: »water-cycle«²²⁴).

Die Vorstellung, dass es einen Kreislauf des Wassers auf der Erde gibt, ist sehr alt. Schon Hesiod und die vorsokratischen griechischen Naturphilosophen

haben sie; sie erscheint außerdem in den hippokratischen Schriften²²⁵, und Aristoteles beschreibt sie ausführlich: »Die Erde ruht, aber das Feuchte auf ihr verdunstet unter der Einwirkung der Sonnenstrahlen und der sonstigen von oben kommenden Wärme und steigt nach oben. Aber wenn die Wärme, die es emporsteigen ließ, es verläßt, teils sich zum oberen Ort hin zerstreut, teils auch verlöschend, weil sie so hoch in der Luft über der Erde hinaufgeführt wurde, dann kühlt der Wasserdampf ab, kondensiert – eine Folge des Wärmeverlusts wie der hohen Region – und wird aus Luft zu Wasser; danach strebt er wieder der Erde zu. [...] So kommt es zu diesem Kreis, der die Kreisbahn der Sonne nachahmt; denn wie die Sonne sich nach dieser oder jener Seite (der Ekliptik) bewegt, so steigt und fällt im Kreise das Feuchte. Wir müssen uns dies vorstellen wie einen Fluß, der, der Luft und dem Wasser gleichermaßen zugehörig, abwechselnd steigt und fällt. Ist die Sonne nahe, so steigt der Wasserdampf stromgleich auf; entfernt sie sich, so strömt der Regen nieder.«²²⁶ Der irdische Wasserkreislauf imitiert damit nicht nur den Kreislauf der Gestirne, sondern ist auch durch ihn erzeugt. In der Weltanschauung Aristoteles' bedeutet die Feststellung eines Kreislaufs auf der Erde eine Annäherung des irdischen Geschehens an die perfekten und ewigen Prozesse, die die himmlischen Regionen kennzeichnen.

Bei Aristoteles und allgemein in der Antike wird der Kreislauf des Wassers nicht allein als ein Bewegungsprozess, sondern darüber hinaus als ein zyklischer Transformationsprozess verstanden, bei dem Wasser in Luft und dann Luft wieder in Wasser verwandelt wird. Einen kreisförmigen Transport des Wassers ohne die Annahme seiner Formveränderung findet sich in solchen Theorien, in denen davon ausgegangen wird, dass das Wasser so wie es auf der Erdoberfläche zu den Meeren fließt, unterirdisch von den Meeren zurück zu den Quellen in den Gebirgen gelangt. Eine solche Theorie wird in der Antike von Plinius mit der Annahme eines unterirdischen Systems von Adern (»vena«)²²⁷ und in der Renaissance von Leonardo da Vinci vertreten. Bei Leonardo heißt es: »Das Wasser strömt von den Flüssen in das Meer und von dem Meer in die Flüsse und beschreibt dabei stets denselben Kreislauf.«²²⁸ Die Einsicht, dass die Quellen und Flüsse allein aus dem in der Luft kondensierten Niederschlagswasser gespeist werden, verbreitet sich erst im Laufe des 16. Jahrhunderts durch die Überlegungen U. Zwinglis (1530), dem zufolge der Wechsel von Verdunstung und Kondensation als Symbol für einen göttlichen Kreis gelten kann, S. du Bartas' (1578), der auf die

»Les végétaux puisent dans l'air qui les environne, dans l'eau et en général, dans le règne minéral, les matériaux nécessaires à leur organisation.

Les animaux se nourrissent ou de végétaux ou d'autres animaux qui ont été eux-mêmes nourris de végétaux, en sorte que les matières qui les forment sont toujours, en dernier résultat, tirées de l'air et du règne minéral.

Enfin la fermentation, la putréfaction et la combustion rendent perpétuellement à l'air de l'atmosphère et au règne minéral les principes que les végétaux et les animaux en ont empruntés.

Par quels procédés la nature opère-t-elle cette merveilleuse circulation entre les deux règnes?«

Tab. 150. Beschreibung eines ökologischen Kreislaufs durch A.L. de Lavoisier um 1789 (aus Boulaine, J. (1985). *Quelques stades primitifs de la science du sol. Science du sol 1, 1-10: 9*).

Bedeutung der Sonne bei der Verdunstung hinweist, und B. Palissys (1580), der die Speisung der Flüsse und Seen allein aus Niederschlagswasser behauptet.²²⁹ Nicht eindeutig sind diese Autoren allerdings in Bezug auf die Natur des umlaufenden Stoffes (des so genannten »Zirkulats«). Es ist nicht klar, ob es sich dabei um eine einheitliche Substanz handelt oder ob die Verdunstung und Kondensation des Wassers eine Wesensveränderung bedeutet. Erst mit der Einsicht in die chemische Natur des Wassers seit A.L. de Lavoisier (s.u.) können Verdunstung und Kondensation des Wassers als Modifikationen des Zustandes gedeutet werden, die die stoffliche Natur des Wassers nicht verändern. Der Wasserkreislauf, bestehend aus dem auf der Erde erfolgenden Transport des flüssigen Wassers zum Meer (geologischer Teilkreislauf) und dem nach der Verdunstung in der Luft zurück zum Land erfolgenden Transport (meteorologischer Teilkreislauf), erscheint dann als ein Umlauf einer unveränderten Verbindung – der Wassermoleküle –, die allein ihren Aggregatzustand ändern. In diesem Sinne handelt es sich bei dem Wasserkreislauf im Wesentlichen um einen Bewegungskreislauf, der dem Blutkreislauf und dem zyklischen Weg der Planeten um die Sonne analog ist.

Wird der Wasserkreislauf aber von den rekursiven Prozessen aus beurteilt, dann bildet er auch einen Wirkungs- oder Bedingungskreislauf, also ein Gefüge von Prozessen (im Wesentlichen *Kondensation*, *Präzipitation* und *Evaporation*), die wechselseitig voneinander abhängen.²³⁰ Aufgrund ihrer gegenseitigen Abhängigkeit – der Prozess der Kondensation wirkt vermittelt über Präzipitation und Evaporation auf sich selbst zurück und erhält sich damit selbst aufrecht – kann den einzelnen Gliedern dieses Kreis-

laufs eine $\uparrow$ Funktion zugeschrieben oder sie können wechselseitig als Mittel und Zweck für einander beurteilt werden; sie könnten damit als *Organe* des Gesamtprozesses verstanden werden. Die Funktion der Wolken wäre es also, das Land zu bewässern²³¹: »Die Luft wird ein Organ für die Erzeugung des Regens«, schreibt C.G. Lichtenberg 1790.²³² Von den funktional bestimmten Elementen eines Organismus sind die Glieder eines Wasserkreislaufs allerdings dadurch unterschieden, dass sie nicht in Relation zu den anderen Gliedern *bestimmt* werden. Die Identifikation eines Teilprozesses ist unabhängig vom Gesamtprozess möglich. Der Regen auf die Erde muss nicht als Teil eines Kreislaufs verstanden, sondern kann analog zu anderen physikalisch isolierten Phänomenen gesehen werden, z.B. analog zur Bestrahlung der Erde durch die Sonne. Dass die Wirkung des Regens den (zukünftigen) Regen selbst erst ermöglicht, weil er die zur Verdunstung nötigen Wasservorräte auf der Erde auffüllt, muss nicht mitbedacht sein, um ihn als Regen zu identifizieren. Dass die organische Perspektive auf den Regen nicht gewählt wird, hat seinen Grund also darin, dass er auch dann als Regen bestimmt würde, wenn er nicht Teil eines Kreislaufs wäre, wenn er also wie das Sonnenlicht von außerirdischen Quellen auf die Erde kommen würde. Kurz: Regen ist im Gegensatz zu den Organen eines Organismus durch seine immanenten Eigenschaften als isolierter Prozesstyp, nicht als funktionales Element in einem Prozessgefüge identifiziert. Trotz seiner Einbindung in ein System von Wechselabhängigkei-

ten wird der Regen nicht – anders als Organe wie das Herz – ausgehend von seinem Effekt auf andere Systemteile bestimmt. Die kausale *Wechselwirkung* und *Wechselabhängigkeit* findet ihren Ausdruck nicht in einer epistemischen *Wechselbestimmung* ($\uparrow$ Wechselseitigkeit). Trotz einer sachlichen Parallele zwischen Wasserkreislauf und Organismus liegt also doch keine parallele Beschreibung vor. In der funktionsfreien Beschreibung des Regens geht aber eine Einsicht verloren, die in der funktionalen Beschreibung des Herzens gerade aufbewahrt ist: dass er nämlich Element eines Gefüges von kausalen Abhängigkeiten ist. Die isolierte Identifikation des Regens ähnelt also der isolierten Betrachtung des Herzens als eines pochenden Körperteils. Der Grund für diese isolierte Betrachtung der Elemente des Wasserkreislaufs liegt offenbar in der globalen Dimension und Unübersichtlichkeit des Kreislaufs. Anders als im Organismus erscheinen die Elemente des Wasserkreislaufs nicht in einer morphologischen Einheit zusammengebunden, sondern zunächst als isolierte Phänomene: als Regen, See und Wolken. Wegen ihrer isolierten Erscheinung werden sie auch isoliert identifiziert, gleichsam rein physikalisch, und nicht funktional als Systemkomponenten.²³³

Die Verkörperung eines Organismus in einem durch organismuseigene Prozesse hervorgebrachten Leib hat auch Konsequenzen für die Prinzipien seiner Organisation und die Erklärung seiner Struktur: Die Prozesse der geochemischen Kreisläufen sind zwar auch voneinander abhängig; sie sind aber doch als

einfache physikalische Vorgänge beschreibbar, die auch außerhalb dieser Kreisläufe vorkommen und durch elementare physikalische Gesetze bestimmt sind.²³⁴ Der Körper eines Organismus kann im Gegensatz dazu als ein zu den physikalischen Prinzipien hinzukommender Bedingungsfaktor (»constraint«) interpretiert werden, der die Eigengesetzlichkeit und Autonomie des Organismus begründet ($\uparrow$ Ganzheit): »biological organisms realize a specific kind of causal regime [...], i.e., a distinct level of causation, operating in addition to physical laws, generated by the action of material structures acting as constraints« (Mossio & Moreno 2010).²³⁵

Organismen und geochemische Kreisläufe wie der Wasserkreislauf kommen also darin überein, Kreisläufe von wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen zu sein. Unterschieden sind sie aber im Vorliegen eines Körpers im Falle der Organismen und

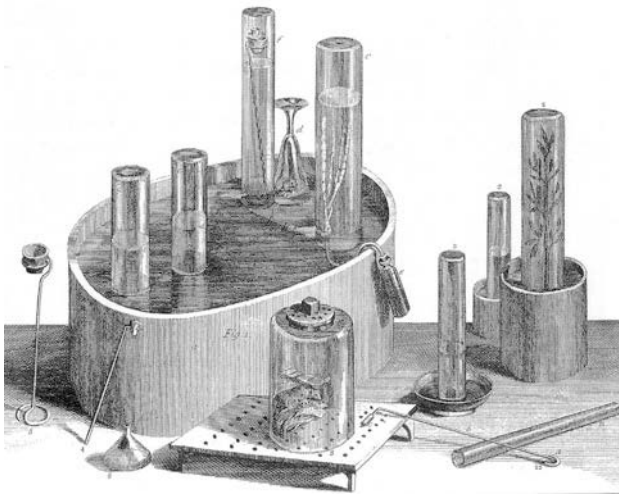


Abb. 250. Glasgefäße und Lebewesen, mit denen Priestley seine Untersuchungen zum Gaswechsel von Pflanzen und Tieren durchführt (aus Priestley, J. (1775). *Experiments and Observations on Different Kinds of Air*, vol. 1: Frontispiz).

dem Fehlen eines solchen im Falle der geochemischen Kreisläufe. Das Vorhandensein von physisch kohärenten, meist scharf begrenzten Körpern bedingt auch die unmittelbare Greifbarkeit und Überschaubarkeit der meisten Organismen. Diese steht im Kontrast zur nicht unmittelbar zu gewinnende Einsicht in die Schließung der geochemischen Kreisläufe (und Ökosysteme), z.B. der Integration des Regens in einen Kreislauf der wechselseitigen Abhängigkeit von Prozessen.

Die Organisation der interdependenten Prozesse in einem morphologisch scharf begrenzten Körper ermöglicht ihre enge Kopplung aneinander. Die lokale Verortung des Systems in einem Körper führt außerdem zur Möglichkeit des Nebeneinanderbestehens vieler solcher Körper, die im Gegensatz zur globalen Dimension der jeweils nur einmal bestehenden geochemischen Kreisläufe (und dem globalen Ökosystem der Biosphäre) steht. Dieses Nebeneinanderbestehen mehrerer Körper biologischer Organismen, verbunden mit der Fähigkeit dieser Körper, sich zu vermehren (und dabei zu variieren), ist schließlich der Grund dafür, warum die Körper der Organismen (anders als die geochemischen Kreisläufe) zu effizienten Einheiten der Selektion geworden sind, so dass es im Prozess der Evolution zu einer sukzessiven Steigerung der Integration und Komplexität der interdependenten Prozesse in ihren Körpern kommen konnte. In ihrer kausalen Grundstruktur der Interdependenz von Prozesstypen ähneln aber die anorganischen Kreislaufsysteme wie der Wasserkreislauf den biologischen Organismen.

Globale Stoffkreisläufe

Ähnliches wie zum Wasserkreislauf lässt sich zu den anderen Stoffkreisläufen auf der Erde sagen. Die ideengeschichtlichen Ursprünge ihrer Konzipierung liegen in der Antike.²³⁶ So beschreibt beispielsweise Lukrez den Wechsel der Atome in den Dingen als einen beständigen Austausch von Stoffen, bei dem das Wachstum des Einen auf dem Niedergang des Anderen beruht (»alid ex alio reficit natura«²³⁷; »nec cessare haec inter se mutare«²³⁸). Die ersten experimentellen Nachweise der Einbindung von Pflanzen in die geochemischen Stoffflüsse ihrer Umwelt erfolgen in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts. Besonders bekannt ist J.B. van Helmonts Versuch mit einem Weidenstock in einem Blumentopf, dessen Gewicht er über Jahre bestimmt. Weil er keine Erde, sondern nur Wasser in den Topf gibt, schließt van Helmont, dass die Gewichtszunahme der Weide allein durch die Aufnahme des Wassers erfolgt sein muss.²³⁹ Später in diesem Jahrhundert beobachtet T. Brotherton ein

vermindertes Wachstum bei beschnittenen Bäumen; R. Hooke schließt daraus, dass die Pflanzen zumindest einige der Stoffe, aus denen sie ihren Körper aufbauen, aus der Luft entnehmen.²⁴⁰ Diese Ansicht setzt sich bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts allmählich durch.²⁴¹ Das Modell des Stoffkreislaufs fungiert dabei zunehmend als ein vereinheitlichendes, ordnendes Konzept, das verschiedene Naturprozesse auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen vermag.

Ausdrücklich als Kreislauf (»circle«) beschreibt F. Home 1757 die Bewegung von Nährstoffen auf der Erde: Durch die Zersetzung von Pflanzen würden Nährstoffe freigesetzt (»volatized«), die in die Luft gelangten und später wieder herunterwanderten und von neuen Pflanzen aufgenommen würden.²⁴²

Eine andere Kreislauftheorie entwickelt G.L.L. Buffon 1753, und zwar ausgehend von seinem Postulat »organischer Moleküle«, die die elementaren Bausteine eines Lebewesens bilden, nach dessen Tod im Universum zirkulieren, an einen anderen Körper weitergegeben und in diesen integriert werden: »ces molécules passent de corps en corps, & servent également à la vie actuelle & à la continuation de la vie, à la nutrition, à l'accroissement de chaque individu; & après la dissolution du corps, après sa destruction, sa réduction en cendres, ces molécules organiques, sur lesquelles la mort ne peut rien, survivent, circulent dans l'Univers, passent dans d'autres êtres, & y portent la nourriture & la vie«.²⁴³

Auch C. de Bonnet beschreibt den Übergang von Stoffen zwischen anorganischen und organischen Körpern und damit die Integration der Lebewesen in den globalen Stoffhaushalt: »Les formes changent sans cesse; la quantité de la Matière est seule invariable. La même substance passe successivement dans les trois Regnes: le même composé devient tour-à-tour Minéral, Plante, Insecte, Reptile, Poisson, Oiseau, Quadrupede, Homme«.²⁴⁴ Weil der Stoff, aus dem die Organismen einschließlich des Menschen gemacht sind, nach deren Leben wieder in das Reich der Mineralien gelangt, hat auch Bonnet die Vorstellung eines Kreislaufs (»circulation«).²⁴⁵ Daneben spricht er auch von einer *Transformation* oder *Konversion* (»conversion«²⁴⁶) der Stoffe. Einen Kreislauf schreibt er außerdem dem Blut im Körper der Tiere²⁴⁷ und dem Wasser zwischen Erdoberfläche und Atmosphäre zu.²⁴⁸

Am Ende des 18. Jahrhunderts hat sich die Analogie von Organismus und Erde so weit verbreitet, dass von nicht wenigen Philosophen und Naturforschern die Vorstellung eines Stoffkreislaufs auf beide Sphären gleichermaßen angewandt wird. Bei D. Hume heißt es 1779: »[I]f we survey the universe, so far

as it falls under our knowledge, it bears a great resemblance to an animal or organized body, and seems actuated with a like principle of life and motion. A continual circulation of matter in it produces no disorder: a continual waste in every part is incessantly repaired: the closest sympathy is perceived throughout the entire system: and each part or member, in performing its proper offices, operates both to its own preservation and to that of the whole. The world, therefore, I infer, is an animal, and the Deity is the soul of the world, actuating it, and actuated by it.²⁴⁹

Deutlich formuliert auch G. Forster 1781 den Kreislauf der Stoffe zwischen den Naturreichen: »Eben die Materie erscheint immerfort unter einer andern Gestalt. Das Thier, von Pflanzen genährt, die es in seine eigne Substanz verwandelte, stirbt hin, wird aufgelöst, und sein Stoff wird wieder begierig von Pflanzenwurzeln eingesogen; eben dieselben Grundstoffe sind mineralisch im Steine, vegetabilisch in der Pflanze, animalisch im Thiere.«²⁵⁰ Forster bestimmt dieses Verhältnis ausdrücklich als einen »immerwährenden Cirkel«²⁵¹ – ähnlich wie J.F. Blumenbach, der zwei Jahre zuvor in seinem »Handbuch der Naturgeschichte« (1779) die Formulierung »ewiger Cirkel« für dieses Verhältnis verwendet, das er mit folgenden Worten erläutert: dass »die Pflanzen ihre Nahrung aus der Erde ziehn, und nachher Menschen und Thieren, und ein Thier dem andern, zur Nahrung dienen, und da am Ende Menschen und Thiere und Pflanzen wieder zur Erde werden«²⁵².

Analysen auf chemischer Ebene

Genauere Analysen des Stoffkreislaufs zwischen Pflanzen, Tieren und anorganischen Depots auf chemischer Ebene beginnen mit den Untersuchungen J. Priestleys in den frühen 1770er Jahren.²⁵³ Priestley zeigt in seinen bekannten Versuchen, dass eine Pflanze und ein Tier in einem luftdicht verschlossenen Gefäß längere Zeit lebendig existieren können als wenn sie getrennt werden: »I found that a mouse lived perfectly well in that part of the air, in which the sprig of mint had grown, but died the moment it was put into the other part of the same original quantity of air; and which I had kept in the very same exposure, but without any plant growing in it.«²⁵⁴ Er interpretiert diese Ergebnisse in der Weise, dass durch die Atmung (»respiration«) der Tiere die Luft eine Verletzung erfahre, die durch die Pflanze repariert werde (»plants are capable of perfectly restoring air injured by respiration«).²⁵⁵ Der reinigende Einfluss der Pflanzen auf die Luft besteht nach Priestley darin, dass sie ihr über die Blätter einen Stoff (»putrid effluvia«) entziehen, der durch Verwesung und Respiration der

Tiere entstanden ist.²⁵⁶ Die Wirkung der Pflanze auf die Luft besteht nach Priestley also in einer Umkehr des Einflusses der Atmung: »plants [...] reverse the effects of breathing, and tend to keep the atmosphere sweet and wholesome, when it is become noxious, in consequence of animals living and breathing, or dying and putrefying in it«²⁵⁷. B. Franklin kommentiert dies in einem Brief an Priestley mit der Bemerkung, in der Wiederherstellung der Luft durch die Pflanzen liege ein vernünftiges System (»rational system«).²⁵⁸

Die Ergebnisse Priestleys erfahren am Ende des 18. Jahrhunderts eine genauere chemische Interpretation, nachdem A.L. de Lavoisier nachweist, dass die Verbrennung mit dem Verbrauch eines Stoffes (Sauerstoff) und der Erzeugung eines anderen (Kohlendioxid) verbunden ist²⁵⁹ und dieser Prozess chemisch analog zur Atmung der Tiere ist²⁶⁰. In einem Manuskript aus dem Jahr 1789 findet sich bei Lavoisier auch die Formulierung eines *Kreislaufs zwischen den zwei Reichen der Natur* (»circulation entre les deux règnes«) (d.h. zwischen den Mineralien und Lebewesen; vgl. Tab. 150).²⁶¹ J. Ingenhousz und J. Senebier zeigen darauf aufbauend, dass nur grüne Pflanzen im Licht in der Lage sind, die Luft zu reinigen und Sauerstoff (bzw. phlogistonfreie Luft, wie sie genannt wird) zu erzeugen.²⁶² In quantitativ exakten Experimenten gelingt es N.T. de Saussure 1804 schließlich, zu belegen, dass Pflanzen den Kohlenstoff ihrer Körper aus dem Kohlendioxid der Luft gewinnen und dabei Sauerstoff freisetzen.²⁶³ Der Sauerstoff kann dann von den Tieren bei der Atmung aufgenommen und in Kohlendioxid umgewandelt werden, so dass der Kreislauf geschlossen wird.

Naturphilosophische Interpretation

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erfahren die Ergebnisse der empirischen Untersuchungen zum Kreislauf der Stoffe eine Interpretation im Rahmen der Naturphilosophie. G.R. Treviranus unterscheidet im Anschluss an F.W.J. Schelling²⁶⁴ zwischen einzelnen »lebenden Organismen« und ihrem Zusammenwirken in einem »allgemeinen Organismus«.²⁶⁵ Dieser allgemeine Organismus ist für Treviranus in ähnlicher Weise durch wechselseitige Abhängigkeiten seiner Teile, der Mineralien, Pflanzen und Tiere, gekennzeichnet, wie es das Verhältnis der Organe in den »lebenden Organismen« charakterisiert: »Jedes der drey Naturreiche ist [...] Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen, worin das mittlere immer Wirkung des vorhergehenden und zugleich Ursache des folgenden ist. [...] So wie endlich die leblose Natur dem Pflanzenreiche, und dieses dem Thierreiche sei-

ne Nahrung verschafft, so versorgen auch die Thiere wieder die Vegetabilien mit Nahrung, indem sie statt der eingeathmeten atmosphärischen Luft beständig kohlen-saures Gas ausathmen, dessen Basis, die Kohlensäure, zum Unterhalte der Pflanzen dienet«. ²⁶⁶

19. Jh.: Biogeochemie

Der eigentliche Beginn der Biogeochemie wird mit den Arbeiten J. Dumas' aus den frühen 1840er Jahren angesetzt. Angeregt durch die Experimente J.B. Boussingaults beschreibt Dumas den Stoffkreislauf als Weitergabe eines Stoffes aus der Luft an die Pflanzen und von dort an die Tiere, die ihn wieder an die Luft zurückgeben: »tout ce que l'air donne aux plantes, les plantes le cèdent aux animaux, les animaux le rendent à l'air; cercle eternal dans lequel la vie s'agit et se manifeste, mais où la matière ne fait que changer de place«. ²⁶⁷ Die Atmosphäre bildet für Dumas ein großes Stoffreservoir (»immense reservoir«), das das vermittelnde Glied zwischen Pflanzen und Tieren darstellt. ²⁶⁸ In diesem Kreislauf erfolgt in der Beschreibung durch Dumas eine Organisierung der rohen Materie (»matière brute«) durch die Pflanzen und eine anschließende Entorganisierung nach der Passage durch die Tiere.

Auch die Freisetzung der in den Körpern von Pflanzen und Tieren gespeicherten Stoffe durch Prozesse der Verwesung und Zersetzung wird im 19. Jahrhundert aufgeklärt. ²⁶⁹ Die Rolle von Mikroorganismen bei der Gärung wird dabei bereits in

den 1830er Jahren von F.T. Kützing und T. Schwann nachgewiesen. ²⁷⁰ Unter dem Einfluss von J. Liebig's Auffassung, dass die Verwesung ein rein anorganischer Prozess der Oxidation ist, bleibt die Rolle der Mikroorganismen aber lange unklar (↑Bakterium). Den endgültigen Nachweis der Beteiligung von Bakterien bei der Milchsäure- und Essiggärung leistet L. Pasteur 1857 ²⁷¹; 1864 beschreibt er die von Klützing entdeckten Essigsäurebakterien. Weitere entscheidende Beiträge zur Aufklärung der Rolle von Bakterien und Pilzen bei der Zersetzung und Freisetzung organischer Substanzen leistet F. Cohn in den frühen 1870er Jahren. ²⁷²

J. von Liebig bezeichnet die biogeochemischen Verhältnisse wenig später als einen »Kreislauf der Materie im Thier- und Pflanzenreich« ²⁷³ und macht sie systematisch für die Analyse der Pflanzenernährung fruchtbar. Angeregt durch die Studien Liebig's verfasst J. Moleschott 1852 eine materialistisch ausgerichtete Abhandlung über den »Kreislauf des Lebens«, in der dem »Kreislauf des Stoffs« ein zentrales Kapitel gewidmet ist. ²⁷⁴ In seiner materialistischen Weltanschauung baut Moleschott auf der von J.R. Mayer begründeten Lehre von der Erhaltung der Kraft und der Synthese des organischen Harnstoffs durch F. Wöhler auf. Das Leben insgesamt stellt für Moleschott nichts als einen großen Stoffwechselprozess dar. Er sieht eine zirkuläre Beziehung einerseits im reziproken Stoffwechsel von Pflanzen und Tieren und andererseits in der Veränderung der Stoffe, die

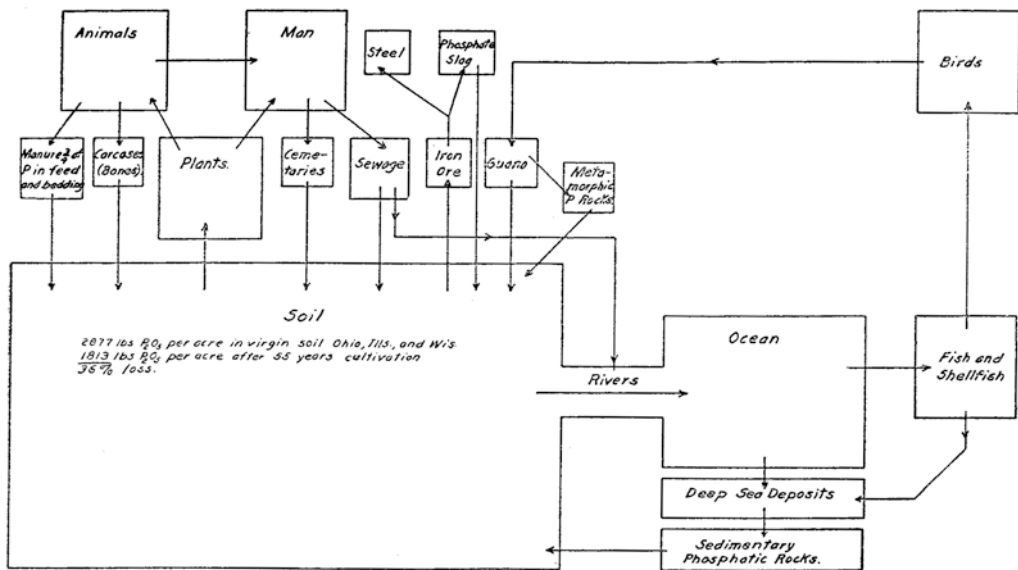


Abb. 251. Der Phosphorkreislauf (»Phosphorous Cycle«) auf der Erde (aus Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 247)

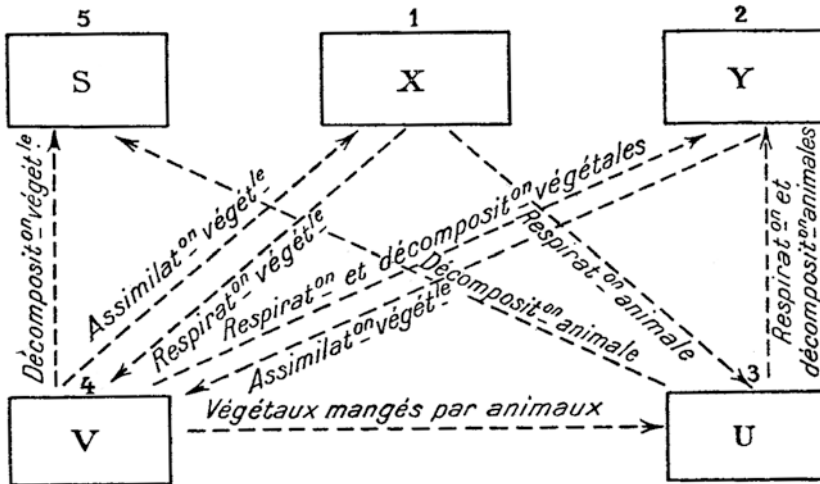


Abb. 252. Der Kohlenstoff- und Sauerstoffkreislauf auf der Erde. Große Stoffdepots: X: freier Sauerstoff in der Atmosphäre; Y: Kohlendioxid in der Atmosphäre und den Meeren; V: in Pflanzen gebundener Kohlenstoff und Sauerstoff; U: in Tieren gebundener Kohlenstoff und Sauerstoff; S: auf der Erdkruste verteilter Kohlenstoff und Sauerstoff nach der Zersetzung der lebendigen Körper (aus Kostitzin, A. (1935). *Évolution de l'atmosphère, circulation organique, époques glaciaires*: 12).

von den Organismen aufgenommen und wieder abgegeben werden und dabei ihre chemische Bindung ändern: »Derselbe Kohlenstoff und Stickstoff, welche die Pflanzen der Kohlensäure, der Damsäure und dem Ammoniak entnehmen, sind nach einander Gras, Klee und Weizen, Thier und Mensch, um zuletzt wieder zu zerfallen in Kohlensäure und Wasser, in Damsäure und Ammoniak«.²⁷⁵ Es liege ein Wunder in der »Ewigkeit des Stoffs durch den Wechsel der Form, in dem Wechsel des Stoffs von Form zu Form, in dem Stoffwechsel als Urgrund des irdischen Lebens«.²⁷⁶ Die Stoffwechsel der Organismen seien so miteinander verknüpft, dass der Tod des einen Organismus und die Zersetzung seines Leibes den anderen Organismen wieder zum Leben diene, dass also »der Tod selbst nichts ist als die Unsterblichkeit des Kreislaufs«.²⁷⁷

Kohlenstoff- und Stickstoffkreislauf

Die biogeochemischen Kreisläufe einzelner Elemente werden seit Mitte des 19. Jahrhunderts terminologisch benannt; zunächst der *Kohlenstoffkreislauf* (von Wedekind 1842: »Kreislauf des Kohlenstoffs«²⁷⁸; Schultz-Schultzenstein 1866: »Kohlenstoffkreislauf«²⁷⁹), danach der *Stickstoffkreislauf* (zuerst im physiologischen Kontext: Bidder & Schmidt 1852: »Kreislauf des Stickstoffs«²⁸⁰; Voit 1863: »Stickstoff-Kreislauf im thierischen Organismus«²⁸¹; später im biogeochemischen Sinn: Johnston 1855: »Kreislauf des Stickstoffs«²⁸²; Plagemann 1896: »Stickstoff-

kreislauf«²⁸³; engl. Anonymus 1898: »nitrogen cycle«²⁸⁴).

Die Beschreibung des Stickstoffkreislaufs ist Mitte des 19. Jahrhunderts von der irrigen Annahme Liebig's geleitet, die meisten Pflanzen würden den Stickstoff so wie den Kohlenstoff direkt aus der Luft gewinnen.²⁸⁵ J.-B. Boussingault weist durch kontrollierte Düngeversuche und genaues Abwiegen der Pflanzen und Nährstoffe die Aufnahme des Stickstoffs aus dem Boden und damit Liebig's Irrtum nach.²⁸⁶ Dass Leguminosen mit symbiontischen Knöllchenbakterien in den Wurzeln tatsächlich den Luftstickstoff aufnehmen, zeigen die Untersuchungen von J.B. Lawes u.a.²⁸⁷; dass die Getreidearten aber definitiv auf den Bodenstickstoff angewiesen sind, wird erst Ende des 19. Jahrhunderts aufgeklärt.²⁸⁸ Die Existenz von chemoautotroph sich ernährenden Mikroorganismen, die für ihren Stoffwechsel nicht auf Licht angewiesen sind und stattdessen die Energie aus der **Nitrifikation** (franz. »nitrification«²⁸⁹), d.h. der Oxidation von Stickstoff, erhalten, weist S. Winogradsky 1890 nach.²⁹⁰ Nachdem R. Warington 1891 zeigt, dass die Nitrifizierung in zwei Schritten erfolgt (vom Stickstoff zum Nitrit und vom Nitrit zum Nitrat)²⁹¹, gelingt es Winogradsky später auch, die Organismen zu isolieren, die diese Transformationen bewirken.²⁹² Der umgekehrte Weg der Erzeugung von Stickstoff aus Nitrit und Nitrat wird seit Mitte des 19. Jahrhunderts mehrfach beschrieben²⁹³ und von U. Gayon und G. Dupetit 1882 **Denitrifikation** genannt, nachdem sie

die diesen Prozess bewirkenden Bakterien isolieren²⁹⁴. – Bereits vor der Etablierung der modernen chemischen Theorie der Elemente erscheint der Ausdruck »Nitrifikation« seit Mitte des 18. Jahrhunderts im Französischen. Der Prozess der Nitrifikation wird dabei auch schon als Teil eines umfassenden chemischen Kreislaufs der Stoffumwandlung verstanden (»la circulation de l'air si nécessaire à la nitrification«²⁹⁵). Eine Erklärung des großen Kreislaufs (»grand cercle«) der Umwandlung, von dem die Nitrifikation ein Teil ist, wird aber noch bis Ende der 1780er Jahre im Rahmen der Phlogistontheorie gegeben.²⁹⁶

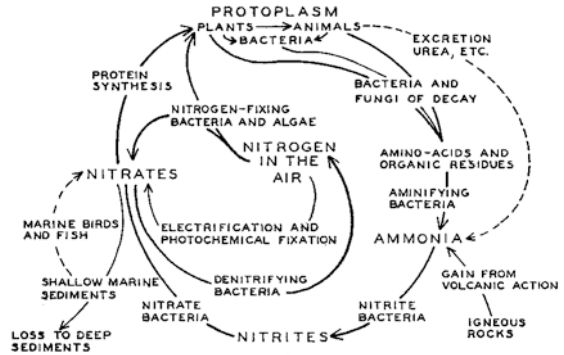


Abb. 253. Der Stickstoffkreislauf in einer Darstellung der organischen und anorganischen Depots dieses Elements und deren Verbindung (aus Odum, E.P. (1953/59). *Fundamentals of Ecology*: 32).

20. Jh.: zentrales Schema der Ökologie

Seit Ende des 19. Jahrhunderts wird das Modell des ökologischen Stoffkreislaufs ein zentrales vereinheitlichendes Paradigma, das die verschiedenen Bereiche der Biologie miteinander verbindet: »In the continual cycle of matter from inorganic to organic, from organic to inorganic, with the attendant alternate storing up and liberation of energy, are to be found the secrets at the basis of life«.²⁹⁷

Detaillierte Untersuchungen und quantitative Berechnungen zum Kohlenstoffkreislauf und anderen Stoffkreisläufen auf der Erde erfolgen seit den 1920er Jahren.²⁹⁸ A.J. Lotka beschreibt 1925 die qualitativen Verhältnisse und liefert quantitative Schätzungen für die wichtigsten Elemente, aus denen Organismen bestehen, also für Wasserstoff, Sauerstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Eisen und andere Spurenelemente.²⁹⁹ Die quantitative Bestimmung des Kreislaufs der Stoffe auf globaler Ebene setzt Schätzungen über die Höhe der Primärproduktion durch die Pflanzen und über die Größe der verschiedenen Depots voraus. H. Schroeder unternimmt 1919 einen ersten Versuch, die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke zu schätzen.³⁰⁰ Später folgen ihm andere, die auch die quantitativ gewichtigeren Produktionen in den Meeren berücksichtigen.³⁰¹ Vernadsky schätzt 1924 die Größe der verschiedenen Kohlenstoffdepots auf der Erde.³⁰² Diese Schätzungen haben sich als erstaunlich gut erwiesen. Danach ist der Großteil des Kohlenstoffs in biogenen Sedimenten gebunden.³⁰³

Stoff- und Nahrungskreislauf

Unterschieden werden die biogeochemischen Kreisläufe in der Regel von *Nahrungskreisläufen*, wie sie für einzelne Ökosysteme formuliert werden können (1Ernährung/Nahrungskreislauf). G.E. Hutchinson differenziert 1948 zwischen *biogeochemischen* und *biodemografischen* Kreisläufen.³⁰⁴ Auch die Nah-

rungskreisläufe enthalten meist ein anorganisches Reservoir an Nährstoffen (z.B. die gelösten Nährstoffe im Wasser); sie bestehen also nicht allein aus Interaktionen von Organismen, die in Ernährungsbeziehungen zueinander stehen.

Richtungsweisend für die ökologischen Analysen von Nahrungskreisläufen ist der Ansatz von R. Lindeman (1942), der den trophischen Ebenen im Nahrungskreislauf eines Sees Energieumsatzraten zuschreibt und daraus »biologische Effizienzen« der einzelnen Ernährungsgruppen errechnet.³⁰⁵ Mit Lindemans Arbeiten ist die physikalische Energie zu einer wichtigen Messgröße der Ökologie geworden. Seit den 1960er Jahren ist es v.a. die *Systemökologie* (»systems ecology«), die sich der Untersuchung von Stoff- und Energieumsätzen in den Komponenten eines Ökosystems und den sich daraus ergebenden Stoffkreisläufen widmet.³⁰⁶

Nachweise

- 1 Blankaart, S. (1692). *Accurate Abhandlung von dem Podagra und der laufenden Gicht*: 60; ebenso Zwinger, T. (1695). *Sicherer und geschwinder Artzt*: 29; vgl. auch Mural, J. von (1692). *Hippocrates Helveticus Oder Der getreusichere- und wohl-bewährte Eydgnoßsische Stadt- Land- und HaußArtzt*: 24; Bucholtz, A.H. (1666). *Des Christlichen Teutschen Groß-Fürsten Herkules und Der Böhmisschen Königlich Fräulein Valiska Wunder-Geschichte*, Bd. 1: 372.
- 2 Hübner, J. (1714). *Curieuses und Reales Natur-, Kunst-, Berg-, Gewerck- und Handlungs-Lexicon*: 378.
- 3 Sperander (= Gladow, F.) (1729). *Christholds geistreiche Andachten*: 272; nach Feldmann, W. (1906-07). *Fremdwörter und Verdeutschungen des 18. Jahrhunderts*. Z. deutsche Wortforsch. 8, 49-98: 58.
- 4 Sturm, J.C. (1670). *Des unvergleichlichen Archimedis Kunst-Bücher*: 386.
- 5 Aristoteles, *Physica* 223b12ff.265a13ff.; vgl. *Metaphysica* 1052a28.
- 6 Aristoteles, *De an.* 415a; ders., *De gen. anim.* 731b, 732a.
- 7 Vgl. Winter, J. (1998). *Die Transparenz des Kreises*. In: Mayer-Tasch, P.C. (Hg.). *Die Zeichen der Natur*, 271-308.
- 8 Vgl. Gould, S.J. (1987). *Time's Arrow, Time's Cycle. Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time* (dt. *Die Entdeckung der Tiefenzeit*, München 1990).
- 9 Stensen, N. (1669). *De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*; vgl. Gould (1987; dt. 1990): 87.
- 10 Empedokles, *Fragm.* 17 (nach Simplikios, in *Phys.* 158, 1); vgl. *Fragm.* 26 (*Lebenszyklus*); *Fragm.* 117 (*Seelenwanderung*).
- 11 Hippokrates, *De locis in homine* (*Ceuvres complètes*, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 276-349): 276.
- 12 Thomas von Aquin, *De motu cordis* (hg. v. W.-U. Klünker, in: *Über die Einheit des Geistes – gegen die Averroisten*, Stuttgart 1987, 103-112): 109; vgl. Pagel, W. (1957). *The philosophy of circles – Cesalpino – Harvey*. J. Hist. Med. Allied Sci. 12, 140-157: 141f.
- 13 Platon, *Timaos* 81a-b.
- 14 a.a.O.: 58a; 90d; 84b; vgl. Pagel (1957): 141.
- 15 Vgl. Diepgen, P. (1937). *Haben die Hippokratiker den Blutkreislauf gekannt?* Klin. Wochenschr. 16, 1820-1823; Diller, H. (1938). *Die Lehre vom Blutkreislauf, eine verschollene Entdeckung der Hippokratiker?* Arch. Gesch. Med. 31, 201-218.
- 16 Cesalpino, A. (1571). *Quaestiones peripateticarum libri quinque* (1588): 528 (V, 4); vgl. Arcieri, J.P. (1945). *The Circulation of the Blood and Andreas Cesalpino*; Pagel, W. (1951). *William Harvey and the purpose of circulation*. Isis 42, 22-38: 25; ders. (1957): 145ff.; Whitteridge, G. (1971). *William Harvey and the Circulation of the Blood*: 66f.
- 17 Bruno, G. [1590]. *De rerum principiis et elementis et causis* (*Opere latine conscripta*, ed. F. Fiorentino & F. Tocco, Florenz 1891, Bd. 3): 524.
- 18 Vgl. Pagel, W. (1951). *Giordano Bruno: the philosophy of circles and the circular movement of the blood*. J. Hist. Med. 6, 116-124: 122f.
- 19 La Mettrie, J.O. de (1747). *L'homme machine* (in: Vartanian, A. (ed.). *La Mettrie's L'homme machine. A Study in the Origins of an Idea*, Princeton 1960): 186.
- 20 a.a.O.: 180f.
- 21 Vartanian, A. (ed.) (1960). *La Mettrie's L'homme machine*: 20.
- 22 Tarin, P. (1754). *Dissection*. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). *Encyclopédie*, Bd. 4, 1046-1047: 1046.
- 23 Caze, L. de la (1755). *Idée de l'homme physique et moral, pour servir d'introduction à un traité de médecine*: 68; vgl. Wolfe, C.T. (2009). *Organisation ou organisme? L'individuation organique selon le vitalisme montpelliérain*. *Dix-huitième siècle* 41, 99-119: 109.
- 24 Herder, J.G. (1784-91). *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit* (*Sämtliche Werke*, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 278.
- 25 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 372.
- 26 a.a.O.: 373.
- 27 a.a.O.: 376.
- 28 Vgl. Köchy, K. (2006). *Das naturphilosophische Kreislaufmodell und seine umweltethische Bedeutung*. In: Köchy, K. & Norwig, M. (Hg.). *Umwelt-Handeln. Zum Zusammenhang von Naturphilosophie und Umweltethik*, 207-231.
- 29 Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 237.
- 30 Goethe, J.W. von (1795). *Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie* (LA I, 9, 119-151): 125.
- 31 Richerand, A.B. (1801/17). *Nouveaux éléments de physiologie*, 2 Bde.: I, 149.
- 32 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 113; 465.
- 33 a.a.O.: II, 61.
- 34 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 113; 465; vgl. Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 59; 37.
- 35 Troxler, D. (1804). *Kreislauf des thierischen Lebens unter Wachen und Schlafen*. In: ders., *Versuche in der organischen Physik*, 433-498: 438.
- 36 a.a.O.: 440.
- 37 a.a.O.: 487.
- 38 a.a.O.: 441.
- 39 a.a.O.: 442.
- 40 a.a.O.: 445.
- 41 Bronn, H. (1850). *Allgemeine Zoologie*: 88f.
- 42 Spencer, H. (1862/70). *First Principles*: 499 (§173).
- 43 a.a.O.: 500 (§173).
- 44 Fechner, G.T. (1848/99). *Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen*: 237; 229.
- 45 a.a.O.: ca. 244.
- 46 Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*: 152.
- 47 a.a.O.: 151.
- 48 Vgl. Haage, B.D. (1994). *Ouroboros – und kein Ende*.

- In: Licht der Natur. Medizin in Fachliteratur und Dichtung. Festschrift für G. Keil zum 60. Geburtstag, 149-169; vgl. auch Barta, W. (1970). Der Königsring als Symbol zyklischer Wiederkehr. *Z. ägypt. Sprache Altertums.* 98, 5-16.
- 49 Bertalanffy, L. von (1968). *General System Theory*: 45.
- 50 ebd.
- 51 a.a.O.: 47.
- 52 Hughes, P. (1925). Ethics in terms of symbiotic trends. *Philos. Rev.* 34, 180-181: 180.
- 53 Kroeber, A.L. (1923/48). *Anthropology*: 387; 740.
- 54 Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.* 50, 221-246.
- 55 Varela, F.J. (1981). Describing the logic of the living. In: Zeleny, M. (ed.). *Autopoiesis. A Theory of the Living Organization*, 36-48: 37.
- 56 Schmidt, H. (1953). Der Mensch in der technischen Welt. *Physikalische Blätter* 9, 289-300: 296; vgl. ders. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 61.
- 57 Vgl. Moreno, A., Umerez, J. & Fernandez, J. (1994). Definition of life and the research program in artificial life. *Ludus Vitalis* 2, 15-33: 16.
- 58 Rashevsky, N. (1954). Topology and life: in search of general mathematical principles in biology and sociology. *Bull. Math. Biophys.* 16, 317-348: 326; ders. (1955). Some remarks on topological biology. *Bull. Math. Biophys.* 17, 207-218.
- 59 Rosen, R. (1958). A relational theory of biological systems. 20, 245-260; ders. (1959). A relational theory of biological systems, II. *Bull. Math. Biophys.* 21, 109-128.
- 60 Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwiss.* 58, 465-528; ders. & Schuster, P. (1979). *The Hypercycle*.
- 61 Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1974). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model. *BioSystems* 5, 187-196; Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1975). Autopoietic systems. A characterization of the living organization (dt. in: Maturana, H.R. (1982). *Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit*, 170-236).
- 62 Kauffman, S.A. (1985). Self-organization, selective adaptation, and its limits: a new pattern of inference in evolution and development. In: Depew, D. & Weber, B. (eds.). *Evolution at a Crossroads*, 169-207; ders. (1993). *The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution*.
- 63 Maturana, H.R. (1970). Neurophysiology of cognition. In: Garvin, P. (ed.). *Cognition – a Multiple View*, 3-23: 5.
- 64 Wicken, J.S. (1988). Thermodynamics, evolution, and emergence: ingredients for a new synthesis. In: Weber, B.H., Depew, D.J. & Smith, J.D. (eds.). *Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution*, 139-169: 161.
- 65 Montgomery, E. (1880). The unity of the organic individual. *Mind* 5, 318-336; 465-489: 477.
- 66 a.a.O.: 478.
- 67 a.a.O.: 479.
- 68 Vgl. Parascandola, J. (1971). Organismic and holistic concepts in the thought of L.J. Henderson. *J. Hist. Biol.* 4, 63-118.
- 69 Krebs, H.A. (1946). Cyclic processes in living matter. *Enzymologia* 12, 88-100: 96.
- 70 Cornish-Bowden, A., et al. (2007). Beyond reductionism: Metabolic circularity as a guiding vision for a real biology of systems. *Proteomics* 7, 839-845; Letelier, J.C. et al. (2006). Organizational invariance and metabolic closure: analysis in terms of (M, R) systems. *J. theor. Biol.* 238, 949-961.
- 71 Vgl. Toepfer, G. (2006). Linien, Bäume, Kreise, Netze – und die Gegenstände der Biologie. *Verh. Gesch. Theor. Biol.* 12, 79-94.
- 72 Vgl. Kull, K. (2003). Ladder, tree, and web. *Sign Systems Studies* 31.2, 589-603.
- 73 Simmel, G. (1908). *Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung* (Gesamtausgabe, Bd. 11, Frankfurt/M. 1992): 18; vgl. ders. (1917). *Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft* (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 70.
- 74 Litt, T. (1919/26). *Individuum und Gemeinschaft. Grundlegung der Kulturphilosophie*: 239.
- 75 Emmeche, C. (2000). Closure, function, emergence, semiosis and life: the same idea? In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). *Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics*, 187-197: 195.
- 76 Vgl. Böhme, H. (2004). Netzwerke. Zur Theorie und Geschichte einer Konstruktion. In: Barkhoff, J., Böhme, H. & Riou, J. (Hg.). *Netzwerke. Eine Kulturtechnik der Moderne*, 17-36: 27.
- 77 Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs. Ideengeschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf: 211.
- 78 Anderson, B.M. Jr. (1915). Schumpeter's dynamic economics. *Polit. Sci. Quart.* 30, 645-660: 650; Wold, H.O.A. (1958). A case study of interdependent versus causal chain systems. *Rev. Inst. Int. Stat.* 26, 5-25: 13.
- 79 Garigue, P. (1956). St. Justin: a case-study in rural French-Canadian social organization. *Canad. J. Econom. Polit. Sci.* 22, 301-318: 301.
- 80 Walker, J.C.G., Hays, P.B. & Kasting, J.F. (1981). A negative feedback mechanism for the long-term stabilization of earth's surface temperature. *J. Geophys. Res.* C 86, 9776-9782.
- 81 Boas, F. (1937). *Dynamische Botanik*: 10.
- 82 a.a.O.: 13.
- 83 Herzinger, F. (1940). Beiträge zum Wirkungskreislauf des Bors. *Bodenk. Pflanzenernähr.* 16, 141-168.
- 84 Vgl. z.B. Kleinmann, F. (1998). *Das Problem der organismischen Teleologie*. Phil. Diss. Universität Tübingen: 187.
- 85 Koschorke, A. (1990). Die Geschichte des Horizonts. Grenze und Grenzüberschreitung in literarischen Landschaftsbildern: 90.
- 86 Richter, L.G. (1991). *Propädeutik der Philosophie*: 95.
- 87 Petermann, B. (1931). Das Gestaltproblem in der Psychologie im Lichte analytischer Besinnung: 156; 159; Klimpel, P. (1969). *Erziehung und Entwicklung der Persönlichkeit*: 47; 97 (nach DWB Arch.); Sende, J. (1969). Zum

pädagogischen Bedingungsgefüge sexueller Verfehlungen von Kindern und Jugendlichen. Ein Beitrag zur Theorie und Praxis der Sexualpädagogik.

88 Hoffmann, A. (1933). Erbbiologie und Eugenetik im Rahmen der pädagogischen Menschenkunde. Zeitschrift für pädagogische Psychologie und experimentelle Pädagogik 34, 241-259: 242.

89 Haack, H. et al. (1936). Untersuchungen zur Erbcharakterkunde, I. Über die Konstanz der vererbten seelischen Grundfunktionen, insonderheit der Aufmerksamkeit. Zeitschrift für menschliche Vererbungs- und Konstitutionslehre 19, 323-396: 323.

90 Ballauff, T. (1943/44). Die gegenwärtige Lage der Problematik des organischen Seins. Blätter für deutsche Philosophie 17, 380-398: 383.

91 Illies, J. & Schwabe, G.H. (1959). Limnologie und Ökologie. Biologisches Zentralblatt 78, 391-396: 394.

92 Hiebsch, H. (1966). Die Heterotopenbesiedlung der Salzstelle bei Hecklingen. In: Tüxen, R. (Hg.). Biosoziologie: Bericht über das internationale Symposium in Stolzenau/Weser, 1960, 230-237: 231.

93 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 371.

94 a.a.O.: 373.

95 ebd.

96 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 19.

97 Linné, C. von (1760). *Politia naturae* (in: Om Undran för Naturen och Andra Latinska Skrifter, hg. V. K. Hagberg, Stockholm 1962, 61-109): 62 (§I).

98 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (in: *Ammonitates academicae*, Bd. 2, 3. Aufl (1787), 2-58): 2f. (§I).

99 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austerwirtschaft: 76.

100 a.a.O.: 81.

101 Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 3.

102 Forbes, S.A. (1880). The food of fishes. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 19-70: 19.

103 Renkonen, O. (1938). Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Annal. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. 6, 1-226: 4.

104 Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 39.

105 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 1: 73.

106 a.a.O.: 98.

107 Kieser, D.G. (1808). Aphorismen aus der Physiologie der Pflanzen: 3.

108 John, J.F. (1810). Chemische Untersuchungen mineralischer, vegetabilischer und animalischer Substanzen. Fortsetzung des chemischen Laboratoriums, Bd. 1: 5.

109 Nüßlein, F.A. (1818). Ueber die Begründung eines natürlichen Systems der Mineralogie: 42.

110 Anonymus (1818). [Rez. Greiner, G.F.C. (1817).

Der Traum und das fieberhafte Irresey. Ein philologisch-psychologischer Versuch]. Zeitgenossen. Biographien und Charakteristiken, Bd. 2: [Literarische Anzeige I].

111 Troxler, I.P.V. (1820). Philosophische Rechtslehre der Natur und des Gesetzes: 27.

112 Naumann, M.E.A. (1825). Beobachtungen über Entzündungshaut des Bluts. Journal der praktischen Heilkunde 6, 59-105: 85.

113 Nordmann, A. von (1832). Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere, 1. Heft: 20.

114 Kammerer (1841). Typus in Ulm. Hygea 15, 1-37: 13.

115 Owen, R. (1843/55). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 78.

116 Bronn, H. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.

117 Nees von Esenbeck, C.G. (1817). Das System der Pilze und Schwämme: 92; vgl. 257; 291; ders. (1821). Handbuch der Botanik, Bd. 2: 153.

118 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze. Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1853, 19-122: 24; ders. (1851). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur: 325.

119 Anonymus (1876). The nature of monads. Amer. Nat. 10, 688; Schardinger, F. (1899). Entwicklungskreis einer *Amoeba lobosa* (Gymnamoeba): *Amoeba gruberi*. Sitzungsber. Königl. Akad. Wiss. Wien 108, 713-734; Prandtl, H. (1907). Der Entwicklungskreis von *Allogromia sp.* Arch. Protistenk. 9, 1-23.

120 Heinemann, E. (1937). Über den Entwicklungskreislauf der Trematodengattung *Metorchis* sowie Bemerkungen zur Systematik dieser Gattung. Z. Parasitenk. 9, 237-260.

121 Albers (1843). Bericht über die Leistungen im Gebiete der pathologische Anatomie im Jahre 1842. Jahresbericht über die Fortschritte der gesamten Medicin 2, 71-162: 120.

122 ebd.

123 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 81.

124 Harms, J.W. (1924). Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens.

125 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 33.

126 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Euvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): III, 3.

127 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 22.

128 Rousseau, J.-J., *Traité de sphère* (Euvres complètes, Bd. 5, Paris 1995, 585-601): 591 (Kap. 7).

129 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 194.

130 Vgl. Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs: 20ff.

131 Heraklit (Diels/Kranz), *Fragm. B* 21; 36; 88, 126; vgl. Preus, A. (1997). Some ancient ecological myths and metaphors. In: Robinson, T.M. & Westra, L. (eds.). The Greeks

- and the Environment, Lanham, 11-18: 14f.; King, R.A.H. (2001). Aristotle on Life and Death: 143.
- 132** Platon, Phaidon 71d.
- 133** Aristoteles, De an. 415a, b.
- 134** Aristoteles, De generatione et corruptione 338b; vgl. Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs: 34.
- 135** Aristoteles, De gen. anim. 777bf.; 784a; vgl. Solmsen, F. (1960). Aristotle's System of the Physical World: 427.
- 136** Aristoteles, De generatione et corruptione 338b.
- 137** I. Mose 3, 19.
- 138** Proklos Diadochos, In primum euclidis elementorum librum commentarii (dt. in Schönberger, L. & Steck, M. (Hg.). Kommentar zum ersten Buch von Euklids »Elementen«, Halle 1945): 270.
- 139** Lautere Brüder (10. Jh.). Rasā'il (»Sendschreiben«, dt. in Diwald, S. (1975). Arabische Philosophie und Wissenschaft in der Enzyklopädie Kitāb Ihwān as-safā' (III). Die Lehre von Seele und Intellekt): 150f. (Abh. 3, B 222f.).
- 140** a.a.O.: 390 (Abh. 8, B 328); vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 118.
- 141** Dieterici, F. (1876). Die Philosophie der Araber im X. Jh. n. Chr., Erster Theil: 196.
- 142** Diodorus Siculus, Bibliotheca historica (ed. C.H. Oldfather, Cambridge, Mass. 1939, vol. 4): 68f. (X, 9, 5). vgl. Sears, E. (1986). The Ages of Man. Medieval Interpretations of the Life Cycle: 10.
- 143** Diogenes Laertius, Vitae philosophorum VIII, 10; Ovid, Metamorphosen XV, 199-213.
- 144** Vgl. Sears (1986): 12ff.
- 145** Isidor von Sevilla, Liber de natura rerum; vgl. Sears (1986): Fig. 1.
- 146** Remigius, Kommentar zu Boethius, Consolatio philosophiae (Bibliotheca Apostolica Vaticana, cod. Pal. lat. 1581): fol. 35r; vgl. Sears (1986): Fig. 2.
- 147** Vgl. Weinhold, K. (1892). Glücksrad und Lebensrad; Doren, A. (1924). Fortuna im Mittelalter und in der Renaissance. In: Saxl, F. (Hg.). Vorträge der Bibliothek Warburg 1922-23, I. Teil, 71-144.
- 148** William de Brailles (ca. 1240). [Grafik]; vgl. Sears (1986): 145; Fig. 86.
- 149** Vgl. Sears (1986); Bringéus, N.-A. (1987-88). Das Lebensrad. Rhein.-westfäl. Z. Volkskde. 32-33, 13-37.
- 150** Bringéus (1987-88): 14.
- 151** Vgl. Schenda, R. (1983). Die Alterstreppe – Geschichte einer Popularisierung. In: Jörißen, P. & Will, C. (Hg.). Die Lebenstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter, 11-24: 17; Hazelzet, K. (1994). De Levenstrap.
- 152** Bringéus (1987-88): 31f.
- 153** Bronn, H. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.
- 154** Chamberlain, H.S. (1905). Immanuel Kant. Die Persönlichkeit als Einführung in das Werk (München 1921): 496.
- 155** Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution: 154.
- 156** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 28; vgl. I, 261.
- 157** a.a.O.: II, 29.
- 158** a.a.O.: II, 31.
- 159** Butler, S. (1878). Life and Habit: 134.
- 160** Redi, C.A. et al. (ed.) (2002). Visual Zoology. The Pavia Collection of Leuckart's Zoological Wall Charts (1877): 122 (Tafel 64: Arthropoda, Insecta, Rhynchota); digital über die Marine Biological Laboratory Woods Hole Oceanographic Institution; vgl. auch Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: II, 219.
- 161** Vgl. Bringéus (1987-88): 25.
- 162** Anonymus (1884). [Referat von C.S. Minot]. American Association for the Advancement of Science, Proceedings of the Section of Biology. Science 4, 339-342: 339.
- 163** Geddes, P. (1883). Contributions to the cell-theory. Zool. Anzeig. 6, 440-445: 442; Geddes, P. & Thomson, J.A. (1890). The Evolution of Sex: 121.
- 164** Conklin, E.G. (1901). The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*. Biol. Bull. 2, 257-265: 263.
- 165** Howard, A. & Pelc, S.R. (1953). Synthesis of deoxyribonucleic acid in normal and irradiated cells and its relation to chromosome breakage. Heredity 6 (suppl.), 261-273: 264.
- 166** Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 258f.
- 167** Commons, J.R., McCracken, H.L. & Zeuch, W.E. (1922). Secular trends and business cycles: a classification of theories. Rev. Econom. Stat. 4, 244-263: 244.
- 168** Wright, S. (1926). Review: The Biology of Population Growth, by Raymond Pearl. J. Amer. Stat. Assoc. 21, 493-497: 495; Lundberg, G.A. (1931). The biology of population cycles. Social Forces 9, 401-408; Pirie, N.W. (1969). Food Resources: Conventional and Novel: 70.
- 169** Spencer, H. (1867). Principles of Biology, vol. 2: 399 (§321).
- 170** a.a.O.: 400 (§322).
- 171** Howard, L.O. (1897). A study in insect parasitism. U.S. Department of Agriculture, Division of Entomology, Technical Series, No. 5; Marchal, P. (1908). The utilization of auxiliary entomophagous insects in the struggle against insects injurious to agriculture. Pop. Sci. Month. 72, 352-370; 406-419; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 100.
- 172** Četverikov, S.S. (1905). [Wellen des Lebens – über Schmetterlingsbeobachtungen im Sommer 1903. Russ.] Bull. zool. Div. Imp. Soc. Natur. Anthropol. Ethnogr. 3(6), 106-111.
- 173** Thompson, W.R. (1922). Théorie de l'action des parasites entomophages: les formules mathématiques du parasitisme cyclique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 174, 1201-1204.
- 174** Vgl. Kingsland (1985): 102.
- 175** Lotka, A. (1912). Quantitative studies in epidemiology. Nature 88, 497-498; ders. (1923). Contributions to the analysis of malaria epidemiology. Amer. J. Hygiene (Suppl.) 3, 1-121.
- 176** Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology.
- 177** Vgl. Kingsland (1985): 106.
- 178** Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Reg. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113.

- 179** Vgl. Flourens, P. (1857). *Histoire de la découverte de la circulation du sang*; Dalton, J.C. (1884). *Doctrines of the Circulation*; Willius, F.A. & Dry, T.J. (1948). *A History of the Heart and the Circulation*; Singer, C. (1956). *The Discovery of the Circulation of the Blood*; Doby, T. (1963). *Discoverers of Blood Circulation from Aristotle to the Times of da Vinci and Harvey*; Fishman, A.P. & Richards, D.W. (eds.) (1964). *Circulation of the Blood: Men and Ideas*; Graubard, M. (1964). *Circulation and Respiration. The Evolution of an Idea*.
- 180** Bidder, F. & Schmidt, C. (1852). *Die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel*: 299; 399ff.; Oppenheim, H. (1880). *Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Harnstoffausscheidung. Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere* 23, 446-504: 466.
- 181** Vgl. z.B. Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la Nature* (*Euvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 317.
- 182** Aristoteles, *De part. anim.* 668a; vgl. Boylan, M. (1982). The digestive and "circulatory" system in Aristotle's biology. *J. Hist. Biol.* 15, 89-118.
- 183** Vgl. Fleming, D. (1955). Galen on the motion of the blood in the heart and lungs. *Isis* 46, 14-21.
- 184** *Ebenefis philosophi ac medici expositio super quintum Canonem Avicennae ab Andrea Alpago Bellunensi* (Venedig 1547); vgl. Meyerhof, M. (1935). Ibn an-Nafis und seine Theorie des Lungenkreislaufs. *Quell. Stud. Gesch. Naturwiss. Med.* 4, 37-88; Abdul-Karim Chéhadé (1955). *Ibn An-Nafis et la découverte de la circulation pulmonaire*; Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*: 291
- 185** Vesal, A. (1543/55). *De humani corporis fabrica*.
- 186** Serveto, M. (1553). *Christianismi restitutio*.
- 187** Colombo, R. (1559). *De re anatomica libri XV*: 177-179 (Buch VII); vgl. Aschoff, L. (1938). *Über die Entdeckung des Blutkreislaufs*.
- 188** Cesalpino, A. (1571). *Quaestiones peripateticarum libri quinque* (1588): 528.
- 189** Vgl. Kilgour, F.G. (1954). William Harvey's use of the quantitative method. *Yale J. Biol. Med.* 26, 410-421: 419; Jevons, F.R. (1962). Harvey's quantitative method. *Bull. Hist. Med.* 36, 462-467: 465.
- 190** Fabricio Aquapendente (1603). *De venarum ostiolis*.
- 191** Harvey, W. (1628). *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus*; vgl. Keele, K. (1965). *William Harvey: The Man, the Physician, the Scientist*; Whitteridge (1971).
- 192** Harvey (1628; dt. Leipzig 1910): 54.
- 193** Harvey, W. (1651). *Exercitationes de generatione animalium*.
- 194** Vgl. Pagel, W. (1951). *William Harvey and the purpose of circulation*. *Isis* 42, 22-38.
- 195** Harvey, W. (1628). *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus* (London 1660): 59.
- 196** a.a.O.: 116.
- 197** a.a.O.: 117.
- 198** Harvey, W. (1628). *De motu locali animalium* (Cambridge 1959); vgl. Fuchs, T. (1992). *Die Mechanisierung des Herzens*: 77ff.; Vogl, J. (2005). *Kreisläufe*. In: Lauper, A. (Hg.). *Transfusionen. Blutbilder und Biopolitik in der Neuzeit*, 99-117: 115.
- 199** Malpighi, M. (1661). *De pulmonibus. Epistula I et II*.
- 200** Vgl. Hamarneh, S.K. (1962). Thirteenth century physician interprets connection between arteries and veins. *Sudh. Arch.* 46, 17-26; Ullmann, M. (1970). *Die Medizin im Islam*: 177.
- 201** Jezek, F. (1927). *Entdeckung im Bluteleben. Eine viertel Million Beweise gegen die Irrlehre vom Blutkreislauf*.
- 202** Tigerstedt, R. (1920). *Die Strömung des Blutes in den Kapillaren und Venen. Monatsschrift Kinderheilkunde* 18, 1-51: 14.
- 203** Schultz[-Schultzenstein], M. (1828). *Ueber die verschiedenen Arten der Säftebewegungen in den Pflanzen. Flora* 11, 129-142; 152-156; 196-205: 129; vgl. 17-28; ders. (1822). *Über den Kreislauf des Saftes im Schöllkraute und mehreren anderen Pflanzen. Flora* 5, 657-686.
- 204** Vernadskij, V.I. (1923). *A plea for the establishment of a bio-geochemical laboratory. The Marine Biological Station at Port Erin (Isle of Man) Annual Report Trans. Liverpool Biol. Soc.* 37, 38-43; ders. (1926). *Biosfera* (engl. *The Biosphere*, New York 1998): 132; 145.
- 205** Clarke, F.W. (1908). *Data of Geochemistry*; Vernadskij, V.I. (1924). *La géochimie*; vgl. Bischof, G. (1847-54). *Lehrbuch der chemischen und physikalischen Geologie*, 3 Bde.
- 206** Anonymus (1929). *Traces of radium. Science* 70, xiv.
- 207** Vgl. Krumbein, W.E. (ed.) (1978). *Environmental Biogeochemistry and Geomicrobiology*, 3 vols.; Trudinger, P.A. & Swaine, D.J. (eds.). *Biochemical Cycling of Mineral-Forming Elements*; Bolin, B. & Cook, R. (eds.) (1983). *The Major Biogeochemical Cycles and Their Interactions*; Zeitschriften: *Biogeochemistry* 1.1985-; *Global Biogeochemical Cycles* 1.1987-; vgl. Gorham, E. (1991). *Biogeochemistry: its origins and development. Biogeochem.* 13, 199-239.
- 208** Likens, G.E. et al. (1977). *Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*.
- 209** Lotka, A.J. (1921). *Notes on moving equilibria. Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 7, 168-172: 171.
- 210** Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: II, 135.
- 211** Whitlock, R. (1654). *Zootomia*: 555.
- 212** Bidder, P. & Schmidt, C. (1852). *Die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel*.
- 213** Schultz-Schultzenstein, C. H. (1855). *Die Bildung des menschlichen Geistes durch Kultur der Verjüngung seines Lebens*: 942.
- 214** Pohl, J. (1881). *Der wirtschaftliche Werth der marktlosen Vermögenstheile des Landwirthes. Landwirthschaftliche Jahrbücher* 10, 613-669: 657.
- 215** Wundt, W. (1889). *System der Philosophie*: 503.
- 216** Weismann, A. (1876). *Das Thierleben im Bodensee. Schr. Ver. Gesch. Bodensee* 7, 132-161: 158; vgl. Schwarz, A. (2000). *Frühe Ökologie im wissenschaftlichen und kulturellen Kontext. Oszillation dreier Basiskonzepte unter besonderer Berücksichtigung der aquatischen Ökologie* (Diss., TU München): 208f.
- 217** Weismann (1876): 158f.

- 218** Forel, F.A. (1888). Les micro-organismes pélagiques des lacs de la région subalpine. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 3. sér. 23, 167-172: 170.
- 219** Forel, F.A. (1901). *Handbuch der Seenkunde. Allgemeine Limnologie*: 237f.
- 220** Thienemann, A. (1926). *Limnologie*: 63; Ohle, W. (1938). Die Bedeutung der Austauschvorgänge zwischen Schlamm und Wasser für den Stoffkreislauf der Gewässer. *Vom Wasser* 13, 87-97; Kusnezow, S.I. (1959). Die Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen; Junge, C. (1971). Der Stoffkreislauf der Atmosphäre. *Jahrb. der Max-Planck-Gesellschaft* 150-181.
- 221** Windheim, C.E. von (1754). Bemühungen der Weltweisen vom Jahr 1700 bis 1750, Bd. 4, Abth. 1: 320; Wieg-
leb, J.C. (1786). *Handbuch der allgemeinen Chemie*, Bd. 1: 64; Leonhard, K.C. von (1841). *Geologie*, Bd. 4: 220.
- 222** Young, J. (1874). *Physical Geography*: 100.
- 223** Graul, C. (1844). Exegetisch-dogmatisch-praktischer Versuch über die Versuchungsgeschichte. *Zeitschrift für die gesammte lutherische Theologie und Kirche* 5(2), 27-74: 66; vgl. Schöller, T. (1854). *Embryologische Geologie, oder, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Erdkugel*: 41; Johnston, J.F.W. (1855). *The Chemistry of Common Life* (dt. *Chemische Bilder aus dem Alltagsleben*, Leipzig 1855): 438.
- 224** Richthofen, F. von (1904). The impetus and direction of geography in the nineteenth century. *Geograph. J.* 23, 229-234: 232.
- 225** Hippokrates, *Die Umwelt* (Ausgewählte Schriften, hg. v. H. Diller, Stuttgart 1994, 125-160): 138 (Kap. 8).
- 226** Aristoteles, *Meteorologica* (Übers. H. Strohm) 346b24-32; 346b35-347a5.
- 227** Plinius, *Naturalis historia* II, 66 (166).
- 228** Leonardo da Vinci (1506-10). *Codex Leicester* (Übers. nach Merchant, C. (1980). *The Death of Nature*, dt. *Der Tod der Natur*, München 1987): 36; vgl. Séailles, G. (1892) (ed.). *Leonardo da Vinci*: 299ff.; Cornford, F.M. (1937). *Plato's Cosmology*: 330; Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs: 98.
- 229** Zwingli, U. (1530). *De providentia*; du Bartas, S. (1578). *La sepmaine*; Palissy, B. (1580). *Discours admirable*; vgl. Schramm (1997): 100ff.
- 230** Vgl. Toepfer, G. (2004). *Zweckbegriff und Organismus*: 411f.
- 231** Ruse, M. (1978). Critical Notice: Andrew Woodfield, *Teleology*. *Canad. J. Philos.* 8, 191-203: 201; ders. (2003). *Darwin and Design. Does Evolution have a Purpose?*: 263f.; Millikan, R.G. (1989). In defense of proper functions. *Philos. Sci.* 56, 288-302: 294.
- 232** Lichtenberg, G.C. (1789-93). *Sudelbücher*, Heft J (Schriften und Briefe, Bd. 2, hg. v. W. Promies, Frankfurt/M. 1994, 227-397): 253.
- 233** Vgl. Toepfer (2004): 413f.
- 234** Mossio, M. & Moreno, A. (2010). Organisational closure in biological organisms. *Hist. Philos. Life Sci.* 32, 269-288: 279.
- 235** a.a.O.: 269.
- 236** Vgl. Browne, C.A. (1944). *A Source Book of Agricultural Chemistry*. *Chronica Botanica* 8, 1-290.
- 237** Lukrez, *De rerum natura* I, 263.
- 238** a.a.O.: I, 787.
- 239** Helmont, J.B. van (1648). *Ortus medicinae*: 108f. (XX, 30).
- 240** Hooke, R. (1687). An account of several curious observations and experiments concerning the growth of trees. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 16, 307-313.
- 241** Hales, S. (1727). *Vegetable Staticks*; Home, F. (1757). *The Principles of Agriculture and Vegetation*.
- 242** Home (1757); vgl. Gorham, E. (1991). Biogeochemistry: its origins and development. *Biogeochem.* 13, 199-239: 213.
- 243** Buffon, G.L.L. (1753). *Le bœuf*. In: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 4 (*Œuvres philosophiques*, Paris 1954, 358-359): 358.
- 244** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la Nature* (*Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 286 (V, 17).
- 245** a.a.O.: I, 290.
- 246** a.a.O.: II, 216.
- 247** a.a.O.: I, 114.
- 248** a.a.O.: II, 443.
- 249** Hume, D. (1779). *Dialogues Concerning Natural Religion*. (*Philosophical Works*, vol. II, London 1874, 375-468): 416.
- 250** Forster, G. [1781]. *Ein Blick in das Ganze der Natur* (*Kleine Schriften*, Theil 3, Leipzig 1794, 311-354): 334.
- 251** Forster, G. (1781). *Ein Blick in das Ganze der Natur* (*Werke in vier Bänden*, hg. v. G. Steiner, Bd. 2, Frankfurt/M. 1969, 9-32): 21.
- 252** Blumenbach, J.F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*: 14.
- 253** Vgl. Nash, L.K. (1957). *Plants and the atmosphere*. In: Conant, J.B. (ed.). *Harvard Case Histories in Experimental Science*, vol. 2, 325-436.
- 254** Priestley, J. (1772). On different kinds of air. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 62, 147-264: 193f.
- 255** a.a.O.: 198.
- 256** a.a.O.: 194.
- 257** a.a.O.: 193.
- 258** a.a.O.: 199.
- 259** Lavoisier, A.L. de (1778). *Considérations générales sur la nature des acides et sur les principes dont ils sont composés* (in: Dumas, J.B. (ed.) (1862). *Œuvres de Lavoisier*, Bd. 1, 248-260).
- 260** Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). *Premier mémoire sur la respiration des animaux* (in: Dumas, J.B. (ed.) (1862). *Œuvres de Lavoisier*, Bd. 2, 688-703).
- 261** Vgl. Lenglen, M. (1936). *Lavoisier agronome*; Bou-
laine, J. (1985). *Quelques stades primitifs de la science du sol*. *Science du sol* 1, 1-10: 9; Deléage, J.-P. (1991). *Histoire de l'écologie*: 51.
- 262** Ingenhousz, J. (1779). *Experiments upon Vegetables Discovering their Great Power of Purifying the Common Air in the Sunshine and of Injuring it in the Shade and at Night*; Senebier, J. (1783). *Recherches sur l'influence de la lumière solaire pour metamorphoser l'air fixe en air pure par la végétation*.
- 263** Saussure, T. de (1804). *Recherches chimiques sur la*

végétation.

264 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6).

265 Treviranus, G.R. (1802). Biologie, Bd. 1: 67.

266 a.a.O.: 66f.

267 Dumas J. (1842). Essai de statique chimique des êtres organisés: 46; vgl. ders. (1841). On the chemical status of organized beings. Philos. Mag. 19 (ser. 3), 337-347; 456-469: 468; Dumas, J.-B. & Boussingault, J.-B. (1844). The chemical and physiological balance of organic nature.

268 Dumas (1841): 347; 342.

269 Vgl. Brock, T.D. (ed.) (1961). Milestones in Microbiology; Le Chevalier, H.A. & Solorotovskiy, M. (1965). Three Centuries of Microbiology; Collard, P. (1976). The Development of Microbiology.

270 Schwann, T. (1837). Vorläufige Mittheilung, betreffend Versuche über die Weingährung und Fäulnis. Ann. Phys. Chem. 41, 184-193.

271 Pasteur, L. (1857). Mémoire sur la fermentation appelée lactique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 45, 913-916.

272 Cohn, F. (1872). Ueber Bacterien, die kleinsten lebenden Wesen.

273 Liebig, J. (1844). Chemische Briefe: XI (29. Brief).

274 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe: 66.

275 a.a.O.: 83.

276 ebd.

277 a.a.O.: 84.

278 Wedekind, G.W.F. von (1842). Ueber den Einfluss der Waldungen auf die Fruchtbarkeit der Länder. Neue Bürger- und Bauern-Zeitung, 9 161-165: 164; Otto, J. (1840/44). Lehrbuch der Chemie, zum Theil auf Grundlage von Dr. Thomas Grahams 'Elements of Chemistry', 2 Bde.: I, 100; Johnston, J.F.W. (1855). The Chemistry of Common Life (dt. Chemische Bilder aus dem Alltagsleben, Leipzig 1855): 440.

279 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1866). Naturstudium und Kultur, oder Wahrheit und Freiheit in ihrem natürlichen Zusammenhange: 304.

280 Bidder, P. & Schmidt, C. (1852). Die Verdauungssaefte und der Stoffwechsel: 406.

281 Voit, C. (1863). Ueber den Stickstoff-Kreislauf im thierischen Organismus. Sitzungsber. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München 1863, 69-72; vgl. ders. (1865). Die Gesetze der Zersetzungen der stickstoffhaltigen Stoffe im Thierkörper. Z. Biol. 1, 69-107: 91.

282 Johnston (1855; dt. 1855): 445.

283 Plagemann, A. (1896). Geologisches über Salpeterbildung vom Standpunkte der Gährungschemie: 6.

284 Anonymus (1898). The advances made in agricultural chemistry during the last twenty-five years. Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Gardens, Kew) 1898, 326-331: 331.

285 Liebig, J. von (1840). Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie.

286 Boussingault, J.B. (1838). Recherches chimiques sur la végétation, entreprises dans le but d'examiner si les plantes prennent de l'azote à l'atmosphère. Ann. Chim. Phys.

67, 5-54; 69, 353-367; ders. (1843-44). Économie rurale, 2 Bde.; vgl. Aulie, R.P. (1970). Boussingault and the nitrogen cycle. Proc. Amer. Philos. Soc. 114, 435-479.

287 Lawes, J.B., Gilbert, J.H. & Pugh, E. (1861). On the sources of nitrogen of vegetation; with special reference to the question whether plants assimilate free or uncombined nitrogen. Philos. Trans. Roy. Soc. London 151, 431-577.

288 Hellriegel, H. & Wilfarth, H. (1888). Untersuchungen über die Stickstoffernährung der Gramineen und Leguminosen. Z. Ver. Rübenzuckerindustrie, Beilage.

289 Schloesing, T. & Müntz, A. (1877). Sur la nitrification par les ferments organisés. Comp. Rend. Acad. Sci. 84, 301-303.

290 Winogradsky, S. (1890). Sur les organismes de la nitrification. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 110, 1013-1016.

291 Warington, R. (1891). On nitrification, part IV. J. Chem. Soc. London 59, 484-529.

292 Winogradsky, S. (1891). Recherches sur les organismes de la nitrification, part 5. Ann. Inst. Pasteur 5, 577-616.

293 Schloesing, T. (1868). Sur la decomposition des nitrates pendant les fermentations. Comp. Rend. Sic. Nat. Paris 66, 237-239; Meusel, E. (1875). De la putréfaction produite par les bactéries, en presence des nitrates alcalins. J. Pharm. Chim. 22 (sér. 4), 430-431.

294 Gayon, U. & Dupeit, G. (1882). Sur la fermentation des nitrates. Comp. Rend. Sci. Nat. Paris 95, 644-646: 644.

295 Anonymus (1766). Mémoire sur la plantation du salpêtre. Mémoires et observations, Chez la Société Typographique, aux dépens de la Société Oeconomique, Bern, 4-50: 34; für »nitrification« vgl. auch: de Morveau (1783). Mémoire sur les moyens des saturer les eaux-meres du nitre. Nouveaux mémoires de l'Académie des sciences, arts et belles lettres de Dijon 1782, 1-16: 7; Anonymus (1790). Salpêtrier. Encyclopédie méthodique, Bd. 7, 166-212: 173.

296 Keir (1789). Suite de mémoire sur l'acide nitreux. Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts 34, 216-226: 223.

297 Field, G.W. (1898). Methods in planktology. Amer. Nat. 32, 735-745: 735.

298 Lundegårdh, H. (1924). Kreislauf der Kohlensäure in der Natur; Vernadskij, V.I. (1924). La géochimie; Einsele, W. (1936). Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. Arch. Hydrobiol. 29, 664-686.

299 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 209-258.

300 Schroeder, H. (1919). Die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke auf der Erde. Naturwiss. 7, 8-12.

301 Noddack, W. (1937). Der Kohlenstoff im Haushalt der Natur. Z. angew. Chem. 50, 505-510; Riley, G.A. (1944). Carbon metabolism and photosynthesis efficiency. Amer. Sci. 32, 132-134.

302 Vernadskij (1924).

303 Vgl. Hunt, J.M. (1972). Distribution of carbon in crust of earth. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 56, 2273-2277; Bolin, B. et al. (1983). C, N, P, and S cycles: major reservoirs and fluxes. In: Bolin, B. & Cook, R.B. (eds.). The Major Biogeochemical Cycles and Their Interactions, 41-65.

- 304** Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.* 50, 221-246: 221f.
- 305** Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-417.
- 306** Vgl. Watt, K.E.F. (1966). The nature of systems analysis. In: Watt, K.E.F. (ed.). *Systems Analysis in Ecology*, 1-14.; Van Dyne, G.M. (1966). Ecosystems, systems ecology, and systems ecologists. In: Shugart, H.H. & O'Neill, R.V. (eds.) (1979). *Systems Ecology*, 67-89.

Literatur

- Fishman, A.P. & Richards, D.W. (eds.). (1964). *Circulation of the Blood. Men and Ideas*.
- Pomeroy, L.R., (ed.) (1974). *Cycles of Essential Elements. Benchmark Papers in Ecology*, vol. I.
- Gorham, E. (1991). Biogeochemistry: its origins and development. *Biogeochem.* 13, 199-239.
- Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs. Ideengeschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf.
- Köchy, K. (2006). Das naturphilosophische Kreislaufmodell und seine umweltethische Bedeutung. In: Köchy, K. & Norwig, M. (Hg.). *Umwelt-Handeln. Zum Zusammenhang von Naturphilosophie und Umweltethik*, 207-231.

Kultur

Das im 17. Jahrhundert ins Deutsche entlehnte Wort ›Kultur‹ geht zurück auf das lateinische ›cultura‹ »Landbau, Pflege«, das wiederum von ›colere‹ »bebauen, pflegen« abstammt. Die durchgehende lateinische Bedeutung des Wortes ist auf »Ackerbau« bezogen. Daneben erscheint das Wort aber bereits im klassischen Latein bei Cicero in der doppelten Verbindung von einerseits *Agrikultur* (›agri cultura«¹) und andererseits *Geisteskultur* (›cultura [...] animi«²) – der letztere Ausdruck allerdings allein an einer Stelle, an der er mit der Philosophie identifiziert wird. Bis ins 17. Jahrhundert wird mit ›cultura‹ stets ein Genitivattribut verbunden; erst S. Pufendorf verwendet das Wort absolut, und zwar erstmals 1675.³ Während die ältere, seit der Antike geläufige Bedeutung des Wortes sich auf die Persönlichkeitsentwicklung eines einzelnen Individuums bezieht, ist der moderne, seit Pufendorf etablierte Sinn des Ausdrucks auf den gesellschaftlichen Prozess der Selbstgestaltung der menschlichen Gattung bezogen.

Antike

Einflussreich für die Bestimmung des Kulturbegriffs ist seit der Antike die Gegenüberstellung von *Kultur* und *Natur*. Implizit ist diese Unterscheidung bereits in der älteren griechischen Naturphilosophie enthalten, insofern die Unterschiedlichkeit der Sitten und Gesetze bei verschiedenen Völkern beschrieben wird⁴ und eine Veränderung der menschlichen Natur (z.B. der Schädelform) durch verschiedene Sitten im Unterschied zur Regelmäßigkeit und Gleichförmigkeit der Natur beobachtet wird⁵. Zu terminologischer Reife gelangt der Gegensatz Mitte des 5. Jahrhunderts vor Christus in der Unterscheidung von *Natur* (›φύσις‹) und *Gesetz* (›νόμος‹).⁶ Der Sophist Antiphon, der als einer der ersten den Gegensatz scharf betont, verbindet mit ihm einen Unterschied in der Verbindlichkeit: »die Gebote der Normen sind von außen auferlegt [›ἐπιθετα‹], die Gebote der Natur aber notwendig [›ἀναγκαῖα‹]«⁷.

Kultur ist die Welt, die Lebewesen eines bestimmten Typs (›Menschen‹) einerseits kollektiv hervorbringen, tradieren und akkumulieren und die ihnen andererseits und umgekehrt Handlungsorientierungen gibt und dabei die Möglichkeit des Setzens von eigenen individuellen Zielen einschließt, also eine Distanzierung von (natürlich) vorgegebenen Zwecken ermöglicht. Zur Kultur sind demnach solche Wesen befähigt, die in der Lage sind, ihr Handeln systematisch, bewusst und begründet nach anderen Zielen auszurichten als den biologischen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung.

Kultur der Tiere (Letromi 1806) 361
kulturelle Evolution (Brinton 1893) 352
Humanethologie (Wheeler 1926) 362
Kulturethologie (Koenig 1970) 362
Ratscheneffekt (Tomasello 1994) 365

In der älteren griechischen Philosophie gilt die Kultur als eine Gabe der Götter an den Menschen. Erst in der Sophistik des 5. vorchristlichen Jahrhunderts werden naturalistische Theorien zur Entwicklung der Kultur des Menschen aufgestellt, die eine Distanzierung von der Kulturlosigkeit der Tiere enthalten.⁸ Als erster, der eine solche Vorstellung entwickelt, gilt der Anaxagoras-Schüler Archelaos. Nach Archelaos haben sich die Menschen zunächst wie die Tiere von Schlamm ernährt, bevor sie sich von den übrigen Lebewesen trennten (›διεκρίθησαν‹), indem sie Gesetze aufstellten, handwerkliche Fähigkeiten entwickelten und Städte gründeten.⁹ Neben den Prinzipien der Rechtllichkeit als einer spezifisch menschlichen Errungenschaft – die schon Hesiod im Vergleich zur Rechtlosigkeit und Gewalt unter den Tieren hervorhebt¹⁰ – wird immer wieder auch die *Sprache* als eine Voraussetzung der Zivilisation genannt (†Kommunikation). Bei fast allem, was der Mensch Positives geleistet habe, sei die Sprache beteiligt gewesen, wie Isokrates bemerkt.¹¹

Allerdings ist die These von der Kultur- und Sprachlosigkeit der Tiere früh umstritten. Dagegen wird angeführt, dass auch die Tiere, v.a. die Vögel ihre eigene, dem Menschen unverständliche Sprache hätten, die mit der Sprache fremder Völker vergleichbar sei (ein in der Dichtung häufiger Vergleich).¹² Und auch die Monopolstellung des Menschen im Hinblick auf seine Technik und soziale Organisation wird in Zweifel gezogen. Demokrit vertritt die Auffassung, die menschlichen Künste seien den Tieren abgeschaut worden, so die Webekunst den Spinnen und die Baukunst den Vögeln.¹³ Homer vergleicht den Heerführer Agamemnon mit einem Leitstier¹⁴; Platon bezeichnet Ameisen, Bienen und Wespen als staatenbildende Arten (›πολιτικὸν γένος‹)¹⁵; und Aristoteles ist der Ansicht, der Mensch sei nur in höherem Maße als diese Tiere zu einer Staatenbildung befähigt¹⁶. Trotzdem wird anerkannt, dass sich der Mensch mit seinen Werkzeugen – v.a. der Hand und der Sprache – seine eigene Welt geschaffen hat, die ihm zur Gewohnheit und zur *zweiten Natur* geworden ist, wie sie Aristoteles im Anschluss an Demokrit und Euenus nennt¹⁷; und wie sie später mit der Kunst und »freien Selbstbestimmung« des Menschen in Verbindung gebracht wird¹⁸. Aristoteles sieht neben Sprache und Verstand auch die sinnliche Wahrnehmung allein

um des Schönen willen, und nicht im Dienste der Lebenserhaltung als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen.¹⁹

In der Gegenüberstellung von Natur (»φύσις«) und Kunst (»τέχνη«) wird in der pseudo-aristotelischen »Mechanik« die Vielfältigkeit der Ziele des Menschen als ein Charakteristikum seiner Kultur herausgestellt: »die Natur verhält sich immer in der gleichen Weise und einfach; während das, was [für den Menschen] nützlich ist, sich vielfach verändert«²⁰. Das Handeln des Menschen sei daher gegen die Natur gerichtet oder zumindest über sie hinausweisend (»παρὰ φύσιν«), indem sie die Natur kultiviere und auf den Menschen hin veredle.²¹

Der Unterschied zwischen dem auf Selbsterhaltung ausgerichteten Verhalten der Tiere und dem freien, vielfältige Ziele verfolgenden Handeln des Menschen wird besonders in der Stoa herausgearbeitet (†Mensch). Zu einer wirklichen Kunst und Kultur haben es die Tiere danach nicht gebracht, weil ihr Verhalten eben an das biologische Ziel der Selbsterhaltung gebunden bleibt und weil es bei allen Vertretern einer Gattung ohne Variation stereotyp ausgeführt wird (†Instinkt). Erst die Fähigkeit zur Bildung abstrakter Begriffe ermögliche dem Menschen eine Lösung von den konkreten Eindrücken des Augenblicks und damit sowohl die Entwicklung systematischer Erkenntnisse als auch selbstverantwortlichen sittlichen Handelns: »Tierischer Gattungsinstinkt hätte nie eine Kultur hervorbringen können« (Pohlenz 1941)²².

Als Erklärung für die Kultur als der vom Menschen selbst geschaffenen Welt werden in der Antike nicht allein die besonderen Fähigkeiten des Menschen angeführt, sondern auch seine Mängel gegenüber den Tieren.²³ Die Entstehung der Kultur wird geradezu als eine biologische Notwendigkeit zur Erhaltung des Menschen hingestellt. Als die wichtigsten Errungenschaften der menschlichen Kultur gelten daher diejenigen, die eine Kompensation der physischen Mängel des Menschen im Vergleich zu den Tieren ermöglichen, so die Kleidung, die Häuser und die Techniken zur Nahrungsproduktion.²⁴ Selbst das Leben in staatlicher Organisation und die Intelligenz des Menschen werden als Kompensationen einer ursprünglichen Unterlegenheit interpretiert: Als Einzelwesen sei der Mensch nicht lebensfähig, sondern er sei auf den Schutz der Gemeinschaft angewiesen; und der Verstand sei sekundär aus der Not geboren, etwa gemäß der Spruchweisheit »Not macht auch den Dümsten klug« (Euripides).²⁵

Terminologisch erfolgt die Abgrenzung des kulturellen vom Natürlichen in der römischen Anti-

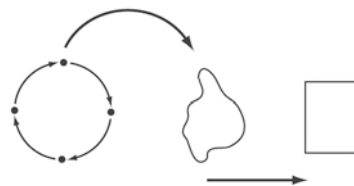


Abb. 254. Schematisches Diagramm zur Darstellung kulturellen Handelns: gezielte Veränderung eines Objekts der Umwelt eines Organismus zu einem Gegenstand, der auf den Organismus nicht notwendig zurückwirkt.

ke nicht durch das Wortfeld um »cultura« (das mit dem Natürlichen des Ackerbaus verbunden bleibt), sondern mittels der Ausdrücke »civilitas« (»das den Bürger Betreffende«), »urbanitas« (»die verfeinerte Umgangsform in der Stadt im Gegensatz zur Rustizität«) und »humanitas« (»das menschenwürdige Leben und Tun, Geistesbildung, Erziehung«).²⁶ In der christlich geprägten Spätantike und im Mittelalter vollzieht sich eine Umdeutung dieser Ausdrücke: Die Vorstellung einer Kultivierung des Geistes und einer weltlichen Bildung wird überlagert von dem alles bestimmenden Gegensatz von diesseitiger und jenseitiger Welt und dem Ideal einer demütigen Gläubigkeit. Besonders bezeichnend ist in diesem Zusammenhang der Bedeutungswechsel von »humanitas«, das in dem Gegensatz des menschlich Schwachen und Triebhaften zum göttlich Starken und Geistigen seine Bestimmung erfährt.²⁷ Eine Rückwendung zu der römischen Bedeutung erfolgt im Humanismus der Renaissance, in dem erneut die weltliche Geistigkeit als »humanitas« verstanden und dabei insbesondere der Aspekt der Bildung betont wird. Über das Studium und die Lehre der Wissenschaften und Künste sei die Humanität zu erreichen.²⁸ Die Bezeichnung »humanitas« wird damit gerechtfertigt, dass die Pflege von Wissenschaft und Lehre unter den beseelten Wesen (»ex universis animantibus«) allein dem Menschen gegeben sei.²⁹ – Der Ausdruck »Zivilisation« (franz. »civilisation«) wird in die modernen europäischen Sprachen erst 1756/57 durch den Marquis de Mirabeau eingeführt.³⁰ Es stellt eine Substantivierung des vorher gebräuchlichen Verbs »civiliser« »die Sitten mildern« dar. Die Entgegensetzung der Begriffe »Zivilisation« und »Kultur« trägt seit Ende des 18. Jahrhunderts viel zu ihrer semantischen Konturierung bei.

Frühe Neuzeit

S. Pufendorf verwendet als erster das Wort »Kultur« ohne Genitivattribut als substantielles Absolutum,

d.h. nicht zur Bezeichnung einer Tätigkeit, sondern eines abstrakten Zustandes und bildet es damit von einer Metapher zu einem »autonomen Begriff«.³¹ Er versteht die Kultur als den Bereich, in dem der Mensch sich kraft seiner Vernunft über die Ordnung der Natur erhebt und eine autonome Sphäre der Gemeinschaft und Religiosität schafft. Er sieht in der Kultur den Inbegriff der Pflichten des Menschen, die ihm gerade über die blinde Selbsterhaltung der Tiere hinaus zukommen.³² Mit Pufendorf wird auf diese Weise die Opposition von ›Kultur‹ und ›Natur‹ terminologisch etabliert. Parallel zur Welt der natürlichen Dinge, der *entia physica*, entwirft Pufendorf die unabhängig davon stehende Welt der Kultur, die die *entia moralia* enthält und die auf die Vollkommenheit des menschlichen Lebens gerichtet ist – und in Bezug auf die überhaupt erst die Möglichkeit der Sinnhaftigkeit und Wertbestimmtheit eines Gegenstandes (wie etwa des Lebens) gegeben ist.³³ Die Kultur ist bei Pufendorf nicht nur Mittel in Bezug auf den Zweck der Selbsterhaltung des Menschen, aber sie wird doch auch in diesem Zusammenhang diskutiert. Ähnlich wie bei den naturalistisch argumentierenden Autoren von Anaxagoras bis Gehlen (s.u.) steht auch bei Pufendorf in einigen Kontexten die (biologische) Selbsterhaltung als höchster Punkt in seiner Argumentation. So gibt er die Hinfälligkeit (»imbecillitas«) des Menschen als Grund dafür an, dass er sich zu einem sozialen (und kulturellen) Wesen entwickeln muss, weil er alleine, ohne der in der Gemeinschaft geschaffenen Kultur sich nicht erhalten könne. Weil Pufendorf daneben aber auch die Selbständigkeit der Kultur gegenüber der Ordnung der Natur betont, ist er als »erster Kulturphilosoph« bezeichnet worden.³⁴ Bei Pufendorf steht also nicht nur die Kultur im Dienst der Selbsterhaltung, sondern ebenso die Selbsterhaltung im Dienst der Sozialität und Kultur des Menschen. Allgemein gilt Pufendorf damit als der Begründer des modernen Kulturbegriffs.³⁵

Neben Pufendorf ließen sich auch noch andere, z.T. ältere Autoren anführen, die dem Studium der natürlichen Notwendigkeiten des Lebens das der kulturellen Werthaftigkeit des Gutlebens gegenüberstellen. Zu verweisen wäre etwa auf den ›Defensor pacis‹ des Marsilius von Padua von 1324. Darin wird in einer Auseinandersetzung mit Aristoteles unterschieden zwischen einer Untersuchung der natürlichen Ursachen, die das Leben der Pflanzen und Tiere bestimmen und die als Naturwissenschaft (»sciencia naturalis«) bezeichnet wird, und einer Beschäftigung mit den Künsten und der Vernunft, die dem menschlichen Leben seine Ordnung geben.³⁶ Dem Reich

der Notwendigkeit, das das natürliche Problem des Überlebens (»existere«) betrifft, wird das Reich der Möglichkeit gegenübergestellt, das die Fragen des Gutlebens (»bene vivere«) behandelt. Beide Reiche sind somit unter unterschiedliche Prinzipien gestellt.

Erst mit Pufendorf wird diese Unterscheidung aber terminologisch mit der Differenz von ›Natur‹ und ›Kultur‹ markiert. Seit 1760 verbreitet sich der Ausdruck ›Kultur‹ in Deutschland allgemein und wird bereits Ende des 18. Jahrhunderts zu einem Modewort der Zeit.

Eine enge Verbindung zwischen dem Kulturbegriff und dem Nationalgedanken zieht Ende des 18. Jahrhunderts J.G. Herder. Dies kommt etwa in folgendem bekannten Satz Herders zum Ausdruck: »Die Cultur eines Volkes ist die Blüthe seines Daseyns, mit welcher es sich zwar angenehm, aber hinfällig offenbaret«.³⁷ Anders als bei Pufendorf bildet ›Kultur‹ bei Herder keinen Gegensatz zu ›Natur‹, sondern eher zu ›Barbarei‹; Herders Kulturbegriff ist also mit einer Fortschrittsvorstellung verbunden. Er spricht von der ›Kette der Cultur‹³⁸, die bis ans Ende der Erde reiche, und versteht die Kultur als einen Zustand, zu dem sich nicht nur individuell der einzelne Mensch, sondern auch kollektiv das »Menschengeschlecht« bilden könne. Die als »Kette von Bildung«³⁹ sich vollziehende Gestaltung einer Humanität des Menschengeschlechts sei dadurch gekennzeichnet, dass in ihr »zwar Menschengestalten verschwinden, aber der Menschengestalt unsterblich und fortwirkend lebet«⁴⁰.

Ähnlich sieht es I. Kant, der die Kultur als selbstbestimmte Entfaltung der Naturanlagen und als das kollektive Ziel der Menschheitsentwicklung bestimmt. Durch die Schritte »aus der Rohigkeit zur Cultur« würden die menschlichen Talente entwickelt, der Geschmack gebildet und die Gesellschaft in ein »moralisches Ganze« verwandelt.⁴¹ Im Gegensatz zur »Civilisirung«, die nach Kant in bloßer »gesellschaftlicher Artigkeit« und »äußerer Anständigkeit« besteht, sei die Kultur durch eine innere sittliche Bildung gekennzeichnet: »Denn die Idee der Moralität gehört noch zur Cultur«.⁴² Die Kultur stellt für Kant aber keinen schroffen Gegensatz zur Natur dar, sondern wird im Gegenteil in einer naturteleologischen Sicht als der »letzte Zweck« der Natur gedeutet.⁴³ Auch wenn die Kultur bei Kant also in gewisser Weise in die Natur integriert wird, so bleibt sie doch als der Bereich, in dem sich die menschliche Freiheit als Ausdruck seiner Vernunft entfaltet, immer scharf unterschieden von der Welt der bloß sinnlichen Antriebskräfte. Sie bildet damit auch die exklusive Sphäre des Menschen im Gegensatz zur

rein sinnlich-körperlichen Verfasstheit der Tiere: In der Kultivierung des Menschen könne eine allmähliche »Befreiung des Willens von dem Despotismus der Begierden« erreicht und eine Welt nach selbst gegebenen Gesetzen aufgebaut werden.⁴⁴ Allgemein definiert Kant den Begriff der Kultur unter Bezug auf die Fähigkeiten der *Zwecksetzung* und *Freiheit*, d.h. *Vernünftigkeit* eines Wesens: »Die Hervorbringung der Tauglichkeit eines vernünftigen Wesens zu beliebigen Zwecken überhaupt (folglich in seiner Freiheit) ist die Cultur.«⁴⁵ – Das Vorhandensein von Traditionen, das Kant auch bereits bei Tieren anerkennt, und zwar in Bezug auf den Vogelgesang,⁴⁶ spielt in seinem Kulturbegriff, im Gegensatz zu den modernen biologischen Bestimmungen (vgl. Tab. 151), dagegen keine Rolle.

In der Philosophie Kants verfestigt sich also die Gegenüberstellung von Natur und Kultur. Der Mensch wird von Kant gerade insofern vom Tier unterschieden, als er über Kultur verfüge.⁴⁷ Der Mensch wird von Kant allerdings nicht als solcher, sondern nur in einer bestimmten Hinsicht qualifiziert, über die Natur hinauszugehen. Die Grenze zwischen Natur und Kultur trennt also nicht den Menschen von den anderen Dingen der Welt, sondern sie verläuft mitten durch den Menschen selbst.⁴⁸ Nur insofern er über das übersinnliche Vermögen der Vernunft verfügt, sich selbst nach Gesetzen der Freiheit bestimmen zu können, könne er als außerhalb der Natur stehend verstanden werden. Dieses besondere Vermögen mache den Menschen nicht bloß zu einem Naturzweck wie seine lebendigen organisierten Mitgeschöpfe, sondern zu einem »Endzweck«. Während die Zwecke der organisierten Naturwesen nach Kant immer bedingt sind, weil sie Teile des Naturprozesses sind, ist die eine, die übersinnliche Seite des Menschen ein Ding, das »von keiner anderweitigen Bedingung, als bloß seiner Idee abhängig ist.«⁴⁹ In seiner Vernunft setze sich der Mensch ein Gesetz, das von ihm selbst »als unbedingt und von Naturbedingungen unabhängig, an sich aber als notwendig vorgestellt wird.«⁵⁰ Kant hält es aber für möglich, dass nicht nur Vertreter der biologischen Art *Homo sapiens*, sondern auch andere Wesen ein moralisches Subjekt in diesem Sinne sein können. In einer Klammer fügt er hinzu, dass eben nicht nur von dem Menschen, sondern von »jedem vernünftigen Wesen in der Welt«⁵¹ nicht weiter gefragt werden könne, wozu es existiere. Kant vertritt also alles andere als einen Anthropozentrismus oder »Speziesismus« (†Bioethik), sondern einen Rationozentrismus. In der Argumentation Kants bildet es lediglich ein empirisches Faktum, dass von den uns bekannten Wesen allein Vertreter der biologischen

Spezies »Mensch« über Vernunft und damit Kultur verfügen. Aufgrund dieses Faktums konnte die biologische Gattungsbezeichnung »Mensch« aber zu einem philosophischen Titel für ein vernunftbegabtes Wesen avancieren.

Kulturskeptizismus im späten 18. Jh.

Im Gegensatz zu diesem emphatischen und positiven Begriff der Kultur als Zweck einer natürlichen und Ziel einer sozialen Entwicklung gerät der Kulturbegriff am Ende des 18. Jahrhunderts unter den Einfluss von J.J. Rousseaus zivilisationsskeptische Haltung, nach der die soziale Entwicklung alles andere als eine zunehmende Freiheit und Glückseligkeit zur Folge habe. Prägnant bringt F. Schiller 1795 diese Sicht der Kultur als Fessel, und nicht als Mittel der Befreiung zum Ausdruck: »Die Kultur, weit entfernt, uns in Freiheit zu setzen, entwickelt mit jeder Kraft, die sie in uns ausbildet, nur ein neues Bedürfnis, die Bande des physischen schnüren sich immer beängstigender zu, so daß Furcht, zu verlieren, selbst den feurigen Trieb nach Verbesserung erstickt, und die Maxime des leidenden Gehorsams für die höchste Weisheit des Lebens gilt.«⁵² Unter diesem Einfluss Schillers bestimmt W. von Humboldt die Kultur als »nichts Selbstständiges, eine blosse unbestimmte Tauglichkeit zu allem Möglichen; keine Kraft, ein blosser Besitz; nichts Lebendiges, ein todter Schatz«. In einer Periodisierung der Geschichte nimmt die »Periode der blossen Kultur« bei von Humboldt eine Zwischenstellung zwischen der »Periode der blossen Natur« und der »Periode der vollendeten Bildung« ein.⁵³

Mit F. Schleiermacher verschiebt sich der Akzent im Konzept der Kultur fort von einer abstrakten, auf die gesellschaftlichen und sittlichen Umgangsformen und die Bereiche Kunst und Wissenschaft gerichteten Bestimmung hin zur Betonung von Techniken und Materialisierungen des Handelns in Form von Gegenständen, die sich das Subjekt gegenüberstellt und in denen es sich erkennt. In jeder bestimmten Art des kulturellen Erkennens und Darstellens bildet sich nach Schleiermacher ein eigenes »Organsystem«, mit dem sich das erkennende Subjekt selbst formt. In der Darstellung dieser Formung erstreckt sich die Gestaltung auch auf die »Außenwelt«, die also in der Kultur verändert wird. Nach Schleiermacher besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem Geistigen und dem Materiellen der Kultur: Der »Charakter der Eigenthümlichkeit« hefte sich an das »Beharrliche, Substantielle«, und es gehören »das Individualisieren der unmittelbaren Natur und Individualisieren der Außenwelt zusammen und beides ist durch einander

bedingt. Ein Mensch der sich kein festes Eigenthum bildet hat auch keine persönliche Individualität«. ⁵⁴

Kultur und Evolutionstheorie

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts bleibt der Kulturbegriff fest in den Humanwissenschaften verankert. Einer seiner zentralen Bedeutungsaspekte ergibt sich gerade aus der Entgegensetzung der Daseinsweise des Menschen und der der Tiere. Eine allmähliche Öffnung des Konzepts gegenüber den Lebensformen mancher Tiere vollzieht sich mit der genealogischen Eingliederung des Menschen in eine reale Geschichte der Natur. C. Darwin, der zentrale Protagonist dieser Entwicklung, ist zwar immer bemüht, die kontinuierliche Entwicklung auch der mentalen Fähigkeiten in der Evolution nachzuweisen, er wendet in seinen Hauptwerken den Ausdruck »Kultur« aber nicht auf das Verhalten der Tiere an. Trotzdem sieht er auch bei vielen Tieren, insbesondere bei den Säugetieren und einigen Vögeln, die Fähigkeiten verwirklicht, die in seinen Augen die Kultur ausmachen. Hierzu zählen v.a. die sozialen Verhaltensweisen, z.B. das gemeinsame Fischen der Pelikane oder die gemeinsame Verteidigung der Bisons. ⁵⁵ Das Sozialverhalten einiger Tiere enthält nach Darwin auch die Momente der Liebe (»feeling of love for each other« ⁵⁶) und der Sympathie und des Mitgefühls für das Leid der Artgenossen (»Many animals [...] certainly sympathise with each other's distress or danger« ⁵⁷). Die altruistischen Einstellungen (»benevolent feelings« ⁵⁸) der Tiere zeige sich z.B. darin, dass sie ihre hilfsbedürftigen Artgenossen unterstützen, wie Darwin anhand des Falles eines blinden Pelikans, der von anderen gefüttert worden sei, belegen will. Auch einen Sinn für das Schöne (»taste for the beautiful« ⁵⁹) schreibt Darwin einigen Tieren, und hier v.a. den Vögeln zu, ausgedrückt etwa in dem Gesang der Singvögel oder den Bauten der Laubenvögel.

E. Haeckel schließt sich, wie in vielem anderen, auch in Fragen des Kulturbegriffs Darwin an. Auch für ihn bedeutet Kultur eine Form der Veredelung, wie sie schon bei Tieren zu finden ist. Er beabsichtigt eine Ableitung der Kultur aus der Naturgeschichte und sieht in der Behauptung einer Zäsur nichts als eine menschliche Überheblichkeit. Der der Kultur zugrunde liegende Mechanismus ist seines Erachtens nichts anderes als die das Leben insgesamt bestimmende Natürliche Selektion: »Die freie Concurrenz der Menschen, welche als Freihandel, Freizügigkeit etc. alle unsere Culturthätigkeit hebt, alle unsere Culturzeugnisse veredelt, ist in der That nichts Anderes, als die natürliche Züchtung im Kampfe um das Dasein«. ⁶⁰ In einem Vortrag im Jahr 1877 entwickelt

Haeckel das Programm einer »Culturgeschichte der Thiere«, in deren Rahmen die heutigen »Culturzustände« der sozialen Tiere, z.B. der Ameisen und Bienen, historisch auf der Basis der »Entwickelungslehre« zu erklären seien. ⁶¹ Die biologische Evolutionstheorie soll auf diese Weise die wissenschaftliche Grundlage der verschiedenen Zweige der Wissenschaften vom Menschen liefern, u.a. der Religionswissenschaft und Ethik (†Kulturwissenschaft). F. Engels erkennt in dieser Anschauung später eine Projektion der kapitalistischen Wirtschaftsform in die Natur und deren Rückprojektion auf die Kultur des Menschen. ⁶² Er hält dagegen, eine wahre Kultur bestehe gerade in der Überwindung des Anarchischen der Natur durch bewusste Planung und Organisation.

Haeckel ist in der Frage der Definition des Kulturbegriffs allerdings selbst nicht eindeutig. So stellt er 1904 die Kultur als ein Spezifikum des Menschen heraus – wenn auch nur einiger Menschen: »Das, was den Menschen so hoch über die Thiere, auch die nächst verwandten Säugethiere, erhebt, und was seinen Lebenswerth unendlich erhöht, ist die *Cultur*, und die höhere Entwicklung der *Vernunft*, die ihn zur Cultur befähigt. Diese ist aber größtentheils nur Eigenthum der höheren Menschenrassen und bei den niederen nur unvollkommen oder gar nicht entwickelt. Diese Naturmenschen (z.B. Weddas, Australneger) stehen in psychologischer Hinsicht näher den Säugethieren (Affen, Hunden), als dem hochcivilisirten Europäer; darum ist auch ihr individueller Lebenswerth ganz verschieden zu beurtheilen.« ⁶³ »Kultur« dient Haeckel hier also als Differenzbegriff zur chauvinistischen Degradierung einiger menschlicher Gesellschaften. Dieses Interesse hindert Haeckel offenbar daran, einen rein naturalistischen Kulturbegriff zu entwickeln.

Polarität von »Kultur« und »Leben«

Mit dieser letzteren Auffassung steht Haeckel unter dem Einfluss der geistesgeschichtlich dominanten Tradition, nach der »Kultur« und »organisches Leben« zwei polare Begriffe bilden. Die Kultur gilt danach als ein Privileg des Menschen; durch seine Kultur ist der Mensch nicht mehr rein biologisch verfasst. Pointiert wird diese Position im Neukantianismus zum Ausdruck gebracht, so 1920/22 von H. Rickert in seiner Kritik der Lebensphilosophie: »Der »Naturzustand«, in dem nur die Lebenstribe frei walten und das Leben sich ungehemmt auslebt, ist überall dem Kulturzustand entgegengesetzt«. ⁶⁴ Für Rickert bildet die Kultur die Sphäre der Werte, die unabhängig von der Ordnung des Biologischen existiert; sie bestehe in dem »Inbegriff der Güter, die wir um ihrer Werte willen pflegen« ⁶⁵ oder, in einer anderen Formulie-

rung, »die Gesamtheit der realen Objekte, an denen allgemein anerkannte Werte oder durch sie konstituierte Sinngebilde haften, und die mit Rücksicht auf diese Werte gepflegt werden«⁶⁶. Die »Kulturwerte« sind für Rickert »Eigenwerte«, die unabhängig von dem »Wert des bloß natürlichen, d.h. vitalen Lebens« gelten (vgl. Tab. 151).⁶⁷ Die Werte, die Rickert anspricht, bestehen seiner Meinung nach noch nicht in einem psychischen oder geistigen Leben als solchem: »das bloße Vorhandensein von Psychischem macht, weil seelisches Leben als solches auch als Natur zu betrachten ist, eben noch nicht das Kulturobjekt aus, und daher ist es zur Definition des Kulturbegriffs nicht zu verwenden«.⁶⁸ Die Werte sind für Rickert vielmehr allgemeine Ideen, die an konkreten Objekten haften oder der Orientierung des Handelns dienen können. In Auseinandersetzung mit H. Paul, der 1880 »die betätigung psychischer factoren« als »das charakteristische kennzeichen der cultur« ansieht und in der Folge dessen auch eine »tierische cultur« anerkennt⁶⁹, konzentriert Rickert seinen Kulturbegriff auf die Sphäre der Werte. Und weil Werte im Sinne Rickerts bei Tieren nicht vorkämen, lehnt er die Anwendung des Kulturbegriffs auf Tiere strikt ab: »es ließe sich wohl zeigen, daß die Übertragung menschlicher Kulturbegriffe auf tierische Gemeinschaften in den meisten Fällen eine spielerische und verwirrende Analogie ist«.⁷⁰

Aufgenommen wird das Verständnis von »Kultur« und werteorientiertem Handeln von Max Weber. Er stellt 1904 knapp fest: »Der Begriff der Kultur ist ein Wertbegriff«.⁷¹ Noch schärfer als Max Weber bringt sein Bruder Alfred die Unabhängigkeit des Kulturbegriffs von biologischen Bezügen zum Ausdruck. Er unterscheidet zwischen dem fortschreitenden Zivilisationsprozess und der Kultur. Die Zivilisation betrifft dabei die Mittel für das Überleben des Menschen, die Summe aller nützlichen und zweckmäßigen Einrichtungen (z.B. der Technik), die, weil sie den Menschen als Gattungswesen betreffen, einen allgemeinen und objektiven Charakter haben und in einem stetigen Prozess der Akkumulation weiterentwickelt werden können. Die Kultur hat für A. Weber demgegenüber nichts mit dem biologisch Nützlichen zu tun: »[S]ie beginnt erst in gewissem Sinne, [...] wo die Gestaltung unseres Daseins durch Zielsetzungen anfängt, die in biologischem Sinne über- oder unzweckmäßig sind«.⁷² Wegen ihrer Enthobenheit aus dem Leben ist für Weber die Kultur das »für die Fortexistenz des Lebens Überflüssige«, das die Lebensformen zersetzen und zerbrechen kann »und dessen Existenz wir doch als höher fühlen als alles Gesunde und Lebendige, was dadurch zerstört wird«.⁷³

Die von den Neukantianern angestrebten methodisch begründeten eindeutigen Grenzziehungen finden allerdings keine allgemeine Anerkennung. Im Gegensatz dazu wird es vielfach als fruchtbar angesehen, die traditionellen Grenzen der Begriffe zu überschreiten. Insbesondere die integrative Stellung des Begriffs des ↑Lebens verhindert es, ihn auf die Seite der Natur festzulegen. So etabliert sich die Kultur-anthropologie, etwa mit dem Versuch E. Rothackers, Kulturen als »Lebensstile« zu definieren⁷⁴, gerade in Entgegensetzung zu Rickerts Trennung der Sphären.

Philosophische Anthropologie

Auch die Philosophische Anthropologie trägt vielfach gerade zur Auflösung eines spezifisch menschlichen Kulturbegriffs bei. Zwar sind die Definitionen, die im Rahmen der Philosophischen Anthropologie für »Kultur« gegeben werden, nicht selten auf die Auszeichnung der besonderen menschlichen Welt im Gegensatz zur Umwelt der Tiere gerichtet⁷⁵ – der Mensch ist nach Gehlen »von Natur ein Kulturwesen«⁷⁶, andere sehen in der Kultur (oder genauer der *Kulturfähigkeit*) das »Artmerkmal« des Menschen⁷⁷ (vgl. außerdem die Bestimmungen von W. Sombart und F.-H. Tenbruck in Tab. 151).⁷⁸ Tatsächlich wird aber einer funktionalen Beurteilung der Kultur im Sinne ihrer Interpretation als (biologische) Anpassung der Weg gebahnt. So beschreibt A. Gehlen die Kultur als die Welt, in der der Mensch allein leben kann. Die Kultur des Menschen bestimmt er als »Inbegriff der von ihm ins Lebensdienliche umgearbeiteten Natur«.⁷⁹ Auch die Kultur steht bei Gehlen also im Dienst der Selbsterhaltung des Organismus Mensch; sie wird einerseits zu einem seiner lebensdienlichen Organe und umgibt ihn andererseits wie die Umwelt die Tiere: »An genau der Stelle, wo beim Tier die »Umwelt« steht, steht [...] beim Menschen die Kulturwelt«⁸⁰.

Kultur als Kompensation

Der Grundgedanke Gehlens, die Erklärung der Kultur des Menschen als Kompensation organischer Defizite, bildet seit der Antike einen anthropologischen Allgemeinplatz. So entwirft schon Anaxagoras den Menschen ausgehend von einem körperlichen Vergleich mit den Tieren und meint, das dabei festgestellte Defizit des Menschen müsse durch Erfahrung, Gedächtnis, Klugheit und Geschicklichkeit ausgeglichen werden.⁸¹ Der Gedanke zieht sich in verschiedenen Varianten durch die Geistesgeschichte: Marsilius von Padua ist 1324 der Auffassung, für das Leben und das gute Leben des Menschen sei es notwendig, dass er seine von der Natur nicht in jeder Hinsicht

menschenzentrierte Definitionen

»[Es] kann doch erst der, der die bloße Lebendigkeit in diesem oder jenem Sinne zurückzudrängen vermag, ein Kulturmensch genannt werden, und erst dort gibt es Kulturgüter, wo Gebilde vorhanden sind, die zur bloßen Lebendigkeit in einer Art von Gegensatz stehen. Man muß, mit anderen Worten, das Leben bis zu einem gewissen Grade »töten«, um zu Gütern mit Eigenwerten zu kommen« (Rickert 1911, 60).

»Der Begriff der Kultur ist ein Wertbegriff. Die empirische Wirklichkeit ist für uns »Kultur«, weil und sofern wir sie mit Wertideen in Beziehung setzen« (M. Weber 1904, 175).

»[Die Kultur] beginnt erst in gewissem Sinne, [...] wo die Gestaltung unseres Daseins durch Zielsetzungen anfängt, die in biologischem Sinne über- oder unzweckmäßig sind, die sich aus dem Gesichtspunkt der Fortexistenz und des besseren Versorgteins unseres naturalen Lebens nicht ableiten lassen und aus dem biologischen Eingestelltsein der Menschen in die Umwelt nicht ergeben« (A. Weber 1912, 67).

»[W]e can approximate what culture is by saying it is that which the human species has and other social species lack« (Kroeber 1923/48, 253).

»Die menschliche Kultur – ich meine all das, worin sich das menschliche Leben über seine animalischen Bedingungen erhoben hat und worin es sich vom Leben der Tiere unterscheidet« (Freud 1927, 326).

»[A]lle spezifisch menschliche, d.h. auf Irreales gerichtete und mit künstlichen Mitteln arbeitende Tätigkeit, der letzte Grund für das *Werkzeug* und dasjenige, dem es dient: die Kultur« (Plessner 1928, 311).

»Kultur ist die Schöpfung des Menschen, die er der [...] Natur entgegensetzt« (Sombart 1938, 77).

»Culture [...] is a class of things and events, dependent on symboling, considered in an extrasomatic context« (White 1959, 234).

»Kultur umfaßt im Gegensatz zu Natur alles, was dem menschlichen Handeln entspringt« (Tenbruck 1989, 15).

»Culture is the ongoing product of the evolved psyches of individual humans living in groups« (Tooby & Cosmides 1989, 29).

»Die Kultur beginnt genau dort, wo der Mensch zum ersten Mal seinen Organismus überschreitet, und sich eine neue Welt zwischen den Individuen aufbaut, eine Welt der materiellen Zeichen und Geräte, die fortan die Außenwelt seines Handelns wie die Innenwelt seines Denkens und Fühlens, seines Erlebens und Strebens prägen wird« (Schwemmer 1997, 30).

tierkulturkompatible Definitionen

»Culture, or civilization [...] is that complex whole which includes knowledge, belief, art, law, morals, customs, and any other capabilities and habits acquired by man as a member of society« (Tylor 1871, 1).

»[C]ulture includes all behavior patterns acquired through social contacts, i.e., by imitation or tuition« (Hart & Pantzer 1925, 705).

»Culture comprises inherited artifacts, goods, technical processes, ideas, habits and values. [...] Culture is [...] an instrumental reality which has come into existence to satisfy the needs of man in a manner far surpassing any direct adaptation to the environment« (Malinowski 1930, 621; 645).

»Kultur soll uns sein: der Inbegriff der vom Menschen tätig, arbeitend bewältigten, veränderten und verwerteten Naturbedingungen, einschließlich der bedingteren, entlasteten Fertigkeiten und Künste, die auf jener Basis erst möglich werden« (Gehlen 1940/62, 39).

»[C]ulture is transmitted through a nongenetic channel. Culture is acquired through learning and teaching, so that the model and the pedagogy are necessary. [...] when an experience of an individual is transmitted to the next generation, it is called a culture« (Imanishi 1952; nach Hirata, Watanabe & Kawai 2001, 488).

»[C]ulture is best seen not as complexes of concrete behavior patterns – customs, usages, traditions, habit clusters – as has, by and large, been the case up to now, but as a set of control mechanisms – plans, recipes, rules, instructions (what computer engineers call »programs«) – for the governing of behavior. [...] man is precisely the animal most desperately dependent upon such extragenetic, outside-the-skin control mechanisms, such cultural programs, for ordering his behavior« (Geertz 1966, 44).

»[C]ultures are behavioural variants induced by social modification, creating individuals who will in turn modify the behaviour of others« (Kummer 1971, 13).

»[C]ulture« [...] is a mode of life which has become behavioral trait that is acquired, shared, socially inherited, and fixed among the members belonging to the same society group« (Kawai 1975, 34).

»By culture I mean the transfer of information by behavioral means, most particularly by the process of teaching and learning« (Bonner 1980, 10).

»Culture is information capable of affecting individual's phenotypes which they acquire from other conspecifics by teaching or imitation« (Boyd & Richerson 1985, 33).

»[Culture is] an emergent phenomenon arising from sexual competition among vast numbers of individuals pursuing different mating strategies in different mating arenas« (Miller 1998, 118).

»[In kultureller Einstellung gilt:] Der Mensch nimmt seiner lebensgeschichtlichen Determination ungeachtet dieser gegenüber eine gewisse Distanz ein. Er hat neben dem Lebensdienlichen auch anderes im Auge. Er ist dazu jedenfalls instande. Er vermag sich den Ansprüchen des Lebens gegenüber souverän zu verhalten. Die Souveränität seines souveränen Verhaltens besteht darin, daß er Interessen hat, die er selbst erst entwickeln muß, die nicht auf Lebensdienlichkeit eingeschränkt sind [...]. Die Lebensbelange sind nachrangig [...]; sie sinken dazu herab, Träger eines Überbaus zu sein. Rücksichtlich dieses Überbaus ist der Mensch etwas, das er als bloßes Lebewesen gerade nicht ist« (Flach 1997, 62).

»[Kultur ist] ein Gewebe von vergegenständlichten Begriffen im Zustand einer relativen Autonomie« (Eibl 2004, 216).

»Culture is a way of life shared by the members of one group but not necessarily with the members of other groups of the same species. It covers knowledge, habits, and skills, including underlying tendencies and preferences, derived from exposure to and learning from others. Whenever systematic variation in knowledge, habits, and skills between groups cannot be attributed to genetic or ecological factors, it is probably cultural. The way individuals learn from each other is secondary, but that they learn from each other is a requirement. Thus, the ›culture‹ label does not apply to knowledge, habits, or skills that individuals readily acquire on their own« (de Waal 2001, 31).

»[O]ur definition of culture [...] a set of behaviors learned from group members and not genetically transmitted, mainly independent from ecological conditions, and shared between members of some specific groups« (Boesch 2003, 89).

Tab. 151. Definitionen des Kulturbegriffs: menschenzentriert oder tierkulturkompatibel.

perfekten Einrichtungen durch die Vernunft vervollkommenet (»compleatur«).⁸² J.G. Herder konstatiert 1772 »Lücken und Mängel« beim Menschen, die aber »in der Mitte dieser Mängel« mit der Sprachfähigkeit »den Keim zum Ersatz« enthielten.⁸³ Psychologisch gewendet bildet für A. Adler der Geist ein Surrogat für die Organe, die beim Menschen eine konstitutionelle oder individuelle Minderwertigkeit aufwiesen; die individuelle »Minderwertigkeit von Organen« könne in der psychischen Entwicklung eine »Kompensation« und »Überkompensation« des Mangels nach sich ziehen.⁸⁴ Zu besonderer Popularität bringt aber erst A. Gehlen 1940 die These vom Menschen als »Mängelwesen«: »Morphologisch ist [...] der Mensch im Gegensatz zu allen höheren Säugern hauptsächlich durch Mängel bestimmt, die jeweils im exakt biologischen Sinne als Unangepaßtheiten, Unspezialisiertheiten, als Primitivismen, d.h. als Unentwickeltes zu bezeichnen sind: also wesentlich negativ«.⁸⁵ Diese Mängel werden nach Gehlen kompensiert durch die höheren (symbolischen) Bewusstseinsleistungen, die immer wieder zurückbezogen sind auf das Überleben, auf den »Funktionsablauf« des Lebens und die »vitalen Prozesse«.⁸⁶ Die Aufgabe des Bewusstseins beschränkt sich in dieser Auffassung darauf, die Störungen, die sich dem Lebewesen Mensch entgegenstellen, zu kompensieren. Gehlen vermag für den Menschen als Einzelnen und in der Gemeinschaft neben der Erhaltung des Daseins überhaupt keine anderen Aufgaben und Ziele zu erblicken.⁸⁷ Die wesentliche Aufgabe der Kultur besteht für Gehlen in ihrer Überlebensdienlichkeit,

ein Heilmittel des biologisch kranken Patienten Mensch.

Selbstbezüglichkeit und Eigengesetzlichkeit

Manche Kulturphilosophen des frühen 20. Jahrhunderts sehen es dagegen genau umgekehrt: Nicht die Kultur bilde ein Instrument zur Kompensation organischer Mängel, sondern der Mensch ein Organ zur Erhaltung der Kultur. Bei aller Herkunft und Abhängigkeit vom Menschen wird der Kultur eine Eigengesetzlichkeit und eine prägende Kraft zugeschrieben: »Man kann es geradezu als die Definition des geistigen Lebens aussprechen, daß es etwas erzeugt, was eigenbedeutsam und eigengesetzlich ist«, heißt es 1918 bei G. Simmel.⁸⁸ Kultur entwickelt in dieser Sicht ihre eigene Geltung und Dynamik, die die Menschen formt und zu ihrer Fortentwicklung nutzt. Simmel ist der Auffassung, hier liege ein wechselseitiges Verhältnis zwischen Individuum und Kultur (bzw. Gesellschaft) vor, nämlich insofern »daß das Leben des Individuums ein Umweg für die Zwecke des Ganzen [der Kultur], das Leben des Ganzen aber ein Umweg für die Zwecke des Individuums sei«.⁸⁹ Daher ist es für Simmel kein einseitiges instrumentelles Verhältnis, das der Mensch zu seiner Kultur hat – sie wird gerade nicht in erster Linie durch ihren Beitrag zur Selbsterhaltung des Menschen bestimmt. Das Wechselverhältnis zwischen dem Menschen und seiner Kultur wird damit als etwas anderes bestimmt als das Verhältnis eines Organismus zu seinen Organen. Die Organe des Organismus begründen keinen eigenen Bereich, der gegenüber dem Organismus

eine Autonomie behaupten könnte. Die Bestimmung eines Organs erschöpft sich vielmehr in seiner dienenden Funktion für den Organismus; der Organismus ist aber nicht in irgendeiner Art selbst wieder Funktion für seine Organe. (Allenfalls von den organischen Grundfunktionen ließe sich Ähnliches sagen: Ein Organismus könnte etwa als ein Mittel zur Weitergabe und langfristigen Erhaltung der Funktion der Fortpflanzung angesehen werden.)

Die prinzipielle Schwäche jeder Kompensationslehre der Kultur liegt somit in der biologistischen Voreinstellung, Kultur organanalog als Mittelwert für das Überleben des Organismus zu setzen. Darauf weisen im 20. Jahrhundert zahlreiche Autoren hin. So stellt E. Spranger 1914/21 gegenüber: Während das Biologische gerade durch den universalen Bezug zur Selbsterhaltung und Fortpflanzung ausgezeichnet sei – »biologisch« nennt Spranger ausdrücklich »jede Struktur, die nur auf Selbsterhaltung des Individuums und der Gattung angelegt ist« –, gelte für den Bereich des Kulturellen: »Das Individuum erlebt Gegenstände und Leistungen als wertvoll, die mit der unmittelbaren Selbsterhaltung gar nichts zu tun haben.«⁹⁰ Für N. Hartmann ist das Verhältnis zwischen dem Individuum und der Kultur – dem »objektiven Geist«, wie er sie im Anschluss an Hegel und Simmel nennt – das eines »gegenseitigen Tragens und Getragenseins«⁹¹, ein »Wechselverhältnis«⁹², in dem die Kultur zu einer »überformenden und beherrschenden Macht«⁹³ gegenüber den personalen Subjekten wird, von denen sie aber gleichzeitig als ihrer einzigen Verkörperung abhängt. »Wir sind einmal Erzeuger der Kultur. Sodann aber durch Rückwirkung auch von ihr Erzeugte«, wie es M. Landmann später formuliert.⁹⁴ Entwicklungsgeschichtlich gedacht sei der Mensch also sowohl »Schöpfer« als auch »Geschöpf« der Kultur: »Wie die Kultur nichts wäre ohne den Menschen, so wäre auch der Mensch nichts ohne die Kultur«⁹⁵; in der zweiten Perspektive erscheine der Mensch als »das ausführende Organ der Kultur«⁹⁶.

Auch unter englischsprachigen Anthropologen ist die These von der Autonomie der Kultur Mitte des 20. Jahrhunderts fest etabliert. In prägnanter Weise formuliert L.A. White 1949: »the determinants of culture lie within the stream of culture itself; [...] a language, custom, belief, tool or ceremony, is the product of antecedent and concomitant cultural elements and processes. In short, [...] culture may be considered, from the standpoint of scientific analysis and interpretation, as a thing sui generis, as a class of events and processes that behaves in terms of its own principles and laws and which consequently can be explained only in terms of its own elements and

processes. Culture may thus be considered as a self-contained, self-determined process; one that can be explained only in terms of itself.«⁹⁷

In jüngerer Zeit bemüht sich W. Flach um eine präzise Bestimmung des Verhältnisses der natürlichen biologischen Anlage des Menschen zu seiner kulturellen Selbstgestaltung. Flach argumentiert, dass die wertbestimmte, ideengerichtete Selbstgestaltung des Menschen neben seiner als biologisches Wesen stets erfolgenden lebensdienlichen Gestaltung stehe. In diesem Verhältnis der biologischen Bestimmtheit und der ideenbestimmten Selbstgestaltung des Menschen sieht Flach den »fundierenden Sachverhalt«, die »qualifizierende Determinante« für Kultur.⁹⁸ Er nennt dieses Verhältnis das »axiotische Grundverhältnis« und führt aus: »Der Mensch nimmt seiner lebensgeschichtlichen Determination ungeachtet dieser gegenüber eine gewisse Distanz ein. Er hat neben dem Lebensdienlichen auch anderes im Auge. Er ist dazu jedenfalls imstande. Er vermag sich den Ansprüchen des Lebens gegenüber souverän zu verhalten. [...] Die Lebensbelange sind nachrangig [...]; sie sinken dazu herab, Träger eines Überbaus zu sein.«⁹⁹

Soziologie der Kultur

Der Kulturbegriff der Anthropologie, Ethnologie und Soziologie im 20. Jahrhundert schwankt insgesamt zwischen adaptationistisch-biologischen und idealistisch-soziologischen Bestimmungen.¹⁰⁰ Als angepasste Komplexe erscheinen Kulturen im Rahmen einer evolutionären Perspektive. Kulturen gelten hier als Systeme, die der Verbindung von menschlichen Gemeinschaften mit ihrer Umwelt dienen. Die jeweilige Lebensweise, Technologie, ökonomische und politische Organisation und andere Einrichtungen einer Gemeinschaft werden als Anpassungen an bestimmte Umweltverhältnisse interpretiert.¹⁰¹ Von ideenorientierten (»ideational«) Kulturtheorien wird dieser Ansatz als reduktionistisch abgelehnt und stattdessen auf die Unabhängigkeit der kulturellen Sphäre gegenüber den jeweiligen Umweltbedingungen verwiesen. So deutet die strukturelle Anthropologie C. Lévi-Strauss' die Mythologie, Kunst und Sprache einer Gemeinschaft als symbolisches System, das zwar durch die materielle Grundlage der Gemeinschaft eingeschränkt, aber nicht determiniert wird.¹⁰² In diesem Sinne liefert jede Kultur einen Rahmen der Deutung von Welt und definiert einen Standard für akzeptables Handeln von Mitgliedern der Gemeinschaft.¹⁰³ Kultur stellt danach ein System von Regeln dar, das den Akteuren eine Interpretation ihrer Erfahrungen und eine Anweisung ihres Handelns liefert

(und auch das Überschreiten der Regeln kann als Teil der Kultur gesehen werden).

In der Vielfalt der Kulturbegriffe der Soziologie – um einen Überblick bemühen sich 1952 A.L. Kroeber und C. Kluckhohn¹⁰⁴ – sind insbesondere solche verbreitet, die Kulturen über universale soziale Institutionen charakterisieren. Richtungsweisend ist diesbezüglich die Definition, die E.B. Tylor 1871 gibt und die sich auf das kollektive Wissen, den Glauben, die Kunst, Rechtsprechung und Gewohnheiten einer Gemeinschaft bezieht (vgl. Tab. 151). Instrumentalistisch deutet C. Geertz diese Institutionen, indem er sie als Kontrollmechanismen versteht, die dem Menschen als Pläne, Rezepte und Regeln zur Kontrolle seines Verhaltens dienen (vgl. Tab. 151). Geertz sieht die Kultur zwar als etwas spezifisch Humanes, ihre Rolle analysiert er aber doch in biologischen Bahnen, wenn er sie als Verhaltenssteuerung zur notwendigen Vollendung des Menschen versteht: »Without men, no culture, certainly; but equally, and more significantly, without culture, no men. We are, in sum, incomplete or unfinished animals who complete or finish ourselves through culture«.¹⁰⁵

Diese »Vollendung« des Menschen in der Kultur bedient sich allerdings eines Mittels, das sich in seiner Selbstbezüglichkeit verselbständigt hat. Kennzeichen der Kultur ist die Rekursivität von Techniken, der kumulative Aufbau auf dem, was andere geleistet haben. Die Kultur des Menschen bildet damit einen selbstbezüglichen, gegenüber den natürlichen Zwecken des Lebens abgegrenzten und autonomen Bereich (Lowie 1971: »Omnis cultura ex cultura«¹⁰⁶). Lediglich die allgemeinen psychischen Strukturen, die kulturelle Einstellungen möglich machen, können damit im Rahmen einer *evolutionären Psychologie* (†Kulturwissenschaft) eine Erklärung als biologische Anpassungen erhalten¹⁰⁷, nicht aber die kulturellen Strukturen als solche, die gerade die Emanzipation von der Natur und dem biologisch Adaptiven verkörpern.

Soziobiologie der Kultur

Während die Erklärung kultureller Phänomene auf biologischer Grundlage bis in die 1970er Jahre ein von einigen Autoren beiläufig verfolgtes Projekt bildet, entwickelt es sich mit der Etablierung der Soziobiologie zu einem selbständigen Forschungsprogramm. Die grundlegende Erklärungsmaxime bildet dabei eine dem psychoanalytischen Reduktionismus verwandte biologische Entlarvungsattitüde: Hinter einem vermeintlich kulturellen, wertgeleiteten Handeln wird ein verstecktes Fortpflanzungsinteresse identifiziert. Kulturelle Handlungsmuster werden so-

Problemlösung und Überlebenssicherung

Bereitstellung besonderer Verfahren der Befriedigung biologischer Bedürfnisse und der Existenzsicherung

Konformität und Standardisierung

Einheitlichkeit der Lebensäußerungen in einer Gruppe von Individuen

Soziales Erbe und Tradition

Weitergabe von gruppenspezifischen Verhaltensweisen und Gewohnheiten, so dass eine Innovation über ein Individuum und dessen Generation hinaus überdauert

Identität und Exklusivität

Bindung der Mitglieder durch Identifizierung nach innen und Abgrenzung nach außen

Institutionen und Organisation

Aufrechterhaltung der Ordnung und Struktur über spezifische Einrichtungen

Idealität und Normativität

Ausrichtung des Lebens der Individuen auf (selbstgesetzte) Ziele, die verbindlichen Charakter haben

Symbolizität und Medialität

Verfügung über die Welt mittels symbolischer Repräsentation und medialer Präsentation

Artifizialität und Fragilität

Künstlichkeit und Labilität der Ordnung, d.h. ihre fehlende Determination durch die Umwelt und biologische Zweckgesichtspunkte

Innovation und Kreativität

beständige Weiterentwicklung der vorhandenen Mittel und Ziele der Lebensgestaltung

Tab. 152. Aspekte des Kulturbegriffs (teilweise in Anlehnung an Kroeber, A.L. & Kluckhohn, C. (1952). *Culture. A Critical Review of Concepts and Definitions*).

ziobiologisch interpretiert als Mittel zur Erreichung des biologischen Zwecks der Fitnessmaximierung.

Besonders deutlich formuliert dies E.O. Wilson in seinem Buch »On Human Nature« (1978). Wilson spricht darin der kulturellen Entwicklung die Möglichkeit einer autonomen, selbstbezüglichen Dynamik (»a direction and momentum of its own«) ab und sieht sie als in vollständiger Abhängigkeit biologischer Determinationen: »The genes hold culture on a leash. [...] Human behavior – like the deepest capacities for emotional response which drive and guide it – is the circuitous technique by which human genetic material has been and will be kept intact. Morality has no other demonstrable ultimate function«.¹⁰⁸ Moral bildet in Wilsons Verständnis nichts als die Evolutionsstufe eines Instinkts, der die Genpropagation eines Organismus betrifft.¹⁰⁹ Um die Gründe der Moral zu untersuchen, müsse daher Evolutions-

forschung getrieben werden. Wilson sieht ausdrücklich die Kultur des Menschen als ein Epiphänomen seiner Biologie, sie sei *ein* Mittel der Gene, für ihre Verbreitung zu sorgen. Die Geistes- und Sozialwissenschaften werden auf diese Weise zu Zweigen der Biologie erklärt; die letztlich gültige Erklärung für alle Phänomene des Organischen müsse mittels der Synthetischen Theorie der Evolution gefunden werden: »It may not be too much to say that sociology and the other social sciences, as well as the humanities, are the last branches of biology waiting to be included in the Modern Synthesis.«¹¹⁰

Nicht wenige Biologen teilen diese Einschätzung Wilsons, nach der die Biologie die zentrale Wissenschaft bildet, die die letztlich gültige methodische Grundlage zum Verständnis aller kulturellen Phänomene des Menschen bereitstellt. Bei R. Rosen heißt es 1991: »biology is the way that we will find answers to most, if not all, of the deep questions which have engaged the human mind throughout our history. I have always believed that biology is the central science, in which all others converge, and which in its turn illuminates them all with new light.«¹¹¹

In konkreten Analysen menschlichen Verhaltens wird die Tragweite der Selektionstheorie zum Verständnis menschlicher Kulturphänomene untersucht, indem die Frage gestellt wird, »inwieweit auch das kulturelle Verhalten der Menschen aus den kumulierten Effekten der natürlichen Selektion verständlich wird und im Durchschnitt zur reproduktiven Fitneßmaximierung beiträgt« (Volland 1992).¹¹² Gegenstand der Analyse sind in erster Linie die Beiträge kultureller Traditionen für die Maximierung des Fortpflanzungserfolgs von Menschen bzw. die Durchsetzung von bestimmten Verhaltensstrategien gegenüber anderen aufgrund ihres selektiven Vorteils. Für verschiedene, nicht industrielle Gesellschaften kann tatsächlich eine positive Korrelation zwischen soziokulturellem und reproduktivem Erfolg, d.h. zwischen Status und Fortpflanzungshäufigkeit nachgewiesen werden.¹¹³ In diesen Untersuchungen wird die Kultur in der Kontinuität der natürlichen Evolution interpretiert. Sie wird zu einem biologischen Mittel neben anderen zur Erfüllung des »biologischen Imperativs«¹¹⁴ der Maximierung des Reproduktionserfolgs von Individuen (↑Fortpflanzung).

Die durchgehende Erklärungsbasis, die die Biologie in Aussicht stellt, ist die Deutung aller organischer Phänomene als Anpassungen. In diesem Sinne bildet für H. Markl 1998 »die Kultur die wahre Natur des Menschen, seine spezifische Weise der Anpassung an die Welt, in die er sich hineinentwickelt hat,

nicht Unnatur, nicht Gegennatur, sondern Eigennatur unserer Spezies.«¹¹⁵

Ausgehend von der Biologie ist dieser Panadaptationismus methodisch durchaus konsequent: Es ist eine ihrer methodischen Maximen, alle organischen Phänomene als evolutionäre Anpassungen zu deuten. Bemerkenswert ist aber doch, wie weit der Methodenmonismus und das Hegemonialstreben der Biologie in einer differenzierten Wissenschaftslandschaft Verbreitung und Gehör findet und mit welcher ratlosen bis zustimmenden Faszination viele Kulturwissenschaftler den biologischen Anspruch auf ultimale Erklärung und Bereitstellung des letztgültigen und souveränen Wissens in Bezug auf den Menschen begleiten.

Kultur als Grenzbegriff der Biologie

Unabhängig von empirischen Fragen der tatsächlichen Verwirklichung ist es zunächst durchaus denkbar, dass in der Evolution ein durch Selbstgestaltung und Kultivierung formbares Wesen entstand, das aufgrund der Plastizität seines Verhaltens und der Fähigkeit zur Überlegung und Distanzierung von seinen unmittelbaren Bedürfnissen und Zielen – also Eigenschaften, die seine hohe biologische Fitness begründeten – in der Lage ist, andere Ziele als die biologisch adaptiven systematisch zu verfolgen und zu tradieren. Die Evolution dieser (hypothetischen) Wesen, der ↑Menschen, bestand in der sukzessiven komparativen Steigerung ihrer Fitness durch die Selektion solcher Merkmale – der Verhaltensplastizität und Zielsetzungskapazität –, die letztlich zu einer Verminderung der biologischen Fitness führten. Dieser (mögliche) Evolutionsverlauf bedingte also eine Selbstaufhebung des Prinzips der Fitnessmaximierung: Der biologische Zweck der komparativen Fitnesssteigerung erfolgte durch ein Mittel, das sich so weit verselbständigte, bis es sich dem biologischen Zweck, dem es diente, nicht mehr unterordnen ließ. Die verselbständigten ursprünglich biologischen Mittel, die zu kulturellen Zwecken werden können, kulminieren in der kulturellen Selbstgestaltung, wie sie dem Menschen möglich ist. Die Flexibilität in Bezug auf die Erreichung der biologischen Zwecke, die als Mittel der Fitnessmaximierung eine fortschreitende Emanzipation von den Widrigkeiten der Umwelt bedeutete, mündete in eine *Emanzipation von der funktionalen Ordnung des Lebens selbst*, d.h. eine Emanzipation von der Universalität des Prinzips der Fitnessmaximierung.

Bereits der Soziologe G. Simmel beschreibt diese Entwicklungsverhältnisse 1916-17 mit seiner These, die Kulturentwicklung des Menschen bestehe in der

Verselbständigung solcher Formen und Mittel des Lebens, die sich dem Leben selbst nicht mehr unterordnen ließen und konstatiert entwicklungsgeschichtlich eine »große Axendrehung des Lebens«: »die Formen oder Funktionen, die das Leben um seiner selbst willen, aus seiner eigenen Dynamik hervorgehoben hat, werden derart selbständig und definitiv, daß umgekehrt das Leben ihnen dient, seine Inhalte in sie einordnet, und daß das Gelingen dieser Einordnung als eine ebenso letzte Wert- und Sinnerfüllung gilt, wie zuvor die Einfügung dieser Formen in die Oekonomie des Lebens«. ¹¹⁶ Ebenso wie die Kunst ist auch die erotische Liebe für Simmel ein Signum des »transvitalen Reiches« der Ideen des Menschen; in ihm erfolge eine Befreiung von den »Ursächlichkeiten und Zweckmäßigkeiten des primären, biologisch, egoistisch, sozialreligiös, bestimmten Lebens«. ¹¹⁷

H. Jonas sieht 1953 in der nicht unmittelbaren, sondern (räumlich) über Sinnesorgane und (zeitlich) über Triebstrukturen vermittelten Lebensweise der Tiere eine Verselbständigung ursprünglicher biologischer Mittel der Selbsterhaltung zu eigenen Zwecken: »Es ist eines der Paradoxe des Lebens, daß es Mittel benutzt, die den Zweck modifizieren und selbst Teil desselben werden. Das fühlende Tier strebt danach, sich als fühlendes, nicht bloß metabolisierendes Wesen zu erhalten, d.h. es strebt danach, diese Aktivität des Fühlens als solche fortzusetzen: das wahrnehmende Tier strebt danach, sich als wahrnehmendes Wesen zu erhalten – und so fort«. ¹¹⁸ Nach Jonas' Argumentation ist die Grundstruktur der Verselbständigung von biologischen Mitteln zu um ihrer selbst willen betriebenen Empfindungen und Einstellungen also bereits bei Tieren vorhanden. Die Kultur des Menschen stellt nur den radikalisierten Schritt dieser Entwicklung dar: In kultureller Einstellung haben Fühlen und Wahrnehmen den Wandel von einem Mittel zu biologischen Zwecken hin zu einem Selbstzweck vollständig vollzogen.

In evolutionsbiologischer Terminologie können die mentalen Kapazitäten des Menschen und deren neuronale Grundlagen als *Exaptationen* bestimmt werden (↑Anpassung). Sie stellen Eigenschaften dar, die ursprünglich den biologischen Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung gedient haben, die Fixierung auf diese Funktionen aber im Laufe ihrer Evolution verloren haben und für vielfältige andere Zwecke eingesetzt werden können. S.J. Gould und E.S. Vrba, die diese Terminologie einführen, schreiben 1982: »[T]he brain, though undoubtedly built by selection for some complex set of functions, can, as a result of its intricate structure, work in an unlimited number of ways quite unrelated to the selective

pressure that constructed it«. ¹¹⁹ Kultur und Kunst können so als »Nebenprodukt« eines in der Evolution entstandenen Nervensystems erscheinen, das Mechanismen der Selbstbeobachtung und Reflexion entwickelt hat: W. Singer beschreibt dies 1984 mit der These, »daß die Fähigkeit zur kulturellen Betätigung lediglich Epiphänomen von Hirnleistungen ist, die andere Selektionsvorteile bedingen«. ¹²⁰ Mechanismen, die anfangs in ihrer Entwicklung die Überlebensfähigkeit steigerten, entwickelten sich weiter mit dem Ergebnis, »daß die adaptiven Funktionen kultureller Aktivitäten hinsichtlich Lebenserwartung und Reproduktivität nicht ohne weiteres zu erkennen sind«. ¹²¹

Aufgrund der Möglichkeit und partiellen Wirklichkeit eines solchen Bereichs der systematischen Handlungsorientierung, der jenseits biologischer Funktionsbezüge steht, erscheint es sinnvoll, für diesen Bereich einen eigenen Terminus zur Verfügung zu haben. Von den traditionellen Begriffen bietet sich der Kulturbegriff hierfür am meisten an. Vor diesem Hintergrund erscheint es nicht sinnvoll, den Kulturbegriff vollständig in eine naturalistische, adaptationistische Perspektive zu integrieren, weil mit ihm gerade das Andere dieser Perspektive bezeichnet werden soll. So verstanden steht der Kulturbegriff in methodischer Opposition zu den begrifflichen Grundlagen der Biologie. Er bezieht sich auf ein System regelmäßig ausgeführter Handlungen, die nicht mehr funktional auf Selbsterhaltung und Fortpflanzung der Akteure bezogen werden können, sondern aus anderer Perspektive erklärt werden müssen und können.

Üblich ist es, die Autonomie der Kultur als Bereich der Zwecksetzung jenseits biologischer Zwecke mit dem menschlichen Vermögen des Setzens und Verfolgens von Zielen um ihrer selbst willen in Verbindung zu bringen. Schon Aristoteles sieht neben Sprache und Verstand auch die sinnliche Wahrnehmung allein um des Schönen willen, und nicht im Dienste der Lebenserhaltung als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen. ¹²² Thomas von Aquin schließt hieran später an: Das Tier integriert nach Thomas die Sinnlichkeit in sein Begehren und stellt wahrgenommene Objekte stets in weitere funktionale Dienste, z.B. als Beute oder als Paarungspartner, letztlich sind sie damit auf Selbsterhaltung oder Fortpflanzung bezogen. Im Gegensatz dazu könne der Mensch etwas als Wert für sich betrachten; er empfinde seine Lust nicht nur mittelbar (»per accidens«) (als Mittel zum Überleben), sondern seine Lust kann ihm vielmehr zum Selbstzweck werden, wenn sie keinem anderen Zweck diene und insbesondere »nicht zur Erhaltung

der Natur« gehört.¹²³ Neuzeitlich wird die Autonomie des Kulturellen mit dem Konzept der Freiheit und Selbstgesetzgebung des Menschen zum Ausdruck gebracht. Kant schreibt in der ›Metaphysik der Sitten‹ (1797/98): »Das Vermögen sich überhaupt irgend einen Zweck zu setzen ist das Charakteristische der Menschheit (zum Unterschiede von der Thierheit)«. ¹²⁴ Bei Fichte heißt es ähnlich: »alle Thiere sind vollendet, und fertig, der Mensch ist nur angedeutet, und entworfen [...]. Die Natur hat alle ihre Werke vollendet, nur von dem Menschen zog sie die Hand ab, und übergab ihn gerade dadurch an sich selbst«. ¹²⁵

Menschliche Zwecke sind demnach nicht eingebunden in die von dem Selektionsprozess vorgegebenen Naturzwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung. Dass es einen Bereich jenseits dieser Naturzwecke gibt, sollte gerade vor dem Hintergrund der methodischen Stellung der Biologie einsichtig sein. Denn die Biologie hat sich in ihrer Geschichte in langanhaltenden Auseinandersetzungen reduktionistischer Übergriffe seitens der Physik erwehren und ihrer methodischen Autonomie versichern müssen. Es sollte vor diesem Hintergrund ein Bewusstsein dafür bestehen, dass Wissenschaften aufgrund ihres methodischen Ansatzes nicht alles-erklärend sein können, sondern über einen eingeschränkten Geltungsbereich verfügen. So wie die Physik durch die methodische Einführung der Konzepte ›Organisation‹, ›Regulation‹ und ›Evolution‹ innerhalb der ↑Biologie damit konfrontiert war, wie auf ihrer begrifflichen Grundlage, d.h. aufbauend auf einer allgemeinen Theorie der Materie, sich ein Gegenstand konstituierte, der nicht mehr selbst Physik ist, der also die Physik transzendiert, ohne sie aber außer Kraft zu setzen, genauso könnte auch die Biologie hinnehmen, dass auf ihrer begrifflichen Grundlage, d.h. aufbauend auf der Theorie von Organismen, Prinzipien im Rahmen von Wissenschaften entwickelt werden, die nicht mehr den biologischen Grundsätzen folgen – und diese sogar außer Kraft setzen, wie es im Fall der Fitnessmaximierung als biologisch universalem Erklärungsgrund von Verhalten vorliegt. Trotz der Parallelen ist das Verhältnis der Physik zur Biologie also nicht das gleiche wie das der Biologie zur Kulturwissenschaft. N. Hartmann bringt dies 1933/49 dadurch zum Ausdruck, dass er schreibt, im Organismus seien die allgemeinen Naturgesetze der Physik weiter gültig, sie seien nur »überformt«; das Seelische sei demgegenüber »etwas toto genere anderes« als das Organische, denn in ihm seien bestimmte für das Organische grundlegende Kategorien außer Kraft gesetzt: »Es hat die Eigenart des organischen Seins

und seiner Formung hinter sich gelassen, abgestreift. Sein Verhältnis zu ihm beschränkt sich auf das nackte Getragensein«. ¹²⁶ Einer der wesentlichen außer Kraft gesetzten Faktoren besteht darin, dass im Bereich der Kultur im Gegensatz zum Bereich der Biologie keine externe teleologische Determination vorliegt. In kultureller Orientierung können sich Wesen wie der Mensch Zwecke setzen, die in keiner Relation zu den biologischen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehen.

Es hat eine lange Tradition, die Kultur des Menschen in Verbindung zu seiner Sprache zu sehen. Die Sprache ermöglicht es dem Menschen, sich von seinem biologischen Erbe zu distanzieren und Regeln und Gesetze für das eigene Handeln aufzustellen. Die Sprache stellt also auf der einen Seite ein Mittel der Befreiung von der biologischen Determination dar; auf der anderen Seite kann sie aber auch als eine Kompensation der Plastizität und Freiheit des Menschen gesehen werden. E. Gellner, der diesen zweiten Aspekt betont, geht von der Beobachtung der Heterogenität von Werten und Normen zwischen verschiedenen Kulturen und ihrer Homogenität innerhalb einer Kultur aus. Er führt dies auf die Sprache als Mittel des Verbietens zurück: »Am Anfang war das Verbot«. Der Mensch sei nur lebensfähig, wenn er parallel zu seinem Vermögen der sich von allem distanzierenden Rationalität als Ausdruck der Freiheit einen restringierenden Faktor etabliere, der eben in der sozialen Entwicklung einer normierenden Sprache bestehe: »rationality and sociability are corollaries of volatility; without them, the plastic animal would be too unconstrained to be viable« ¹²⁷. In Bezug auf die Kulturentwicklung des Menschen hat die Sprache also eine doppelte Bedeutung: als Mittel und Medium der Befreiung und Distanzierung von den biologischen Determinationen sowie der Disziplinierung und Normierung durch je spezifische kulturelle Determinationen. Die Sprache eröffnet also den Raum für die Begründung und Bewertung – und damit für die Stabilisierung und Tradierung – von Handlungsmustern jenseits biologischer Funktionsbezüge. Kultur stellt in dieser Perspektive eine Befreiung von der rigiden Teleologie des Organischen dar und stellt gleichzeitig neue Verbindlichkeiten her.

Kulturelle Evolution

In der modernen Verhaltensforschung erscheint die Kultur zumeist als ein dynamisches System; sie wird hinsichtlich ihrer Entwicklung oder »Evolution« thematisiert. Die Formulierung »kulturelle Evolution« wird in den Sozialwissenschaften seit Ende des

19. Jahrhunderts verwendet (Brinton 1893: »cultural evolution«).¹²⁸ Der Grundgedanke der kulturellen Evolution findet sich bereits bei C. Darwin und seinen unmittelbaren Nachfolgern. Darwin stellt sich 1871 kulturelle Veränderungen als einen Prozess der Innovation durch individuelle Erfindungen und deren anschließende Nachahmung durch andere Gruppenmitglieder vor.¹²⁹ Darwin verweist auch auf einen Aufsatz M. Müllers¹³⁰, der 1870 die Anwendung des Darwinismus auf die Sprache vorschlägt: »[A] struggle for life among words and grammatical forms [...] is constantly going on in each language. Here the better, the shorter, the easier forms are constantly gaining the upper hand, and they really owe their success to their own inherent virtue.«¹³¹ Im gleichen Jahr handelt auch E.D. Cope der Sache nach von einer kulturellen Evolution, wenn er der physischen Evolution (»physical evolution«) der organischen Welt die metaphysische Evolution (»metaphysical evolution«) des Menschen mit der Evolution der Moral und Intelligenz (»evolution of morality«¹³²; »evolution of the intelligence«¹³³) gegenüberstellt. Weiter herausgearbeitet wird diese Gegenüberstellung 1880 von W. James, der von einer bemerkenswerten Parallele (»remarkable parallel«) von sozialer Evolution (»social evolution«) und zoologischer Evolution (»zoological evolution«) spricht.¹³⁴ Die soziale Evolution des Menschen ist für James eine Folge der Interaktion von zwei Faktoren: einerseits der Formung der Individuen durch biologische Faktoren (»physiological and infra-social forces«) und andererseits der sozialen Umwelt (»social environment«), die über Annahme oder Ablehnung der individuellen Eigenschaften entscheidet.¹³⁵

Am Ende des 19. Jahrhunderts erfolgt die Parallelisierung von natürlicher und kultureller Evolution im Hinblick auf die Weitergabe von »Information« häufig noch ohne scharfe Abgrenzung der Vererbungschanäle. Erst mit der Etablierung der Genetik wird der Unterschied in den Mitteln der Vererbung scharf herausgearbeitet – verbunden mit der Warnung, natürliche Erblichkeit und kulturelle Tradition nicht miteinander zu verwechseln.¹³⁶ Nachdem das Konzept der *kulturellen Vererbung* aber bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet wird (Loeb 1909: »Europe's mighty cultural inheritance«)¹³⁷, wird es üblich, sowohl die kulturelle als auch die biologische Weitergabe von spezifischen Merkmalen als »Vererbung« zu bezeichnen.

Manche Biologen bemühen sich aber auch um die Entwicklung eines Verständnisses der kulturellen Evolution, das unabhängig von den Prinzipien der biologischen Evolution steht. So macht A.

Weismann 1889 »den tiefen Unterschied zwischen Mensch und Thier« in seiner »Wurzel« daran fest, dass der Mensch eine »Tradition« besitze, die Tiere aber nicht.¹³⁸ Die kulturelle Entwicklung beruht für Weismann nicht auf der Steigerung individueller Fähigkeiten, sondern »auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesproducte einer Generation auf die andere [...]«; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat.¹³⁹ Über die kulturelle Überlieferung können nach Weismann schließlich auch »Vermögen des Menschen« ausgebildet werden, »welche nicht aus Selectionsprocessen abgeleitet werden können.«¹⁴⁰ Die kulturelle Entwicklung ist damit unabhängig von der biologischen Evolution geworden, baut aber doch auf ihren Voraussetzungen auf: Die Kunst ist für Weismann etwas, das durch die Prinzipien der Selektion zwar nicht erklärt werden könne – es gelte aber auch, »dass das Werkzeug mit dem wir die Kunst erfunden haben, längst vor der Kunst in aller seiner heutigen Vollendung schon da war, und dass es nicht für die Kunst, sondern für die Rettung der Existenz als Waffe im Kampf ums Dasein entstanden ist.«¹⁴¹

Selektionstheorie und Kultur

In der Anwendung der Selektionstheorie zur Erklärung kultureller Phänomene des Menschen lassen sich verschiedene Phasen unterscheiden, die einen theoretisch jeweils anderen Ausgangspunkt nehmen und sich zeitlich z.T. überlappen (vgl. Tab. 153).¹⁴²

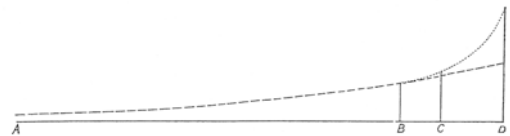


Abb. 255. Fortschritt im Bereich des Anorganischen, Organischen und Superorganischen. Die Abszisse der Grafik repräsentiert die Zeit, die Ordinate ein Maß für den Entwicklungsgrad (»degree of advancement, whether that be complexity, heterogeneity, degree of coordination, or anything else«). Die Entwicklung im Bereich des Anorganischen (A-B) ist durch eine allmähliche Zunahme an Komplexität gekennzeichnet, im Organischen (B-C) erfolgt eine Zunahme der Steigerung des Entwicklungsgrades, im Superorganischen (C-D) vollzieht sich schließlich eine sprunghafte Steigerung. Der Bereich des Superorganischen oder der Kultur ist hier als Verlängerung der organischen Entwicklung dargestellt, insofern er auf einem ähnlichen Mechanismus beruht, nämlich dem der Vererbung; die Zunahme der Fortschrittsgeschwindigkeit verweist aber auf zusätzliche Mechanismen der Entwicklung (aus Kroeber, A.L. (1917). *The superorganic*. *Amer. Anthropol.* 19, 163-213: 211).

1. 1864-1940: Kultur als Selektionsbefreiung

»Man has [...] escaped ›natural selection‹« (Wallace 1864, clxviii).

»The utilitarian hypothesis (which is the theory of natural selection applied to the mind) seems inadequate to account for the development of the moral sense« (Wallace 1869/70, 352).

»[Es] befreit sich der Mensch nach und nach [...] selbst von der die ganze übrige Natur beherrschenden natürlichen Zuchtwahl« (Büchner 1868, 255).

»[C]ivilisation [...] checks in many ways the action of natural selection [...]. With civilised nations, as far as an advanced standard of morality, and an increased number of fairly well-endowed men are concerned, natural selection apparently effects but little; though the fundamental social instincts were originally thus gained« (Darwin 1871, I, 170; 173).

»The apparatus of civilization is calculated to shield men from the action of natural selection; to interpose a bulwark between them and the physical environment [...]. Whole series of factors by which natural selection operates in the non-human organic world are eliminated, at least in large degree: famine, cold, physical conflict between individuals, unrestricted birth rate, and so on. [...] The effectiveness of natural selection varies inversely as the height of civilization« (Keller 1915/31, 112).

»Infra-primate evolution is characterized by passivity of the organism, which evolves through a sort of environmental determinism. In man, on the contrary, evolution has become autodirective. The balance of power has shifted from the environment to the organism. [...] Natural selection has been tossed out of the saddle and is prostrate somewhere back in the muck« (Hooton 1937, 249).

2. (1871) 1940-1962: Kultur als Anpassung nach dem Modell der Gruppenselektion (zur Arterhaltung)

»It must not be forgotten that although a high standard of morality gives but a slight or no advantage to each individual man and his children over the other men of the same tribe, yet that an advancement in the standard of morality and an increase in the number of well-endowed men will certainly give an immense advantage to one tribe over another. [...] and this would be natural selection« (Darwin 1871, I, 166).

»As always with social attributes, the conventions governing social competition can only have been evolved by group-selection; and any immediate advantage accruing to the individual by killing and thus disposing of his rivals for ever must in the long run be overridden by the prejudicial effect of continuous bloodshed on the survival of the group as a whole« (Wynne-Edwards 1962, 131).

3. 1963-1980: Kultur als Anpassung nach dem Modell der Genselektion (Soziobiologie)

»The evolution of society fits the Darwinian paradigm in its most individualistic form. Nothing in it cries out to be otherwise explained. The economy of nature is competitive from beginning to end. Understand that economy, and how it works, and the underlying reasons for social phenomena are manifest. They are the means by which one organism gains some advantage to the detriment of another. [...] What passes for cooperation turns out to be a mixture of opportunism and exploitation. [...] Where it is in his own interest, every organism may reasonably be expected to aid his fellows. Where he has no alternative, he submits to the yoke of communal servitude. Yet given a full chance to act in his own interest, nothing but expediency will restrain him from brutalizing, from maiming, from murdering – his brother, his mate, his parent, or his child. Scratch an ›altruist‹, and watch a ›hypocrite‹ bleed« (Ghiselin 1974, 247).

»Can the cultural evolution of higher ethical values gain a direction and momentum of its own and completely replace genetic evolution? I think not. The genes hold culture on a leash. The leash is very long, but inevitably values will be constrained in accordance with their effects on the human gene pool. The brain is a product of evolution. Human behavior – like the deepest capacities for emotional response which drive and guide it – is the circuitous technique by which human genetic material has been and will be kept intact. Morality has no other demonstrable ultimate function« (Wilson 1978, 167).

A culture is »a gigantic metaphorical extension of the reproductive system«; »a vehicle of the genes«. Each culture's unique characteristics are merely the »incidental outcomes of the collective effects of generations of human individuals pursuing their personal reproductive interests« (Alexander 1979, 75; 79; 142).

4. (1915) 1980-2010: Kulturelle Selektion

»[S]ocial selection is selection (elimination), not merely like it. In the social realm, also there is a means of transmission (securing likeness) having the essential attributes of heredity in nature; and adaptation occurs in one range of phenomena as in the other« (Keller 1915/31, 18).

»[There exists] an analogy between natural selection in biological evolution and the selective propagation of cultural forms« (Campbell 1965, 26).

»[B]iological and cultural evolution are not the same process, nor is one an aspect of the other. They are independent mechanisms of change, and they explain change in fundamentally different forms of organized matter – life in one instance and culture in the other« (Mundinger 1980, 197).

Tab. 153. Vier Phasen in der Anwendung der Selektionstheorie zur Erklärung der Kultur des Menschen.

Die erste Phase ist durch eine weitgehende Entgegensetzung des Prinzips der Natürlichen Selektion und der Prinzipien, nach denen die Welt des Menschen zu erklären sind, gekennzeichnet. Diese Auffassung findet sich bei den Gründungsvätern der Selektionstheorie. So formuliert C. Darwin in seinem ›The Descent of Man‹ von 1871, die Zivilisation wirke den Effekten der Selektion entgegen (»civilisation [...] checks in many ways the action of natural selection«).¹⁴³ Auf der anderen Seite finden sich in diesem Werk Darwins aber auch Erklärungen der spezifisch menschlichen Eigenschaften, z.B. seiner besonderen intellektuellen Fähigkeiten und auch seiner Moral durch Natürliche Selektion: Die Moral führt Darwin auf *soziale Instinkte* (»social instincts«) zurück, und von diesen sagt er, sie seien wahrscheinlich durch Selektion (nach dem Modell der Gruppenselektion) erworben worden: »As they are highly beneficial to the species, they have in all probability been acquired through natural selection«.¹⁴⁴ Darwin ist also offenbar ambivalent in dieser Frage nach den *Mechanismen*, die die besonderen intellektuellen Fähigkeiten und moralischen Dispositionen des Menschen bewirkt haben: einerseits ist der Mensch der Natürlichen Selektion entkommen, andererseits liefert gerade die Natürliche Selektion eine Erklärungsgrundlage für diese Fähigkeiten und Dispositionen.

Darwins Kollege und Freund A.R. Wallace ist in dieser Frage eindeutig: Für ihn können die Eigenschaften des Menschen nicht durch Natürliche Selektion erklärt werden: »Man has [...] escaped natural selection«.¹⁴⁵ Schon in den frühen 1860er Jahren äußert Wallace diese Auffassung, die er später weiter ausbaut. So verfasst er 1869 einen bekannten Aufsatz mit dem Titel ›The limits of natural selection as applied to man‹. Darin erklärt er die Nützlichkeitshypothese der Selektionstheorie als ungeeignet zur Erklärung kultureller Phänomene wie der moralischen Einstellung: »The utilitarian hypothesis (which is the theory of natural selection applied to the mind) seems inadequate to account for the development of the moral sense«.¹⁴⁶ Der Grund für Wallaces Auffassung, der Mensch sei der Natürlichen Selektion »entkommen«, liegt in seiner Meinung, die besonderen mentalen Fähigkeiten des Menschen seien nicht nützlich im Sinne einer biologischen Funktionalität – weder für das Individuum, noch für die Gruppe, in der es lebt. Im Rahmen der funktionalen Ordnung der Biologie, die auf Überleben und Fortpflanzung ausgerichtet ist, könnten sie nicht erklärt werden. Auch für die Entwicklung der Kultur hält Wallace die Selektion für nicht ausschlaggebend. Denn er stellt fest, dass Moralität und auch Intelligenz nicht unbedingt diejeni-

gen Menschen auszeichnen, die im Leben am besten fortkommen und sich am schnellsten fortpflanzen – und doch sei die Kulturentwicklung auf eine Erhöhung der Moralität und Intelligenz gerichtet. Insofern sich in der sozialen Entwicklung also tatsächlich diese Tendenz einer Kultivierung und Zivilisierung abzeichnet, stellt es für Wallace ein empirisches Faktum dar, dass der Mensch der Natürlichen Selektion entkommen ist.

Diese Meinung kann als die vorherrschende Auffassung bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts gelten. Bei vielen Autoren, die sich zur Stellung des Menschen in der Evolution äußern, findet sie sich. So spricht selbst der dem Materialismus Nahestehende L. Büchner 1868 ausdrücklich von einer Befreiung des Menschen von der Selektion (vgl. Tab. 153). Eine scharfe Opposition zwischen der Natur auf der einen und dem Menschen auf der anderen Seite propagiert auch T.H. Huxley am Ende des 19. Jahrhunderts. Vor allem die Prinzipien des ethischen Handelns, die für den Menschen kennzeichnend seien, lassen sich nach Huxley in keiner Weise aus den Prinzipien der Selektion ableiten.¹⁴⁷

Noch bis in die 1960er und 70er Jahre zieht sich diese Vorstellung einer Ausschaltung der Prinzipien der Selektion in der Evolution des Menschen: Nach der Analyse H. Millers von 1964 ist die Zivilisation als eine Isolierung gegen den Selektionsdruck zu verstehen. Das Sozialleben des Menschen habe um den Einzelnen eine schützende Hülle oder einen Muff erzeugt, der ihn gegenüber dem Druck der Selektion isoliert.¹⁴⁸

Und schließlich findet sich diese Vorstellung auch bei Autoren, die von einer Selektion auf der Ebene der Gene ausgehen. So stellt R. Dawkins 1976 zwar wortreich dar, wie die in der Evolution geformten Organismen, und auch der Mensch, am besten als Marionetten ihrer Gene zu verstehen seien – am Ende steht aber doch die These, der Mensch könne sich aus diesem Programm befreien, ihm sei es möglich, einen interesselosen Altruismus zu kultivieren, etwas, das in der Natur nicht möglich sei: »We are built as gene machines and cultured as meme machines, but we have the power to turn against our creators. We, alone on earth, can rebel against the tyranny of the selfish replicators«.¹⁴⁹ Auch Dawkins operiert also mit einer Entgegensetzung von Natur und Kultur, von Natürlicher Selektion und Zivilisation.

Kultur als Ergebnis von Gruppenselektion

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts verstärkt sich das Bemühen, eine evolutionäre Erklärung für kulturelle Phänomene des Menschen zu geben. Der Evolutions-

biologe T. Dobzhansky bezeichnet ›Kultur‹ 1961 als einen adaptiven Mechanismus, der kompatibel mit biologischen Anpassungen sei (»culture is an adaptive mechanism supplemental to, but not incompatible with biological adaptation«).¹⁵⁰ Dies bildet später die geläufige Interpretation: Kultur, oder zumindest die Kulturfähigkeit des Menschen, gilt selbst als Evolutionsprodukt. Insbesondere auch die speziellen kommunikativen Fähigkeiten des Lehrens und des Lernens und die damit verbundenen Akkumulationseffekte (der *Ratscheneffekt*; s.u.) werden als Anpassungen gedeutet.¹⁵¹

Der meistens dafür angenommene Mechanismus ist die *Gruppenselektion*, auf die schon Darwin die intellektuellen Fähigkeiten und Moralität des Menschen zurückführt. Für die Evolution des Menschen argumentiert Darwin etwa (vgl. Tab. 153), von mehreren miteinander konkurrierenden Gruppen hätten solche einen Vorteil, bei denen ihre Mitglieder ein moralisches Handeln zeigen, das für sie zwar einen individuellen Nachteil bedeute, ihrer Gruppe aber Konkurrenzvorteile verleihe. Ähnlich argumentiert er in Bezug auf die sterilen Kasten der sozialen Insekten oder den selbstzerstörerischen Einsatz des Giftstachels der Bienen, von denen er sagt, sie seien vorteilhaft für die Gemeinschaft (»profitable to the community«¹⁵²). Allgemein hält Darwin eine Gruppenselektion bei allen sozial lebenden Organismen für gegeben: »In social animals it [natural selection] will adapt the structure of each individual for the benefit of the whole community«¹⁵³. Die Selektion wirkt also für das Wohl der Gemeinschaft, nicht des Individuums.

Der Klassiker zur Theorie der Gruppenselektion ist ein umfangreiches Werk von V.C. Wynne-Edwards aus dem Jahr 1962. Dort wird vor allem die Regulation der Populationsgröße bei verschiedenen Tierarten auf Mechanismen der Gruppenselektion zurückgeführt. Aber auch soziale Konventionen und Normen des Menschen erklärt Wynne-Edwards mit der Gruppenselektion (vgl. Tab. 153). Jedes für eine Gruppe nützliche, aber für ein Individuum schädliche Verhalten kann im Prinzip durch Gruppenselektion erklärt werden. Die Selektionstheorie ist also ein sehr mächtiges Instrument, das zumindest über den Weg der Gruppenselektion in der Lage ist, gerade die kulturellen und für spezifisch menschlich gehaltenen Einstellungen, etwa moralisches Verhalten der Rücksichtnahme, als biologische Anpassungen zu erklären.

Kultur als Ergebnis von Genselektion

Die weitere innerbiologische Debatte zeigt aber, dass

solche Erklärung auch ohne Gruppenselektion durch eine Selektion auf der Ebene der Gene erfolgen kann. Die Wurzeln der Vorstellung einer Selektion auf der Ebene von Genen liegen in der populationsgenetischen Beschreibung von Selektionsprozessen, wie sie seit Ende des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts regelmäßig erfolgen (↑Selektion). Aber erst mit den Arbeiten G.C. Williams', W. Hamiltons und R. Dawkins' entwickelt sich der Ansatz der Genselektion zu einem mächtigen Forschungsprogramm, in dem die Erklärung komplexer sozialer Strukturen durch Strategien auf der Ebene von Genen erfolgt. Auch kulturelle Phänomene werden im Rahmen der Genselektion adaptiv erklärt: »The evolution of society fits the Darwinian paradigm in its most individualistic form«, wie es M. Ghiselin 1974 formuliert. Aus der Konkurrenz der Individuen und Gene könnten die komplexesten Phänomene des Sozialen erklärt werden: Die Ökonomie der Natur sei von Anfang bis Ende konkurrenzorientiert. E.O. Wilson führt 1978 das bekannte Bild ein, nachdem die Gene die Kultur an einer Leine führen. Und R. Alexander schreibt ein Jahr später, die Kultur sei ein »Vehikel der Gene«, eine »gigantische metaphorische Erweiterung des reproduktiven Systems« (vgl. Tab. 153).

Mit diesen Selektionserklärungen, sei es auf Gruppen- oder auf Genebene, können viele kulturelle Merkmale des Menschen in eine biologische Perspektive integriert werden. Der Mensch verliert als Ergebnis dieser Integration seine Sonderstellung. Moralisches Handeln und andere Formen der Rücksichtnahme und sozialen Einstellung sind im Prinzip nichts anderes als der Einsatz des Giftstachels bei Bienen: individuell schädlich, aber kollektiv nützlich und funktional – und damit als Ergebnis biologischer Selektion erklärbar: Kulturelle Erscheinungen werden als biologisch adaptives Selektionsprodukt gedeutet.

Kulturelle Selektion

Ein anderes Bild der Kultur entwickelt sich im Rahmen der vierten Phase der selektionstheoretischen Erklärung von Kultur, die mit dem Stichwort ›Kulturelle Selektion‹ verbunden ist. Den Ausgangspunkt dieser Phase bilden Vorstellungen von der *Autonomie* des Bereichs der Kultur. Diese Auffassungen durchziehen das ganze 20. Jahrhundert und reichen auch bereits ins 19. Jahrhundert zurück, etwa zu É. Durkheims Konzipierung des Sozialen als eines Bereichs *sui generis*, dessen Phänomene nicht durch eine individualistische Perspektive adäquat erfasst werden könnten.¹⁵⁴ Kultur und kultureller Wandel gelten als selbstbezügliche und selbstdeterminierende Er-

scheinungen; die Kultur wird damit als *autonom* und unabhängig gegenüber biologischen Referenzen verstanden.

Seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird der kulturelle Wandel von Soziologen aber auch in Analogie zur biologischen Evolution beschrieben. Ein Vorreiter in dieser Richtung ist A. Keller mit seiner Monografie über »Societal Evolution« aus dem Jahr 1915. Darin schlägt Keller eine sehr weitreichende Analogisierung von biologischer und kultureller Selektion vor und versucht Analoga von Variation, Vererbung und differenzieller Reproduktion im Bereich des Sozialen zu identifizieren.¹⁵⁵ Wegen der unterschiedlichen Selektionsprozesse in beiden Bereichen liegen nach Keller auch unterschiedliche Anpassungen vor (vgl. Tab. 153).

Kellers Ansatz bleibt über 50 Jahre wenig beachtet. Erst D. Campbell kommt 1965 darauf zurück, indem er die Analogie von natürlicher und kultureller Evolution präzisiert. Nach Campbell sind es drei wesentliche Eigenschaften, die einen Selektionsprozess charakterisieren: Erstens das Vorliegen von *Variationen*: nämlich *Mutationen* im biologischen Fall und *exploratives* Verhalten im kulturellen Bereich; zweitens konsistente *Selektionskriterien*: differenzielles Überleben von Organismen bzw. differenzielle Verstärkung von kulturellen Einstellungen; und drittens einen *Mechanismus* für die *Bewahrung* und *Verbreitung* der selektierten Eigenschaften: den Replikationsmechanismus auf genetischer Ebene und das kulturelle Gedächtnis auf sozialer Ebene.¹⁵⁶

In den 1970er Jahren wird die Vorstellung einer Evolution von kulturellen Merkmalseinheiten von verschiedener Seite aufgegriffen. Bekannt werden diese Theorien v.a. durch die verschiedenen Namen, die diesen kulturellen Einheiten gegeben werden. Der Anthropologe F.T. Cloak spricht 1975 von *kulturellen Instruktionen* (»cultural instructions«)¹⁵⁷, R. Dawkins 1976 von *Memem*¹⁵⁸ (↑Fortpflanzung), Lumsden und Wilson 1981 von *Kulturgenen* (»culturgenes«)¹⁵⁹, Boyd und Richerson 1985 von *kulturellen Varianten*¹⁶⁰ und W. Durham 1991 von *Allomemen* (»allomemes«)¹⁶¹. Seit den frühen 1980er Jahren wird die Theorie der kulturellen Evolution durch die beiden kalifornischen Anthropologen R. Boyd und P. Richerson in mathematischen Modellen präzisiert und ausgebaut.¹⁶² Die Autoren nehmen dabei für den Bereich der Kultur ähnliche Faktoren und »evolutionäre Kräfte« an, wie die in der biologischen Evolutionstheorie enthaltenen: Zufallsvariation, Drift und Selektion.¹⁶³ Daneben postulieren sie aber weitere Faktoren, die für die kulturelle Evolution kennzeichnend seien, insbesondere den lamarckistischen Me-

chanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften oder *gesteuerten Variation* (»guided variation«).¹⁶⁴ Als entscheidenden Übertragungskanal für die kulturelle Vererbung gilt den Autoren das *soziale Lernen* (»social learning«), d.h. eine Form des Lernens durch Imitation kultureller Vorbilder. Über dieses Lernen breiten sich nach der Modellvorstellung *kulturelle Varianten* (»cultural variants«), die entscheidenden Einheiten der kulturellen Selektion, in einer Population aus. Das soziale Lernen bildet damit die eigentliche Grundlage für die evolutionäre Beschreibbarkeit von Kultur: »The essential feature of culture is social learning, the nongenetic transfer of patterns of skill, thought, and feeling from individual to individual in a population or society. [...] it is the social transmission of culture that gives it an evolutionary dynamic different from ordinary learning and its analogs«¹⁶⁵ Für den besonderen Fall der Ausbreitung von selbstlosem Verhalten beim Menschen nehmen Boyd und Richerson zwei miteinander verschränkte Selektionsprozesse an: zunächst eine Selektion auf kultureller Ebene, die ein solches Verhalten kulturell unterstützt, dann eine Selektion auf genetischer Ebene, durch die vermittelt über Gruppenselektion, das altruistische Verhalten auch eine genetische Grundlage erhält.

Boyd und Richerson verzichten in ihrem Ansatz ausdrücklich auf die Annahme partikulärer, diskreter Merkmalsträger, die den Genen im Bereich der Biologie entsprechen. Kulturelle Evolution, wie jede Evolution, kommt ihrer Meinung nach ohne eine solche Annahme aus: »we do not assume that culture is encoded as discrete »particles« [...], it is possible to construct a cogent, plausible theory of cultural evolution without assuming particulate inheritance«.¹⁶⁶ Tatsächlich spielt in manchen allgemeinen Charakterisierungen der Evolution, wie etwa der bekannten von R. Lewontin (↑Evolution: Tab. 67), die Unterscheidung von Replikationseinheiten keine Rolle. Entscheidend für die Wirksamkeit von Selektion ist nach diesen Beschreibungen allein die Ähnlichkeit der Nachkommen mit ihren Eltern, nicht notwendig ist dagegen die Herstellung dieser Ähnlichkeit über partikuläre Merkmalsträger (Replikatoren).¹⁶⁷ Die Vererbung muss also in keiner Weise in Form von separaten Teilchen erfolgen, um in der Selektion wirksam zu werden.

Seit den 1980er Jahren wird versucht, das Zusammenspiel von genetischer und kultureller Evolution in Modellen einer »dualen Vererbungstheorie« (↑Vererbung) mathematisch nachzuzeichnen.¹⁶⁸

Kritik an der Analogie

Die Analogisierung von biologischer und kulturel-

ler Evolution bringt zahlreiche Schwierigkeiten mit sich.¹⁶⁹ So ist es fraglich, ob kulturelle Phänomene in Gen-ähnliche Merkmalseinheiten zerlegt werden können, ob die Art der Weitergabe kultureller Inhalte also dem genetischen Weg ähnelt und ob kulturelle Veränderungen sinnvoll als »zufällig«, also als Mutations-ähnliche Variationen zu beschreiben sind – und nicht eher als durch den Kontext gesteuerte Modifikationen: Während für den biologischen Fall von der *Blindheit* der Variation gesprochen werden kann, insofern die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Variation nicht von ihrer späteren Selektionswahrscheinlichkeit abhängt, gilt dies für den kulturellen Fall gerade nicht. Denn jede Variation ist kulturell von vornherein kanalisiert, durch Hintergrundannahmen und -wissen beeinflusst. Aufgrund dieser Disanalogien kann bestritten werden, dass der Terminus »kulturelle Evolution« wirklich sinnvoll ist. So empfiehlt selbst der Biologe C. Vogel 1983, »den Terminus Kultur-Evolution möglichst zu vermeiden und besser von »Kulturgeschichte« oder »Kulturentwicklung« zu sprechen«.¹⁷⁰ Denn Vogel ist der Meinung, die Kulturgeschichte habe einige Prinzipien der organischen Evolution »ausgeschaltet«, z.B. »die primäre wechselseitige Unabhängigkeit von Mutation und Selektion« oder »die an ein physisch-genetisches Substrat gebundene Ausbreitungsweise von Informationsinhalten«.¹⁷¹

Auch von philosophischer Seite gibt es Kritik an dieser Analogiebildung: So weist H. Schnädelbach 2003 darauf hin, dass die so genannte »kulturelle Evolution« nicht einfach in einer Weitergabe von Erfahrungen und Einstellungen bestehe, sondern gerade eine distanzierende Bewertung dieser Erfahrungen vornehme und sich auf diese Weise auch gegen die Weitergabe einer Tradition entscheiden könne. Die Kultur des Menschen sei daher durch eine »Reflexivität zweiter Stufe« ausgezeichnet, d.h. durch einen Bezug auf das eigene Wissen nicht nur in der Weise, dass es an die Nachkommen weitergegeben wird, sondern auch in der Weise, dass es vorenthalten oder bewertet wird.¹⁷²

P. Stekeler-Weithofer sieht daher in der durchgehend evolutionstheoretischen Beschreibung kultureller Prozesse eine Vernachlässigung der für *Geschichte* zentralen Dimensionen der Gründe, Absichten und wechselseitigen Anerkennung von Normen. Die universale Anwendung darwinscher Ideen enthalte die Gefahr eines »dogmatischen Monismus« mit dem Ziel von »universellen Angleichungen verschiedenster Arten von Entwicklungen an das Paradigma der Natur-Evolution«.¹⁷³

Antagonismus: biologische vs. kulturelle Evolution

Die Analogisierung von biologischer und kultureller Evolution ist ein geeignetes Mittel, um nicht nur die Gemeinsamkeiten, sondern auch die Unterschiede zwischen den beiden Anwendungsfällen selektions-theoretischer Modelle herauszuarbeiten. Nachgewiesen werden kann in diesem Vergleich insbesondere die Möglichkeit der *Unabhängigkeit* der Selektion auf kultureller Ebene von biologischen Hinsichten, also dem Überleben und der Reproduktion von Organismen. Kulturell tradierte »Instruktionen« oder »Meme« können die Fitness von Organismen, an denen sie erscheinen, herabsenken. Es kann also ein *Antagonismus* zwischen der kulturellen und der genetischen oder biologischen Fitness eines Verhaltens bestehen.

Schon A. Keller beschreibt die soziale Selektion 1915 als eine *Gegenselektion* (»counterselection«) im Verhältnis zur natürlichen Selektion. Die soziale Selektion beruht nach Keller auf anderen Kriterien als die natürliche Selektion, weil sie zwischen sozialen Gruppen wirksam ist. Die Eigenständigkeit der Kriterien ist auch der Grund für den möglichen Antagonismus zwischen natürlicher und sozialer Selektion: »societal selection is antagonistic to natural selection, that, if the latter is selection *par excellence*, any selection that results in the survival of [...] the biologically less fit must be counteracting: counterselection, or inverse selection«.¹⁷⁴ In terminologischer Absicht unterscheidet Keller zwischen *organischer Fitness* (»organic fitness«) und *sozialer Fitness* (»societal fitness«) eines Merkmals.¹⁷⁵

Auch die späteren Vertreter des Konzepts der kulturellen Selektion weisen auf diesen Antagonismus hin. Bei D. Campbell heißt es 1975: »Human urban social complexity is a product of social evolution and has had to counter with inhibitory moral norms the biological selfishness which genetic competition had continually selected«.¹⁷⁶ F.T. Cloak geht sogar so weit, kulturelle Instruktionen mit Parasiten zu vergleichen, die dem Organismus, von dem sie getragen werden, schaden können, indem sie ihre eigene Verbreitung fördern, aber für die genetische Fitness, also das Überleben und die Reproduktion ihrer Trägerorganismen, nachteilig sein können.¹⁷⁷ W. Durham schließt 1976 aus diesen Überlegungen, dass es ein Fehler sei, anzunehmen, alles kulturell tradierte Verhalten könne am besten im Sinne der Maximierung der biologischen Fitness erklärt werden: »while we may tend to behave in ways that maximize our fitnesses culture enables us to do other important things as well. It would therefore be a serious mistake to suggest or imply that all kinds of human behavior can

best be interpreted in terms of inclusive fitness. [...] I see no reason to believe that culture can be reduced to a purely biological explanation«¹⁷⁸ (vgl. Abb. 256). Boyd und Richerson sprechen von den durch kulturelle Selektion bedingten *Fehlanpassungen* (»maladaptations«: »cultural transmission leads to the evolution of genetically maladaptive traits [...] the forces of genetic and cultural evolution do not always coincide«).¹⁷⁹ Diese Fehlanpassungen halten sie für ein notwendiges Nebenprodukt kultureller Anpassungen (»much human maladaptation is an unavoidable by-product of cumulative cultural adaptation«).¹⁸⁰ Die kulturellen Anpassungen sind durch Nachahmung von sozialen Vorbildern bedingt, beruhen also auf *sozialem Lernen* – durch dieses Lernen können sich nach dem Modell von Boyd und Richerson soziale Verhaltensmuster und Lebensstile etablieren und ausbreiten, die der biologischen Fitness der Individuen entgegenlaufen.

Als das beste Beispiel für diesen Antagonismus oder die »Opposition« – wie Durham dieses Modell der Gen-Kultur-Interaktion nennt¹⁸¹ – gilt der Endokannibalismus der Fore, eines Volksstammes in Papua-Neuguinea: Der rituelle Verzehr von Fleisch verstorbener Stammesangehöriger war Anfang des 20. Jahrhunderts bei den Fore mit einer hohen kulturellen Wertschätzung verbunden, er führte aber gleichzeitig zur Ausbreitung der Kuru, einer Prionenkrankheit, die eine hohe Mortalität unter den Stammesmitgliedern bedingte und damit eine starke biologische Dysfunktionalität darstellte.

Viel diskutiert ist daneben das Beispiel des Akademikers, der viele Ressourcen in seine Ausbildung steckt, aber nur wenige in seine Nachkommen. In der mathematischen Modellierung kann nachgezeichnet werden, dass die kulturelle Evolution zur Ausbreitung von Merkmalen führen kann, die in einer rein biologischen Evolution unmöglich wäre. Die Vorliebe für wenige oder gar keine Kinder, die sich in westlichen Gesellschaften ausbreitet, ist ein Merkmal, das eindeutig die biologische Fitness der Individuen nicht optimiert – in manchen Fällen aber die kulturelle.¹⁸² Offensichtlich ist die Lebensform mit wenigen Kindern biologisch nicht adaptiv, kulturell aber dennoch sehr attraktiv. Auf den vielfältigen Wegen der kulturellen Kommunikation breitet sich eine Einstellung aufgrund ihrer hohen Attraktivität als Lebensform, d.h. hoher kultureller Fitness aus. Die kulturelle Evolution hat sich in diesem Fall also der biologischen Evolution überlagert und diese in den Hintergrund gedrängt: »Natural selection has given birth to a selection process that has floated free« (Soper 1993).¹⁸³ Das Bild von E.O. Wilson aufnehmend,

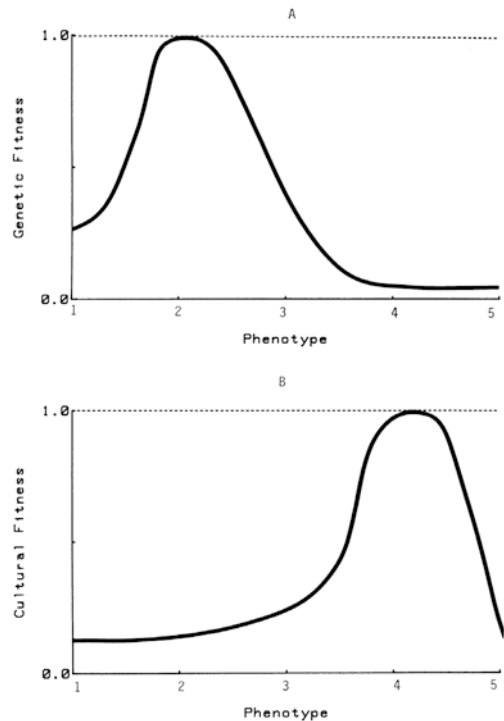


Abb. 256. Kulturelle Evolution im Modus der »Opposition« von genetischer und kultureller Evolution. Zwischen biologischer (oben) und kultureller Evolution (unten) besteht in dieser Darstellung ein direkter Antagonismus, insofern jeweils ein anderer Phänotyp (Abszisse) eine höhere Fitness (Ordinate) aufweist. Beispiele für solche Fälle bilden der Endokannibalismus der Fore auf Neuguinea oder der Zigarettenkonsum in modernen Gesellschaften: Diese Verhaltensmuster haben in bestimmten sozialen Gruppen ein hohes soziales Prestige und damit eine große kulturelle Fitness, sind aber in biologischer Hinsicht nicht adaptiv, insofern sie Überlebens- und Fortpflanzungschancen der Organismen, bei denen sie erscheinen, mindern (aus Durham, W.H. (1982). *Interactions of genetic and cultural evolution: models and examples*. *Hum. Ecol.* 10, 289-323: 311).

beschreiben Richerson und Boyd die Kultur als einen Hund am Ende der Leine der Gene, der Hund sei aber sehr groß, intelligent und unabhängig, so dass nicht immer klar sei, wer mit wem spazieren geht, der Herr mit dem Hund oder der Hund mit dem Herrn: »Better to think of genes and cultures as obligate mutualists, like two species that synergistically combine their specialized capacities to do things that neither one can do alone«.¹⁸⁴

Biologische und soziale Vererbung

Die Selektionstheorie ist geeignet, sowohl Prozesse der natürlichen Evolution als auch der kulturellen

Evolution zu beschreiben und ihr Verhältnis zueinander zu analysieren. Insofern jeweils unterschiedliche Kriterien für die Fitness von Merkmalen vorliegen, kann die Selektion auf beiden Ebenen unabhängig voneinander verlaufen. Diese Unabhängigkeit kann auch am Unterschied der beiden Formen der Vererbung festgemacht werden. Die explizite Gegenüberstellung von biologischer und *kultureller Vererbung* findet sich vereinzelt seit den 1920er Jahren (↑Vererbung). Bei A.M. Tozzer heißt es 1925: »Biological and Cultural Inheritance«: »that which we inherit congenitally; and [...] that which we inherit by social contact«.¹⁸⁵ Seit den 1930er Jahren hat sich die Parallelisierung der zwei Formen der Vererbung im soziologischen Kontext etabliert.¹⁸⁶ In biologischen Diskussionen wird die Differenzierung aber erst seit den 1940er Jahren einschlägig (Novikoff 1945: »biological inheritance« versus »cultural inheritance«¹⁸⁷; Dobzhansky 1955: »biological heredity« versus »cultural heredity«¹⁸⁸).

A.E. Emerson betrachtet 1942 die symbolvermittelte *soziale Vererbung* (»social heredity through learned symbols«¹⁸⁹) als Ergänzung zur *biologischen Vererbung* (»biological heredity«¹⁹⁰). Die erste Form der Vererbung gilt ihm als Grundlage für einen zusätzlichen Mechanismus der Evolution (»an additional mechanism of evolution«¹⁹¹). Eine ähnliche Auffassung vertritt C.H. Waddington 1960, indem er feststellt, die Entwicklung der Wortsprache ermögliche die »kulturelle Vererbung«: »This cultural inheritance does the same sort of thing for man that in the subhuman world is done by the genetic system, which transmits its ›information‹ from generation to generation in the form of a DNA chain. Man can similarly transmit information in the form of actual letters on the page«.¹⁹² Durch diese neue Form der Vererbung ist für Waddington auch ein neues »System der Evolution« entstanden. Hinsichtlich der Dynamik der Veränderung würden sich natürliche und kulturelle Evolution aber wenig unterscheiden: Beide seien durch das Fehlen eines vorgegebenen Plans und die Unmöglichkeit der Steuerung gekennzeichnet.

Die Konzipierung der beiden Vererbungs- und Evolutionsebenen als unabhängig voneinander erfolgt mit nachhaltiger Wirkung erst in den 1970er Jahren. Vorher wird die kulturelle Evolution nicht selten in Kontinuität mit der biologischen Evolution vorgestellt. So heißt es 1958 bei T. Dobzhansky, die kulturelle Evolution des Menschen sei seiner biologischen Evolution *aufgesetzt*: »The cultural evolution of mankind is superimposed on its biological evolution; the causes of the former are nonbiological without being contrary to biology«.¹⁹³ I. Eibl-

Eibesfeldt formuliert 1975: »Der Mensch setzt die biologische Evolution in der kulturellen Evolution fort«¹⁹⁴; beide verliefen nach den gleichen »funktionalen Gesetzmäßigkeiten« (vgl. aber auch: »Dank der Entwicklung der Wortsprache konnte beim Menschen die kulturelle Evolution die biologische weitgehend ablösen«¹⁹⁵). Ausgehend von der Vorstellung einer Kontinuität ist es nur konsequent, die Kultur als eine Phase der biologischen Evolution zu betrachten, eine »Spätzündung der Evolution«, wie R. Riedl 1987 formuliert.¹⁹⁶ Eine »Naturgeschichte der Kultur« empfiehlt Riedl daher als Heilmittel gegen eine als Erkenntnishemmnis empfundene Trennung von Natur- und Kulturwissenschaften.¹⁹⁷ Verbreitet ist es auch, insbesondere unter Biologen, aus der zeitlichen Abfolge eine logische Dependenz zu folgern: »Indem der Mensch der Natur angehört[,] ist Kultur somit letztendlich auch eine Leistung der Natur«¹⁹⁸, wie K. Richter 1999 schreibt.

Evolution versus Kultur

In den Modellen zur Kulturellen Evolution bildet die Weitergabe von Merkmalen einen der entscheidenden Aspekte. Unter »Kultur« verstehen viele biologische Autoren daher oft nicht mehr als Information, die aufgrund von Tradition mittels Lehren und Lernen weitergegeben wird (vgl. die Definitionen von Bonner 1980, Boyd & Richerson 1985 und Boesch 2003 in Tab. 151). Kultur wird im Rahmen dieser Analysen also der genetischen Vererbung als einer anderen Form der Informationsweitergabe nebengeordnet. Grundsätzlich kann gegen einen solchen Kulturbegriff eingewendet werden, dass er dem Begriff der Tradition nicht entspricht, weil unter »Kultur« traditionell weit mehr verstanden wird als lediglich die Weitergabe von Informationen auf bestimmten Wegen. Jede Modellierung von kultureller Evolution, die sich allein auf das Transmissionsproblem konzentriert, greift also zu kurz.¹⁹⁹ Die in der philosophischen Tradition des Kulturbegriffs aufbewahrten Bedeutungsmomente, die auf eine Distanzierung vom rein Biologischen verweisen, die die Kultur gerade als die Möglichkeit zur *Befreiung* oder zumindest zur reflektierten *Distanzierung* vom »biologischen Imperativ« betrachten, sind in diesem Kulturbegriff verloren gegangen. Wird unter »Kultur« nur eine spezifische Form der Informationstransmission verstanden, dann kann das Spezifische der Welt des Menschen mittels des Kulturbegriffs nicht mehr zum Ausdruck gebracht werden: Menschen verhalten sich nicht so, dass sie ihre biologische Fitness maximieren, ihr Handeln erschließt sich methodisch vielfach nicht, wenn es auf die biologischen Ziele der

Selbsterhaltung und Fortpflanzung bezogen ist. Im Gegensatz zu allen anderen bekannten Arten von Organismen folgt das Handeln des Menschen also einer eigenen, biologisch nicht funktionalen Ordnung; der Gesichtspunkt der Fitnessmaximierung liefert keinen durchgängigen Maßstab, an dem sich der kulturelle Erfolg einer Handlung bemisst. Bemerkenswert ist allerdings, dass die Eigendynamik des Kulturellen und damit der mögliche Antagonismus zwischen der natürlichen und kulturellen Evolution mittels der Modelle der kulturellen Evolution scharf herausgearbeitet werden kann.

Kultur der Tiere

Aufgeweicht wird der strenge begriffliche Gegensatz zwischen Natur und Kultur bzw. zwischen natürlicher und kultureller Entwicklung durch die Rede von Vorformen der Kultur bei Affen und anderen Tieren. Die Kulturalisierung der Tiere, d.h. die Anwendung des Kulturbegriffs auf ihr Verhalten, bildet dabei eine parallel zur Naturalisierung der Kultur des Menschen verlaufende Entwicklung. Diese zweiseitige Annäherung vollzieht sich seit Ende des 19. Jahrhunderts, eingeleitet mit Haeckels Programm einer »Culturge-schichte der Thiere« und seiner Vision einer biologisch-evolutionär begründeten Kulturwissenschaft (s.o.).

Als vereinzelt verwendete Formulierung erscheint der Ausdruck »Kultur der Tiere« seit Beginn des 19. Jahrhunderts. Als erster gebraucht sie wohl der Theologe F.C. Boll im Jahr 1800 als Titel eines Aufsatzes (»Cultur der Thiere«) in einem verschollenen Buch²⁰⁰ – ein Aufsatz allerdings, der nach dem Urteil eines zeitgenössischen Rezensenten bloß »Empfindeleyen und nichts, woran sich der Verstand festhalten könnte«, enthält²⁰¹. I. Letromi verbindet 1806 die Kultur des Menschen mit einer Tendenz zur »Veredlung« und ist auf der Grundlage dieses Kulturbegriffs der Meinung: »gewiß sind auch Geschöpfe aus untergeordneten Klassen einer stufenweisen [...] Veredlung fähig und dazu bestimmt. Es läßt sich ja eine gewisse Kultur der Thiere für den Beobachter durchaus nicht verläugnen«. ²⁰² Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird die Formulierung meist im Sinne der Haltung oder Züchtung von Tieren verwendet (Fabricius 1783: »die Cultur der Thiere, oder die Viehzucht«²⁰³; »von Buquoy 1815: »Alle Kultur der Thiere und Pflanzen ist erkünstelt; die ganze Landwirtschaft ist eine Künsteley«²⁰⁴). Erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts erscheint die andere Bedeutung mit den Tieren als Subjekten der Kultur wieder. So schreibt F. Mauthner 1901: »Als die schriftlose Menschheit so in materi-

eller Abhängigkeit von den Greisen stand, die sehr leicht zu einer Zauberer- oder Priesterherrschaft werden konnte, hatte sie sich freilich schon bedeutend über die Kultur der Tiere emporgehoben. Denn das Gedächtnis der Tiere ist so klein, dass nicht einmal die individuelle Erfahrung wesentlich fortschreitet. [...] mit der Lautsprache fehlt den Tieren auch die Möglichkeit, die individuelle Erfahrung durch innere Zeichen zu binden«. ²⁰⁵ E.T. Genthe referiert die Kulturauffassung Herders 1902 mit den Worten: »Nachdem er die Natur vergeistigt hatte, konnte er ebenso gut die Sphäre der Kultur abwärts vom Menschen beliebig ausdehnen und von einer Kultur der Tiere u.s.w. sprechen«. ²⁰⁶

Frühphase der Ethologie

Bei allem Gewicht, das die Gründungsväter der vergleichenden Verhaltensforschung auf die Kontinuität der menschlichen Kulturentwicklung mit der natürlichen Evolution legen, vermeiden sie es doch, den Kulturbegriff selbst auf die Tiere anzuwenden. K. Lorenz will zwar die seiner Meinung nach engen »Parallelen und Analogien phylogenetischen und kulturellen Werdens« aufzeigen und kritisiert die »irreführende disjunktive Begriffsbildung«²⁰⁷, die beide gegeneinander scharf abzugrenzen versucht, behält aber trotzdem die terminologische Trennung bei und



Abb. 257. *Die Kultur der Tiere* – seit einigen Jahren auch auf dem deutschen Buchmarkt angekommen (Waal, F. de (2001). *The Ape and the Sushi Master* (dt. *Der Affe und der Sushimeister*; München 2002).

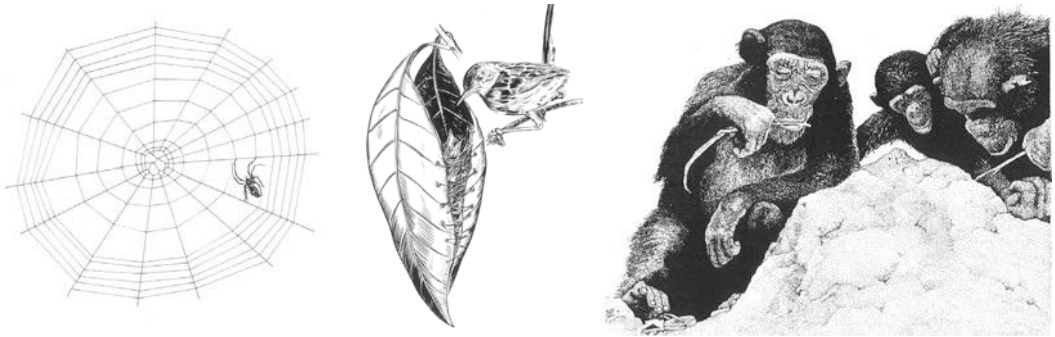


Abb. 258. Herstellung von Artefakten durch Tiere: links eine Spinne in ihrem Netz, das aus körpereigenen Stoffen hergestellt wird; in der Mitte ein Schneidervogel an seinem Nest, das er aus Materialien seiner Umwelt in artspezifischer Weise fertigt; rechts Schimpansen an einem Termitenhaufen mit kleinen Stöcken, die sie hergestellt haben, um damit Termiten zu angeln; das Verhalten der Erwachsenen wird von einem Jungen beobachtet, auf diese Weise individuell erlernt und gruppenspezifisch tradiert. In der Reihe dieser drei Formen des Herstellens von Artefakten erfolgt eine zunehmende Lösung vom unmittelbaren Metabolismus der Organismen: Das Spinnennetz ist selbst noch ein Produkt des Metabolismus (extrasomatisches Organ), das Vogelnest besteht dagegen aus körperfremden Stoffen (Werkzeuggebrauch), und die von den Schimpansen verwendeten Stöckchen sind von diesen für ihre Zwecke manuell zubereitet worden (Werkzeugherstellung). In allen drei Fällen sind die Artefakte aber unmittelbar bezogen auf die biologischen Funktionen der Tiere: Ernährung und Reproduktion (Abbildungen links und in der Mitte aus Frisch, K. von (1974). *Tiere als Baumeister*: 40; 235; rechts aus Bonner, J.T. (1980). *The Evolution of Culture in Animals*, dt. *Kultur-Evolution bei Tieren*, Hamburg 1983: 178; nach Fotografien von Goodall, J. (1967). *My Friends the Wild Chimpanzees*).

reserviert den Begriff der Kultur für die Welt des Menschen. Das typisch Kulturelle ist für Lorenz mit der »Fulguration des begrifflichen Denkens«²⁰⁸ und der damit möglich gewordenen »Vererbung erworbener Eigenschaften« durch Tradition gegeben.

Kulturethologie

Deutlich wird diese anfängliche Reserviertheit auch darin, dass allein auf den Menschen bezogene Untersuchungen den Gegenstand der so genannten »Kulturethologie« bilden. Der Ausdruck **Kulturethologie** wird 1969 ausgehend von volkskundlichen Studien nach ethologischen Gesichtspunkten gebildet.²⁰⁹ Nach O. Koenig, einem der Begründer dieser Disziplin, ist es das Ziel der Kulturethologie, »die Verhaltensweisen des Menschen naturwissenschaftlich zu analysieren«.²¹⁰ Im Gegensatz zur **Humanethologie**²¹¹ (Wheeler 1926: »human ethology«²¹² im Gegensatz zur »animal ethology«; ↑Ethologie) ist die Kulturethologie aber nicht an einer Spezies, sondern an einem »Phänomen« orientiert. Zu diesem Phänomen gehört eine Umgestaltung der Umwelt, die im Prinzip auch von Tieren vollzogen werden kann, wie Koenigs Definition der Kulturethologie deutlich macht: »Kulturethologie ist eine spezielle Arbeitsrichtung der allgemeinen Vergleichenden Verhaltensforschung (Ethologie), die sich mit den ideellen und materiellen Produkten (Kultur) des Menschen, deren Entwicklung, ökologische Bedingtheit und ih-

rer Abhängigkeit von angeborenen Verhaltensweisen sowie mit entsprechenden Erscheinungen bei Tieren vergleichend befaßt«²¹³. Die Kontinuität zwischen ethologischen und ethnologischen Phänomenen wird von Koenig durch Untersuchungen über Signale und Muster, die sowohl in der Tierwelt als auch beim Menschen vorkommen, aufgewiesen, z.B. in Form von Augenattrappen als Schutzeinrichtungen bei Schmetterlingen und als Abwehrzauber oder Ornamente auf Schiffen.

Einen großen Beitrag zur Verankerung des Kulturbegriffs im Bereich der Ethologie leistet die Kognitive Ethologie (↑Ethologie). Vielfach wird argumentiert, wegen des Nachweises von Bewusstsein bei Tieren müssten diese in einem emphatischen Sinne als Subjekte angesehen werden, und sie seien daher in gleichem Maße wie der Mensch als Kulturträger zu verstehen.

»Tierkultur« in der ersten Hälfte des 20. Jh.

Untersuchung des Verhaltens von Schimpansen in Gefangenschaft, u.a. die »Intelligenzprüfungen« von W. Koehler²¹⁴ sowie Nachweise von Traditionsbildungen auch in der freien Wildbahn lösen in den 1920er Jahren eine Diskussion darüber aus, ob auch Affen über Kultur verfügen.²¹⁵ Ebenso wie Koehler sind die meisten seiner Zeitgenossen der Auffassung, dass dies nicht der Fall ist. Im Rahmen dieser Auseinandersetzungen werden Kriterien dazu angegeben,

worin eine Kultur nichtmenschlicher Lebewesen sich manifestieren könnte. Der Anthropologe A.L. Kroeber verbindet die Kultur 1928 mit der Fähigkeit zur Erfindung von neuen Verhaltensmustern, mit deren Verbreitung durch die Weitergabe an Artgenossen, der Standardisierung im Prozess der sozialen Ausbreitung und der generationenübergreifenden Erhaltung.²¹⁶ Weil diese Phänomene bei Affen nicht vorkämen, spricht Kroeber ihnen eine Kultur ab. Kroebers Kulturbegriff ist aber andererseits so offen, dass die Existenz einer Affenkultur eine empirische Möglichkeit ist. In einem Gedankenexperiment stellt sich Kroeber vor, dass in einer Gruppe von Affen ein bestimmter Tanzschritt entwickelt, durch Imitation weitergegeben würde und über soziale Prozesse eine Standardisierung erfahren hätte – von einem derart sozial tradierten und standardisierten Verhaltensmuster würde Kroeber sagen, es wäre ein Teil einer Affenkultur: »we could legitimately feel that we were on solid ground of an ape culture«.²¹⁷ Von anderer Seite werden einigen Tieren explizit zumindest Rudimente einer Kultur (Hart & Pantzer 1925: »rudiments of culture«) zugestanden, sofern sie in der Lage sind, neue Gewohnheiten zu lernen, im Laufe ihres Lebens zu akkumulieren und an andere weiterzugeben.²¹⁸ Auch in zeitkritischer Stoßrichtung wird in den 1920er Jahren bestritten, dass der Mensch das einzige Lebewesen mit Kultur sei: »Nicht er allein hat und schafft ›Kultur‹: bei richtiger BlickEinstellung wird er erkennen, daß jeder Organismus seine ›Kultur‹ hat«²¹⁹.

Kultur bei japanischen Makaken

Seit den 1950er Jahren wird der Kulturbegriff von japanischen Forschern auf das Verhalten von Tieren angewandt, insbesondere auf eine Gruppe von Makaken (die so genannte Koshima-Gruppe). K. Imanishi verwendet 1952 für das Verhalten der gruppenspezifischen Tradition der Affen den Ausdruck ›Kultur‹²²⁰; S. Kawamura spricht 1959 von ›Subkultur‹²²¹; M. Kawai 1965 dann nur von ›präkulturellem Verhalten‹^{222, 223} Die 1954 zuerst beschriebene, bekannteste Form eines subkulturellen Verhaltens betrifft die Tradition des Waschens von Süßkartoffeln, die Makaken auf einer japanischen Insel entwickeln. Die am Meer lebenden Affen wurden seit 1952 mit Kartoffeln gefüttert; 1953 ging ein Weibchen dazu über, die Kartoffeln vor dem Fressen in Meerwasser zu waschen und bis 1962 übernahmen 3/4 aller erwachsenen Tiere dieses Verhalten.²²⁴ Auch andere Verhaltensweisen wie z.B. das Baden im Meer oder in warmen Quellen und das Wärmen am Feuer werden von den japanischen Makaken gruppenspezifisch tradiert.²²⁵ Es wird



Abb. 259. Ein japanischer Makake wäscht eine Süßkartoffel vor dem Verzehren in Salzwasser – eine durch Nachahmung weitergegebene Tradition (nach Itani, Kawamura und Kawai; aus Czikak, G., Langer, H. & Ziegler, H. (Hg.) (1976/81). *Biologie. Ein Lehrbuch*: 684).

allerdings bezweifelt, dass wirklich soziales Lernen die Grundlage für die Verbreitung des Verhaltens des Kartoffelwaschens bei den Makaken der Koshima-Gruppe ist. Belege einer Belohnung des Verhaltens durch Menschen und die langsame Ausbreitung des Verhaltens deuten vielmehr darauf hin, dass bereits die Verstärkung des Verhaltens durch menschliche Beobachter (über operante Konditionierung) eine ausreichende Erklärung dafür abgibt.²²⁶ Von anderer Seite wird diese Deutung aber bestritten, und es kann außerdem die Ausbreitung anderer Verhaltensmuster bei Makaken beobachtet werden, die nicht durch menschliche Beeinflussung gesteuert ist.²²⁷

Kulturen bei anderen Affen

Die Beschreibung des natürlichen Verhaltens von Affen anderer Arten erfolgt ebenfalls mittels des Kulturbegriffs. H. Kummer sieht 1971 das kulturelle Verhalten als eine Unterform des ontogenetisch er-

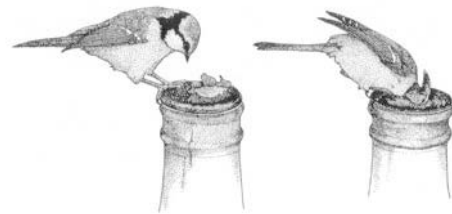


Abb. 260. Eine Blaumeise beim Aufpicken des Deckels einer Milchflasche, um dadurch an den Inhalt zu gelangen – ein Verhalten, das sich in Meisenpopulationen Englands seit den 1920er Jahren schnell ausgebreitet hat (aus Bonner, J.T. (1980). *The Evolution of Culture in Animals*: Frontispiz).

worbenen Verhaltens (im Gegensatz zum genetisch ererbten), nämlich jene, die nicht auf eine ökologische Anpassung an die Umweltbedingungen, sondern als »soziale Modifikation« entstanden ist, d.h. durch den Einfluss von einem Mitglied einer sozialen Gruppe auf andere Mitglieder. Kultur besteht nach Kummer damit aus Verhaltensvarianten, die durch soziale Modifikation von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, ohne dass sie als eine einfache Anpassung an die Umwelt zu erklären sind.²²⁸ J. van Lawick-Goodall gibt aus ihrer intimen Kenntnis des Verhaltens der Schimpansen eine ganze Liste von Verhaltensweisen, die nach dieser Definition als kulturell anzusehen sind, z.B. im Werkzeuggebrauch bei der Nahrungsaufnahme.²²⁹ Detaillierte empirische Untersuchungen können in den letzten Jahren belegen, dass viele gruppentypische Verhaltensweisen, die von einem Schimpansen zum nächsten über Generationen weitergegeben werden, tatsächlich nicht mit Umweltparametern korrelieren und daher in diesem Sinne kulturell und nicht als bloße Umwelthanpassung zu erklären sind.²³⁰ Die Verhaltensweitergabe besteht dabei meist in einer Imitation des Verhaltens eines Tieres durch ein anderes; strittig bleibt, inwieweit Phänomene des *Lehrens* dabei eine Rolle spielen.²³¹ Unabhängig von dieser empirischen Frage gilt aber, dass auch das Lehren als ein rein biologischer Mechanismus der effizienten Fitnesssteigerung gesehen werden kann. Wird die Kultur als ein den Bereich der biologischen Funktionalität überschreitendes Phänomen verstanden, dann ist auch das Verhalten des Lehrens also noch nicht notwendig als Kultur zu werten.

Ausweitung des Kulturbegriffs

Seit den frühen 1980er Jahren verbreitet sich die Auffassung, der Kulturbegriff sei auch auf das soziale Leben der Tiere anzuwenden.²³² Es etablieren sich weite Definitionen des Kulturbegriffs, wie etwa die von J.T. Bonner, nach der Kultur in der »Weitergabe von Information durch Verhalten, insbesondere durch den Vorgang von Lehren und Lernen« besteht (vgl. Tab. 151).²³³ Es wird insbesondere von der *Kultur der Affen* gesprochen, weil bei ihnen gruppenspezifische Traditionsbildung nachgewiesen wird²³⁴ und weil es z.T. gelingt, ihnen Ansätze einer Sprache beizubringen (↑Kommunikation)²³⁵. Daneben wird auch anderen Tiergruppen, so z.B. Walen und Delfinen sowie Singvögeln, Kultur im Sinne von lokalen Traditionen zugeschrieben.²³⁶ Wenn nicht schon selbst als Kultur, so gilt die Traditionsbildung vielen Biologen doch zumindest als »Scharnier zwischen biologischer Evolution und Kulturgeschichte« (Voland 2000).²³⁷

Als dasjenige Merkmal, das die gruppenspezifisch tradierten Verhaltensweisen tatsächlich als Kultur ausweist, wird die fehlende ökologische Korrelation interpretiert: Das entsprechende Verhalten wird von einer Gruppe gezeigt, unabhängig davon, ob es unter den speziellen ökologischen Bedingungen von Vorteil ist oder nicht. Es erscheint daher nicht als Anpassung, sondern in gewisser Weise als autonom gegenüber den Umweltbedingungen.²³⁸

Genauer begründet wird die Zuschreibung einer Kultur zu Affen mit dem Nachweis vieler Merkmale der Kultur des Menschen im Sozialleben der Affen, insbesondere ihrem erlernten Verhalten. W.C. McGrew und C.E.G. Tutin sind 1978 der Auffassung, die von Kroeber 1928 genannten Merkmale einer »subhumanen Kultur« (s.o.) lägen in dem Sozialleben der von ihnen untersuchten Schimpansen in Ostafrika tatsächlich vor. Die frei lebenden Affen zeigten die Fähigkeit zur Innovation, Verbreitung, Standardisierung, Erhaltung, Diffusion und Traditionsbildung von erlernten Verhaltensweisen.²³⁹

Der eigentliche Grund für die Ausweitung des Kulturbegriffs liegt allerdings sicher nur teilweise in empirischen Daten, die für diese Ausweitung sprechen. Die Gründe liegen daneben in dem weiteren kulturellen Kontext der Debatten. Als zwei wesentliche Motive für die Ausweitung des Kulturbegriffs auf (bestimmte) Tiere können gelten: einerseits die Bemühungen um einen effektiven Schutz von diesen häufig vom Aussterben bedrohten nichtmenschlichen Lebewesen, z.B. den Schimpansen, und andererseits die ausgeprägte Medienpräsenz der Verhaltensforschung.²⁴⁰ Weil »Kultur« einen starken Wertbegriff darstellt, verspricht es eine effektive Strategie für die Achtung und damit den Schutz von solchen Wesen zu sein, denen eine Kultur zugeschrieben wird. Aufgrund der starken Verankerung des Kulturbegriffs als Differenzkonzept, das den Menschen exklusiv charakterisiert, bildet die Zuschreibung der Kultur zu nichtmenschlichen Wesen – im Sinne der Schlagzeile »Schimpansen haben Kultur« – aber gleichzeitig eine medienwirksame, weil überraschende Behauptung.

Menschliche versus tierische Kultur

Neben einigen Gemeinsamkeiten gibt es eine Reihe von Unterschieden zwischen der so genannten Kultur der Tiere und der Kultur des Menschen (vgl. Tab. 154). Für D. und A.J. Premack, die den Tieren weder Geschichte noch Kultur zubilligen wollen, liegt der Unterschied zwischen Mensch und Tier darin, dass allein der Mensch seine Welt und sich selbst in einem historischen Prozess in Richtung zunehmender Unabhängigkeit von seiner natürlichen Umwelt ge-

stalte.²⁴¹ Nicht wenige Biologen und Biophilosophen stehen der Ausweitung des Kulturbegriffs skeptisch gegenüber. D. Hull bemerkt 1969 beiläufig: »Only man has developed culture«.²⁴²

Bezeichnend für die menschliche Kultur ist insbesondere die Art der Aufbewahrung der in der Kultur tradierten Informationen: Sie erfolgt in einem Medium, das sich leicht kopieren lässt, nämlich in dem digitalen Medium der Sprache, sei es in der gesprochenen oder der geschriebenen Variante. Für die Welt des Menschen ist damit eine ähnliche *Code-Dualität* kennzeichnend, wie sie in dem Doppelaspekt von analogem Phänotyp und digitalem Genotyp der biologischen Organismen enthalten ist (↑Genotyp/Phänotyp).²⁴³ Für die Schimpansenkulturen gilt dies nicht. Weil ihnen ein Aufbewahrungsmittel mit einem effektiven Kopiermechanismus fehlt, muss jeder Schimpanse jeweils die kulturellen Leistungen seiner Vorfahren neu nachvollziehen; er muss jeweils »das Rad neu erfinden«. Auf diesen wichtigen Unterschied zwischen der Tradition der Affen und den Kulturen des Menschen weist bereits Lawick-Goodall 1973 hin.²⁴⁴ Den Affen fehlt damit der für den Menschen so charakteristische und die eigentliche Dynamik von Kultur begründende Mechanismus der Akkumulation von Fertigkeiten und Wissen.²⁴⁵ In Anlehnung an ein Kinderspielzeug, das sich nur in einer Richtung drehen lässt, oder auch einer Einrichtung, die Gegenstände auf einem Niveau festhält, damit sie weiterverarbeitet werden können, wird dieser Mechanismus der *Ratscheneffekt* genannt (Tomasello 1994; Boesch & Tomasello 1998: »cumulative cultural evolution or the ratchet effect«; vgl. auch »Mullers Ratsche«: ↑Geschlecht).²⁴⁶ Dieses Prinzip läuft auch unter der Bezeichnung *Wagenhebereffekt* (Tomasello 2002).²⁴⁷ Treffend ist auch die Bezeichnung *kumulative Tradition*, die J. Huxley seit 1923 verwendet: »Man's gregariousness, together with his power of speech, learning, and generalization, have led to the development of a new thing in the world – persistent

and cumulative tradition«.²⁴⁸ K. Eibl spricht 2004 von der *kaskadierenden Kultur*, um damit den Aspekt der qualitativen Steigerung auszudrücken, den er in der Rede von »Kumulation« vernachlässigt sieht, weil unter einer Kumulierung eine bloß quantitative Anhäufung verstanden werden könnte.²⁴⁹

Der Sache nach wird die kumulative Tradition des Menschen von dem imitativen Lernen der Tiere seit Ende des 19. Jahrhunderts abgegrenzt. Im Deutschen wird der Traditionsbegriff allerdings später als im Englischen auf Tiere bezogen (↑Lernen/Tradition). T.L. Bischoff ist 1867 der Ansicht, den Tieren fehle im Vergleich zum Menschen »der über das leibliche und individuelle Wohl und Interesse hinausgehende Gedanke, der das Errungene als einen Fortschritt anerkennt, festhält und immer weiter entwickelt«.²⁵⁰ Für A. Weismann besteht die kulturelle Entwicklung des Menschen im Gegensatz zur sozialen Vererbung bei Tieren in einer »Steigerung der geistigen Errungenschaften der Menschheit als eines Ganzen«; sie könne nicht innerhalb eines »Einzellebens« erworben werden, sondern bestehe ihrem Wesen nach darin, dass sie »gesammelt«, »erworben« und »überliefert« werde.²⁵¹ Kulturelle Leistungen beruhen nach Weismann also nicht auf der Steigerung individueller Fähigkeiten, sondern »auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesproducte einer Generation auf die andere [...]«; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat.²⁵² In ähnlicher Weise sieht auch D.G. Ritchie 1895 in dem durch soziale Vererbung akkumulierten Wissen des Menschen gerade den Unterschied zwischen Tier und Mensch: »What makes the difference? It is not mere heredity. It is the accumulated social inheritance of the civilized man, who is the »heir of all the ages««²⁵³ (↑Vererbung/soziale Vererbung).

Vor allem aber wegen des unterentwickelten Sprachvermögens weist das Sozialverhalten der Affen trotz mancher Gemeinsamkeiten viele der für die menschliche Kultur typischen Eigenschaften nicht

Soziales Lernen und (vereinzelt) Lehren Übernahme von Verhaltensweisen durch Imitation von Artgenossen und (selten) durch Instruktion seitens anderer Gruppenmitglieder zum Erlernen besonderer Techniken Lokale Traditionen Ausbildung von gruppenspezifischen Verhaltensweisen und Techniken, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden	Autonomie in der Zielverfolgung Entwicklung von Zwecksetzungen und Orientierungsrahmen, die jenseits der biologischen Zwecke stehen können und für oder gegen die eine individuelle, reflektierte Entscheidung getroffen werden kann Rekursive Techniken, kumulative Entwicklung Etablierung von Verfahren und Techniken, die eine Tradition aufnehmen und weiterentwickeln und sich in dieser selbst fortbilden, so dass es insgesamt zu einer kumulativen Entwicklung kommt

Tab. 154. Wesentliche Elemente der »Kultur« der Tiere (links) und der Kultur des Menschen (rechts) im Vergleich.

auf: Es ist in starkem Maße umweltabhängig, d.h. es erhält sich nicht über wandelnde Umweltänderungen hinweg und weist nicht den für den Menschen typischen progressiven und kumulativen Charakter auf. Der in einer Generation erreichte kulturelle Stand wird also nicht von der nächsten Generation aufgenommen und kontinuierlich modifiziert.²⁵⁴ Zwei der für die Entstehung der Kultur des Menschen zentralen Voraussetzungen finden sich allerdings auch schon bei den Menschenaffen, nämlich der Werkzeuggebrauch und die Verwendung von Signalen in der Kommunikation. Beide Fähigkeiten bestehen in der Ausnutzung eines äußeren Elements (Werkzeug, Signal) für biologische Ziele.²⁵⁵ Die Verbreitung und der weitere Ausbau dieser Fähigkeiten erfolgt bei den Tieren aber ungesteuert und ohne ein differenziertes System der Lehre, wie es für den Menschen typisch ist.²⁵⁶ W. Wickler unterscheidet 1967 daher zwischen der *objektvermittelten* Tradition der Tiere und der *symbolvermittelten* Tradition des Menschen.²⁵⁷

Die Kultur des Menschen besteht also nicht nur in der Weitergabe von Informationen auf besonderen Wegen, sondern auch in der Aufbewahrung des Wissens in einem eigenen Zeichensystem. Dieses Zeichensystem schafft erst die Bedingungen dafür, dass nicht jeder einzelne Mensch von vorne anfangen muss, sondern in der Kultur beginnen kann. In den Worten J. Assmanns fungiert die Sprache des Menschen in der Form als Schrift als »Zwischenspeicher und Außenspeicher der Kommunikation«²⁵⁸: »Erst mit der Schrift im strengen Sinne ist die Möglichkeit einer Verselbständigung und Komplexwerdung dieses Außenbereichs der Kommunikation gegeben«²⁵⁹.

Die Kultur und das Geistige

Von anthropologischer Seite wird immer wieder darauf hingewiesen, dass die Kultur des Menschen wesentlich auf seiner Sprache und der Entwicklung einer symbolischen Welt beruht (vgl. Tab. 151).²⁶⁰ Auch einige Biologen stellen sich vehement dagegen, Tieren eine Kultur zuzuschreiben, weil ihnen eine eigentliche Sprache fehle. H. Hediger etwa schreibt 1980 lapidar, »unter Kultur sollte man sich etwas mehr vorstellen als nur Kartoffelwaschen«.²⁶¹ Er sieht die Kultur durch das »Geistige« charakterisiert: »die Gesamtheit der geistigen Werte in Wissenschaft, Geschichte, Kunst, Religion«.²⁶²

Dem Geistigen wird v.a. deshalb Bedeutung für die Kultur des Menschen zugeschrieben, weil es die reflexive Ausweisung des eigenen Standpunktes ermöglicht. Die Fähigkeit zur Selbstdistanzierung kann als der eigentlich kulturbegründende Akt verstanden werden; er vollzieht sich in einem doppel-

ten Spannungsverhältnis: in dem Bewusstsein von realen Handlungsalternativen und in der Diskrepanz zwischen der kulturellen Realität gegenüber einem vorgestellten Ideal. Kultur kann sich demnach nicht in der Immanenz einer bloßen »Lebensform« erschöpfen. Sie enthält darüber hinaus ein Moment der *reflektierenden Selbstbewertung* (Frankfurt 1971: »capacity for reflective self-evaluation«) (↑Bewusstsein).²⁶³

Herausgearbeitet wird dieser Zusammenhang besonders von E. Cassirer in seiner »Philosophie der symbolischen Formen«: »Alle Erkenntnis der Welt und alles im engeren Sinne »geistige« Wirken auf die Welt erfordert, daß das Ich die Welt von sich abrückt, daß es, im Betrachten wie im Tun, eine bestimmte »Distanz« zu ihr gewinnt. Das tierische Verhalten kennt diese Distanz noch nicht: das Tier lebt in seiner Umwelt, ohne sie sich in dieser Weise gegenüberzustellen und sie, kraft dieser Gegenüberstellung »vorzustellen«.²⁶⁴ Der für eine Kultur entscheidende Schritt, die biologischen Ziele zu transzendieren, d.h. systematisch solche Ziele verfolgen zu können, die nicht auf die Selbsterhaltung und Fortpflanzung bezogen sind, findet sich bei den Affen nicht. Sie vermögen ihre »Sprache« und »Kultur« nicht zur Distanzierung von ihrer biologischen Determination einzusetzen und können ihr Verhalten daher nicht rechtfertigen (↑Kommunikation). Die »Kulturtechniken« der Affen, Werkzeuggebrauch und soziale Kommunikation, dienen der effektiven Ausnutzung ihrer jeweiligen *Umwelt*, nicht aber der Entwicklung und Rechtfertigung einer eigenen *Welt*.

Mit Cassirer ließe sich weiter zeigen, dass es einen Zusammenhang zwischen Freiheit und Symbolisierungsfähigkeit gibt: Im Symbol liegt eine Relation zur Welt vor, die gleichzeitig ein Moment der Emanzipation von ihr enthält. In symbolischer Vermittlung ist ein Wesen nicht an seine Umwelt und vorgegebene Zweckorientierungen im Verhalten ausgeliefert, sondern kann sich seinen Bedürfnissen gegenüber souverän verhalten. Über das Symbolisierungsvermögen und die Sprache ist das kulturelle Lebewesen befähigt, Konzepte zu generieren, die sein Handeln orientieren und jenseits der biologisch-funktionalen Zwänge selbstverpflichtenden Charakter aufweisen. Als ursprüngliches Mittel der Bindung des Organismus an die Umwelt entwickelt sich das Symbol zu einem Mittel der Entzweiung. In symbolischer Vermittlung reagiert der Organismus nicht allein auf die Umwelt, sondern verfügt über sie. Mit G. Simmel lässt sich der ganze Komplex beschreiben als das »Auswachsen eines Mittels zum Zweck«²⁶⁵ (↑Kommunikation/Sprache).

Ausgehend von der philosophischen Begriffstradition ist es daher wenig sinnvoll, das Verhalten der Tiere allein schon deshalb als Kultur zu begreifen, weil es das Moment der gruppenspezifischen Traditionsbildung oder des Herstellens von Bauten oder Werkzeugen oder selbst des Lehrens enthält. Kultur in einem emphatischen Sinne liegt erst dort vor, wo das Handeln über die Erfordernisse der Selbstbehauptung hinaus geht, ein Lebewesen sich also gegenüber den Ansprüchen des Lebens souverän verhält und die Fixierung auf die biologischen Funktionsbezüge der Selbsterhaltung und Fortpflanzung systematisch zu Gunsten anderer Referenzen aufgeben kann.

Die Kultur als das Menschliche

Angesichts der sukzessiven Vereinnahmung vieler traditionell auf die Welt des Menschen bezogener Begriffe durch die moderne biologische Verhaltensforschung (z.B. ↑Intelligenz, ↑Bewusstsein und Sprache, ↑Kommunikation) erscheint es als sinnvolle Möglichkeit, den Begriff der Kultur zunächst negativ zu bestimmen: Kultur bezeichnet alle diejenigen Aspekte des menschlichen Lebens, die den nicht-menschlichen Lebewesen fehlen. Sie machen die Humanität des Menschen aus; sie sind das spezifisch *Menschliche* der menschlichen Natur.²⁶⁶ Das Konzept der Kultur stellt in dieser Hinsicht eine begriffliche Ressource dar, die nicht leichtfertig aufgrund der zunehmenden Einsicht in die Komplexität des tierischen Verhaltens aufgegeben werden sollte. Wenn es sich erweisen sollte, dass einige traditionelle Bestimmungsstücke des Kulturellen, z.B. Tradition aufgrund von Lernen und Lehren, nicht allein die Welt des Menschen charakterisieren, sondern auch das Leben einiger Tiere, dann ist daraus nicht sofort zu schließen, dass diese Tiere auch über Kultur verfügen. Vielmehr sollte daraus zunächst allein die Konsequenz gezogen werden, den Begriff der Kultur nicht allein über dieses Merkmal zu bestimmen. Denn die vorzeitige Aufgabe des Begriffs der Kultur als Differenzbegriff zur Abgrenzung des spezifisch menschlichen Lebens von dem der Tiere würde einen erheblichen Verlust an begrifflicher Differenzierung bedeuten.

Wie dieser kontrastive Begriff der Kultur näher zu kennzeichnen ist, bleibt dabei eine offene Aufgabe; dass es spezifische Momente des Lebens der Menschen gibt, dürfte aber kaum strittig sein. Ausgeschlossen sind mit einem solchen Ansatz lediglich diejenigen Versuche der Bestimmung des Kulturbegriffs, die ihn an einfache Verhältnisse, z.B. das Vorliegen einer Tradition oder eines sozial vermittelten Lernens, knüpfen wollen.

Die Frage nach der Kultur der Tiere sollte vor diesem Hintergrund nicht alleine und nicht in erster Linie als eine empirische Frage behandelt werden, in der die (ethisch relevante) Gleichartigkeit von Mensch und Tier »bewiesen« wird. Mit dem Kulturbegriff ist der traditionelle Versuch der Etablierung und Rechtfertigung des Unterschieds zwischen Mensch und Tier verbunden. Die Füllung des Konzeptes mit empirischem Gehalt sollte daher immer in einem Reflexionsgleichgewicht mit seiner theoretischen Aufgabe stehen. Erst wenn erwiesen wäre, dass ein solcher Unterschied nicht begründet werden kann, müsste der Begriff in seiner traditionellen Bedeutung aufgegeben werden und könnte dann auf biologischer Grundlage rekonstruiert werden.

Nachweise

- 1 Cicero, De senectute 54.
- 2 Cicero, Tusculanae disputationes 2, 13.
- 3 Pufendorf, S. (1675). Dissertatio academica X; vgl. ders. (1672/84). De iure naturae et gentium (Berlin 1998): 163; Rauhut, F. (1953). Die Herkunft der Worte und Begriffe »Kultur«, »Zivilisation« und »Bildung«. German.-roman. Monatsschr. N.F. 3, 81-91: 83.
- 4 Herodot, Historiae III, 38, 2-3.
- 5 Hippokrates, De aeribus 14.
- 6 Vgl. Heinemann, F. (1945). Nomos und Physis. Herkunft und Bedeutung einer Antithese im griechischen Denken des 5. Jahrhunderts; Deitz, L. (1989). Physis/Nomos. Hist. Wb. Philos. 9, 967-971.
- 7 Antiphon, Fragm. B44.
- 8 Vgl. Müller, R. (2003). Die Entdeckung der Kultur. Antike Theorien über Ursprung und Entwicklung der Kultur; Rantis, K. (2004). Geist und Natur. Von den Vorsokratikern zur Kritischen Theorie.
- 9 Archelaos (Diels/Kranz) 60, A4, 6; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 27.
- 10 Hesiod, Erga 276ff.
- 11 Sokrates, Nicocles (oratio 3): 5f.; vgl. Dierauer (1977): 32f.
- 12 Vgl. z.B. Homer, Ilias 4, 433ff.; Aischylos, Agamemnon 1050f.; Sophokles, Antigone 1001f.; Aristophanes, Aves 199f.; vgl. Dierauer (1977): 30f.
- 13 Demokrit (Diels/Kranz) 68, B154; vgl. Dierauer (1977): 34.
- 14 Homer, Ilias 2, 480ff.
- 15 Platon, Phaedon 82b.
- 16 Aristoteles, Politica 1253a7ff.
- 17 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1152; vgl. Demokrit, Fragm. B33; Cicero, De finibus bonorum et malorum 5, 74.
- 18 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg.

- v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 176; Schelling, F.W.J. (1800). *System des transzendentalen Idealismus* (Hamburg 1992): 207; Gehlen, A. (1940/62). *Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt*: 38.
- 19 Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1230b36-1231a15; *Ethica Nicomachea* 1118a16-32; *De sensu* 443b24-444a5.
- 20 [Aristoteles], *Mechanica* 847a14-16.
- 21 Schadewaldt, W. (1960). *Natur – Technik – Kunst* (Hellas und Hesperien. Gesammelte Schriften, 2 Bde., Stuttgart 1970, II, 497-512): 503.
- 22 Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. *Hermes* 76, 1-13: 10.
- 23 Hippokrates, *De vetere medicina* 3; Anonymus Iamblichi 89, 6; Platon, *Politeia* 369c; *Politikos* 274c; Aristophanes, *Plutus* 532ff.; vgl. Dierauer (1977): 36.
- 24 Platon, *Protagoras* 320c-322d; vgl. Dierauer (1977): 37f.
- 25 Euripides, *Fragm.* 715; Menander, *Fragm.* 263.
- 26 Vgl. Helmer, K. (2004). Kultur. In: Benner, D. & Oelkers, J. (Hg.). *Historisches Wörterbuch der Pädagogik*, 527-547: 527.
- 27 Vgl. Niedermann, J. (1941). Kultur. Werden und Wandlungen des Begriffes und seiner Ersatzbegriffe von Cicero bis Herder: 48; Helmer (2004): 528.
- 28 Bruni Aretino, L. (1401). *Dialogus de tribus vatribus Florentinis* (Prag 1889): 8; vgl. Helmer (2004): 529.
- 29 Vgl. Niedermann (1941): 76f.
- 30 Mirabeau, Marquis de (1756/57). *L'ami des hommes*; vgl. Rauhut, F. (1953). Die Herkunft der Worte und Begriffe »Kultur«, »Zivilisation« und »Bildung«. *German-roman. Monatsschr. N.F.* 3, 81-91: 84.
- 31 Niedermann (1941): 117.
- 32 Pufendorf, S. (1672/84). *De jure naturae et gentium* (Berlin 1998): 163.
- 33 Vgl. Welzel, H. (1931). Die kulturphilosophischen Grundlagen der Naturrechtslehre Samuel Pufendorfs und ihre kulturhistorische Bedeutung. *Deutsche Vierteljahrsschr. Literaturwiss. Geistesgesch.* 9, 585-606: 594; 600.
- 34 a.a.O.: 594.
- 35 Vgl. Hirsch, E. (1925). Der Kulturbegriff. *Deutsche Vierteljahrsschr. Literaturwiss. Geistesgesch.* 3, 398-400; Niedermann (1941); Baur, I. (1951). Geschichte des Wortes „Kultur“ und seiner Zusammensetzungen; Rauhut (1953).
- 36 Marsilius von Padua (1324). *Defensor pacis* (Berlin 1958): 46.
- 37 Herder, J.G. (1784-91). *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit* (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): II, 147.
- 38 a.a.O.: II, 202.
- 39 a.a.O.: I, 350.
- 40 a.a.O.: I, 352.
- 41 Kant, I. (1784). Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht (AA, Bd. VIII, 15-31): 21 (4. Satz).
- 42 a.a.O.: 26 (7. Satz).
- 43 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 431.
- 44 a.a.O.: 432.
- 45 Kant (1790/93): 431.
- 46 Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 323; ders. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 443; vgl. auch Aristoteles, *De part. anim.* 660a, b.
- 47 Kant, I. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 466.
- 48 Vgl. Schmitt, A. (1997). Verhaltensforschung als Psychologie. Aristoteles zum Verhältnis von Mensch und Tier. In: Kullmann, W. & Föllinger, S. (Hg.). *Aristotelische Biologie*, 259-285: 261.
- 49 Kant (1790/93): 435.
- 50 ebd.
- 51 ebd.
- 52 Schiller, F. von (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen (NA, Bd. 20, 309-412): 320 (5. Brief).
- 53 Humboldt, W. von (1799). *Aesthetische Versuche* Erster Theil. Ueber Göthes Hermann und Dorothea: 333f. (Gesammelte Schriften, Bd. 2, Berlin 1904, 113-323): 304f. (Kap. XCV).
- 54 Schleiermacher, F. von [1805-06]. *Brouillon zur Ethik* (Werke, Bd. 2, hg. v. O. Braun, 1913, 79-239): 120f.; vgl. Heinze, R. (1935). Die Kulturauffassung Schleiermachers; Kopp, B. (1974). Beiträge zur Kulturphilosophie der deutschen Klassik: 71.
- 55 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: II, 285.
- 56 a.a.O.: I, 76.
- 57 a.a.O.: I, 77.
- 58 a.a.O.: II, 109.
- 59 a.a.O.: II, 112.
- 60 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 238.
- 61 Haeckel, E. (1877). Ueber die heutige Entwicklungslehre im Verhältnisse zur Gesamtwissenschaft. *Amtl. Ber. 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte* 50, 14-22: 22.
- 62 Engels, F. (1875). Brief an Lawrow (MEW, Bd. 34, 169-172): 170; vgl. ders. (1873-83). *Dialektik der Natur* (MEW, Bd. 20, 307-568): 565; Knapp, G. (1984). Naturgeschichtliche Auffassung von Kultur bei Darwin und Haeckel. In: Brackert, H. & Wefelmeyer, F. (Hg.). *Naturplan und Verfallskritik*, 250-288.
- 63 Haeckel, E. (1904). *Die Lebenswunder*: 449f.
- 64 Rickert, H. (1920/22). *Die Philosophie des Lebens*: 165.
- 65 Rickert, H. (1924). Kant als Philosoph der modernen Kultur: 7.
- 66 Rickert, H. (1899/1926). *Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft* (Stuttgart 1986): 46.
- 67 Rickert (1924): 37.
- 68 Rickert (1899/1926): 44.
- 69 Paul, H. (1880). *Principien der Sprachgeschichte*: 7; vgl. 3. Aufl. 1898: 6.
- 70 Rickert (1899/1926): 43.
- 71 Weber, M. (1904). Die »Objektivität« sozialwissenschaftlicher und sozialpolitischer Erkenntnis (Gesammelte Aufsätze zur Wissenschaftslehre, Tübingen 1988, 146-214): 175.
- 72 Weber, A. (1912). *Der soziologische Kulturbegriff* (Ge-

samtausgabe, Bd. 8. Schriften zur Kultur- und Geschichtssoziologie (1906-1958), Marburg 2000, 60-75): 67.

73 a.a.O.: 69.

74 Rothacker, E. (1934). Kulturen als Lebensstile. *Z. deutsch. Bildung* 10, 177-182; ders. (1942). Probleme der Kultur-Anthropologie. In: Hartmann, N. (Hg.). *Systematische Philosophie*, 55-198: 147ff.

75 Rothacker (1942).

76 Gehlen, A. (1940/62). *Der Mensch*: 80; vgl. der. (1958). *Über Kultur, Natur und Natürlichkeit*. In: ders. (1961). *Anthropologische Forschung*, 78-92: 78.

77 Schwidetzky, I. (1959/71). *Das Menschenbild der Biologie. Ergebnisse und Probleme der naturwissenschaftlichen Anthropologie*: 195.

78 Nachweise für Tab. 151: Rickert, H. (1911). *Lebenswerte und Kulturwerte* (Philosophische Aufsätze, hg. v. R.A. Bast, Tübingen 1999, 37-72): 60; Weber, M. (1904): 175; Weber, A. (1912): 67; Kroeber, A.L. (1923/48). *Anthropology*: 253; Freud, S. (1927). *Die Zukunft einer Illusion* (Gesammelte Werke, Bd. 14, Frankfurt/M. 1999, 323-380): 326; Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 311; Sombart, W. (1938). *Vom Menschen. Versuch einer geisteswissenschaftlichen Anthropologie*: 77; White, L.A. (1959). *The concept of culture*. *Amer. Anthropol.* 61, 227-251: 234; Tenbruck, F.-H. (1989). *Die kulturellen Grundlagen der Gesellschaft*: 15; Tooby, J. & Cosmides, L. (1989). *Evolutionary psychology and the generation of culture, part 1. Ethol. Sociobiol.* 10, 29-49: 29; Schwemmer, O. (1997). *Die kulturelle Existenz des Menschen*: 30; Flach, W. (1997). *Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur*: 62; Eibl, K. (2004). *Animal poeta. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie*: 216; Tylor, E.B. (1871). *Primitive Culture*: 1; Hart, H. & Pantzer, A. (1925). *Have subhuman animals culture?* *Amer. J. Sociol.* 30, 703-709: 705; Malinowski, B. (1930). *Culture*. In: Seligman, E.R.A. (ed.). *Encyclopaedia of the Social Sciences*, vol. 3, 621-645: 621; 645; Gehlen (1940/62): 39; Hirata, S., Watanabe, K. & Kawai, S. (2001). "Sweet-potato washing" revisited. In: Matsusawa, T. (ed.). *Primate Origins of Human Cognition and Behavior*, 487-508: 488; Geertz, C. (1966). *The impact of the concept of culture on the concept of man* (*The Interpretation of Cultures*, New York 1973, 33-54): 44; Kummer, H. (1971). *Primate Societies*: 13; Kawai, M. (1975). *Precultural behavior of the Japanese monkey*. In: Kurth, G. & Eibl-Eibesfeldt, I. (Hg.). *Hominisation und Verhalten*, 32-55: 34; Bonner, J.T. (1980). *The Evolution of Culture in Animals*: 10; Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*: 33; Miller, G.F. (1998). *How mate choice shaped human nature: a review of sexual selection and human evolution*. In: Crawford, C.B. & Krebs, D. (eds.). *Handbook of Evolutionary Psychology. Ideas, Issues, and Applications*, 87-129: 118; Waal, F. de (2001). *The Ape and the Sushi Master*: 31; Boesch, C. (2003). *Is culture a golden barrier between human and chimpanzee?* *Evolut. Anthropol.* 12, 82-91: 89.

79 Gehlen (1940/62): 38.

80 ebd.

81 Anaxagoras, *Fragm.* 21b.

82 Marsilius von Padua (1324). *Defensor pacis* (dt. *Der Verteidiger des Friedens*, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 47 (I, v, §3).

83 Herder, J.G. (1772). *Abhandlung über den Ursprung der Sprache* (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 26f.

84 Adler, A. (1907). *Studie über Minderwertigkeit von Organen*.

85 Gehlen (1940/62): 33.

86 a.a.O.: 71.

87 a.a.O.: 63.

88 Simmel, G. (1918). *Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel* (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 232.

89 Simmel, G. (1917). *Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft* (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 117.

90 Spranger, E. (1914/21). *Lebensformen. Geisteswissenschaftliche Psychologie und Ethik der Persönlichkeit*: 14.

91 Hartmann, N. (1933/49). *Das Problem des geistigen Seins. Untersuchungen zur Grundlegung der Geschichtsphilosophie und der Geisteswissenschaften*: 257.

92 a.a.O.: 261.

93 a.a.O.: 290.

94 Landmann, M. (1955/76). *Philosophische Anthropologie. Menschliche Selbstdeutung in Geschichte und Gegenwart*: 185.

95 Landmann, M. (1961). *Der Mensch als Schöpfer und Geschöpf der Kultur*: 20.

96 a.a.O.: 22.

97 White, L.A. (1949). *The Science of Culture. A Study of Man and Civilization*: xviii.

98 Flach, W. (1997). *Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur*: 59.

99 a.a.O.: 62.

100 Vgl. Keesing, R.M. (1974). *Theories of culture*. *Ann. Rev. Anthropol.* 3, 73-97.

101 Harris, M. (1968). *The Rise of Cultural Theory*: 4.

102 Lévi-Strauss, C. (1971). *Mythologiques, IV: L'homme nu*.

103 Goodenough, W.H. (1961). *Comment on cultural evolution*. *Daedalus* 90, 521-528: 522; Geertz, C. (1973). *The Interpretation of Culture*.

104 Vgl. Kroeber, A.L. & Kluckhohn, C. (1952). *Culture. A Critical Review of Concepts and Definitions*.

105 Geertz, C. (1966). *The impact of the concept of culture on the concept of man* (*The Interpretation of Cultures*, New York 1973, 33-54): 49.

106 Lowie, R.H. (1917). *Culture and Ethnology*: 66; nicht in Rivers, W.H.R. (1914). *Kinship and Social Organization*.

107 Tooby, J. & Cosmides, L. (1992). *The psychological foundations of culture*. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.). *The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*, 19-136.

108 Wilson, E.O. (1978). *On Human Nature*: 167.

109 a.a.O.: 5.

110 Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology. The New Synthe-*

sis: 4.

- 111 Rosen, R. (1991). Beyond dynamical systems. *Journal of Social and Biological Structures* 14, 217-220: 217.
- 112 Voland, E. (1992). Reproduktive Konsequenzen sozialer Strategien. Das Beispiel der Krummhörner Bevölkerung im 18. und 19. Jahrhundert. In: ders. (Hg.). *Fortpflanzung: Natur und Kultur im Wechselspiel*, 290-305: 290.
- 113 Irons, W. (1979). Cultural and biological success. In: Chagnon, N.A. & Irons, W. (eds.). *Evolutionary Biology and Human Social Behavior. An Anthropological Perspective*, 257-272.
- 114 Vogel, C. & Voland, E. (1988). Evolution und Kultur. In: Immelmann, K., Scherer, K.R., Vogel, C. & Schmooch, P. (Hg.). *Psychobiologie – Grundlagen des Verhaltens*, 101-130: 130.
- 115 Markl, H. (1998). Zur fortwirkenden Naturgeschichte des Menschen. *Merkur* 52, 564-581: 565.
- 116 Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu eine Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 253.
- 117 Simmel, G. (1921-22). Fragment über die Liebe. *Logos* 10, 1-54: 29.
- 118 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: ders., *Das Prinzip Leben*, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 193.
- 119 Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982). Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8, 4-15: 13.
- 120 Singer, W. (1984). Neurobiologische Anmerkungen zum Wesen und zur Notwendigkeit von Kunst (in: *Der Beobachter im Gehirn*, Frankfurt/M. 2001, 211-234): 213; vgl. 225.
- 121 a.a.O.: 212.
- 122 Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1230b36-1231a15; *Ethica Nicomachea* 1118a16-32; *De sensu* 443b24-444a5.
- 123 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: II, II, 141, 4 ad 3; vgl. ders. (1260). In *decem libros Ethicorum Aristotelis ad Nicomachum expositio*: III, 19, Nr. 610.
- 124 Kant, I. (1797/98). *Metaphysik der Sitten* (AA, Bd. VI, 203-493): 391.
- 125 Fichte, J.G. (1796-97). *Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre*, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): I, 379.
- 126 Hartmann, N. (1933/49). *Das Problem des geistigen Seins. Untersuchungen zur Grundlegung der Geschichtsphilosophie und der Geisteswissenschaften*: 67.
- 127 Gellner, E. (1989). Culture, constraint and community: semantic and coercive compensations for the genetic under-determination of *Homo sapiens sapiens*. In: Mellers, P. & Stringer, C. (eds.). *The Human Revolution*, 514-525.
- 128 Brinton, D.G. (1893). The native calendar of Central America and Mexico. A study in linguistics and symbolism. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 31, 258-314: 274; Chiang Liu (1923). Isolation and contact as factors in the Cultural Evolution of China, Korea and Japan Prior to 1842.
- 129 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 161.
- 130 a.a.O.: I, 60.
- 131 Müller, M. (1870). The science of language. *Nature* 1, 256-259: 257.
- 132 Cope, E.D. (1870). On the hypothesis of evolution, physical and metaphysical. *Lippincott's magazine of literature, science and education*, 29-41; 173-180; 310-319: 174.
- 133 a.a.O.: 318.
- 134 James, W. (1880). Great men, great thoughts, and the environment. *Atlantic Monthly* 46, 441-459: 441.
- 135 a.a.O.: 448.
- 136 Vgl. Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637); Johannsen, W. (1915). Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre; Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation. In: *Die Kultur der Gegenwart*, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. *Allgemeine Biologie*, 597-660: 645.
- 137 Loeb, J. (1909). *From James Loeb. School Rev.* 17, 370-374: 373.
- 138 Weismann (1889): 611.
- 139 a.a.O.: 636.
- 140 a.a.O.: 637.
- 141 a.a.O.: 635.
- 142 Nachweise für Tab. 153: Wallace, A.R. (1864). The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of "natural selection". *Anthropol. Rev.* 2, clviii-clxxxvii: clxxviii; ders. (1869/70). The limits of natural selection as applied to man (Contributions to the Theory of Natural Selection, London 1870, 332-371): 352; Büchner, L. (1868). Sechs Vorlesungen über die Darwinsche Theorie von der Verwandlung der Arten: 255; Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 170; 173; Keller, A.G. (1915/31). *Societal Evolution. A Study of the Evolutionary Basis of the Science of Society*: 112; Hooton, E.A. (1937). Apes, Men, and Morons: 249; Wynne-Edwards, V.C. (1962). Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour: 131; Ghiselin, M.T. (1974). The Economy of Nature and the Evolution of Sex: 247; Wilson, E.O. (1978). On Human Nature: 167; Alexander, R.D. (1979). Darwinism and Human Affairs: 75; 79; 142; Campbell, D.T. (1965). Variation and selective retention in socio-cultural evolution. In: Barringer, H.R. et al. (eds.). *Social Change in Developing Areas. A Reinterpretation of Evolutionary Theory*, 19-49: 26; Munding, P.C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethology and Sociobiology* 1, 183-223: 197.
- 143 Darwin (1871): I, 170.
- 144 a.a.O.: II, 391.
- 145 Wallace (1864): clxxviii.
- 146 Wallace (1869/70): 352.
- 147 Huxley, T.H. (1893). *Evolution and ethics* (Collected Essays, vol. IX, Hildesheim 1970, 46-116).
- 148 Miller, H. (1964). Progress and Decline. The Group in Evolution: 72; 79; vgl. Claessens, D. (1968). Instinkt, Psyche, Geltung. Bestimmungsfaktoren menschlichen Verhaltens. Eine soziologische Anthropologie: 94ff.; Slotderijk, P. (2001). Nicht gerettet. Versuche nach Heidegger: 176.
- 149 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene: 215.
- 150 Dobzhansky, T. (1961). Man and natural selection. *Amer. Sci.* 49, 285-299: 286; vgl. ders. & Montagu, M.F.A. (1947). Natural selection and the mental capacities of mankind. *Science* 105, 587-590: 587; ders. (1958). Evolution at

work. *Science* 127, 1091-1098: 1097.

151 Tomasello, M. (1999). The human adaptation for culture. *Ann. Rev. Anthropol.* 28, 509-529: 509.

152 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 236.

153 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 99.

154 Durkheim, É. (1893). *De la division du travail social* (Paris 1960): 24.

155 Keller, A.G. (1915/31). *Societal Evolution. A Study of the Evolutionary Basis of the Science of Society*: 18.

156 Campbell, D.T. (1965). Variation and selective retention in socio-cultural evolution. In: Barringer, H.R. et al. (eds.). *Social Change in Developing Areas. A Reinterpretation of Evolutionary Theory*, 19-49: 26f.

157 Cloak, F.T. (1975). Is a cultural ethology possible? *Human Ecology* 3, 161-182: 168.

158 Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene* (dt. *Das egoistische Gen*, Berlin 1978): 227.

159 Lumsden, C.J. & Wilson, E.O. (1981). *Genes, Mind and Culture. The Coevolutionary Process*: 7.

160 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process: 33.

161 Durham, W. (1991). *Coevolution. Genes, Culture, and Human Diversity*: 189.

162 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1981). Culture, biology, and the evolution of variation between human groups. In: Collins, M., Wainer, I.W. & Bremner, T.A. (eds.). *Science and the Question of Human Equality*, 99-152; dies. (1982). Cultural transmission and the evolution of cooperative behavior. *Human Ecology* 10, 325-351; dies. (1983). Review: Why is culture adaptive? *Quart. Rev. Biol.* 58, 209-214; dies. (1985).

163 Boyd & Richerson (1985): 9ff.

164 a.a.O.: 9.

165 a.a.O.: 34.

166 a.a.O.: 37f.; vgl. Henrich, J. & Boyd, R. (2002). On modeling cognition and culture: Why cultural evolution does not require replication of representations. *Journal of Cognition and Culture* 2, 87-112; Richerson, P.J. & Boyd, R. (2005). *Not by Genes Alone. How Culture Transformed Human Evolution*: 90.

167 Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*: 15f.

168 Vgl. Henrich, J. & McElreath, R.M. (2003). The evolution of cultural evolution. *Evolutionary Anthropology* 12, 123-135.

169 Vgl. Müller, S.S.W. (2010). *Theorien sozialer Evolution. Zur Plausibilität darwinistischer Erklärungen sozialen Wandels*.

170 Vogel, C. (1983). *Die biologische Evolution der Kultur*. In: ders., *Anthropologische Spuren* (Stuttgart 2000), 43-74: 73.

171 ebd.

172 Schnädelbach, H. (2003). *Geschichte als kulturelle Evolution*. In: Rohbeck, J. & Nagl-Docekal, H. (Hg.). *Geschichtsphilosophie und Kulturkritik. Historische und systematische Studien*, 329-351: 343.

173 Stekeler-Weithofer, P. (2001). *Evolution und Entwicklung. Zum Biologismus in den Humanwissenschaften*. *Deutsche Z. Philos.* 49, 571-585: 585.

174 Keller (1915/31): 252.

175 a.a.O.: 265.

176 Campbell, D.T. (1975). On the conflicts between biological and social evolution and between psychology and moral tradition. *Amer. Psychol.* 30(12), 1103-1126: 1123.

177 Cloak (1975): 172.

178 Durham, W.H. (1976). The adaptive significance of cultural behavior. *Human Ecology* 4, 89-121: 105.

179 Boyd & Richerson (1985): 99; vgl. Boyd, R. & Richerson, P.J. (1981). Culture, biology and the evolution of variation between human groups. In: Collins, M., Wainer, I.W. & Bremner, T.A. (eds.). *Science and the Question of Human Equality*, 99-152: 121; Richerson, P.J. & Boyd, R. (1984). Natural selection and culture. *BioScience* 34(7), 430-434: 432; Durham, W.H., Boyd, R. & Richerson, P.J. (1997). Models and forces of cultural evolution. In: Weingart, P., Mitchell, S.D. & Richerson, P.J. (eds.). *Human by Nature*, 327-353: 335.

180 Richerson, P.J. & Boyd, R. (2005). *Not by Genes Alone. How Culture Transformed Human Evolution*: 150.

181 Durham, W.H. (1982). Interactions of genetic and cultural evolution: models and examples. *Human Ecology* 10, 289-323: 319; ders. (1991) *Coevolution: Genes, Culture, and Human Diversity*: 368.

182 Cavalli-Sforza, L.L. & Feldman, M. (1973). Cultural versus biological inheritance: phenotypic transmission from parents to children. *Amer. J. Hum. Genet.* 25, 618-637; dies. (1973). Models for cultural inheritance. I: Group mean and within group variation. *Theor. Popul. Biol.* 4, 42-55; dies. (1981). *Cultural Transmission and Evolution. A Quantitative Approach*; Richerson & Boyd (2005): 173f.

183 Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 215.

184 Richerson & Boyd (2005): 194; vgl. dies. (2001). Culture is part of human biology. In: Maasen, S. & Winterhager, M. (eds.). *Science Studies. Probing the Dynamics of Scientific Knowledge*, 147-178.

185 Tozzer, A.M. (1925). *Social Origins and Social Continuities*: 6.

186 Marschall, L.C. (1930). Planning for economic progress. *J. Educat. Sociol.* 4, 2-6: 6.

187 Novikoff, A.B. (1945). The concept of integrative levels and biology. *Science* 101, 209-215: 213; Huntington, E. (1945). *Mainsprings of Civilization*; Emerson, A.E. (1954). Dynamic homeostasis: a unifying principle in organic, social, and ethical evolution. *Sci. Monthly* 78, 67-85: 70.

188 Dobzhansky, T. (1955). *Evolution, Genetics, and Man*: 338.

189 Emerson, A.E. (1942). Basic comparison of human and insect societies. In: Redfield, R. (ed.). *Levels of Integration in Biological and Social Systems (= Biological Symposia, vol. 8)*, 163-176: 168.

190 a.a.O.: 167.

191 a.a.O.: 167.

192 Waddington, C.H. (1960). Discussion statement. In: Tax, S. (ed.). *Evolution after Darwin, vol. III. Issues in Evolution*: 148f.

193 Dobzhansky, T. (1958). *Evolution at work*. *Science* 127, 1091-1098: 1097.

194 Eibl-Eibesfeldt, I. (1975). *Krieg und Frieden aus der*

Sicht der Verhaltensforschung: 32.

195 a.a.O.: 34.

196 Riedl, R. (1987). Kultur – Spätzündung der Evolution? Antworten auf Fragen an die Evolutions- und Erkenntnistheorie.

197 Riedl, R. (1976/84). Die Strategie der Genesis. Naturgeschichte der realen Welt: 288.

198 Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik: 22.

199 Vgl. Sober, E. (1992). Models of cultural evolution. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 17-39: 33.

200 Boll, Franz Christian (1800). Beherzigungen einiger Wahrheiten aus dem Gebiete der Pädagogik und der Philosophie, Neustrelitz: Albanus, Oktav, 147 S.; vgl. Anonymus (1800). [Rez.]. Jenaer Allgemeine Literaturzeitung 4 (Nr. 374), 759-760: 759; Nemnich, P.A. (1801). [Rez.]. Allgemeine Literatur-Zeitung 1, 119-120: 120.

201 Anonymus (1800): 760.

202 Letromi, I. (1806). Lethe. Versuch einiger Grundlinien zur Untersuchung von der Fortdauer und dem Zustande des Menschen nach dem Tode: 109.

203 Fabricius, J.C. (1773/83). Anfangsgründe der ökonomischen Wissenschaften: 21.

204 Buquoy, G. von (1815). Die Theorie der Nationalwirthschaft: 37; vgl. auch Dieterichs, J.F.C. (1828/35). Handbuch der speziellen Pathologie und Therapie für Thierärzte und Landwirthe: 669; Sanarelli (1890). [Rez. Monti, A. (1889). Influenza dei prodotti tossici dei saprofiti sulla restituzione della virulenza ai microparassiti attenuati. Atti della R. Accad. dei Lincei 2, No. 7]. Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde 7, 779-780: 780.

205 Mauthner, F. (1901). Beiträge zu einer Kritik der Sprache, Bd. 2 Zur Sprachwissenschaft: 594.

206 Genthe, E.T. (1902). Der Kulturbegriff bei Herder: 22.

207 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels: 226.

208 a.a.O.: 227

209 Koenig, O. (1970). Kultur und Verhaltensforschung. Einführung in die Kulturethologie: 26.

210 a.a.O.: 27.

211 Eibl-Eibesfeldt, I. (1967). Film studies in human ethology. Current Anthropol. 8, 477-479; ders. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 547.

212 Wheeler, W.M. (1926). Review: Watson, J.B. (1926). Behaviorism. Quart. Rev. Biol. 1, 439-443: 442; vgl. Freeman, D. (1967). Anthropology, ethology and verbal behaviour. Man 2, 301-302: 302.

213 Koenig (1970): 17.

214 Koehler, W. (1921). Intelligenzprüfungen an Menschenaffen.

215 Vgl. Kroeber, A.L. (1928). Sub-human culture beginnings. Quart. Rev. Biol. 3, 325-342.

216 a.a.O.: 331.

217 ebd.; vgl. Waal, F. de (2001). The Ape and the Sushi Master (dt. Der Affe und der Sushimeister, München 2002): 224f.

218 Hart, H. & Pantzer, A. (1925). Have subhuman animals culture? Amer. J. Sociol. 30, 703-709: 709.

219 Bronsart, H. von (1924). Die Lebenslehre der Gegenwart. Einführung in die Objektive Philosophie: 75.

220 Imanishi, K. (1952). The evolution of human nature. In: ders. (ed.). Ningen. Mainichi-shinbunsha, 36-94 (japan.); Kawamura, S. (1956). Prehuman culture. Shizen 11, 28-34 (japan.); vgl. Hirata, S., Watanabe, K. & Kawai, S. (2001). "Sweet-potato washing" revisited. In: Matsusawa, T. (ed.). Primate Origins of Human Cognition and Behavior, 487-508: 488; Waal, F. de (2001). The Ape and the Sushi Master (dt. Der Affe und der Sushimeister, München 2002): 202; ders. (2003). Silent invasion: Imanishi's primatology and cultural bias in science. Anim. Cogn. 6, 293-299.

221 Kawamura, S. (1959). The process of subculture propagation among Japanese macaques. Primates 2, 43-60.

222 Kawai, M. (1965). Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese Monkeys on Koshima Islet. Primates 6, 1-30.

223 Itani, J. & Nishimura, A. (1973). The study of infrahuman culture in Japan. A Review. In: Menzel, E. (ed.). Pre-Cultural Primate Behavior, 26-50: 42.

224 Kawamura, S. (1954). On a new type of feeding habit which developed in a group of wild Japanese macaques. Seibutsu Shinka 2 (japan.); Itani, J. (1958). On the acquisition and propagation of a new food habit in the troop of Japanese Monkeys at Takasakiyama. Primates 1, 85-98.

225 Vgl. allgemein: Avital, E. & Jablonka, E. (2000). Animal Traditions. Behavioural Inheritance in Evolution.

226 Vgl. Galef, B.G. Jr. (1992). The question of animal culture. Hum. Nat. 3, 157-178; ders. (1996). Tradition in animals: field observations and laboratory analyses. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). Readings in Animal Cognition, 91-105; Heyes, C. (1993). Imitation, culture and cognition. Anim. Behav. 46, 999-1010.

227 Huffman, M.A. (1984). Stone play of *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop: transmission of a non-adaptive behavior. J. Hum. Evol. 13, 725-735; vgl. de Waal (2001; dt. 2002): 196ff.

228 Kummer, H. (1971). Primate Societies: 13.

229 Lawick-Goodall, J. van (1973). Cultural elements in a chimpanzee community. In: Menzel, E. (ed.). Pre-Cultural Primate Behavior, 144-184.

230 Whiten, A. et al. (1999). Cultures in chimpanzees. Nature 399, 682-685.

231 Lethmate, J. (1991). Haben Schimpansen eine materielle Kultur? Biologie in unserer Zeit 21, 132-139.

232 Vgl. Bonner, J.T. (1980). The Evolution of Culture in Animals; Munding, P.C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. Ethol. Sociobiol. 1, 183-223.

233 Bonner (1980): 10; dt. (1983): 17.

234 van Lawick-Goodall (1973); Wrangham, R.W., McGrew, W.C., Waal, F.B.M. de & Heltne, P.G. (eds.) (1994). Chimpanzee Cultures; Whiten et al. (1999).

235 Hayes, K.J. & Hayes, C.H. (1954). The cultural capacity of chimpanzees. Human Biol. 26, 288-303.

236 Rendell, L. & Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. Behav. Brain Sci. 24, 309-382; Marler, P. & Slabbekoorn, H. (eds.) (2004). Nature's Music. The Science of Birdsong; vgl. Plotkin, H. (2007). The power of culture.

- In: Dunbar, R.I.M. & Barrett, L. (eds.). *Oxford Handbook of Evolutionary Psychology*, 11-19.
- 237** Voland, E. (2000). Natur oder Kultur? Eine Jahrhundertdebatte entspannt sich. In: Fröhlich, S. (Hg.). *Kultur. Ein interdisziplinäres Kolloquium zur Begrifflichkeit*, 41-53: 48.
- 238** Boesch, C. (2003). Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? *Evol. Anthropol.* 12, 82-91: 87; 89.
- 239** McGrew, W.C. & Tutin, C.E.G. (1978). Evidence for a social custom in wild chimpanzees? *Man* 13, 234-251: 247f.
- 240** Vgl. Fischer, J. (2008). Kultivierte Tiere? In: Hüttemann, A. (Hg.). *Zur Deutungsmacht der Biowissenschaften*, 157-173: 170.
- 241** Premack, D. & Premack, A.J. (1994). Why animals have neither culture nor history. In: Ingold, T. (ed.). *Companion Encyclopedia of Anthropology*, 350-365.
- 242** Hull, D. (1969). What philosophy of biology is not. *Synthese* 20, 157-184: 163.
- 243** Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). *On Semiotic Modeling*, 117-166: 126.
- 244** van Lawick-Goodall (1973): 161.
- 245** Galef, B.G. Jr. (1998). Comment. *Curr. Anthropol.* 39, 605-606.
- 246** Tomasello, M. (1994). The question of chimpanzee culture. In: Wrangham, R.W., McGrew, W.C., Waal, F.B.M. de & Heltne, P.G. (eds.). *Chimpanzee Cultures*, 301-317: 313; Boesch, C. & Tomasello, M. (1998). Chimpanzee and human cultures. *Curr. Anthropol.* 39, 591-604: 602; vgl. auch Tomasello, M., Kruger, A.C. & Ratner, H.H. (1993). Cultural learning. *Behav. Brain Sci.* 16, 495-552; Riegler, A. (2001). The cognitive ratchet. The ratchet effect as a fundamental principle in evolution and cognition. *Cybern. Syst.* 32, 411-427.
- 247** Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition (dt. *Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens*, Frankfurt/M. 2002): 16.
- 248** Huxley, J. (1923). Religion and science. Old wine in new bottles. In: ders., *Essays of a Biologist*, 235-304: 274; vgl. ders. (1941). *Man Stands Alone*: 4; ders. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*: 133
- 249** Eibl, K. (2004). *Animal poeta. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie*: 236.
- 250** Bischoff, T.L. (1867). Ueber die Verschiedenheit in der Schädelbildung des Gorilla, Chimpanse und Orang-Outang: 91.
- 251** Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637): 613.
- 252** a.a.O.: 636.
- 253** Ritchie, D.G. (1895). Free-will and responsibility. *Int. J. Ethics* 5, 409-431: 426.
- 254** Tomasello, M. (1990). Cultural transmission in the tool use and communicatory signaling of chimpanzees? In: Parker, S.T. & Gibson, K.R. (eds.). "Language" and Intelligence in Monkeys and Apes, 274-311: 305f.; Lethmate, J. (1991). Haben Schimpansen eine materielle Kultur? *Biologie in unserer Zeit* 21, 132-139: 138.
- 255** Bates, E. (1979). The Emergence of Signals. *Cognition and Communication in Infancy*; Halliman, E. (1984). Biological evolution and the emergence of a cultural being. In: Duster, T. & Garrett, K. (eds.). *Cultural Perspectives on Biological Knowledge*.
- 256** Galef, B.G. Jr. (1992). The question of animal culture. *Hum. Nat.* 3, 157-178; Tomasello, Kruger & Ratner (1993); Tomasello, M. & Call, J. (1997). *Primate Cognition*; Premack & Premack (1994): 354ff.
- 257** Wickler, W. (1967). Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hg.). *Die Evolution der Organismen*, Bd. 1, 420-508: 441f.
- 258** Assmann, J. (1992). Das kulturelle Gedächtnis: 22.
- 259** a.a.O.: 23.
- 260** White, L.A. (1959). The concept of culture. *Amer. Anthropol.* 61, 227-251: 234; Washburn, S. & Benedict, B. (1979). Non-human primate culture. *Man* 14, 163-164; Bloch, M. (1991). Language, anthropology and cognitive science. *Man* 26, 183-198.
- 261** Hediger, H. (1980). Tiere verstehen. Erkenntnisse eines Tierpsychologen: 296.
- 262** a.a.O.: 298.
- 263** Frankfurt, H.G. (1971). Freedom of the will and the concept of a person. *J. Philos.* 68, 5-20: 7.
- 264** Cassirer, E. (1923-29). *Philosophie der symbolischen Formen*, 3 Bde. (Darmstadt 1994): III, 322f.
- 265** Simmel, G. (1918). *Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel* (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 252.
- 266** Vgl. Eisenberg, L. (1972). The *human* nature of human nature. *Science* 176, 123-128.

Literatur

- Bonner, J.T. (1980). *The Evolution of Culture in Animals* (dt. *Kultur-Evolution bei Tieren*, Hamburg 1983).
- Mundinger, P.C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethol. Sociobiol.* 1, 183-223.
- Lumsden, C.J. & Wilson, E.O. (1981). *Genes, Mind and Culture. The Coevolutionary Process*.
- Boyd, R. & Richardson, P.J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*.
- Galef, B.G. Jr. (1992). The question of animal culture. *Human Nature* 3, 157-178.
- Wrangham, R.W., McGrew, W.C., Waal, F.B.M. de & Heltne, P.G. (eds.) (1994). *Chimpanzee Cultures*.
- McGrew, W.C. (1998). Culture in nonhuman primates? *Annu. Rev. Anthropol.* 27, 301-328.
- Waal, F. de (2001). *The Ape and the Sushi Master* (dt. *Der Affe und der Sushimeister*, München 2002).

Kulturwissenschaft

Die Bezeichnung ›Kulturwissenschaft‹ kommt Ende des 18. Jahrhunderts auf und bezieht sich zunächst auf die Wissenschaft der Landnutzung (Stumpf 1786).¹ Noch in den 1830er Jahren erscheint das Wort vereinzelt in dieser Bedeutung.² Daneben wird es aber seit Ende der 1830er Jahre in erster Linie auf die Geistes- und Sozialwissenschaften bezogen: M. von Lavergne-Peguilhen konzipiert die »Kulturwissenschaft« 1838 als eine von vier Subdisziplinen der »Gesellschaftswissenschaft«, und er stellt sie neben die »Bewegungswissenschaft«, »Produktionswissenschaft« und »Staatswissenschaft«.³ Die Aufgabe der Kulturwissenschaft besteht für den Verfasser darin, »die Gesetze festzustellen, auf welche die Vervollkommnung der Menschen und der Völker beruht«.⁴ In seiner Systematik der Disziplinen steht die Kulturwissenschaft bei Lavergne-Peguilhen »in der Mitte zwischen den rein philosophischen und rein praktischen Wissenschaften«.⁵ Offenbar im Anschluss daran grenzt F. Schmitthenner die »Culturwissenschaft« 1839 von der Ökonomie ab, insofern es in ihr um die »Production geistiger Güter« gehe.⁶ Nach der Bestimmung G. Klemms von 1854 bezieht sich die Kulturwissenschaft auf die »materiellen Grundlagen der menschlichen Cultur«.⁷

Eine Kulturwissenschaft ist eine systematische Untersuchung von kulturellen Einstellungen, Handlungen und Erzeugnissen. Die kulturelle Dimension dieser Phänomene bedingt es, dass sie nicht primär um biologischer Zwecke willen existieren, sondern einer selbstbezüglichen Dynamik folgen, also gleichsam um ihrer selbst willen hervorgebracht und gepflegt werden. Der theoretische Ansatz der Kulturwissenschaften beruht damit nicht auf biologischen Begriffen – und kann die kulturellen Phänomene auch nur in zweiter Linie als biologische Anpassungen verstehen. Die Relevanz der Biologie für die Kulturwissenschaften besteht im Wesentlichen in einer Untersuchung der evolutionären Bedingungen der Entstehung und Stabilisierung von kulturellen Einstellungen. Auch die innere Systematik der Kulturwissenschaften beruht auf kulturellen Konzepten und kann z.B. der Unterscheidung der klassischen Wertebegriffe des ›Wahren‹, ›Guten‹, ›Schönen‹ und ›Nützlichen‹ folgen. In Bezug auf den Beitrag der Biologie ergibt sich daraus eine Einteilung in *Evolutionäre Erkenntnistheorie*, *Evolutionäre Ethik*, *Evolutionäre Ästhetik* und *Evolutionäre Technik*.

Kunsttriebe (Reimarus 1760) 385
 Schönheitstrieb (Anonymus 1793) 386
 Kulturwissenschaft (Lavergne-Peguilhen 1838) 374
 Biotechnik (Booth & Morfit 1852) 392
 Evolutionäre Psychologie (Physicus 1874) 380
 Evolutionäre Ethik (Coupland 1884) 381
 Evolutionistische Ästhetik (Nordau 1885) 385
 Biomechanik (Delage 1895) 391
 Evolutionäre Ästhetik (McIlraith 1896) 385
 Biotechnologie (Anonymus 1900) 392
 Evolutionäre Technologie (Haddon 1907) 390
 Evolutionäre Erkenntnistheorie (Boodin 1910) 377
 Bionik (Steele 1958) 392
 Umwelt der evolutionären Anpasstheit (Bowlby 1969) 391

Mit den Arbeiten H. Rickerts seit Ende des Jahrhunderts gewinnt der Begriff zentrale Bedeutung in den Bemühungen, die philosophischen Grundlagen der Wissenschaften von den wertorientierten Handlungen des Menschen und deren Produkten gegenüber den Naturwissenschaften abzugrenzen. ↑Kultur definiert Rickert als »die Gesamtheit der realen Objekte, an denen allgemein anerkannte Werte oder durch sie konstituierte Sinngebilde haften, und die mit Rücksicht auf diese Werte gepflegt werden«.⁸ Die im Kulturschaffen realisierten Werte haben nach Rickert eine eigene Daseinsform in ihrer *Geltung*. Der Unterschied zwischen Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft hängt nach Rickert nicht an der Gegenüberstellung von Psychologie und Physiologie oder Geist und Körper, weshalb er die Bezeichnung ›Geisteswissenschaften‹ ablehnt. Es sei durchaus möglich, »seelisches Leben als solches auch als Natur zu betrachten«, und es komme in der Rede von den »geistigen Werten« daher »nicht auf das Geistige, sondern die Werte an«.⁹ In dieser Beziehung zu Werten bilde die Kultur »den sachlichen Gegensatz zur Natur«.¹⁰ Eine besondere Verbindung zieht Rickert zwischen den Kulturwissenschaften und den Geschichtswissenschaften; er stellt – im Anschluss an W. Windelband – die »generalisierende Begriffsbildung« der Naturwissenschaften und die »individualisierende Begriffsbildung« der Geschichtswissenschaften einander gegenüber: »Die Wirklichkeit wird Natur, wenn wir sie betrachten mit Rücksicht auf das Allgemeine, sie wird Geschichte, wenn wir sie betrachten mit Rücksicht auf das Besondere und Individuelle«.¹¹ Die Kulturwissenschaften verfahren nach Rickert allerdings nicht immer nach einer individualisierenden Begriffsbildung; auch eine generalisierende Kulturwissenschaft hält er für möglich.¹² Zentral ist für Rickert allein der Bezug zu den Werten. Rickert gibt zunächst eine Aufzählung der Fel-

der, die die Themen der Kulturwissenschaften bilden und nennt hier die Religion, die Kirche, das Recht, den Staat, die Sitten, die Wissenschaft, die Sprache, die Literatur, die Kunst und die Wirtschaft.¹³ Später gliedert er die Kulturwerte in die »sechs Wertgebiete« der Wissenschaft, Kunst, Mystik, Ethik, Liebe und Religion.¹⁴

Neben der Einteilung Rickerts wird im 20. Jahrhundert eine Vielzahl weiterer Gliederungen für die Wertebereiche vorgeschlagen.¹⁵ Eine einfache Klassifikation der Wertgebiete besteht in einer Vierteilung in vier Sphären der »unbedingten Selbstgestaltung des Subjekts«: Neben die klassischen Trias des *Wahren* (Erkenntnistheorie), *Guten* (Ethik) und *Schönen* (Ästhetik) tritt als vierter Wert das *Nützliche*, das im ökonomisch-sozialen Handeln und der Technik verwirklicht wird (vgl. Tab. 155).¹⁶ Nach dieser Vierteilung kann eine evolutionäre Betrachtung der Entwicklung des werteorientierten Handelns des Menschen in den vier Disziplinen der *Evolutionären Erkenntnistheorie*, *Evolutionären Ethik*, *Evolutionären Ästhetik* und *Evolutionären Technik* (oder *Biotechnik*) erfolgen. Jede dieser Disziplinen kann als »empirische Kulturwissenschaft«¹⁷ betrachtet werden, weil der Grundbegriff, an dem sich ihre empirische Forschung orientiert, jeweils ein Wertbegriff ist. Diese Begriffe entfalten eine jenseits der biologischen Systematik liegende Ordnung von Erkenntnissen, und dennoch können sie von biologischer Seite aus erforscht werden, wenn auch nach Maßgabe nichtbiologischer Begriffe, geleitet also von einem außerbiologischen Interesse.

Evolutionäre Kulturwissenschaften

Die biologisch-evolutionstheoretischen Ansätze für Erklärungen in den verschiedenen kulturellen Bereichen stimmen darin überein, dass sie deren Autonomie und die traditionelle Annahme von irreduziblen »Werten« als den letzten Zielen der Handlungsorientierung hinterfragen und stattdessen für deren Rückführung auf Gesichtspunkte der biologischen Nützlichkeit argumentieren. Es soll der Nachweis erbracht werden, dass auch das kulturelle Handeln des Menschen biologisch adaptiv ist, insofern es zur Maximierung des reproduktiven Erfolgs eines Individuums beiträgt oder zumindest in einem Kontext geformt wurde, in dem ein solcher Beitrag für seine Stabilisierung und soziale Ausbreitung relevant war.

Die ältere Debatte bis in die 1980er Jahre verläuft zumeist entlang klarer

disziplinärer Grenzen zwischen Biologie und Philosophie. Während Biologen wie K. Lorenz dafür argumentieren, die Grundlagen geisteswissenschaftlicher Theorien (z.B. Kants Kategorien oder andere Prinzipien der Erkenntnis) als Strukturen eines angeborenen und an die objektive Welt angepassten »Erkenntnisapparates« zu erklären¹⁸ (s.u.), plädieren Philosophen vielfach für eine Trennung der Fragen von *Genese* und *Geltung*. So argumentiert H.M. Baumgartner 1981, die Vernunft könne nicht durch Evolution erklärt werden, denn die Vernunft könne grundsätzlich »aus sich selbst nicht heraustreten«¹⁹ und durch ein anderes als sie selbst beurteilt werden: »Das Faktum der Vernunft, ihre Nichthintergebarkeit und Absolutheit, ist grundsätzlich unerklärbar, schon gar nicht durch eine Geschichte. [...] »Die Rückseite des Spiegels« ist nur durch den Spiegel erkennbar: sie ist die Spiegelung seiner Vorderseite«²⁰.

Selbst wenn nach dieser philosophischen Argumentation nicht bestritten wird, dass Erkenntnis, Moral und Kunst durch Mittel vollzogen werden, die in der Evolution entstanden sind, folgt daraus noch keine Festlegung der kulturellen Leistungen auf die biologischen Zwecke der Nützlichkeit für Selbsterhaltung und Reproduktion. Selbst wenn also kulturelle Praktiken wie etwa künstlerisches Schaffen oder musikalische Aufführungen (von Männern) biologisch erklärt werden können als (bis in die Gegenwart recht erfolgreiche) Paarungsstrategien, die evolutionsgeschichtlich vor dem Hintergrund einer Konkurrenz um Paarungspartner entstanden sind²¹, schließt dies eine (sekundäre) Bewertung und Systematisierung dieser Praktiken nach internen (kunst- oder musikwissenschaftlichen) Kriterien, die jenseits der biologischen Referenzen stehen und für die Motivation von Handlungen wirkmächtig werden können, nicht aus.

		Handlungsziel	
		Mittelzweck (Humanum)	Selbstzweck (Transhumanum)
Geltungsanspruch	subjektiv (situativ, kulturellrelativ)	das Gute (Ethik)	das Schöne (Kunst)
	objektiv (Fortschritt)	das Nützliche (Wirtschaft)	das Wahre (Wissenschaft)

Tab. 155. Kreuzklassifikation von kulturellen Werten: eine Gliederung der kulturellen Werte und Gegenstände der Kulturwissenschaften (Einteilung der Wertebereiche nach Wagner, H. (1959). *Philosophie und Reflexion*: 299ff.; Flach, W. (1997). *Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur*: 137ff.).

Nach der klassischen philosophischen Position ist es für die Orientierung des menschlichen Handelns möglich, sich von diesen Zwecken zu emanzipieren und eine gegenüber den evolutionär-biologischen Referenzen autonome Ordnung zu entwickeln. Insofern gilt das evolutionäre Gewordensein für die innere Systematik, Anerkennung und Rechtfertigung kultureller Einstellungen als irrelevant – und der Bereich des Kulturellen ließe sich geradezu über diese Distanz zur biologischen Determination definieren: Kulturelle Einstellungen wären damit solche, die nicht primär um biologischer Zwecke willen betrieben werden, sondern die einer selbstbezüglichen Dynamik folgen, also gleichsam um ihrer selbst willen gepflegt werden.²² Als kulturell wären damit solche Wesen ausgezeichnet, die in der Lage sind, ihr Handeln systematisch und begründet nach anderen Zielen auszurichten als den biologischen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung.

Von Vertretern der evolutionären Perspektive wird der Verzicht auf eine strikte Trennung zwischen empirischer Wissenschaft und reflektierender Philosophie als ein Vorzug ihres Ansatzes gewertet.²³ Zwischen den Prinzipien von Erkenntnis, Moral und Kunst

auf der einen Seite und den evolutionstheoretischen Analysen auf der anderen Seite wird kein einseitiges, fundamentalistisches Begründungsverhältnis gesehen, sondern vielmehr eine wechselseitige Abhängigkeit: Alle wissenschaftlichen Aussagen, seien sie erkenntnistheoretische, ethische, ästhetische oder biologische, stehen nach Überzeugung der Anhänger evolutionärer Theorien in einem holistischen Netz, für das Beziehungen der Kohärenz und Konsistenz entscheidend sind, nicht aber hierarchische Ableitungen ausgehend von ersten, apriorischen Prinzipien, die eine Begründung von überzeitlichen kulturellen »Werten« ermöglichen.

Gegen die evolutionäre Perspektive auf die Kulturwissenschaften wird eine Reihe von Einwänden vorgebracht. Diese zielen u.a. auf die Grundannahmen und methodologischen Voraussetzungen. So wird bemängelt, dass vielfach allein auf den ersten Blick plausible, aber gänzlich hypothetische Geschichten (»just-so stories«) erzählt werden, ohne alternative Erklärungen überhaupt zu berücksichtigen. Bestritten wird außerdem, dass es ausreichend empirisches Material gibt, um die Evolution der menschlichen Kultur und Kognition zu rekonstruieren. Auch die Annahme einer nur geringen Evolution seit der Steinzeit ist angesichts der nachgewiesenermaßen sehr schnellen Evolution von Verhaltensmustern sehr fraglich.

Kritisiert werden kann in der durchgehend evolutionstheoretischen Beschreibung kultureller Prozesse daneben die Vernachlässigung der für *Geschichte* zentralen Dimensionen der Gründe, Absichten und wechselseitigen Anerkennung von Normen. Die universale Anwendung darwinscher Ideen enthält für P. Stekeler-Weithofer die Gefahr eines »dogmatischen Monismus« mit dem Ziel von »universellen Angleichungen verschiedenster Arten von Entwicklungen an das Paradigma der Natur-Evolution«.²⁴ A. Hüttemann kritisiert daneben, dass die pauschale Anwendung evolutionärer Erklärungen auf jedes kulturelle Phänomen ungerechtfertigt ist, weil nur solche Erscheinungen einer evolutionären Analyse zugänglich seien, die in Abhängigkeit von in der Evolutionsgeschichte relevanten Faktoren variieren.²⁵ Dies gelte z.B. nicht für die ästhetischen Präferenzen von Menschen bestimmter sozialer Schichten oder den Zusammenhang von Tischsitten mit der Struktur einer Gesellschaft (die es im Pleistozän noch nicht gab). Nur universale Voraussetzungen der Kultur, nicht aber die jeweiligen Merkmale spezifischer Kulturen könnten also auf evolutionstheoretischer Grundlage erklärt werden. Die Historizität und der offene Horizont der menschlichen Kulturen macht nicht nur die

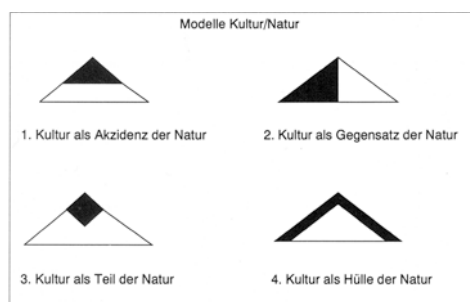


Abb. 261. Symbolische Darstellung von vier gängigen Begriffen der Kultur: 1. Kultur als Akzidenz der Natur, als etwas »Aufgesetztes«, als »Überbau«, der einer tragenden Substanz bedarf; 2. Kultur als Gegensatz der Natur, als das von Menschen »Gemachte«, im Gegensatz zu dem von der Natur aus »Gegebenen«; 3. Kultur als Teil der Natur, der in der Evolution geworden ist und in die Natur eingebunden ist; 4. Kultur als Hülle der Natur, insofern die Natur immer nur durch eine Kultur erfasst wird. Den vier Modellen entspricht jeweils ein Verhältnis zwischen Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft: 1. Kulturwissenschaft als Komposition der Naturwissenschaft, 2. Kulturwissenschaft als Komplement der Naturwissenschaft, 3. Kulturwissenschaft als Spezifizierung der Naturwissenschaft, und 4. Kulturwissenschaft als Reflexionsrahmen der Naturwissenschaft (aus Gerndt, H. (2000). Zielorientierungen oder: Wieviele Kulturbegriffe braucht Volkskunde als empirische Kulturwissenschaft? In: Fröhlich, S. (Hg.). Kultur. Ein interdisziplinäres Kolloquium zur Begrifflichkeit, 215-228: 220).

Rede von einem konstanten Wesen des Menschen problematisch, sondern auch die Anwendung einfacher Erklärungsmuster für das breite Spektrum kultureller Phänomene.²⁶

Es erscheint daher angemessen, die evolutions-theoretisch-biologische und die kulturwissenschaftlich-historische Analyse als zwei wissenschaftliche Ansätze anzusehen, die nebeneinander bestehen können, ohne dass einer den anderen überflüssig macht und ersetzen kann. Die evolutionäre Analyse hat insbesondere keine Mittel, die historischen Bedeutungen kultureller Phänomene, ihre Intentionen und Rezeptionen, ihre Traditionen und Transformationen angemessen zu beschreiben.²⁷ Den kumulativen Kontingenzen der Kulturgeschichte und den fitnesstranszendierenden Systematisierungen der Kulturwissenschaften kann ein universales Erklärungsschema, das alles auf biologische Anpassungen zurückführt, nicht gerecht werden. Angemessen sind dafür allein die partikularistische Methodologie der Kultur- und Geisteswissenschaften sowie die axiologische Systematik der Philosophie – um den Preis des Verzichts auf universale Erklärungsmodelle für kulturelle Prozesse.

Evolutionäre Erkenntnistheorie

Die Formulierung »evolutionäre Erkenntnistheorie« erscheint offenbar zuerst im Englischen seit Beginn des 20. Jahrhunderts in der Form *evolutionary epistemology*. Bis zur Mitte des Jahrhunderts wird von philosophischer Seite diesem Ansatz in der Regel skeptisch begegnet: »There can be no evolutionary epistemology in the sense of biological chance« (Boodin 1910).²⁸ Zu einem eigenständigen Forschungsfeld entwickelt sich die Disziplin erst in den 1970er Jahren. Einflussreiche Studien sind für den englischsprachigen Raum ein Aufsatz von D. Campbell über die Philosophie K.R. Poppers mit dem Titel »Evolutionary epistemology« (1974)²⁹ und für den deutschsprachigen Raum die Monografie »Evolutionäre Erkenntnistheorie« (1975) von G. Vollmer.

Ihren ideengeschichtlichen Ursprung hat die Evolutionäre Erkenntnistheorie in materialistischen Theorien des Geistes, wie sie in prägnanter Form seit Mitte des 18. Jahrhunderts entwickelt werden, z.B. von J.O. La Mettrie und D. Diderot (↑Bewusstsein; Intelligenz). 1777 formuliert J.N. Tetens die Kernüberzeugung der Evolutionären Erkenntnistheorie in diesen Sätzen: »Das körperliche Werkzeug der Seele entwickelt sich auf dieselbe Art, wie der organisierte Körper. Und die Seele selbst entwickelt sich auf eine analoge Art.«³⁰

Als der eigentliche »Vater der Evolutionären Erkenntnistheorie« (Engels 1989)³¹ gilt aber C. Darwin. Darwin sieht durch seine Theorie auch die Psychologie auf eine neue Basis gestellt. Bereits in seinem Hauptwerk von 1859 betrachtet er die mentalen Fähigkeiten als stufenweise entstanden (»necessary acquirement of each mental power and capacity by gradation«).³² In einer kurzen Bemerkung aus seinen Notizbüchern wird deutlich, dass Darwin selbst eine evolutionäre Entstehung der ewigen Ideen im Sinne Platons für möglich hält. Er deutet sie als Prinzipien, die stammesgeschichtlich über Erfahrungen erworben sind: »Plato [...] says in Phaedo that our »necessary ideas« arise from the preexistence of the soul, are not derivable from experience. – read monkeys for preexistence«.³³ Ähnliche Anschauungen äußert 1855 H. Spencer mit der Annahme, dass das vor jeder Erfahrung liegende Wissen von Individuen einer Generation das Ergebnis eines Lernens von Individuen älterer Generationen gewesen sein könnte. Spencer bemüht sich damit ausdrücklich um eine vermittelnde Position zwischen der klassischen Alternative von Rationalismus versus Empirismus.³⁴

Im deutschsprachigen Raum entwickelt sich die Evolutionäre Erkenntnistheorie v.a. in Auseinandersetzung mit der theoretischen Philosophie I. Kants. Bereits E. Haeckel hält es für einen großen Fehler der kantischen Philosophie, »daß seiner kritischen »Erkenntnistheorie« die physiologischen und phylogenetischen Grundlagen fehlten«. In kantischer Terminologie fährt er fort: »Die wunderbare Fähigkeit zu Erkenntnissen a priori ist aber ursprünglich entstanden durch Vererbung von Gehirnstrukturen, die bei den Vertebratenanlagen des Menschen langsam und stufenweise durch Anpassung an synthetische Verknüpfung von Erfahrungen, von Erkenntnissen a posteriori erworben wurden«. Auch die von Kant als a priori angesehenen Urteile seien »auf stetig wiederholte Erfahrungen und darauf gegründete Schlüsse a posteriori zurückzuführen«.³⁵

Für G. Simmel ist es 1895 schon keine originelle These mehr, »daß das menschliche Erkennen aus praktischen Notwendigkeiten der Lebenserhaltung und Lebensfürsorge entsprungen sei«³⁶; dies sei vielmehr eine schon längst ausgesprochene Vermutung, der er sich anschließt. Er erläutert diese Theorie folgendermaßen: »unter den unzähligen psychologisch auftauchenden Vorstellungen sind einige, die durch ihre Wirkungen für das Handeln des Subjekts sich als nützlich, lebensfördernd für dieses erweisen. Diese fixieren sich auf den gewöhnlichen Wegen der Selektion und bilden in ihrer Gesamtheit die wahre Vorstellungswelt«.³⁷ Es liege damit eine »Begründung

der Wahrheit auf die Nützlichkeit« vor.³⁸ Der Vorteil einer solchen Theorie liegt nach Simmel in der Auflösung des alten Dualismus zwischen ideal angenommener Wahrheit und realer Erfahrung, »weil die Erfahrung über die Wirkung des Handelns zugleich die Wahrheit schafft«.³⁹

Auch im Detail der Formulierung weist die Darstellung der These bei J. Reinke von 1899 auf die späteren Auffassungen voraus. Reinke schreibt: »Ich halte unser Gehirn für einen dem richtigen Erkennen der Dinge an sich angepassten Apparat, wie die Flossen dem Schwimmen, die Flügel dem Fliegen, die Augen dem Sehen richtig angepasst sind; doch reicht dies Erkennen über gewisse Grenzen nicht hinaus«.⁴⁰

Auch L. Boltzmann ist 1905 der Meinung: die »Denkgesetze werden im Sinne Darwins nichts anderes sein als ererbte Denkgewohnheiten«.⁴¹ Das Gehirn des Menschen betrachtet Boltzmann als ein »Organ zur Herstellung von Weltbildern«, das sich wie die Organe anderer Organismen durch die Selektion herausgebildet und wegen der »großen Nützlichkeit dieser Weltbilder für die Erhaltung der Art« bewährt habe.⁴²

Im englischsprachigen Kontext hat insbesondere der amerikanische Pragmatismus einen erheblichen Einfluss auf die Entwicklung der Evolutionären Erkenntnistheorie. J. Dewey sieht den Geist 1910 im Wesentlichen als ein Instrument zur Kontrolle des Umweltverhältnisses eines Organismus.⁴³

Ungeachtet der vielen Vorläufer gilt erst K. Lorenz' Aufsatz über »Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie« aus dem Jahr 1941 als das eigentliche Gründungsdokument der Evolutionären Erkenntnistheorie. Darin äußert Lorenz die Überzeugung, die menschlichen Erkenntnismittel seien in der Evolution entstanden und deshalb als Anpassungen an eine real existierende Welt zu verstehen: »Unsere vor jeder individuellen Erfahrung festliegenden Anschauungsformen und Kategorien passen aus ganz denselben Gründen auf die Außenwelt, aus denen der Huf des Pferdes schon vor seiner Geburt auf den Steppenboden, die Flosse des Fisches, schon ehe er dem Ei entschlüpft, ins Wasser paßt«.⁴⁴ Vom menschlichen »Erkenntnisapparat« schreibt Lorenz, dass er »auf stammesgeschichtlich gewordenen, erblichen Differenzierungen des Zentralnervensystems beruht, die eben gattungsmäßig erworben sind und die erblichen Dispositionen, in gewissen Formen zu denken, bestimmen«.⁴⁵

Doktrinäre Form gewinnt die Evolutionäre Erkenntnistheorie mit den Schriften G. Vollmers seit Mitte der 1970er Jahre (vgl. Tab. 156). Vollmer

bemüht sich um eine Einordnung der biologisch fundierten Erkenntnistheorie im Verhältnis zu Erkenntnistheorien traditionellen Typs und verteidigt vehement die Vorzüge der ersteren. Die sich daran anschließende Debatte um Status und Legitimität der Evolutionären Erkenntnistheorie bildet die erste intensive Auseinandersetzung zwischen Biologen und Philosophen im deutschsprachigen Raum.⁴⁶

Kritik

Aufgrund der ausgeprägten idealistischen Tradition der Erkenntnistheorie in Deutschland wird ihre Fundierung auf den Ergebnissen einer empirischen Wissenschaft von vielen Philosophen entschieden abgelehnt. Schon H. Rickert bemerkt in seinem Plädoyer für eine Trennung von »Lebenswerten« und »Kulturwerten« aus dem Jahr 1911 und in seiner späteren Kritik der Lebensphilosophie: »Die biologische Erkenntnistheorie bedeutet im Prinzip einen Rückfall in Barbarei. Sie ist auf theoretischem Gebiete die spezifisch kulturfeindliche Richtung«.⁴⁷ Als kulturfeindlich erscheint Rickert eine biologische Erkenntnistheorie, weil sie die kulturbegründende Autonomie der Werte, insbesondere des Werts der Wahrheit, nicht anerkenne, sondern einen Reduktionismus des Wahren auf das Nützliche betreibe. Diese Kritik besteht bis in die Gegenwart als einer der Haupteinwände gegen die Evolutionäre Erkenntnistheorie.

Unbestritten bleibt dabei, dass die Erkenntnis durch solche Mittel vollzogen wird, die in der Evolution entstanden sind. Daraus folgt aber gerade nicht, dass das Erkenntnisvermögen auf die biologischen Zwecke der Nützlichkeit für Selbsterhaltung und Reproduktion festgelegt ist. Es ist im Gegenteil für die menschliche Erkenntnis möglich, sich von diesen Zwecken zu emanzipieren und eine gegenüber der evolutionär-biologischen Ordnung autonome Orientierung zu entwickeln. Insofern ist das evolutionäre Gewordensein für die innere Systematik der Erkenntnis irrelevant.

In diese Richtung argumentiert 1987 P. Bieri, wenn er den Beitrag der Evolutionstheorie auf die Rolle von »evolutionären Kommentaren« einschränken will.⁴⁸ Nach Bieri muss das Funktional-Nützliche nicht immer mit dem Wahren einhergehen. Manchmal sei gerade das Falsche das Nützliche. Die Kulturentwicklung besteht nach dieser Argumentation in weiten Teilen gerade darin, sich von der Orientierung am Biologisch-Funktionalen zu lösen. Sie orientiert sich an anderen Gesichtspunkten, z.B. der Idee des Wahren – eine Orientierung, die biologisch dysfunktional sein kann.

1. Empirische Basis

Die EE ist wie jede andere Erkenntnistheorie ein interdisziplinäres Projekt, in das unverzichtbar empirische Elemente eingehen, zumindest insofern sie Bezug auf die empirische Verfasstheit des Menschen nehmen. Diese empirischen Bezüge bilden keineswegs einen vitiösen Zirkel (weil sie mit dem empirischen Wissen das voraussetzen, was durch sie erst konstituiert werden soll), sondern es handelt sich vielmehr um eine fruchtbare selbstkorrigierende Rückkopplungsstruktur (*circulus virtuosus*), um ein System, bei dem keines seiner Teile vor aller Erfahrung vorhanden ist, also unbedingt sichere Geltung beanspruchen kann. Die EE ist damit den Einzelwissenschaften nebengeordnet, und ihre Aussagen sind aufgrund ihres Zusammenhangs mit diesen fallibel.

2. Hypothetischer Realismus

Voraussetzung jeder Wissenschaft ist die Annahme einer bewusstseinsunabhängigen, teilweise erkennbaren Welt, für die alle Aussagen hypothetischen Charakter haben. Diese Annahme und alle weiteren Postulate wissenschaftlicher Erkenntnis sind nicht beweisbar, aber durch den Erfolg ihrer Anwendung zu rechtfertigen.

3. Freiheit der wissenschaftlichen Erkenntnis

Es lassen sich drei Arten von Erkenntnis unterscheiden: Wahrnehmungs-, vorwissenschaftliche und wissenschaftliche Erkenntnis. Wahrnehmungs- und vorwissenschaftliche Erkenntnis enthalten eine selektiv-konstruktive Komponente in den Wahrnehmungs- und Erkenntnisstrukturen: Beim Erkenntnisvorgang erfolgt eine Auswahl des Vorhandenen und eine positive Mitbestimmung des Gegenstandes durch das Subjekt (z.B. in der Farb-, Raum- und Gestaltwahrnehmung). Wissenschaftliche Erkenntnis ist dagegen prinzipiell frei und nicht an apriorische Anschauungsformen und Verstandesbegriffe gebunden, so dass sie den Ergebnissen von Wahrnehmung und vorwissenschaftlicher Erkenntnis widersprechen kann.

5. Materielle Bedingtheit kognitiver Strukturen (Identitätstheorie)

Psychische Strukturen sind materiell bedingt. Deutlich wird dies bereits an der häufig vorliegenden Korrelation von psychischen und physiologischen Erscheinungen (Bewusstsein und Gehirn). Jedem Bewusstseinszustand entspricht genau ein Gehirnzustand. Dieser Sachverhalt kann auch so formuliert werden, dass eigentlich nur ein Zustand vorliegt (Identitätstheorie), der nur verschieden interpretiert wird (psychologisch bzw. physiologisch).

6. Der Erkenntnisapparat als Produkt eines phylogenetischen Anpassungsprozesses

Als Ergebnis der Evolution ist der Erkenntnisapparat in Anpassung an die reale Welt entstanden, weil nur die

Übereinstimmung von Erkenntnis- und Realstrukturen Überleben ermöglichte. Der Prozess der evolutiven Anpassung des Erkenntnisapparates an die Umwelt lässt sich anhand tatsächlich vorhandener Passungen nachweisen (z.B. bei der Lichtwahrnehmung). Die Internalisierung invarianter Umweltbedingungen ist ein ökonomisch sinnvolles Prinzip, das sich nicht nur auf die physische, sondern auch auf die logische Struktur der Welt bezieht.

7. Überlegenheit der EE gegenüber traditionellen Erkenntnistheorien

Der Verzicht auf das utopische Vorhaben der Letztbegründung einer Erkenntnistheorie und der enge Zusammenhang der EE mit den Ergebnissen der empirischen Wissenschaften macht ihre Überlegenheit gegenüber traditionellen Erkenntnistheorien aus. Er verlangt nach Kriterien, nach denen eine Erkenntnistheorie geprüft und beurteilt werden kann. Diese Kriterien gleichen wiederum denen, die zur Beurteilung jeder empirischen Theorie herangezogen werden. Sie lauten (1) Widerspruchsfreiheit der Aussagen (interne Konsistenz), (2) Verträglichkeit mit Ergebnissen der Wissenschaften (externe Konsistenz), (3) empirische Widerlegbarkeit der Folgerungen (Prüfbarkeit) und (4) Erklärung von beobachteten Tatsachen (Erklärungswert).

8. Erkennbarkeit der Welt als Folgerung der EE

Neben der direkten Verbindung zwischen der realen Welt und dem Subjekt über die Sinnesorgane liefert die Evolution einen indirekten Zugang zur realen Welt (Dinge an sich) durch die Anpassung der subjektiven Erkenntnisstrukturen. Aufgrund der Kenntnis der Wahrnehmungsdaten und von Hypothesen über den Signalverarbeitungsmechanismus (subjektiver Erkenntnisapparat) kann so das Objekt der realen Welt indirekt erschlossen werden (Projektive Erkenntnistheorie).

9. Identifikation klassischer Probleme der Philosophie als Scheinprobleme

Im Gegensatz von *Rationalismus* und *Empirismus* liegt eine Scheinalternative, weil es zwar ontogenetisch erfahrungsunabhängige Aprioritäten (angeborene Erkenntnisstrukturen) gibt, diese aber durch Anpassung phylogenetisch *a posteriori* entstanden sind. Für den Menschen als Einzelwesen gibt es also, im Gegensatz zum Menschen als biologische Art, synthetische Urteile *a priori*. Auch für den Menschen als Einzelwesen sind die synthetischen Urteile *a priori* nur psychologische Notwendigkeiten, die zwar die Wahrnehmung und Erfahrung bestimmen, von denen sich aber das theoretische Denken befreien kann.

Tab. 156. Thesen und Argumente der Evolutionären Erkenntnistheorie (EE) nach G. Vollmer (in Anlehnung an Vollmer; G. (1975). *Evolutionäre Erkenntnistheorie*).

Für eine strikte Trennung von Fragen der Genese und Geltung plädiert seit den 1980er Jahren P. Janich. Er stellt fest, dass nicht nur alle erfolgreichen im Sinne von biologisch funktionalen Erkenntnisse auf einer evolutionär entstandenen organischen Ausstattung beruhen, sondern auch alle Täuschungen und Irrtümer. Die biologische Funktionalität liefere damit keinen Ansatz zur Begründung der Unterscheidung von »wahr« und »falsch«. Die evolutionäre Perspektive stelle damit auch nicht wirklich eine Erkenntnistheorie bereit, über die der Begriff der Erkenntnis als eines mit Geltungsansprüchen auftretenden Wissens begründet werden könnte, sondern setze einen solchen Begriff vielmehr immer voraus.⁴⁹

Ein unter Philosophen verbreiteter Vorwurf gegenüber der Evolutionären Erkenntnistheorie besteht in dem Einwand, sie enthalte einen argumentativen Zirkel (*circulus vitiosus*).⁵⁰ Die Erkenntnisprinzipien bilden demnach die Voraussetzung jeder empirischen Erfahrung und können daher nicht selbst wiederum durch die empirische Erfahrung begründet werden. In seiner Erwiderung auf den Vorwurf gesteht G. Vollmer 1985 diesen Zirkel ein; er beschreibt ihn aber nicht als einen vitiösen, sondern einen »virtuosen Zirkel«: »Wenn hier tatsächlich ein Zirkel vorliegt, so ist es kein vitiöser Zirkel, nicht eine fatale Sackgasse, nicht eine sterile Falle der Selbstbestätigung; es ist viel eher ein virtuoser Zirkel, ein *circulus virtuosus*, eine fruchtbare selbstkorrigierende *Rückkopplungs-Schleife*«. ⁵¹ Für Vollmer ist die fehlende strikte Trennung zwischen empirischer Wissenschaft und theoretischer Philosophie gerade ein Vorzug der Evolutionären Erkenntnistheorie. Zwischen den Prinzipien der Erkenntnis und den wissenschaftlichen Aussagen besteht nach Vollmer kein einseitiges, fundamentalistisches Begründungsverhältnis, sondern vielmehr eine wechselseitige Abhängigkeit. Alle wissenschaftlichen Aussagen, seien sie erkenntnistheoretische oder biologische, stehen nach Überzeugung der Anhänger der Evolutionären Erkenntnistheorie in einem holistischen Netz, für das die Beziehungen der Kohärenz und Konsistenz entscheidend sind, nicht aber der hierarchischen Begründung ausgehend von ersten, apriorischen Prinzipien.

Viele Philosophen halten demgegenüber an der strikten methodischen Unterscheidung zwischen der Biologie als einer empirischen Wissenschaft und der Philosophie als einer auf Reflexion beruhenden Disziplin fest. Der biologischen Interpretation wird dabei zugestanden, einen empirischen Nachvollzug, eine evolutionstheoretische Ausdeutung der in erkenntnistheoretischer Reflexion gewonnenen Begriffe zu leisten, z.B. in Evolutionsszenarien über die Entste-

hung der Erkenntnisvermögen – eine autochthone philosophische Reflexion über die Geltung dieser Vermögen würden sie aber nicht ersetzen. Es könne also zu einer evolutionstheoretischen oder neurowissenschaftlichen Interpretation der Wahrheitsorientierung eines Subjekts oder eines Wissenschaftsbetriebs kommen, nicht aber zu deren evolutionstheoretischer Fundierung: »Die neurowissenschaftliche Aussage ist der gnoseologischen zu korrelieren. Aber es ist die gnoseologische Aussage, die die Sache vorgibt. Die Sache ist geltungsfunktionale Bestimmtheit. Kein polysynaptisches Geschehen ist ohne diese geltungsreflexive Vorgabe als authentische Einheit und als endogene Ordnung zu verstehen« (Flach 1998).⁵² Der neurowissenschaftlichen oder evolutionstheoretischen Beschreibung, die an der Funktionalität oder adaptiven Nützlichkeit eines Merkmals orientiert ist, liegt demzufolge eine andere Identifikation und Klassifikation von Prozessen zugrunde als der gnoseologischen Perspektive, die auf die abstrakte Charakterisierung aller an einem Erkenntnisakt beteiligten Subjektsvermögen gerichtet ist.

Evolutionäre Psychologie

In den 1990er Jahren verliert die Debatte um die Evolutionäre Erkenntnistheorie ihre anfängliche Heftigkeit, ohne dass in der Sache eine wirkliche Annäherung vollzogen wurde. Der Fokus des Interesses verschiebt sich von dem anspruchsvollen Unternehmen der biologischen Begründung einer Erkenntnistheorie zu spezielleren Fragen der evolutionstheoretischen Erklärung der menschlichen Wahrnehmungs- und Denkmuster. Nicht mehr primär die begriffliche Grundlage des Erkenntnisvermögens, sondern die emotionalen Mechanismen und Strukturen, die das Erkennen begleiten und steuern, werden im Rahmen der Evolutionstheorie gedeutet. Seit den frühen 1990er Jahren läuft dieser Ansatz unter dem Titel **Evolutionäre Psychologie**. Der Ausdruck erscheint zwar bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (Physicus 1874: »explain the origin of this instinct [of cruelty: »inflicting pain for its own sake«] by evolutionary psychology«⁵³; Shields 1877: »the latest evolutionary psychology of Spencer, Maudsley and Chauncey«⁵⁴) – zur großen Konjunktur des Feldes kommt es aber erst gut hundert Jahre später⁵⁵.

Kennzeichnend für die Evolutionäre Psychologie ist die Annahme einer Vielzahl von bereichsspezifischen »Modulen«, die als Anpassungen an spezifische Kontexte entstanden sind. J. Tooby und L. Cosmides gehen 1995 von Hunderten oder gar Tausenden solcher funktionaler Module beim Menschen aus (»our cognitive architecture resembles a confede-

ration of hundreds or thousands of functionally dedicated computers (often called modules) designed to solve adaptive problems endemic to our hunter-gatherer ancestors«).⁵⁶ Sie gehen von Modulen u.a. für Gesichtserkennung, Partnerbindung, Eifersucht, Schlangenangst etc. aus. Es ist allerdings umstritten, ob diese domänenspezifischen Module tatsächlich als angeborene Strukturen existieren. D.J. Buller verteidigt 2005 die Auffassung vom Gehirn als einem allgemeinen Problemlösungsmechanismus, der durch Lernen in spezifischen Situationen geformt wird.⁵⁷ Für die Hypothese einer Vielzahl von Modulen spricht es nach Auffassung der Verteidiger der Evolutionären Psychologie, dass schlussfolgerndes Denken, das sich auf spezifische (soziale) Kontexte bezieht, sehr viel zuverlässiger erfolgt als rein formales Denken. So soll es ein spezifisches Modul zur Enttarnung von Betrügern in sozialen Interaktionen geben, weil Probanden in Testsituationen sehr sicher Betrüger identifizieren können, auch wenn sie ein ähnliches Verhalten in anderen Kontexten nicht erkennen.⁵⁸

Ein wichtiges Konzept der Evolutionären Psychologie ist das der **Umwelt der evolutionären Anpasstheit** (»Environment of Evolutionary Adaptedness«; EEA). Bezeichnet werden mit diesem Ausdruck – der auf den Bindungsforscher J. Bowlby zurückgeht (Bowlby 1969: »Man's Environment of Evolutionary Adaptedness«⁵⁹) – die Verhältnisse der Umwelt, die zur Zeit der Entstehung von angepassten Verhaltensmustern beim Menschen herrschten.⁶⁰ Betont wird damit, dass die in der Evolutionären Psychologie untersuchten kognitiven Muster nicht als Anpassungen an die gegenwärtige, sondern eben die vergangene Umwelt zur Zeit der Steinzeit zu erklären sind. Adaptationistische Erklärungen menschlichen Handelns im Rahmen der Evolutionären Psychologie müssen also nicht die These einschließen, dass sich Menschen in der gegenwärtigen Umwelt optimal im Hinblick auf ihre Fitnessmaximierung verhalten. Die Verhaltensmuster werden vielmehr nur als an die Umwelt der Vergangenheit angepasst gedeutet. Das adaptive Design zeigt sich also eher auf der psychologischen Ebene von Verhaltensdispositionen als auf der Ebene des tatsächlichen Verhaltens.⁶¹ Die Menschen werden damit nicht als aktuelle Fitnessmaximierer (»fitness-maximizers«) gesehen, sondern als *Anpassungsausführer* (»adaptation executers«⁶²) oder wie es L. Cosmides und J. Tooby 1997 formulieren: »our modern skulls house a Stone Age mind«⁶³ (vgl. 1989: »evolutionary theory does not itself constitute a theory of human nature: Instead, it is a theory of how human nature came to be, and an invaluable tool in the campaign to discover what human nature actually is«⁶⁴).

Die Evolutionäre Psychologie gibt für zahlreiche kulturelle Charakteristika des Menschen, denen eine universelle Verbreitung zugeschrieben wird, die aber häufig nur vage definiert sind, evolutionäre Erklärungen. Diese reichen von geschlechtstypischen Partnerwahlkriterien (Männer: Status; Frauen: Jugend und Gesundheit) über Präferenzen für bestimmte Landschaftstypen (Ideal des Englischen Gartens, das in gewissen Aspekten der Savanne ähnelt, indem es in Form einzeln stehender Bäume gleichzeitig Aussichts- und Rückzugsplätze bereitstellt und in Form von Bächen und kleinen Seen den Zugang zu frischem Wasser ermöglicht) bis hin zu ästhetischen Vorlieben für ein bestimmtes Maß an Realismus und Regelmäßigkeit gegenüber Abstraktheit in Gemälden (das eine Ausgewogenheit herstellt zwischen Vertrautheit und Orientierung auf der einen Seite sowie dem Geheimnis- und Verheißungsvollen auf der andern Seite). Von der Fruchtbarkeit dieser Ebene spezifischer evolutionärer Deutungen sind inzwischen nicht nur Biologen überzeugt, auch in den Geistes- und Kulturwissenschaften selbst findet sie zunehmend Aufmerksamkeit (Menninghaus 2003; Eibl 2004; 2009).⁶⁵

Kritisch wird gegen die Erklärung vieler psychologischer Dispositionen des Menschen als Anpassungen an die pleistozäne Umwelt u.a. eingewandt, dass diese Umwelt in ihren entscheidenden sozialen Dimensionen nur wenig bekannt ist und dass auch nach Ende des Pleistozäns noch genug Zeit für die Wirksamkeit einer Selektion im Sinne der Anpassung an andere (soziale) Umwelten war. Die psychologischen Dispositionen des menschlichen Handelns erscheinen insgesamt als zu vielfältig, als dass sie alle als Anpassungen an eine bestimmte Umwelt vor einigen Tausend Jahren erklärt werden könnten.⁶⁶

Evolutionäre Ethik

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts werden intensive Diskussionen über die Entwicklung der Moral im Laufe der Evolution geführt. In ihrem Rahmen wird auch der Begriff »Evolutionäre Ethik« geprägt. Er erscheint in verschiedenen Varianten. Im Englischen als *evolutional ethics* (Sidgwick 1876)⁶⁷, als *evolutionary ethics* (Coupland 1884)⁶⁸ oder als *evolutionist ethics* (Anonymus 1885)⁶⁹ und im Deutschen als *Entwicklungsethik* (Tille 1895)⁷⁰.

Antike: Natürliche Tugenden?

Viele Naturforscher erblicken in einigen Verhaltensformen der Tiere Vorformen oder auch bereits das Wesen des ethischen Handelns. *Natürliche Tugen-*

den (»φυσικὰ ἀρετὰι«) sprechen schon Platon und Aristoteles den Tieren und Kleinkindern zu, z.B. eine natürliche Besonnenheit und Tapferkeit.⁷¹ Dabei handelt es sich jedoch um uneigentliche Tugenden, denn für Platon und Aristoteles zeichnet sich das wahrhaft tugendhafte Handeln dadurch aus, dass es das Gute um des Guten willen anstrebe, und nicht um des Nützlichen oder Angenehmen willen, d.h. es erfolge nicht aus Leidenschaft.⁷² Ein selbstgefährdendes Verhalten von Tieren (z.B. in der Verteidigung des Nachwuchses) wird daher ausdrücklich nicht als tapfer beschrieben, weil es eben aus Leidenschaft geschehe.⁷³ In einem wahrhaft tugendhaften Handeln komme zu der natürlichen Leidenschaft die (durch Überlegung und Vernunft geleitete) Einsicht in das Gute hinzu – und diese würde den Tieren gerade fehlen.⁷⁴ Unterstützt wird diese Ansicht auch in der Stoa, in der allgemein die Unterschiede zwischen Mensch und Tier betont werden.⁷⁵ Als Gegenbewegung gegen die stoische These von der Unvernunft der Tiere entwickelt sich jedoch eine Ansicht, der zufolge auch den Tieren Tugenden zukämen (und in gleicher Weise auch Laster), nach Philon und anderen sogar die vier Kardinaltugenden Verstand, Mäßigkeit, Tapferkeit und Gerechtigkeit.⁷⁶ Plutarch argumentiert mit einer Figur in einem Dialog, die Tiere hätten sogar eine größere Fähigkeit zur Tugend als der Mensch, weil sie ohne Befehl und Belehrung, aus ihrer Natur heraus tugendhaft handelten.⁷⁷ Illustriert wird die Zuschreibung von Tugenden zu den Tieren durch zahlreiche mehr oder weniger phantastische Erzählungen von tugendhaftem Verhalten einzelner Tiere, z.B. den Rettungsaktionen von Menschen durch Delphine.⁷⁸

19. Jh.: Naturgeschichte der Moral

Der Meinungsstreit um die Tugendhaftigkeit und Moral der Tiere zieht sich bis in die Neuzeit. Auf der einen Seite gilt, vielfach unter christlichem Vorzeichen, allein der Mensch als moralisches Lebewesen; auf der anderen Seite wird, oft mit pädagogischen Absichten, die Natürlichkeit der Moral durch Verweis auf die Tugendhaftigkeit der Tiere zu begründen versucht. So meint J.H. Winkler Mitte des 18. Jahrhunderts, einige Tiere bewiesen durch ihre »sittlichen Handlungen« ihre »Vortrefflichkeit im Denken«.⁷⁹

Durch die Etablierung der Evolutionstheorie Mitte des 19. Jahrhunderts und die Begründung einer genealogischen Kontinuität zwischen Tier und Mensch verliert die These einer scharfen Zäsur zwischen den Wesen an Plausibilität, und es erscheint vielen berechtigt, den Tieren für exklusiv menschlich gehaltene Fähigkeiten zuzuschreiben. So erkennt Darwin in dem Verhalten einiger Tiere *altruistische Einstellungen*

(»benevolent feelings«⁸⁰), die sich z.B. in der Unterstützung hilfsbedürftiger Artgenossen und in der Brutpflege zeigen würden. Ebenso wie einen Schönheits-sinn (s.u.) schreibt Darwin einigen Tieren auch einen moralischen Sinn zu (»a sense of right and wrong«, »conscience«⁸¹). Allerdings räumt er später ein, dass allein der Mensch mit Sicherheit als moralisch bezeichnet werden könne, weil allein er in der Lage sei, seine Handlungen und Motive zu bewerten (»approving or disapproving«).⁸² Darwin bemerkt auch, dass nach dem Prinzip der Selektion nur solche Eigenschaften erklärt werden können, die einem Organismus (oder seiner Gruppe) einen Vorteil verschaffen: »Natural selection cannot possibly produce any modification in a species exclusively for the good of another species«.⁸³ Ja mehr noch, würden solche Eigenschaften regelmäßig vorkommen, dann würden sie die Selektionstheorie widerlegen: »If it could be proved that any part of the structure of any one species had been formed for the exclusive good of another species, it would annihilate my theory, for such could not have been produced through natural selection«.⁸⁴ Die Erklärung einer artübergreifenden Moral kann nach Darwin also nicht mit der Selektionstheorie erklärt werden, wohl aber das Entstehen einer gruppen- oder artspezifischen Moral (nämlich über den Mechanismus der Gruppen-selektion; ↑Selektion). Insgesamt gilt für Darwin daher die Biologie nicht als »Fundamentalwissenschaft für alle Aspekte des Menschen« (Engels 2007), und gerade die Moral findet nach seiner Vorstellung eine außerbiologische Erklärung.⁸⁵

Im Gegensatz zu dieser Auffassung Darwins knüpft E. Haeckel an die Vorstellung der evolutionären Entwicklung der Moral eine wissenschaftssystematische Forderung: Die Ethik sei keine selbständige Wissenschaft mehr, sondern ihre Grundlage beruhe auf der Entwicklungslehre, die ihr die natürlichen Gesetze der Moralität geben werde.⁸⁶ Das Pflichtgefühl und Sittengesetz sei nichts anderes als ein »socialer Instinct«, wie er sich schon bei vielen sozial lebenden Tieren in ihrer Verteidigung der Artgenossen und der Brutpflege zeige.

Einen weit ausgearbeiteten Entwurf einer »Entwicklungs-Ethik« präsentiert A. Tille 1895. Er versteht darunter eine »Ethik, die völlig auf dem Boden der Entwicklungslehre steht«.⁸⁷ Das »Ziel der Kultur« müsse nach Tille mit dem Ziel der Entwicklung der Natur übereinstimmen und dieses Ziel laute: »Hebung und Herrlichergestaltung der menschlichen Rasse«.⁸⁸ Weil jedes Ideal des Menschen nicht »ausserhalb der natürlichen Entwicklung« stehen dürfe und der »Wettbewerb um die Daseinsmittel« das »Treibende alles Fortschritts sei«⁸⁹, müsse auch der Mensch auf

dem Weg seiner kulturellen Höherentwicklung dem Prinzip der »Auslese der Leistungsfähigsten«⁹⁰ folgen. Nach Tille sollen also die Prinzipien der Ethik denen der Natur folgen; seine Argumentation hat die Form eines Schlusses auf einen präskriptiven Folgesatz ausgehend von deskriptiven Prämissen.

Grenzen der Naturalisierung

Nicht wenige Naturforscher des späten 19. Jahrhunderts wenden sich aber ausdrücklich gegen die Versuche einer Naturalisierung der Moral. Verbreitet ist die Überzeugung, das spezifisch Menschliche entstehe nicht aus den Prinzipien der Selektion, sondern gerade aus der Befreiung des Menschen von den Zwängen der Natürlichen Selektion (↑Kultur). Dieser Überzeugung sind z.B. der Mitbegründer der Evolutionstheorie, A.R. Wallace und T.H. Huxley. Letzterer betont in einer kleinen Schrift über »Evolution und Ethik« von 1893, die sittliche Weltordnung sei der natürlichen entgegengesetzt und die Ethik daher etwas anderes als angewandte Naturgeschichte.⁹¹ Auch der Biologe O. Hertwig hält an dem traditionellen Kulturbegriff als Gegenbegriff zu dem von der Biologie untersuchten Gegenstand fest. Er vertritt 1916 die Auffassung, die Naturerscheinungen dürften nicht zur Richtschnur menschlichen Kulturlebens gemacht werden. Recht und Moral hätten ihren Ursprung im Zusammenleben der Menschen, nicht aber in der Naturgeschichte.⁹²

Philosophisch handelt es sich bei der Evolutionären Ethik um eine besondere Form des *ethischen Naturalismus*. Seit der Analyse dieser Positionen durch G.E. Moore Anfang des 20. Jahrhunderts werden darunter metaethische Standpunkte verstanden, die moralische Ausdrücke wie »gut« über natürliche Begriffe definieren, d.h. über Begriffe, die Eigenschaften natürlicher Gegenstände bezeichnen. Moore lehnt solche Definitionen ab und diagnostiziert bei ihnen den von ihm so genannten *naturalistischen Fehlschluss* (»naturalistic fallacy«), d.h. die Definition einer nicht-natürlichen Eigenschaft wie »gut« (»good«) durch natürliche Eigenschaften.⁹³

In Anlehnung an J.L. Austin⁹⁴ schlägt R. Hare 1963 die Bezeichnung *deskriptiver Fehlschluss* (»descriptive fallacy«) vor: Ein solcher Fehlschluss liege vor, wenn eine Aussage als deskriptiv ausgegeben werde, die es tatsächlich aber nicht ist.⁹⁵ Allgemein liegt diesen Fehlschlüssen das so genannte *humesche Gesetz* zugrunde, dem zufolge aus deskriptiven Aussagen keine normativen Aussagen abgeleitet werden können (»No ought from an is«). Hume schließt eine solche Ableitung (»deduction«) jedoch nicht grundsätzlich aus: Er kritisiert allein, dass der Übergang

von einem Sein (»is«) zu einem Sollen (»ought«) in vielen ethischen Entwürfen seiner Zeit versteckt und unbegründet erfolge; diese Ableitung beschreibt Hume aber nicht als unmöglich, sondern sie scheine nur unvorstellbar (»inconceivable«).⁹⁶

Widerbelebung in der zweiten Hälfte des 20. Jh.

Nachdem die Ablehnung des ethischen Naturalismus in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts fest verankert war, entwickeln sich in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts zahlreiche neue Ansätze, die für eine enge Verzahnung von deskriptiven und präskriptiven Aussagen plädieren.⁹⁷ Die Gründe für die Wiederbelebung der Versuche einer Begründung der Moral in der Natur liegen auch in dem gestiegenen Bewusstsein für die Schutzwürdigkeit und Verantwortung gegenüber der Natur, insofern die umwelt- und tierethischen Argumentationen z.T. mit einem moralisch aufgeladenen Naturbegriff operieren (↑Bioethik).

Nach M. Ruse behauptet der Evolutionäre Ethiker, die Moral sei eine natürliche Anpassung und damit »nichts weiter als eine kollektive Illusion, die uns von unseren Genen für den Zweck der Fortpflanzung angedreht wurde«. Die Verbindlichkeit der Illusion ist nach Ruse darüber hinaus dadurch gesichert, dass die Moral ihrer subjektiven Basis zum Trotz von einer »Aura der Objektivität« umgeben sei.⁹⁸

Für R.J. Richards ist die Evolutionäre Ethik eine moralische Theorie, die auf der Annahme eines bestimmten Verlaufs der Evolution aufbaut: Die Evolution habe den Menschen so geformt, dass er im Sinne des Gemeinwohls (»community good«) handelt; ein Handeln im Sinne des Gemeinwohls sei aber genau das, was unter »moralischem Handeln« verstanden werde. Also habe, so der Schluss von Richards, die Evolution den Menschen zu einem moralischen Wesen geformt.⁹⁹ Nach Richards könne damit das moralische Sollen des Menschen in gewisser Weise aus seinem (in der Evolution geformten) Sein abgeleitet werden – ohne dass ein naturalistischer Fehlschluss begangen würde.

Vordergründig plausibel sind evolutionäre Erklärungen von Moral, weil sie Interpretationen moralischer Phänomene aus funktionalistischer Perspektive bereitstellen: Sie deuten diese als Einrichtung zur Regulation des Zusammenlebens von Individuen in einem Kollektiv. Nach P. Kitcher besteht die Leistung von Ethik darin, den sozialen Zusammenhalt (»social cohesion«) von großen Gruppen von Individuen zu ermöglichen, der nicht mehr durch evolutionäre Mechanismen des Altruismus erzielt werden kann.¹⁰⁰ Ethik wird also verstanden als eine Sozialtechnologie, die für große Gruppen das leistet, was der biolo-

gische Altruismus für Familiengruppen ermöglicht: eine Kooperation unter Individuen.

Bereits diese funktionalistische Ausrichtung wird aber der Praxis des moralischen Argumentierens nicht gerecht; denn über inhaltliche moralische Fragen wird meist nicht im Hinblick auf ihren Nutzen diskutiert.¹⁰¹ Aus der sozialen Funktionalität einer moralischen Einstellung folgt noch nicht deren Normativität, d.h. ethische Akzeptanz. Fragen der externen funktionalen Effekte von Moral liegen ebenso wenig im zentralen Fokus moralischer Diskurse wie Fragen der Entstehung und langfristigen Genese moralischer Überzeugungen.

Der Haupteinwand gegen die Versuche der Begründung einer Evolutionären Ethik lautet immer wieder, dass moralische Gründe und Rechtfertigungen etwas anderes sind als kausale Determinationen und Erklärungen: Sie verweisen nicht auf adaptive, neuronale oder andere biologisch oder physikalisch bestimmte Entitäten, sondern auf Werte und Systeme der Argumentation, die in keine eindeutige Korrelation mit physischen Prozessen gebracht werden können.¹⁰² Skeptisch kann gegen die ethische Relevanz der evolutionären Erklärung von bestimmten ethischen Einstellungen wie den Altruismus oder die goldene Regel eingewandt werden, dass es auch gute evolutionäre Erklärungen für Verhaltensweisen gibt, die als ethisch nicht akzeptabel gelten (wie den Egoismus). Die evolutionäre Erklärung hält hier kein Kriterium der Unterscheidung des ethisch Akzeptablen vom Unakzeptablen bereit. Kurz: Ethik ist ein gegenüber evolutionären Erklärungen autonomer Diskurs. Naturalistische Erklärungen der Ethik haben daher bereits Schwierigkeiten, das Explanandum ihrer Erklärung dem Gegenstandsbereich angemessen zu bestimmen: Ethische Überzeugungen enthalten normative Urteile, die in naturalistischer Perspektive aber nur als faktische Einstellungen mit bestimmten sozialen Effekten beschrieben werden können.¹⁰³ Die Diskussion hält aber bis in die Gegenwart an.¹⁰⁴

Experimentelle Ansätze

Genaue Experimente zum ethischen Verhalten von Tieren werden seit den 1930er Jahren durchgeführt. Ein Versuch, der dem Vergleich des altruistischen Verhaltens von Affen mit demjenigen menschlicher Kinder galt, ergibt eine regelmäßige kooperative und altruistische Reaktion bei Kindern (z.B. das Teilen von Essen), nicht aber bei Affen.¹⁰⁵

Ausgehend von Beobachtungen einer »Tötungshemmung« und anderer Hemmungen zur Verletzung von Artgenossen spricht K. Lorenz 1956 vorsichtig von dem der »menschlichen Moral funktionell ana-

logen Verhalten sozialer Tiere«. ¹⁰⁶ Er sieht die Analogie in den Konsequenzen des Verhaltens, nicht in dessen Motivation. Lorenz ist sich an dieser Stelle also durchaus des Ansatzpunktes bewusst, von dem aus der systematische Unterschied zwischen dem moralischen Handeln des Menschen und dem altruistischen Verhalten der Tiere entwickelt werden kann. Insofern bei den Tieren ein zwar in den Konsequenzen moraliskonformes (adaptives) Verhalten, das aber nicht aus moralischen Überzeugungen, sondern aus Anpassungsprozessen (unbewusst) motiviert ist, kann bei Tieren von einem »Altruismus ohne Moral« (Tugendhat 2000) gesprochen werden.¹⁰⁷

Gerechtigkeit als Verhaltensprinzip

Ein Ansatzpunkt für moralisches Verhalten von Tieren kann darin gesehen werden, dass einige in ihrem Verhalten Prinzipien der *Gerechtigkeit* folgen. Zur Durchsetzung der Gerechtigkeit nehmen sie sogar kurzzeitig Nachteile für sich in Kauf und zeigen damit zumindest auf kurze Frist ein Verhalten, das nicht auf die Maximierung ihrer Fitness ausgerichtet ist. Einige Versuchsergebnisse legen ein Gerechtigkeitsempfinden bei hoch sozial und kooperativ lebenden Organismen, z.B. einigen Affen nahe. In einem Versuch kann gezeigt werden, dass Kapuzineraffen eine Belohnung durch Nahrung verweigern, wenn sie feststellen, dass ihre Nachbarn bei gleicher oder geringerer Leistung mehr erhalten als sie selbst.¹⁰⁸ Die auf Leistung und Gegenleistung beruhende Interaktion zwischen Versuchstier und Versuchsleiter ist hier anscheinend mit Erwartungen über die Art der Interaktion verbunden, die enttäuscht werden können, so dass das Tier die Kooperation abbricht. Diese Versuchsergebnisse werden von einigen Autoren als Hinweis auf eine vormenschliche evolutionäre Entwicklung der Aversion gegen Ungleichheit gedeutet. Es wird von einer *wilden Gerechtigkeit* (»wild justice«) gesprochen, die ein Konzept des fairen Verhaltens einschließt.¹⁰⁹

Andere Experimente deuten allerdings eher darauf hin, dass die Ablehnung der Nahrung durch Kapuzineraffen, die weniger als ihre Nachbarn erhalten, nicht auf einem sozialen Vergleich basiert und damit nicht Ausdruck eines Gerechtigkeitsempfindens ist, sondern einfach auf einem Vergleich von unterschiedlichen Futtermengen oder -qualitäten. Die Ablehnung der Nahrung erfolgt nämlich auch dann, wenn lediglich das vorenthalte Futter von höherer Qualität gesehen wird, auch wenn kein Artgenosse in der Nähe ist, der es dann erhält.¹¹⁰ Andere Studien bestätigen diese Ergebnisse und deuten darauf hin, dass Menschenaffen nicht wie Menschen in Kommu-

nikationssituationen sozialen Fairnessregeln folgen: In Situationen des Teilens lehnen Menschen in der Regel Angebote ab, in denen sie weniger als ein Drittel der zur Verfügung stehenden Ressourcen erhalten; Schimpansen sind dagegen rationale Maximierer, die es vorziehen, überhaupt etwas von einer Ressource zu erhalten, auch wenn es deutlich weniger ist als ihr Kommunikationspartner.¹¹¹

Der Vergleich des menschlichen Miteinanders mit der Interaktion von Tieren ist für die Entwicklung von Modellen zur Entstehung der spezifisch menschlichen Situation insgesamt sehr fruchtbar: So können beispielsweise für das beim Menschen meist im Kontext religiösen Denkens thematisierte Handeln der *Nachsicht* und des *Vergebens* biologisch-funktionale Erklärungen gegeben werden, die dieses Handeln als erfolgreiche Strategie bei sozialen Tieren beschreiben.¹¹² Hinsichtlich der evolutionären Entstehung des fairen Handelns wird angenommen, dass diese zunächst im Rahmen einer Gruppenselektion entstanden sein kann, weil dieses Handeln einer Gruppe einen selektiven Vorteil gegenüber anderen verschafft. In einem zweiten Schritt wird das faire Handeln aber auch durch Selektion auf der Ebene der Individuen stabilisiert, weil das unfaire Handeln über soziale Mechanismen sanktioniert wird.¹¹³

Evolutionäre Ästhetik

Die Bezeichnung »Evolutionäre Ästhetik« erscheint im Englischen seit Ende des 19. Jahrhunderts, zuerst in einer Übersetzung des Ausdrucks *evolutionistische Ästhetik* aus einer Schrift M. Nordaus aus dem Jahr 1885 (s.u.).¹¹⁴ (McIlraith 1896: »evolutionary æsthetics«¹¹⁵; vgl. Baird 1903: »evolutionary æsthetics«)¹¹⁶. Eine weitere Verbreitung des Ausdrucks, verbunden mit einer intensiven Diskussion des Themas, setzt aber erst Ende des 20. Jahrhunderts ein.¹¹⁷

Antike und Mittelalter

Dass die nichtmenschlichen Lebewesen einen Sinn für Schönheit und Harmonie besitzen oder sogar Kunst erzeugen, ist eine seit der Antike gelegentlich vertretene Auffassung, die aber von klassischen Autoren mehrheitlich bestritten wird¹¹⁸. Aristoteles betrachtet die sinnliche Wahrnehmung allein um des Schönen willen, und nicht im Dienste der Lebenserhaltung, als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen.¹¹⁹ Darin folgt ihm Thomas von Aquin nach, indem er allein dem Menschen die Wahrnehmung einer Stimmigkeit des Angeschauten (»convenientia sensibilibum«) zuschreibt. Im Gegensatz

zum Tier, bei dem die Wahrnehmung stets als Mittel zum Zweck der Selbst- oder Arterhaltung stehe, könne der Mensch etwas als Wert für sich betrachten; er empfinde seine Lust nicht nur mittelbar (»per accidens«) (als Mittel zum Überleben), sondern seine Lust kann ihm vielmehr zum Selbstzweck werden, wenn sie keinem anderen Zweck diene und insbesondere »nicht zur Erhaltung der Natur« gehört.¹²⁰

Natur als Subjekt und Objekt der Ästhetik

Unstrittig ist seit der Antike, dass außermenschliche Lebewesen für den Betrachter schön erscheinen können. Tiere und Pflanzen können also immer als Objekte der Schönheit empfunden werden; strittig ist allein ihre Rolle als Subjekte des Schönheitsempfindens. Naheliegend ist die Betrachtung aller Lebewesen als schön in theologischen Entwürfen, in denen die Lebewesen als ebenso gestaltet durch einen Schöpfergott erscheinen wie die Kunstwerke durch den Menschen. Die Anschauung von der *Schönheit der Natur* verbreitet sich daher besonders im Rahmen physikotheologischer Entwürfe im 18. Jahrhundert. Sie bezieht sich nicht nur auf die Lebewesen, sondern auch auf die kosmische Ordnung der Gestirne und die anorganische Natur auf der Erde. Als Grund der Schönheit werden verschiedene Aspekte der Natur genannt, von Leibniz z.B. die Übereinstimmung von Einheit und Vielheit in der Natur, von Shaftesbury die Verhältnisse von Symmetrie und Ordnung.¹²¹ Nachdem bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts die Rede von der »Schönheit der Natur« zu einer festen Formel geworden ist¹²², wird in der Jahrhundertmitte der Ausdruck Naturschönheit geprägt (Ehrhart 1753: »Naturschönheiten«¹²³). Seit Ende der 1780er Jahre verwendet I. Kant das Wort im Singular in seinen gedruckten Schriften.¹²⁴ Eine Naturschönheit ist für Kant dadurch gegeben, dass in einigen Gegenständen der Natur eine »Zweckmäßigkeit ohne Zweck« angetroffen werde.¹²⁵

18. Jh.: Kunst- und Schönheitstriebe

In den Gelehrten Diskussionen um die Tierseele im 18. Jahrhundert wird von der einen Seite auch den Tieren eine »Vortrefflichkeit im Denken« attestiert, die sich u.a. in ihrer »geometrischen Kunst im Bauen« zeige.¹²⁶ Auch H.S. Reimarus bezieht 1760 den Begriff der Kunst auf die Tiere, in dem er von ihren *Kunsttrieben* spricht. Kunst besteht nach Reimarus in einer willentlichen und zweckmäßigen Handlung: »Eine regelmäßige Fertigkeit in willkürlichen Handlungen die zu einem gewissen Zwecke führen, und doch vielfältige Abweichungen leiden, nennet man Kunst. Da nun die Thiere, von Natur, in ihren willkürlichen

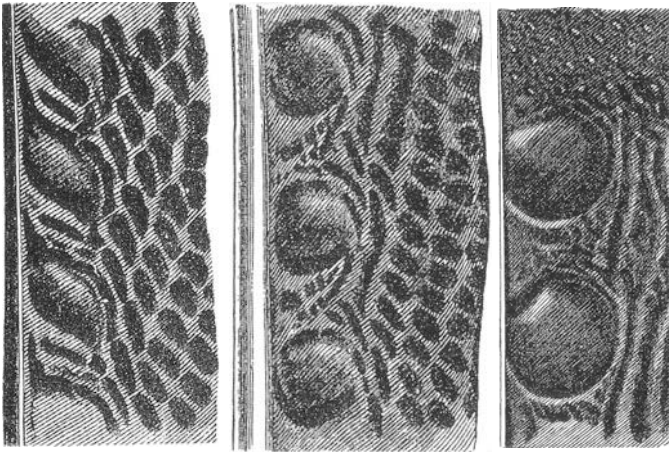


Abb. 262. Ausschnitte von drei sekundären Schwingenfedern eines Argusfasans (Federschäfte jeweils links). Die Serie wird von Darwin gedeutet im Sinne eines Belegs für die Möglichkeit der sukzessiven Bildung komplexer Strukturen (hier den Augenflecken: im rechten Bild die zwei Figuren links) ausgehend von einfachen Strukturen (hier dem relativ einfachen Ornament aus elliptischen Figuren: im linken Bild die Figuren links) (zusammengestellt aus Darwin, C. (1871). *The Descent of Man*: 376-378).

Handlungen solche regelmäßigen Fertigkeiten zu ihrer und ihres Geschlechtes Erhaltung und Wohlfahrt besitzen, wo an sich vielfältige Abweichungen möglich wären: so besitzen sie von Natur gewisse angeborene Künste.¹²⁷ Also schon allein weil die Tiere ein Verhalten zeigen, das auf Selbsterhaltung und Fortpflanzung ausgerichtet ist, betreiben sie nach Reimarus' Vorstellung auch Kunst.

Auch im 18. Jahrhundert bleibt aber die Gegenüberstellung von Schönheit im Dienste praktischer Verwendungen und Schönheit um ihrer selbst willen erhalten. D. Hume betont in einer posthum 1779 erschienenen Schrift die Eigenart der Schönheit in der Musik und Harmonie als einer Befriedigung, die jenseits der biologischen Zwecke der Erhaltung der Art stehen: »Our sense for music, harmony, and indeed beauty of all kinds, gives satisfaction, without being absolutely necessary to the preservation and propagation of the species«.¹²⁸

In diesem Zusammenhang wird am Ende des 18. Jahrhunderts auch der Begriff des **Schönheitstrieb**s geprägt. Er geht zurück auf K.P. Moritz, bei dem es 1793 heißt, es sei »das Streben nach Verziern ein edler Trieb der Seele, wodurch der Mensch sich von dem Thiere, das nur seine Bedürfnisse befriedigt, unterscheidet«.¹²⁹ Moritz spricht in diesem Zusammenhang auch von dem »Trieb des Menschen nach Schönheit«.¹³⁰ In einem Referat dieses Werks wird im gleichen Jahr der Ausdruck *Schönheitstrieb*

eingeführt (Anonymus 1793: »der Schönheitstrieb des Menschen«).¹³¹ In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort bei verschiedenen Autoren, z.B. in G.W.F. Hegels »Vorlesungen über die Ästhetik« aus den 1820er Jahren, in denen er argumentiert, weil die Erscheinung des Schönen so allgemein verbreitet sei, könne auf »einen allgemeinen Schönheitstrieb in der menschlichen Natur« geschlossen werden.¹³² Die weitere Entwicklung ist allerdings darauf gerichtet, den »Schönheitstrieb« nicht für ein Spezifikum des Menschen zu halten, sondern ihn auch Tieren oder sogar Pflanzen zuzuschreiben, wie es sich 1835 bei B. von Arnim ankündigt: »Jeder Lebenstrieb ist Schönheitstrieb, sieh die Pflanze, ihre Triebe alle sind erfüllt mit der Sehnsucht zu blühen, und die Befriedigung dieser Sehnsucht lag schon im Saamenkorn

vorbereitet«.¹³³ In diesem Sinne spricht auch E. von Hartmann 1869 den Tieren ebenso wie den Pflanzen einen Schönheitstrieb zu. Dieser mache ein grundlegendes organisches Prinzip aus und stehe neben »organischer Bildungsthätigkeit, Naturheilkraft, Reflexbewegungen« und »Instinct«.¹³⁴

Im Sinne der Ausweitung des Schönheitsstrebens auf die gesamte Natur versucht J.W. von Goethe 1794 die Idee »Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit« auf alle Lebewesen anzuwenden (↑Fortschritt). Eine Vollkommenheit sieht er bereits in der funktionalen Anlage der Teile der Organismen, so »daß sie ihres Daseins genießen, dasselbe erhalten und fortpflanzen können«.¹³⁵ Schönheit sieht er darüber hinaus dann gegeben, wenn die Lebewesen »zwecklose Handlungen« nach »freier Willkür« ausführen; zumindest würden die Tiere schön erscheinen, sofern bei ihnen »Notwendigkeit und Bedürfnis versteckt« werde.

19. Jh.: Schönheit als Nützlichkeit

C. Darwin schreibt in seinen Hauptwerken vielen Vögeln einen Sinn für das Schöne zu (»sense of beauty«¹³⁶ oder »taste for the beautiful«¹³⁷). Dieser manifestiere sich etwa in ihrem Gesang oder ihren kunstvollen Bauten. Insgesamt ist Darwins Ansatz dadurch gekennzeichnet, das Schöne der Organismen durch seine Nützlichkeit zu erklären. Die Existenz einer Schönheit um ihrer selbst willen lehnt er daher ab und würde ihr regelmäßiges Vorkommen als

Widerlegung seiner Theorie verstehen: »The believe that many structures have been created for the sake of beauty, to delight man or the Creator [...] or for the sake of mere variety [...] would be absolutely fatal to my theory.«¹³⁸ Denn die Schönheit allein zum Genuss von Organismen anderer Arten würde Darwins zentralem Prinzip widersprechen, dem zufolge die Selektion keine Eigenschaften hervorbringen kann, die allein artfremden Organismen nützen. Eine wirkliche Schönheit um ihrer selbst willen (1866: »beautiful for beauty's sake«¹³⁹) oder zum Genuss anderer gibt es nach Darwin in der Natur allein als Ergebnis der sexuellen ↑Selektion durch die Wahl der Weibchen (die aber wiederum funktional in Bezug auf die Fortpflanzung eingebunden ist).

Ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen »Geschlechtslust und Lust an Farben« wird in der Folge dessen immer wieder gesehen.¹⁴⁰ Eine einfache Erklärung dieses Zusammenhangs kann darauf verweisen, dass das Schöne in Gestalt des Auffälligen ein Kommunikationsmittel ist und die Organismen in nichts so sehr auf Kommunikation angewiesen sind wie in der sexuellen Fortpflanzung.

Anders als Darwin entwickelt der Mitbegründer der Selektionstheorie, A.R. Wallace, eine Theorie des Schönen in der Natur auch außerhalb des Kontextes der geschlechtlichen Fortpflanzung. Für Wallace ist das verbreitete Phänomen der größeren Schönheit der männlichen Tiere gegenüber den Weibchen ein Ausdruck ihrer größeren Lebensenergie. Im Allgemeinen gilt ihm die Buntheit der Färbung als Maßstab der Vitalität und Gesundheit eines Tieres.¹⁴¹

Andere Biologen wehren sich gegen die darwinische Interpretation, die Schönheit als Ausdruck einer durch die Selektion entstandene Nützlichkeit zu sehen, und wollen die organische Schönheit statt auf ihre Nützlichkeit auf allgemeine ästhetische Gesetze zurückführen.¹⁴² In diesem Sinne versucht der Wiener Entomologe C. Brunner von Wattenwyl 1873, die Zeichnung und Färbung von Käfern ästhetisch zu deuten als eine *Hypertelie*, d.h. als eine über das bloß Nützliche und Zweckmäßige hinausgehende ↑Selbstdarstellung der organischen Natur.¹⁴³

Bemerkenswert ist die Theorie der ästhetischen Empfindungen (»aesthetic sentiments«), die H. Spencer am Ende seiner »Principles of Psychology« (1870) darstellt: Spencer entwickelt das Konzept ästhetischer Empfindungen nicht ausgehend von biologischen Nützlichkeitsphänomenen, sondern stellt sie in direkte Opposition dazu: Gerade die Trennbarkeit von lebensdienlichen Funktionen bilde eine Bedingung für ästhetische Einstellungen, so Spencer: »separableness from life-serving function, is one

of the *conditions* to the acquirement of the aesthetic character.«¹⁴⁴ Diese Überlegungen Spencers stehen im Zusammenhang mit einer Theorie des ↑Spiels bei Tieren und Menschen als Ausdruck überschüssiger Energien (»an energy somewhat in excess of immediate needs«¹⁴⁵). Diese Energien erlaubten es den Organismen, Aktivitäten auszuführen, die um ihrer selbst willen erfolgten (»activities that are carried on for the sake of the immediate gratification derived, without reference to ulterior benefits«¹⁴⁶). Zu diesen Aktivitäten zählt Spencer auch die ästhetischen Empfindungen: Im Gegensatz zu den (ethischen) Einstellungen, die auf das Gute abzielen, sei für die ästhetischen Empfindungen des Schönen gerade ihre Selbstbezüglichkeit (»faculties for its own sake«) und fehlende Ausrichtung auf etwas jenseits von ihnen Stehendes (»apart from anything beyond«) kennzeichnend.¹⁴⁷ Spencer trennt die Ästhetik damit eindeutig von den biologischen Referenzen, die an einer Analyse von Lebensdienlichkeiten orientiert sind.

Nicht im Sinne eines Spiels oder überschießen der Energien, sondern direkt aus dem biologisch Nützlichen entwickelt dagegen M. Nordau 1885 sein Programm einer »evolutionistischen Ästhetik«. In diesem erklärt er das Schöne insgesamt als eine besondere Form der »Lust-Empfindung«. Die Lustempfindung des Schönen sei wie jede Lustempfindung am besten in evolutionärer Perspektive zu verstehen: Sie sei »eine Folge davon, daß das, was wir heute als schön empfinden, entweder ursprünglich auch dem Einzelwesen oder der Gattung zuträglich oder förderlich war«.¹⁴⁸ Nordau unterscheidet fünf Klassen des Schönen, drei die dem Einzelwesen förderlich waren, nämlich »das Erhabene, das Reizende und das Zweckmäßige«, und zwei auf die Gattung bezogene Formen, »das eigentlich Schöne im engeren Sinne und das Niedliche«.¹⁴⁹ Das »eigentlich Schöne« hat nach Nordau seine Wurzel in der Attraktion der Geschlechter: »Als Schönheit wird jeder Eindruck empfunden, der in irgend einer Weise, sei es direkt, sei es durch Gedankenverbindungen, das höchste Geschlechtszentrum im Gehirn anregt. Der Urtypus alles Schönen ist für den Mann das im geschlechtsreifen Alter stehende und fortpflanzungstüchtige, also junge und gesunde Weib«.¹⁵⁰ Die Lust am »Niedlichen« führt Nordau auf den »Trieb der Kindesliebe« zurück.¹⁵¹

Besonders bekannt werden am Ende des 19. Jahrhunderts die von E. Haeckel gezeichneten und so betitelten »Kunstformen der Natur«. Sie präsentieren eine Sammlung von ästhetisch ansprechenden Lebewesen von den Einzellern und Pflanzen bis zu den Säugetieren.¹⁵² Haeckel schreibt die schönen Formen der Tiere

einem »schöpferischen Kunsttrieb« zu, der allerdings, anders als beim Menschen, »unbewußt« und ohne »innere Absicht« verfare; er sei allein das Ergebnis der »Anpassung des Plasmas an die Lebensbedingungen der Außenwelt«.¹⁵³ Auch die schönen Formen der einfachsten Lebewesen, z.B. der einzelligen Radiolarien, führt Haeckel auf das Zusammenwirken von Gefühl und Wille zurück¹⁵⁴; sie seien Ausdruck einer allgemeinen »Kunstbegabtheit« aller Lebewesen, die von dem »Symmetriegefühl« der »Zellseelen« herrühre¹⁵⁵. Die Schönheit des Organischen führt Haeckel also auf die künstlerisch motivierte Aktivität der Organismen selbst zurück, nicht auf die Beurteilung seitens des menschlichen Betrachters. Auch ein künstlerisches Schaffen im Anorganischen, z.B. im Reich der Mineralien, wird von Haeckel gesehen und im Anschluss an ihn dargestellt.¹⁵⁶

Frühes 20. Jh.: Rezeptionsästhetik

Im Gegensatz zu der haeckelschen Produktionsästhetik, die eine intentional schöpferische Natur postuliert, steht die Rezeptionsästhetik einiger seiner Zeitgenossen, die die Schönheit der Organismen als menschliche Interpretation sieht. So bildet der Betrachter die entscheidende Kategorie in der Naturästhetik des Biologen K. Möbius. Für Möbius ist es das »Zusammenstimmen« der Teile des Tierkörpers und die »leicht überschaubare Einheit« des Ganzen, die die Schönheit der Tiere ausmacht.¹⁵⁷ Die Schönheit in Gestalt, Farbe und Bewegungen entspringe nicht einem natürlichen ästhetischen Gestaltungswillen, sondern der Beurteilung seitens des Betrachters: »Erst dadurch, daß sie gefallen, erhalten diese Eigenschaften ihren Schönheitswert«.¹⁵⁸ Neben dem ästhetischen Reiz der Geschlossenheit der Form – die nach Möbius dem Tier selbst als eine »sich innerlich selbst fühlende Einheit«¹⁵⁹ gegeben ist – beruhe der besondere ästhetische Wert der Tiere darauf, dass sich der Betrachter in das Leben der Tiere »einzufühlen« vermöge (»Einfühlungsästhetik«¹⁶⁰). Die Bevorzugung bestimmter Säugetiere in der ästhetischen Beurteilung erklärt Möbius durch die seit der Kindheit erfolgende Wahrnehmung von bestimmten Tieren, die er »Musterthiere« nennt; dies sind in Europa v.a. die Haustiere Hund, Katze, Pferd etc.¹⁶¹

Auch im 20. Jahrhundert hat die Theorie, die das Schöne als das Nicht-Notwendige versteht, viele Anhänger. M. Möbius sieht – ähnlich wie Goethe und Spencer (s.o.) – den Grund der Schönheit bei Pflanzen ausdrücklich darin, dass sie über »nutzlose Eigenschaften« verfügen, wie z.B. die Herbstfärbung des Laubs oder die bunten Blüten solcher Pflanzen, die nicht von Insekten bestäubt werden.¹⁶²

Neben den morphologischen Gestalten und Färbungen gelten die Bauten und Lautäußerungen von Tieren seit langem als schön. In Monografien zu »Tieren als Baumeistern« aus der Mitte des 20. Jahrhunderts werden die Bauten der Tiere als Ausdruck von Kunst verstanden.¹⁶³ K. von Frisch bezeichnet sie als »Baukunst«, deutet sie aber doch funktional, indem er der Auffassung ist, sie dienten meist dem Schutz der Tiere oder dem ihrer Nachkommen.¹⁶⁴

In Bezug auf die besonders aufwändig gestalteten Bauten der Laubenvögel wird argumentiert, dass die »Schönheit« ihrer Bauten, die im Zusammenhang mit der Balz stehen, einen »Transfer« der auffälligen Färbung von dem Gefieder der männlichen Vögel auf Objekte der Umwelt darstellen. Dieser Transfer ist v.a. für die Männchen von Vorteil, weil sie dadurch selbst weniger auffällig für Feinde sein können. Als Unterstützung für diese »Transfertheorie« wird angeführt, dass die Lauben bei denjenigen Vogelarten am aufwändigsten ausfallen, die im Vergleich zu nahe verwandten Arten selbst am unscheinbarsten gefärbt sind.¹⁶⁵

Die erste detaillierte Analyse des Vogelgesangs liefert W. Craig 1943.¹⁶⁶ Nach Craig ist der Gesang in der Dämmerung der von ihm untersuchten Vogelart absichtslos und insofern »echte Kunst«; der Tagesgesang sei dagegen »angewandte Kunst«, die im Dienst der Revierverteidigung steht. Auch O. Koehler interpretiert den Vogelgesang später als eine »Vorstufe von Musik«¹⁶⁷, ebenso K. Lorenz und A. Portmann (↑*Selbstdarstellung*).

Lorenz gibt 1943 eine funktionalistische Interpretation der Schönheit. Er ist der Auffassung, das gemeinsame Merkmal aller sozialen Auslöser (↑*Wahrnehmung*) sei eine »generelle Unwahrscheinlichkeit« der Struktur, z.B. reine Spektralfarben, symmetrische Formen oder eine rhythmische Gliederung. Diese allgemeinen Merkmale von Auslösern, die sich bei vielen Organismen finden, würden beim Menschen die Empfindung des Schönen hervorrufen.¹⁶⁸ Die Evolution des Unwahrscheinlichen zur Erzielung von Aufmerksamkeit stehe also an der Wurzel des Schönheitsempfindens.

Schönheit der und Schönheit als Funktion

Das Schöne der Organismen steht in einem Verhältnis zu den Funktionen, die in den ästhetisch beurteilten Teilen liegen. Unterschieden werden kann dabei eine »Schönheit der Funktion« und eine »Schönheit als Funktion«.¹⁶⁹ Die erste liegt vor, wenn Strukturen als Nebenprodukt konstruktiv bedingter Merkmale von Organismen als schön erscheinen. Dies trifft z.B. auf die regelmäßig geformten Radiolarienskelette zu, die

Haeckel zeichnet (†Einzeller: Abb. 90). Ihre Schönheit ist ohne kommunikative Komponente, insofern sie funktional nicht auf die Wahrnehmung durch andere Organismen zu beziehen ist. Demgegenüber steht die »Schönheit als Funktion« im Kontext einer Kommunikation eines Organismus mit anderen; der Schönheit kommt hier eine Ausdrucksfunktion zu, indem sie z.B. Artgenossen anlockt oder im Dienst der Balz steht.

Affenkunst

Besondere Aufmerksamkeit hat das ästhetische Empfinden von Affen gefunden. Sofern ihnen die entsprechenden Mittel zur Verfügung stehen, beginnen höhere Affen wie Schimpansen spontan Zeichnungen auf Wänden oder Papier anzufertigen. Dieses Verhalten ist schon lange bekannt und wird – zuerst seit 1913 von N. Kohts in Russland¹⁷⁰ – systematisch erforscht.¹⁷¹ Seit den 1950er Jahren erscheinen Spezialarbeiten, die sich ausschließlich mit den Zeichnungen und Malereien von Affen befassen.¹⁷² In experimentellen Untersuchungen lässt B. Rensch Affen zunächst zwischen gezeigten Farben und Formen auswählen und entdeckt dabei systematische Bevorzugungen regelmäßiger und symmetrischer Muster.¹⁷³ Später lässt Rensch die Affen selbst malen und findet auch hier ästhetische Prinzipien verwirklicht, wie die Zentrierung des Gemäldes auf dem zur Verfügung stehenden Platz und die Balance zwischen rechter und linker Seite.¹⁷⁴ Die Untersuchungen von D. Morris zeigen, dass einzelne Affen ähnliche Muster immer wieder variieren und so individuelle Stile entwickeln.¹⁷⁵ Eine Ausstellung der von Morris gesammelten Affengemälde findet in den 1950er Jahren viel Aufmerksamkeit.¹⁷⁶ Weil die Zeichnungen der Affen »kein unmittelbares biologisches Ziel haben«, schätzt Morris ihr Verhalten als »Aktivität um ihrer selbst willen« ein (†Spiel).¹⁷⁷

Ursprünge der Kunst des Menschen

Als die ältesten künstlerischen Darstellungen des Menschen galten lange Zeit die Wandmalereien und Gravierungen in Höhlen sowie kleine plastische Figuren, die von den Menschen eiszeitlicher Jägerkulturen in Europa stammen (vor ca. 30.000 – 10.000 Jahren; †Tier).¹⁷⁸ Nach Datierungen mittels der Radiokarbonmethode befinden sich die ältesten Höhlenmalereien in der nach ihrem Entdecker so genannten Chauvet-Höhle im südfranzösischen Département Ardèche (ca. 32.000 Jahre alt).¹⁷⁹ Ein ähnliches Alter weist die figurative Kunst aus Elfenbein auf, die auf der Schwäbischen Alb in den Fundstätten Vogelherd und Hohle Fels gefunden wurde (mit Darstellungen

von u.a. Pferd, Mammut, Rind, Wasservogel und »Löwenmensch«).¹⁸⁰ Die älteste figurative Kunst aus diesen Fundstätten, z.B. die »Venus von Hohle Fels« (†Mensch: Abb. 282), hat ein Alter von knapp 40.000 Jahren.¹⁸¹ Bedeutend älter sind die geometrischen Strichmuster auf Steinen oder Knochen, die in den letzten Jahren in einer Höhle in Südafrika und in Ostafrika gefunden wurden und deren Alter auf etwa 70.000 Jahre geschätzt wird.¹⁸² Regelmäßige Gravierungen finden sich auch bereits auf Knochen, die in Bilzingsleben in Thüringen gefunden wurden, einem Fundort mit Überresten des *Homo erectus*, der dort vor 250.000 bis 350.000 Jahren lebte.¹⁸³ Die Verwendung von Hämatit zur Herstellung von Ocker für Körper- und Wandbemalungen kann in Afrika für eine Zeit vor 800.000 Jahren wahrscheinlich gemacht werden.¹⁸⁴

Eigentliche Evolutionäre Ästhetik

Eine Evolutionäre Ästhetik im engeren Sinn besteht in dem Programm, auch die Kunst des Menschen aus biologischer Warte zu beurteilen. K. Richter unternimmt 1999 den Versuch, die »evolutiven Wurzeln« und die »biologische Bedingtheit« des menschlichen Strebens nach Schönheit aufzuweisen.¹⁸⁵ Dem Schönheitsbedürfnis des Menschen komme ein »adaptiver Wert« zu, weil es dazu beigetragen habe, »den Menschen an die Lebensbedingungen seiner Umwelt und seines sozialen Zusammenlebens anzupassen«.¹⁸⁶

Kritisch kann gegen die Rede von der »Wurzel« oder »Basis« des Schönen im Biologischen eingesetzt werden, dass davon allein die für Selbsterhaltung und Reproduktion nützlichen Aspekte des Schönheitsempfindens betroffen sein können. Allein Schönheit als Funktion hat eine biologische Basis, nicht aber Schönheit als Begriff der Kunst. Als zweckfreie Ästhetik kann die Kunst gerade nicht (immer) aus biologischen Nützlichkeitsgesichtspunkten erklärt werden. Das Schöne bildet also gegenüber den Funktionsbezügen der Biologie eine autonome Sphäre: Schön kann gerade das biologisch Zweckwidrige sein.

Bereits M. Burckhard, der Ende des 19. Jahrhunderts als einer der ersten das Schöne aus evolutionstheoretischer Perspektive betrachtet, stellt die Verhältnisse in dieser Weise dar, wenn er schreibt, das auf »Nützlichkeitsmomente« bezogene »Schönheitsgefühl« habe sich in der Evolution zu einem »Schönheitsbedürfnis« entwickelt, das ganz frei von biologischen Nützlichkeiten »um seiner selbst willen« angestrebt werde: Die Entwicklung führte dazu, dass »die höheren Bedürfnisse den unmittelbaren Zusammenhang mit den vitalen ganz verloren

haben, ja gelegentlich mit ihnen in direkten Widerstreit geraten.¹⁸⁷ Es liegt damit auch hier die von G. Simmel konstatierte »Axendrehung des Lebens«¹⁸⁸ in der Kultur des Menschen vor, insofern biologische Mittel zu kulturellen Zwecken werden (↑Kultur). Besonders prägnant werden diese Verhältnisse in der modernen Gesellschaft, in der die Schönheit gerade nicht mehr mit dem biologisch Funktionalen einer erhöhten Reproduktion einhergeht (allenfalls mit dem nicht eingelösten Versprechen darauf); dies lässt sich beschreiben als der »kulturell flagrant gewordener Widerspruch zwischen Schönheitsorientierung und Reproduktionsmaximierung« (Menninghaus 2003)¹⁸⁹. Die ästhetischen Präferenzen haben sich verselbständigt und aus dem Bereich des biologisch Funktionalen gelöst.

Ästhetik ist gemäß dieser Argumentation etwas anderes als Attraktivität. Gerade das vordergründig Abstoßende kann ästhetische Qualitäten haben. Die Ästhetik hat sich von einer biologischen Nützlichkeit emanzipiert. Das Ästhetische kann einen Bereich jenseits des biologisch Funktionalen eröffnen, wie es M. Seel 2005 beschreibt: »Der ästhetische Sinn ist [...] nicht lediglich Sinn für das vital Zuträgliche, sondern ebenso ein Sinn für bis dahin unmögliche [...] Reaktions- und Lebensweisen«.¹⁹⁰ Der Aufmerksamkeit für das Schöne könne somit nicht nur ein funktionaler extrinsischer Wert, sondern auch ein »intrinsischer Wert« zugeschrieben werden: »eine Entfixierung und Entfunktionalisierung der Lebensvollzüge, wodurch die Individuen [...] einen zur Anschaulichkeit gesteigerten Sinn für die Gegenwart ihres Lebens gewinnen«.¹⁹¹

Das Schöne als das biologisch Zweckwidrige?

Für die Biologie kann festgehalten werden, dass die häufige Kennzeichnung von »schönen« Formen und Funktionen als dysfunktional, zweckwidrig oder unnütz nur die halbe Wahrheit trifft. Das Schöne der meisten Tiere, die sich sexuell fortpflanzen, im Sinne des Auffälligen, also Bunten, Lauten und Duftenden, steht zwar häufig ihrer Tarnung und anderen Funktionen der Selbsterhaltung entgegen – es erhöht aber auf der anderen Seite ihre Reproduktionsaussichten. Eine biologische Erklärung des Ästhetischen im Sinne des für die Selbsterhaltung Unzweckmäßigen ist damit möglich. Einen viel diskutierten Ansatz für eine solche Erklärung gibt die »Handikap-Hypothese« von A. Zahavi.¹⁹² Nach Zahavi kann die sexuelle Selektion Merkmale bei den Männchen stabilisieren (z.B. auffällige Färbungen), die für ihre eigene Erhaltung abträglich sind (weil sie durch sie leichtere Beute ihrer Feinde werden). Der Vorteil dieser

Merkmale liegt allein darin, dass sie den Weibchen die »guten Gene« eines Männchens signalisieren, das trotz der Behinderung in der Lage ist zu überleben. Die »Selbstdarstellung« der Männchen ist hier zwar ihrer Selbsterhaltung abträglich, sie ist aber nichtsdestotrotz biologisch funktional, weil sie zur Maximierung ihrer Reproduktion beiträgt.

Das biologisch Schöne füllt demnach gleichsam den Bereich, in dem die beiden fundamentalen Dimensionen des Funktionalen in der Biologie, die Selbsterhaltung und die Fortpflanzung, (↑Funktion) auseinandertreten. Es könnte damit eine schöne Form oder Funktion biologisch geradezu definiert werden als ein Merkmal, das zwar die Wahrscheinlichkeit der Selbsterhaltung mindert, die der Fortpflanzung aber erhöht; es ist individuell lästig, aber reproduktiv wertvoll.

In dem Ansatz, das Schöne vollständig über das biologisch Nicht-Zweckmäßige, Dysteleologische zu definieren, liegt außerdem ein gewisses begriffliches Paradoxon für eine evolutionäre Erklärung von Kunst. Denn eine biologische, d.h. funktionalistische Deutung von Kunst ist damit definitorisch ausgeschlossen: Das Schöne, das biologisch funktional ist, d.h. im Dienst der Selbsterhaltung oder Fortpflanzung steht, wäre damit eben keine Kunst und nicht im eigentlichen Sinne schön. Die Kunst wäre immer genau das Andere der Biologie. Der Beitrag der Biologie zur Klärung der Ästhetik könnte dann allenfalls darin bestehen, die Möglichkeit der Bedingungen anzuzeigen, unter denen eine Aufhebung der natürlichen Selektion erfolgt.

Evolutionäre Technologie und Biotechnik

Der Ausdruck »Evolutionäre Technologie« (engl. »evolutionary technology«) wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet, um Untersuchungen zusammenzufassen, die die allmähliche Entwicklung von basalen kulturellen Techniken in der materiellen Kultur bei verschiedenen Völkern zum Gegenstand haben.¹⁹³ Pionierhafte Arbeit leistet auf diesem Feld A.L.-F. Pitt-Rivers, indem er die Entwicklung der Waffentechnik und der Navigationsverfahren bei verschiedenen Kulturen aufgrund des archäologischen Befunds beschreibt.¹⁹⁴ Der Ausdruck »evolutionäre Technologie« ist insgesamt wenig verbreitet.

Von einer »Biotechnik« ist seit den 1830er Jahren die Rede, anfangs in einem außerbiologischen Kontext im Sinne einer Lehre der Lebenskunst (von Varest 1836).¹⁹⁵ J.C. Booth und C. Morfit führen den Ausdruck 1852 im Englischen ein und bezeichnen damit die Lehre zur Verbesserung des Ertrags und

der Qualität landwirtschaftlicher Erzeugnisse (»the art of directing and controlling the growth of plants and animals, whence its name *Biotechnics*, [...] in order to render their products, in quantity and quality, most suitable to the demands of the arts or the more immediate wants of man«).¹⁹⁶

Im Deutschen wird der Terminus »Biotechnik« im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts viel verwendet, und zwar ausgehend von zoologischen Untersuchungen zum technischen Aufbau morphologischer Strukturen bei Tieren. G. Tornier führt in diesem Zusammenhang 1901 zunächst den Ausdruck *Biontotechnik* ein (angelehnt an Haeckels Terminus »Biont« für einen individuellen Organismus; ↑Individuum). Tornier definiert die Biontotechnik als »die Lehre von der Art, wie sich die Organismen nach physikalisch-technischen Gesetzen aufbauen und von den Fähigkeiten, die sie im Anschluss daran entwickeln«.¹⁹⁷ Nach Torniers Auffassung kann die Biontotechnik sachlich der »Entwickelungsmechanik« angegliedert werden. Als Beispiele von Untersuchungen der Biontotechnik führt Tornier anfangs v.a. Studien zur Embryogenese von Wirbeltieren vor. In den folgenden Jahren weitete Tornier die Anwendung der Biontotechnik aber auch auf wirbellose Tiere aus. Außerdem ändert er 1903 die Bezeichnung des Feldes zu *Biotechnik*.¹⁹⁸ Besser sei der neue Ausdruck, »weil er kürzer ist« und weil durch die neue Bezeichnung die Parallele zur Biochemie deutlicher werde.¹⁹⁹

Von anderen Autoren wird der Ausdruck übernommen, z.T. in Änderung seiner Bedeutung. So rückt zunehmend der Vorbildcharakter der natürlichen Strukturen für technische Konstruktionen in den Mittelpunkt der Biotechnik. Dementsprechend versteht R. Goldscheid unter der »planbewußten Biotechnik« 1911 ein Vorgehen, das die Natur der Lebewesen nicht nur nachahmt, sondern schöpferisch in sie eingreift.²⁰⁰ Er hält die Biotechnik für die wichtigste Technologie des 20. Jahrhunderts.

Allgemein kann die Biotechnik als die angewandte Kulturwissenschaft interpretiert werden, die die biologischen Prozesse nach dem allgemeinen Prinzip der *Nützlichkeit* ordnet.²⁰¹ Sofern dabei die Gestaltung und der Eingriff des Menschen im Zentrum steht, geht es in der Biotechnik um die Herstellung von *Leben unter Kontrolle* (»life under control«) – so wie es H.H. Wells, J. Huxley und G.P. Wells 1939 als Ziel eines effizienten und sanften Managements der Natur formulieren.²⁰²

Weitere Verbreitung findet der Ausdruck seit 1919 durch die Arbeiten des Botanikers R.H. Francé.²⁰³ Die Biotechnik behandelt in den Worten Francés die »Philosophie der Erfindungstätigkeit« in der

Natur und stellt die Evolutionsgeschichte von technischen Konstruktionen dar; in der botanischen Biotechnik gehe es um die »technische Phylogenie der Pflanze«.²⁰⁴ In den technischen Bauten der Pflanzen manifestiert sich in den Augen Francés eine »außermenschliche Kulturmöglichkeit«; die Darstellung der pflanzlichen Konstruktionen als Anpassungen werde so zu »ihrer Kulturgeschichte«.²⁰⁵

Eine Untersuchung der Bauprinzipien der Organismen aus technischer Perspektive setzt in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ein. Zunächst steht dabei noch der Bau der Organismen im Hinblick auf den Nutzen für sie selbst im Vordergrund. Dies zeigt sich etwa in den Untersuchungen S. Schwendeners zum Bau von Pflanzen.²⁰⁶ Daneben wird eine Verbindung zwischen Technik und Biologie im Hinblick auf die Verwertung für menschliche Zwecke gesehen; die Konstruktionen der organischen Natur werden als Vorbild für menschliche Konstruktionen betrachtet und analysiert.²⁰⁷ Als einer der Gründerväter dieser *technischen Biologie* oder genauer *biologisch inspirierten Technik* gilt Leonardo da Vinci, der u.a. versucht, ausgehend vom Bau der Vogelflügel Fluggeräte für den Menschen zu konstruieren. In vielerlei Hinsicht dienen die organischen Konstruktionen der menschlichen Technik als Vorbild, so z.B. der Getreidehalm und der Schaft der Vogelfeder, in denen eine erhöhte Biegefestigkeit durch periphere Materialanordnung erzielt wird, worauf bereits G. Galilei hinweist, oder die Federflughaut einiger Pflanzen, deren Bauprinzipien in der Konstruktion von Fallschirmen durch G. Caley in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts angewendet werden.

Im 20. Jahrhundert werden diese Bemühungen, sofern sie auf rein mechanischen Prinzipien beruhen, als *Biomechanik* bezeichnet. Der Ausdruck erscheint bereits seit den 1870er Jahren im Sinne des biologischen Paradigmas des Mechanismus (Preyer 1873: »Die Biomechanik unternimmt es [...] keineswegs alle Mysterien des Lebens zu entschleiern«²⁰⁸; ders. 1883: »*Biomechanik*, d.i. allgemeine Bewegungslehre der Organismen (*Biokinetik*), mit den beiden Unterabteilungen *Biostatik* oder Lehre vom Gleichgewicht der Organismen, und *Biodynamik* (*Zoodynamik* und *Phytodynamik*) oder Lehre von den Bewegungen der Organismen«²⁰⁹). Im Französischen taucht der Ausdruck in der Übersetzung von Preyers Einführung in die Physiologie (1884) auf²¹⁰ und später bei Y. Delage (1895: »Descartes n'est en pas moins le promoteur de la Biomécanique«²¹¹). Im Englischen wird das entsprechende Wort wohl erst seit Ende der 1890er Jahre gebraucht (Anonymus 1899: »biomechanics«²¹²; Stedman 1933: »Biomechanics, the sci-

ence of the action of forces, internal or external, on the living body«).²¹³

Bionik

Auf einen neuen begrifflichen Nenner bringt der amerikanische Luftwaffenmajor J.E. Steele die Versuche, technische Konstruktionen an biologischen Prinzipien zu orientieren, indem er 1958 die beiden Worte »Biologie« und »Elektronik« zu der Bezeichnung **Bionik** (»bionics«) zusammenführt. Steele entwickelt diesen Begriff im Rahmen seiner Tätigkeit in einem militärischen Geheimprojekt, in dem es um die Entwicklung eines elektronisch gesteuerten Fluggeräts geht, das in einigen Punkten einem fliegenden Käfer ähneln soll. Steele organisiert 1960 eine Konferenz zum Thema der Verbindung von Technik und Biologie.²¹⁴ Auf dieser Konferenz formuliert J.E. Keto die Aufgabe der Bionik als Untersuchung von Systemen, die ähnlich wie lebende Systeme funktionieren (»study of systems which function after the manner of or in a manner characteristic of or resembling living systems«).²¹⁵

Besonders im deutschsprachigen Raum hat sich die Gegenüberstellung von Biotechnik und Bionik etabliert. Danach besteht die *Biotechnik* (oder – um die oft assoziierte Nähe der Biotechnik zu mikrobiellen Techniken zu vermeiden – die *technische Biologie*) in der Untersuchung der Lebewesen nach physikalisch-technischen Methoden, die *Bionik* dagegen in der Anwendung biologischer Konstruktionsprinzipien in der Technik.²¹⁶ Beide betreffen komplementäre Ansätze: In dem einen Fall wird die Biologie aus physikalisch-technischer Warte betrachtet, in dem anderen die Technik ausgehend von natürlichen organischen Systemen entwickelt. Während die Biotechnik als Grundlagenforschung gilt, ist die Bionik v.a. eine anwendungsorientierte Disziplin. In letzter Zeit wird die Biotechnik insbesondere mit mikrobiologischen und genetischen Verfahren assoziiert (z.B. in der *Gentechnologie*, Davis 1970: »gene technology«²¹⁷; ↑Künstliches Leben).

Biotechnologie

Anders als die Biotechnik untersucht die **Biotechnologie** nicht die technischen Aspekte im Bau der Lebewesen, sondern ihre industrielle Verwertung für den Menschen. In Bezug auf ihre Anwendungsorientierung entspricht die Biotechnologie also der Bionik; es geht in ihr allerdings nicht um den Bau von Lebewesen, sondern allein um deren direkte Ausnutzung. Der Ausdruck »Biotechnologie« erscheint an der Wende zum 20. Jahrhundert in einer englischen Rezension des Werks »Die Mikroorganismen der

Gärungsindustrie« des dänischen Biotechnologen A. Jörgensen (Anonymus 1900: »this special branch of bacteriology [i.e. the application of micro-organisms to industrial processes] which might be called »biotechnology««²¹⁸). Jörgensen selbst verwendet die Bezeichnung »Biotechnologie« in seinem Buch nicht; er spricht von *Zymotechnik* (s.u.).²¹⁹

Programmatisch verwendet wird der Ausdruck seit 1917 von K. Ereky, dem späteren Ernährungsminister Ungarns, im Zusammenhang mit einer Kampagne zur Steigerung der Effizienz der ungarischen Landwirtschaft, insbesondere der Schweinemast.²²⁰ Ereky beschreibt das Schwein als »biotechnologische Arbeitsmaschine«. Allgemein bezeichnet Ereky 1919 die Biotechnologie als eine Zusammenfassung für »alle die Arbeitsvorgänge, bei denen aus den Rohstoffen mit Unterstützung lebender Organismen Konsumartikel erzeugt werden«.²²¹

P. Lindner, der Herausgeber der seit 1919 (bis 1925) erscheinenden »Zeitschrift für technische Biologie« übernimmt Ereky's Begriff und macht ihn damit einem wissenschaftlichen Publikum bekannt.²²² Weil die Biotechnologie im Wesentlichen praktische Fertigkeiten umfasst und keine wissenschaftlich fundierte Disziplin darstellt, lehnt A. Hase 1920 den Begriff »Biotechnologie« im wissenschaftlichen Kontext ab und hält »Biotechnik« für die angemessenere Bezeichnung.²²³ Beide Begriffe werden aber bis in die Gegenwart gleichermaßen verwendet.

Eine enge Verbindung der Biotechnologie zur Nahrungsmittelerzeugung mittels Mikroorganismen wird seit den 1920er Jahren gezogen. Die Biotechnologie tritt hier die Nachfolge der seit Ende des 17. Jahrhunderts praktizierten *Zymotechnologie* an, die von Fermentationen und verwandten chemischen Prozessen handelt.²²⁴ Im Zuge der Etablierung von Verfahren der alkoholischen Gärung zur Erzeugung von Getränken im großen Maßstab (z.B. des Bierbrauens) entwickelt sich *Zymotechnik* seit Ende des 19. Jahrhunderts zu einem Handelsnamen. E. Siebel gründet nach 1917 in Chicago ein »Bureau of Bio-Technology«, das sich mit Prozessen der Fermentation in nicht-alkoholischen Getränken befasst.²²⁵ Die Wahl des neuen Wortes »Biotechnologie« anstatt des verbreiteten »Zymotechnik«, das mit der alkoholischen Gärung assoziiert wurde, erfolgte wahrscheinlich, um Verfolgungen durch staatliche Behörden in Zeiten der Prohibition in Amerika zu umgehen.

Abgesehen von den seit Jahrtausenden z.B. durch Alkoholgärung und Hefewachstum biotechnologisch erzeugten Lebensmitteln (u.a. Brot, Wein und Bier) beginnt die Biotechnologie im engeren Sinne mit der Herstellung von Aceton und Milchsäure durch Fer-

mentation während des Ersten Weltkriegs. Seit Ende des Zweiten Weltkriegs entwickelt sich die Biotechnologie zu einem umfangreichen Industriezweig, der wesentlich auf die Erzeugung von Pharmazeutika und Nahrungsmitteln ausgerichtet ist. Seit Mitte der 1970er Jahre werden genetisch manipulierte Organismen verwendet, denen gezielt einzelne Gene eingesetzt wurden (z.B. zur Insulinproduktion). Wegen der damit verbundenen wirtschaftlichen Interessen werden die Fortschritte der Biotechnologie wesentlich durch private Unternehmen vorangetrieben.²²⁶

Nachweise

- 1 Stumpf, G. (1876). Physikalische Beschreibung des Rakonitzer Kreises im Königreich Böhmen. In: Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften (Hg.). (1876). Drey Abhandlungen über die physikalische Beschaffenheit einiger Distrikte und Gegenden von Böhmen, 45-100: 51; Roesler, G.F. (1790). Beyträge zur Naturgeschichte des Herzogthums Wirtemberg, Bd. 2: 46.
- 2 Tr. (1837). Scientifische Skizze der Gartenkunst. Allgemeine deutsche Garten-Zeitung 15, 337-340; 345-351; 353-359: 338.
- 3 Lavergne-Peguilhen, M. von (1838). Grundzüge der Gesellschaftswissenschaft, Erster Theil enthaltend die Bewegungs- und Productions-gesetze: 7f.
- 4 a.a.O.: 8.
- 5 Lavergne-Peguilhen, M. von (1841). Grundzüge der Gesellschaftswissenschaft, Zweiter Theil enthaltend die Kulturgesetze: 6.
- 6 Schmitthenner, F. (1830/39). Grundlinien der Geschichte der Staatswissenschaften, der Ethnologie, des Naturrechtes und der Nationalökonomie: 622 (§457).
- 7 Klemm, G. (1854-55). Allgemeine Culturwissenschaft, 2 Bde.: 1 Das Feuer, die Nahrung, Getränke, Narkotica; 2 Werkzeuge und Waffen; DuBois-Reymond, E.H. (1878). Culturgeschichte und Kulturwissenschaft.
- 8 Rickert, H. (1899/1926). Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft (Stuttgart 1986): 46.
- 9 a.a.O.: 44f.
- 10 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 183.
- 11 Rickert (1899/1926): 77.
- 12 Rickert (1896-1902/1929): 29.
- 13 Rickert (1899/1926): 40.
- 14 Rickert, H. (1913). Vom System der Werte. Logos 4, 295-327: 307ff.; vgl. ders. (1922). System der Philosophie, Erster Teil: Allgemeine Grundlegung der Philosophie.
- 15 Vgl. u.a. Hartmann, E. von (1908). Grundriß der Axiologie oder Wertwägungslehre; Münsterberg, H. (1908). Philosophie der Werte; Port, K. (1929). Das System der Werte; Kraus, O. (1937). Die Werttheorien. Geschichte und Kritik; Hessen, J. (1948). Wertlehre.
- 16 Wagner, H. (1959). Philosophie und Reflexion: 299ff.; Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 137ff.; vgl. auch Spranger, E. (1914/21). Lebensformen. Geisteswissenschaftliche Psychologie und Ethik der Persönlichkeit: 37; 67.
- 17 Rickert (1899/1926): 42.
- 18 Lorenz, K. (1941). Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie (in: Das Wirkungsgefüge der Natur und das Schicksal des Menschen, München 1978, 82-109).
- 19 Baumgartner, H.M. (1981). Über die Widerspenstigkeit der Vernunft, sich aus Geschichte erklären zu lassen. Zur Kritik des Selbstverständnisses der evolutionären Erkenntnistheorie. In: Poser, H. (Hg.). Wandel des Vernunftbegriffs, 39-64: 57.
- 20 a.a.O.: 63; vgl. Baumgartner, H.M. (1984). Die innere Unmöglichkeit einer evolutionären Erklärung der menschlichen Vernunft. In: Spaemann, R., Koslowski, P. & Löw, R. (Hg.). Evolutionstheorie und menschliches Selbstverständnis, 55-71.
- 21 Miller, G.F. (1998). How mate choice shaped human nature: a review of sexual selection and human evolution. In: Crawford, C.B. & Krebs, D. (eds.). Handbook of Evolutionary Psychology: Ideas, Issues, and Applications, 87-129: 118.
- 22 Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 62.
- 23 Vollmer, G. (1975). Evolutionäre Erkenntnistheorie.
- 24 Stekeler-Weithofer, P. (2001). Evolution und Entwicklung. Zum Biologismus in den Humanwissenschaften. Deutsche Z. Philos. 49, 571-585: 585.
- 25 Hüttemann, A. (2008). Kann die evolutionäre Psychologie kulturelle Phänomene erklären? In: ders. (Hg.). Zur Deutungsmacht der Biowissenschaften, 129-150: 144.
- 26 Sarasin, P. (2009). Darwin und Foucault. Genealogie und Geschichte im Zeitalter der Biologie: 416.
- 27 Kelleter, F. (2007). A tale of two natures: Worried reflections on the study of literature and culture in an age of neuroscience and neo-darwinism. Journal of Literary Theory 1, 153-189: 167f.
- 28 Boodin, J.E. (1910). The nature of truth. Philos. Rev. 19, 395-417: 414; vgl. Lovejoy, A.O. (1911). Review: DeLaguna, T. & DeLaguna, G.A. (1910). Dogmatism and Evolution. Philos. Rev. 20, 535-545: 538.
- 29 Campbell, D.T. (1974). Evolutionary epistemology. In: Schilpp, P.A. (ed.). The Philosophy of Karl Popper, 413-463.
- 30 Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwicklung, 2 Bde.: II, 539.
- 31 Engels, E.-M. (1989). Erkenntnis als Anpassung? Eine Studie zur Evolutionären Erkenntnistheorie: 64.
- 32 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 488.
- 33 Darwin, C. (1836-44). Notebook M. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844: 551.
- 34 Spencer, H. (1855/1901). Principles of Psychology, 2 vols.

- 35 Haeckel, E. (1924). Wahrheit (Gemeinverständliche Werke, Bd. IV, 8-34): 18f.
- 36 Simmel, G. (1895). Ueber eine Beziehung der Selektionslehre zur Erkenntnistheorie (in: ders., Zur Philosophie der Kunst, 1922, 111-125): 111.
- 37 a.a.O.: 116f.
- 38 a.a.O.: 118.
- 39 a.a.O.: 123.
- 40 Reinke, J. (1899). Gedanken über das Wesen der Organisation. Biol. Centralbl. 19, 81-94; 113-122: 91.
- 41 Boltzmann, L. (1905). Über eine These Schopenhauers (Populäre Schriften, Braunschweig 1979, 240-257): 252.
- 42 Boltzmann, L. (1897). Über die Frage nach der objektiven Existenz der Vorgänge in der unbelebten Natur (Populäre Schriften, Braunschweig 1979, 94-119): 111.
- 43 Dewey, J. (1910). The influence of Darwinism on philosophy (in: ders., The Influence of Darwin on Philosophy. And Other Essays in Contemporary Thought. Bloomington 1965, 1-19); vgl. Engels, E.-M. (1989). Erkenntnis als Anpassung?: 125f.
- 44 Lorenz, K. (1941). Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie. Blätter für deutsche Philosophie 15, 94-125: 99 (auch in: Das Wirkungsgefüge der Natur und das Schicksal des Menschen, München 1978, 82-109: 86).
- 45 a.a.O.: 95 (München 1978: 83).
- 46 Vgl. Engels (1989).
- 47 Rickert, H. (1911). Lebenswerte und Kulturwerte (Philosophische Aufsätze, hg. v. R.A. Bast, Tübingen 1999, 37-72): 62; ders. (1920/22). Die Philosophie des Lebens: 158.
- 48 Bieri, P. (1987). Evolution, Erkenntnis und Kognition. In: Lüttersfelds, W. (Hg.). Transzendente oder Evolutionäre Erkenntnistheorie?, 117-147: 137; 146.
- 49 Janich, P. (2000). Was ist Erkenntnis? Eine philosophische Einführung: 85f.; 88; vgl. ders. (1987). Evolution der Erkenntnis oder Erkenntnis der Evolution? In: Lüttersfelds, W. (Hg.). Transzendente oder Evolutionäre Erkenntnistheorie?, 210-226.
- 50 Baumgartner, H.M. (1984). Die innere Unmöglichkeit einer evolutionären Erklärung der menschlichen Vernunft. In: Spaemann, R., Koslowski, P. & Löw, R. (Hg.). Evolutionstheorie und menschliches Selbstverständnis, 55-71: 69; Höse, V. (1988). Tragweite und Grenzen der evolutionären Erkenntnistheorie. Z. allg. Wiss.theor. 19, 348-377: 363f.; Zimmerli, W.C. (1990). Grenzen des evolutionären Paradigmas. Metakritische Bemerkungen zu einer auslaufenden Denkmode. In: Jüdes, U., Eulefeld, G. & Kapune, T. (Hg.). Evolution der Biosphäre, 137-152: 141.
- 51 Vollmer, G. (1985). Was können wir wissen?, Bd. 1. Die Natur der Erkenntnis: 236.
- 52 Flach, W. (1998). Zur Frage der Begründetheit des gnosologischen Anspruches der biologischen Wahrnehmungslehre. In: Beaufort, J. & Precht, P. (Hg.). Rationalität und Prärrationalität. Festschrift für Alfred Schöpf, 47-61: 56.
- 53 Physicus (1874). Psychology of cruelty. Nature 11, 149.
- 54 Shields, C.W. (1877). The Final Philosophy, or, System of Perfectible Knowledge Issuing From the Harmony of Science and Religion: 376; vgl. Romanes, G.J. (1878). A Candid Examination of Theism: xvi; Cope, E.D. (1889). An outline of the philosophy of evolution. Proc. Amer. Philos. Soc. 26, 495-505: 499.
- 55 Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.) (1992). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture; Cosmides, L. (1999). Evolutionary Psychology. An Introduction; Buss, D.M. (1999/2004). Evolutionary Psychology. The New Science of the Mind; Buss, D.M. (ed.) (2005). The Handbook of Evolutionary Psychology; Dunbar, R.I.M. (2005). Evolutionary Psychology. A Beginner's Guide. Human Behaviour, Evolution, and the Mind; Dunbar, R.I.M. & Barrett, L. (eds.) (2007). Oxford Handbook of Evolutionary Psychology; Workman, L. & Reader, L. (2008). Evolutionary Psychology. An Introduction; Crawford, C. & Krebs, D. (eds.) (2008). Foundations of Evolutionary Psychology.
- 56 Tooby, J. & Cosmides, L. (1995). Foreword. In: Baron-Cohen, S., Mindblindness, xi-xviii: xiii.
- 57 Vgl. Buller, D. J. (2005). Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature: 130ff.
- 58 Cosmides, L. (1989). The logic of social exchange. Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task. Cognition 31, 187-276; Cosmides, L. & Tooby, J. (1992). Cognitive adaptations for social exchange. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture, 163-228.
- 59 Bowlby, J. (1969). Attachment and Loss, vol. 1. Attachment: 58.
- 60 Tooby, J. & Cosmides, L. (1990). The past explains the present: adaptations and the structure of ancestral environments. Ethol. Sociobiol. 11, 375-424: 386; Symons, D. (1990). Adaptiveness and adaptation. Ethol. Sociobiol. 11, 427-444: 429.
- 61 Symons, D. (1989). A critique of Darwinian anthropology. Ethol. Sociobiol. 10, 131-144.
- 62 Tooby & Cosmides (1990): 420; dies. (1992). The psychological foundations of culture. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture, 19-136: 54.
- 63 Cosmides, L. & Tooby, J. (1997). The modular nature of human intelligence. In: Scheibel, A.B. & Schopf, J.W. (eds.). The Origin and Evolution of Intelligence, 71-101: 85; vgl. Buller, D.J. (2005). Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature: 58f.
- 64 Tooby, J. & Cosmides, L. (1989). Evolutionary psychology and the generation of culture, part 1. Ethol. Sociobiol. 10, 29-49: 36.
- 65 Menninghaus, W. (2003). Das Versprechen der Schönheit; Eibl, K. (2004). Animal poeta. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie; ders. (2009). Kultur als Zwischenwelt. Eine evolutionsbiologische Perspektive.
- 66 Vgl. Buller (2005): 94; ders. (2009). Four fallacies of pop evolutionary psychology. Sci. Amer. 300, 74-81.
- 67 Sidgwick, H. (1876). The theory of evolution in its application to practice. Mind 1, 52-67: 58; Williams, C.M. (1893). A Review of the Systems of Ethics Founded on the

- Theory of Evolution; ders. (1893). *Evolutional Ethics*.
- 68** Coupland, W.C. (1884). Review: Schneider, H.H. (1883). *Freud und Leid des Menschengeschlechts*. *Mind* 9, 602-606; 606; Spencer, H. (1893). *Evolutionary ethics*. *Athenäum* Nr. 3432, 193-194.
- 69** Anonymus (1885). *New Books*. *Mind* 10, 298-315; 314; Sorley, W.H. (1885). *On the Ethics of Naturalism*.
- 70** Tille, A. (1895). *Von Darwin bis Nietzsche. Ein Buch Entwicklungsethik*.
- 71** Platon, *Leges* 710a; 963e; Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1144b4-9; 1151a18; *Ethica Eudemica* 1234a24-33.
- 72** Aristoteles, *De anima* 432b5f; *Ethica Nicomachea* 1113a15-b2.
- 73** Platon, *Laches* 196e-197c; Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1229a20-29; *Ethica Nicomachea* 1116b23-1117a9.
- 74** Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1144b14-31; 1149b31-35.
- 75** Vgl. Dierauer, U. (1977). *Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik*: 199ff.
- 76** Philon, *De animalibus* (ed. Aucher) 13ff.; vgl. Plutarch, *Bruta ratione uti* 991E ff.; Sextus Empiricus, *Pyrrhoneri hypotyposesis* 1, 65ff.; Porphyrios, *De abstinence* 3, 7ff.
- 77** Plutarch, *Bruta ratione uti* 987B.
- 78** Herodot, *Historiae* 1, 24; Plutarch, *De sollertia animalium* 984A-985B.
- 79** Winkler, J.H. (1742-45). *Philosophische Untersuchungen von dem Seyn und dem Wesen der Seele der Thiere*, 4 Teile: II, 93.
- 80** Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: II, 109.
- 81** a.a.O.: I, 73.
- 82** a.a.O.: I, 88.
- 83** Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 162.
- 84** ebd.
- 85** Engels, E.-M. (2007). *Charles Darwin*: 204.
- 86** Haeckel, E. (1877). *Ueber die heutige Entwicklungslehre im Verhältnisse zur Gesamtwissenschaft*. *Amtl. Ber.* 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte 50, 14-22: 19f.
- 87** Tille, A. (1895). *Von Darwin bis Nietzsche. Ein Buch Entwicklungsethik*: 22.
- 88** a.a.O.: 23.
- 89** a.a.O.: 40.
- 90** a.a.O.: 33.
- 91** Huxley, T.H. (1893). *Evolution and ethics* (Collected Essays, vol. IX, Hildesheim 1970, 46-116).
- 92** Hertwig, O. (1916). *Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie*.
- 93** Moore, G.E. (1903). *Principia Ethica*: 10; 38.
- 94** Austin, J.L. (1946). *Other Minds* (Philosophical Papers, Oxford 1961, 44-84): 71.
- 95** Hare, R. (1963). *Descriptivism* (Essays on the Moral Concepts, Cambridge 1972, 55-75): 55; Ausdruck auch schon bei: Frankena, W.C. (1962). Review: Wellman, C. (1961). *The Language of Ethics*. *J. Philos.* 59, 293-296: 294.
- 96** Hume, D. (1739-40). *A Treatise of Human Nature*: 469 (III, 1, i).
- 97** Vgl. Frankena, W.K. (1956-57). *Ethical naturalism re-novated*. *Rev. Metaphys.* 10, 457-473; Flew, A.G.N. (1967). *Evolutionary Ethics*; Nitecki, M.H. & Nitecki, D.V. (eds.) (1993). *Evolutionary Ethics*; Farber, P.L. (1994). *The Temptations of Evolutionary Ethics*; Thompson, P. (ed.) (1995). *Issues in Evolutionary Ethics*; Boniolo, G. & De Anna, G. (eds.) (2006). *Evolutionary Ethics and Contemporary Biology*.
- 98** Ruse, M. (1993). *Noch einmal: Die Ethik der Evolution*. In: Bayertz, K. (Hg.). *Evolution und Ethik*, 153-167: 163; 165.
- 99** Richards, R.J. (1986). *A defense of evolutionary ethics*. *Biol. Philos.* 1, 265-293: 289.
- 100** Kitcher, P. (2008). *Prospects for a naturalistic ethics*. In: Beckermann, A., Tetens, H. & Walter, S. (Hg.). *Philosophie. Grundlagen und Anwendungen. Hauptvorträge und ausgewählte Kolloquiumsbeiträge zu GAP* 6, 13-34: 19f.
- 101** Schmidt, T. (2011). *Evolutionäre Erklärungen von Moral und die Autonomie der Ethik*. In: Schmidt, T. & Tarkian, T. (Hg.). *Naturalismus in der Ethik. Perspektiven und Grenzen*.
- 102** Vgl. z.B. Ricken, F. (2005). *Warum Moral nicht naturalisiert werden kann*. In: Schmidinger, H. & Sedmak, C. (Hg.). *Der Mensch – ein freies Wesen?*, 249-258.
- 103** Schmidt (2011).
- 104** Vgl. Lütterfelds, W. (Hg.) (1993). *Evolutionäre Ethik zwischen Naturalismus und Idealismus*; Gräfrath, B. (1997). *Evolutionäre Ethik? Philosophische Programme, Probleme und Perspektiven der Soziobiologie*; Joyce, R. (2006). *The Evolution of Morality*; Macedo, S. & Ober, J. (eds.) (2006). *Primates and Philosophers. How Morality Evolved*; Schmidt, T. & Tarkian, T. (Hg.) (2011). *Naturalismus in der Ethik. Perspektiven und Grenzen*.
- 105** Wolffe, D.L. & Wolffe, H.M. (1939). *The development of cooperative behavior in monkeys and young children*. *J. Genet. Psychol.* 55, 137.
- 106** Lorenz, K. (1956). *Moral-analoges Verhalten geselliger Tiere*. *Universitas* 11, 691-704: 692; vgl. ders. (1950). *Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft* (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 114-200): 148ff.
- 107** Tugendhat, E. (2000). *Moral in evolutionstheoretischer Sicht*. In: *Aufsätze 1992-2000*, Frankfurt/M. 2001, 199-224: 219.
- 108** Brosnan, S.F. & de Waal, F.B.M. (2003). *Monkeys reject unequal pay*. *Nature* 425, 297-299; vgl. Brosnan, S.F., Schiff, H.C. & Waal, F.B.M. (2005). *Tolerance for inequity may increase with social closeness in chimpanzee*. *Proc. Roy. Soc. B* 272, 253-258.
- 109** Bekoff, M. (2004). *Wild justice and fair play: cooperation, forgiveness, and morality in animals*. *Biol. Philos.* 19, 489-520.
- 110** Vgl. Bräuer, J., Call, J. & Tomasello, M. (2006). *Are apes really inequity averse?* *Proc. Roy. Soc. B* 273, 3123-3128.
- 111** Jensen, K., Call, J. & Tomasello, M. (2007). *Chimpanzees are rational maximizers in an ultimatum game*. *Science* 318, 107-109; vgl. Tomasello, M. (2009). *Why we cooperate* (dt. *Warum wir kooperieren*, Frankfurt/M. 2010): 38f.
- 112** Wilson, D.S. (2002). *Darwin's Cathedral. Evolution,*

Religion, and the Nature of Society: 195.

113 Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*: 135ff.; Bekoff (2004): 508f.

114 Nordau, M. (1885). Paradoxe: 290; vgl. auch ders. (1885). Evolutionistische Aesthetik. Probekapitel aus „Paradoxe“ von Max Nordau. *Die Gesellschaft* 1 (38), 711-717.

115 Nordau, M. (1896). *Paradoxes* (transl. by J.R. McIlraith): 259.

116 Baird, J.W. (1903). Summary: Volkelt, J.W. (1902). Die entwicklungsgeschichtliche Betrachtungsweise in der Aesthetik. *Z. Psychol. Physiol. Sinne* 29, 1-21. *Philos. Rev.* 12, 220.

117 Vgl. Kogan, N. (1994). On aesthetics and its origins: some psychobiological and evolutionary considerations. *Soc. Res.* 61, 139-165; Stoddart, D.M. (1997). Evolutionary aesthetics. *Interdisc. Sci. Rev.* 22, 217-228; Aiken, N.E. (1998). The Biological Origins of Art; Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik; Voland, E. & Grammer, K. (eds.) (2003). *Evolutionary Aesthetics*.

118 Vgl. Platon, *Nomoi* 653e; 673d; Cicero, *De Officiis* I, 14.

119 Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1230b36-1231a15; *Ethica Nicomachea* 1118a16-32; *De sensu* 443b24-444a5.

120 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: II, II, 141, 4 ad 3; vgl. ders. (1260). In *decem libros Ethicorum Aristotelis ad Nicomachum expositio*: III, 19, Nr. 610.

121 Vgl. Tonelli, G. (1984). Naturschönheit/Kunstschönheit. *Hist. Wb. Philos.* 6, 623-626.

122 Breitingen, J.J. (1740). *Critische Dichtkunst*: 269; Sulzer, J.G. (1750). *Unterredungen über die Schönheiten der Natur*.

123 Ehrhart, B. (1753). *Oeconomische Pflanzenhistorie*, Bd. 2: 141.

124 Kant, I. (1789). Erste Einleitung in die Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. XX, 193-251): 234.

125 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 301.

126 Winkler, J.H. (1742-45). *Philosophische Untersuchungen von dem Seyn und dem Wesen der Seele der Thiere*, 4 Teile: II, 93.

127 Reimarus, H.S. (1760/62). *Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe*: 94f.

128 Hume, D. (1779). *Dialogues Concerning Natural Religion* (Oxford 1993): 100f. (Part X).

129 Moritz, K.P. (1793). *Vorbegriffe zu einer Theorie der Ornamente*: 5.

130 ebd.

131 Anonymus (1793). *Vorbegriffe zu einer Theorie der Ornamente*, von Karl Philipp Moritz. *Neue Bibliothek der schönen Wissenschaften und der freyen Künste* 51, 218-230: 222.

132 Hegel, G.W. [1823-29]. *Vorlesungen über die Ästhetik* (Werke, Bd. X/1, Berlin 1835): 10.

133 Arnim, B. von (1835). *Tagebuch zu Goethe's Briefwechsel mit einem Kinde*: 92.

134 Hartmann, E. von (1869/71). *Philosophie des Unbewußten*: 431f.

135 Goethe, J.W. von (1794). Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne (LA, Bd. I, 10, 125-127): 125.

136 Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 160; 162; 414.

137 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 277; II, 39; 108; 112 und passim.

138 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 199.

139 Darwin, C. (1859/66). *On the Origin of Species*: 240.

140 Vgl. z.B. Kronfeld, A. (1906). Sexualität und ästhetisches Empfinden in ihrem genetischen Zusammenhange; Alsberg, P. (1922). *Das Menschheitsrätsel*: 254f.

141 Wallace, A. (1878). *Tropical Nature and other Essays* (dt. Braunschweig 1879): 163f.

142 Campbell, G.D. (Duke of Argyll) (1867). *The Reign of Law*.

143 Brunner von Wattenwyl, C. (1873). Ueber die Hyper-telie in der Natur. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 23, 133-138.

144 Spencer, H. (1870/81). *Principles of Psychology*, 2 vols.: II, 633.

145 a.a.O.: 629.

146 a.a.O.: 632.

147 a.a.O.: 635.

148 Nordau, M. (1885). *Paradoxe*: 300.

149 a.a.O.: 301.

150 a.a.O.: 305.

151 a.a.O.: 306.

152 Haeckel, E. (1899-1904). *Kunstformen der Natur*; vgl. Bayertz, K. (1984). Die Deszendenz des Schönen. Darwinisierende Ästhetik im Ausgang des 19. Jahrhunderts. In: Bohnen, K. (Hg.). *Fin de Siècle. Zu Naturwissenschaft und Literatur der Jahrhundertwende im deutsch-skandinavischen Kontext*, 88-110; Krauß, E. (1995). Haeckel: Promorphologie und »evolutionistische« ästhetische Theorie. Konzept und Wirkung. In: Engels, E.-M. (Hg.). *Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert*, 347-394; Breidbach, O. (Hg.) (2006). *Bildwelten der Natur*.

153 Haeckel, E. (1914). *Die Natur als Künstlerin*: 12.

154 Haeckel, E. (1904). *Kunstformen der Natur*. Supplement-Heft. *Allgemeine Erläuterung und systematische Übersicht*: 8.

155 Haeckel, E. (1917). *Kristallseelen. Studien über das anorganische Leben*: 131.

156 Haeckel (1917); Breitenbach, W. (1914). *Formenschatz der Schöpfung*. In: Haeckel (1914), 43-114: 51ff.

157 Möbius, K. (1908). *Ästhetik der Tierwelt*: 28.

158 a.a.O.: 2.

159 a.a.O.: 127.

160 Vgl. Kockerbeck, C. (1997). *Die Schönheit des Lebendigen. Ästhetische Naturwahrnehmung im 19. Jahrhundert*: 111.

161 Möbius, K. (1900). Über die Grundlagen der ästhetischen Beurteilung der Säugetiere. *Sitzungsber. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin* 1900, 163-182: 164.

162 Möbius, M. (1906). Über nutzlose Eigenschaften an

Pflanzen und das Prinzip der Schönheit. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 24, 5-12: 9f.

163 Frieling, H. [1939]. Tiere als Baumeister; Frisch, K. von (1974). Tiere als Baumeister.

164 Frisch (1974): 292.

165 Gilliard, E.T. (1956). Bower ornamentation versus plumage characters in bower-birds. Auk 73, 450-451; ders. (1969). Birds of Paradise and Bower Birds: 54f.; Diamond, J.M. (1982). Evolution of bowerbirds' bowers: animal origin of the aesthetic sense. Nature 297, 99-102: 100f.

166 Craig, W. (1943). The song of the wood pewee, *Myiarchus cinerascens* L., a study of bird music. New York State Museum Bull. No. 334, 1-186; vgl. Koehler, O. (1951). Besprechung. Z. Tierpsychol. 8, 148-153.

167 Koehler, O. (1951). Der Vogelgesang als Vorstufe von Musik und Sprache. J. Ornithol. 93, 1-20.

168 Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235-409: 258.

169 Lötsch, B. (1998). Gibt es Kunstformen der Natur? Radiolarien, Haeckels biologische Ästhetik und ihre Überschreitung. In: Welträtsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel – Werk, Wirkung und Folgen, 339-372: 359.

170 Ladygina-Kohts, N.N. (1935). Ditja Šimpanze i ditja celoveka v ich instinktach, emocijach, igrach, priblykach i vyrazitel'nych dvizenijach.

171 Shepherd, W.T. (1915). Some observations on the intelligence of the chimpanzee. J. Anim. Behav. 5, 391-396; Sokolowsky, A. (1928). Erlebnisse mit wilden Tieren; Klüver, H. (1933). Behavior Mechanisms in Monkeys; Kellogg, W.N. & Kellogg, L.A. (1933). The Ape and the Child.

172 Vgl. z.B. Schiller, P. (1951). Figural preferences in the drawings of a chimpanzee. J. Comp. Physiol. Psychol. 44, 101-111; Goja, H. (1959). Zeichenversuche mit Menschenaffen. Z. Tierpsychol. 16, 369-373.

173 Rensch, B. (1957). Ästhetische Faktoren bei Farb- und Formbevorzugungen von Affen. Z. Tierpsychol. 14, 71-99; ders. (1958). Die Wirksamkeit ästhetischer Faktoren bei Wirbeltieren. Z. Tierpsychol. 15, 447-461.

174 Rensch, B. (1961). Malversuche mit Affen. Z. Tierpsychol. 18, 347-364.

175 Morris, D. (1959). The behavior of higher primates in captivity. Proc. XV Intern. Congr. Zool. London 1958, 94-98; ders. (1962). The Biology of Art (dt. 1963); vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1988). The biological foundation of aesthetics. In: Rentschler, I., Herzberger, B. & Epstein, D. (eds.). Beauty and the Brain. Biological Aspects of Aesthetics, 29-68: 35f.

176 Morris, D. (1957). Paintings by Chimpanzees. Institute of Contemporary Arts, London (Ausstellungskatalog).

177 Morris (1962; dt. 1963): 165.

178 Vgl. Müller-Beck, H. & Albrecht, G. (Hg.) (1987). Die Anfänge der Kunst vor 30.000 Jahren.

179 Chauvet, J.-M. et al. (1995). La grotte Chauvet à Vallon-Pont-d'Arc; Clottes, J. (ed.) (2001). La grotte Chauvet; Valladas, H. et al. (2001). Evolution of prehistoric cave art. Nature 413, 479.

180 Riek, G. (1934). Die Eiszeitjäger am Vogelherd im Lonetal, Bd. I; Conard, N. & Bolus, M. (2003). Radiocarbon dating the appearance of modern humans and timing of

cultural innovations in Europe: new results and new challenges. J. hum. Evol. 44, 331-371; Conard, N.J. (2003). Palaeolithic ivory sculptures from southwestern Germany and the origin of figurative art. Nature 426, 830-832.

181 Conard, N.J. (2009). A female figurine from the basal Aurignacian of Hohle Fels Cave in southwestern Germany. Nature 459, 248-252.

182 Vgl. Henshilwood, C.S., D'errico, F., Marean, C.W., Milo, R.G. & Yates, R. (2001). An early bone tool industry from the middle stone age at Blombos cave, South Africa: implications for the origins of modern human behaviour, symbolism and language. J. Hum. Evol. 41, 631-678.

183 Mania, D. & Mania, U. (1988). Deliberate engravings on bone artefacts of Homo erectus. Rock Art Res. 5, 91-107.

184 Bednarik, R.G. (1994). The earliest known art. Acta Archaeol. 65, 221-232: 226.

185 Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik: 11f.

186 a.a.O.: 46.

187 Burckhard, M. (1895). Ästhetik und Sozialwissenschaft. Drei Aufsätze: III. Die Kunst und die natürliche Entwicklungsgeschichte: 71; vgl. 53.

188 Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 253.

189 Menninghaus, W. (2003). Das Versprechen der Schönheit: 197.

190 Seel, M. (2005). Vom Nutzen und Nachteil der evolutionären Ästhetik. In: Kleeberg, B., Walter, T. & Crivellari, F. (Hg.). Urmensch und Wissenschaften, 323-334: 331.

191 ebd.

192 Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. J. theor. Biol. 53, 205-214.

193 Haddon, A.C. (1907). Review: Pitt-Rivers, A.L.-F. (1906). The Evolution of Culture and Other Essays. Folklore 18, 217-220: 220.

194 Pitt-Rivers, A.L.-F. (1906). The Evolution of Culture and Other Essays.

195 [Vaerst, F. von] (1836). Cavalier-Perspective. Handbuch für angehende Verschwender: xxx.

196 Booth, J.C. & Morfit, C. (1852). On Recent Improvements in the Chemical Arts: 14.

197 Tornier, G. (1901). Ueberzählige Bildungen und die Bedeutung der Pathologie für die Biontotechnik (mit Demonstrationen). Verhandlungen des V. Internationaler Zoologen-Congresses Berlin 1901, 467-498: 497.

198 Tornier, G. (1903). Entstehen von Vorderfuß-Hyperdactylie bei Cervus-Arten. Ein Beitrag zur Biotechnik. Morphol. Jahrb. 31, 453-504; ders. (1905). Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleon. Ein Beitrag zur Biotechnik. Zool. Jahrb. Abth. Anat. 21, 1-40.

199 Tornier (1903): 456.

200 Goldscheid, R. (1911). Höherentwicklung und Menschenökonomie. Grundlegung der Sozialbiologie: XXII.

201 In Anlehnung an Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 137ff.

202 Wells, H.G., Huxley, J. & Wells, G.P. (1939). The Sci-

ence of Life: 1029.

203 Francé, R.H. (1919). Die technische Leistung der Pflanzen: 266.

204 ebd.

205 a.a.O.: 8; vgl. Francé, R.H. (1920). Die Pflanze als Erfinder.

206 Schwendener, S. (1874). Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotyledonen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen.

207 Vgl. Gießler, A. (1939). Biotechnik. Eine Einführung; Kraimer, L.P. (1964). Bionik: eine neue Wissenschaft.

208 Preyer, W. (1873). Über die Erforschung des Lebens: 4; vgl. Mehnert, E. (1898). Biomechanik erschlossen aus dem Principe der Organogenese.

209 Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie, kurz und leichtfasslich dargestellt: 5.

210 Preyer, W. (1884). *Éléments de physiologie générale*: 5.

211 Delage, Y. (1895). La structure du protoplasme: 723.

212 Anonymus (1899). Scientific notes and news. *Science* 9, 301.

213 Stedman, T.L. (1933). *A Practical Medical Dictionary* (ed. 12): 134/1 (nach OED).

214 Steele, J. (ed.) (1960). Bionics. *Proc. Nat. Aeronaut. Electronics Conference*; vgl. Heynert, H. (1976). Grundlagen der Bionik: 16.

215 Keto, J.E. (1960). *Proc. Nat. Aeronaut. Electronics Conference*: 218 (nach OED 1989).

216 Nachtigall, W. (1982). Biotechnik und Bionik – Fachübergreifende Disziplinen der Naturwissenschaft. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. Math.-Naturwiss. Kl.* 1, 1982, 1-29; ders. (1998). Bionik. Grundlagen und Beispiele für Ingenieure und Naturwissenschaftler: 5.

217 Davis, B.D. (1970). Prospects for genetic intervention in man. *Science* 170, 1279-1283; 1283; Böhme, W. (1980). Biologische Tabus? Über Gentechnologie.

218 Anonymus (1900). [Rez. Jörgensen, A. (1886/98). Die Mikroorganismen der Gärungsindustrie; engl. Transl.: *Micro-organisms and Fermentation*, London 1900]. *The Lancet* 156, 179.

219 Jörgensen, A. (1886/98). Die Mikroorganismen der Gärungsindustrie: v.

220 Ereky, K. (1917). Nahrungsmittelproduktion und Landwirtschaft; vgl. Bud, R. (1993). *The Uses of Life. A History of Biotechnology*: 1; 34.

221 Ereky, K. (1919). Biotechnologie der Fleisch-, Fett- und Milcherzeugung im landwirtschaftlichen Großbetriebe: 5.

222 Lindner, P. (1920). Allgemeines aus dem Bereich der Biotechnologie. *Z. techn. Biol.* 8, 54-56.

223 Hase, A. (1920). Über technische Biologie. Ihre Aufgaben und Ziele, ihre prinzipielle und wirtschaftliche Bedeutung. *Z. techn. Biol.* 8, 23-45.

224 Stahl, G.E. (1697). *Zymotechnia fundamentalis*; vgl. Bud (1993): 6ff.

225 Vgl. Arnold, J.P. & Penman, F. (1933). History of the Brewing Industry and Brewing Science in America: Prepared as a Memorial to the Pioneers of American Brewing Science, Dr. John E. Siebel and Anton Schwartz; Bud (1993):

31.

226 Vgl. Kennedy, M. (1986). *Biotechnology. The University-Industrial Complex*; Thackray, A. (1999). *Private Science. Biotechnology and the Rise of the Molecular Science*.

Literatur

Engels, E.-M. (1989). Erkenntnis als Anpassung? Eine Studie zur Evolutionären Erkenntnistheorie.

Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur.

Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik.

Voland, E. & Grammer, K. (eds.) (2003). *Evolutionary Aesthetics*.

Boniolo, G. & De Anna, G. (eds.) (2006). *Evolutionary Ethics and Contemporary Biology*.

Macedo, S. & Ober, J. (eds.) (2006). *Primates and Philosophers. How Morality Evolved*.

Künstliches Leben

Die Ursprünge des Ausdrucks ›Künstliches Leben‹ liegen mindestens in der Frühen Neuzeit und beziehen sich auf die frühen Erfahrungen mit selbstbeweglichen Maschinen (›Automaten‹). Im Englischen findet sich ein erster Nachweis der Formulierung zu Beginn des 17. Jahrhunderts (1613 bei dem Dramatiker F. Beaumont: ›Artificial life‹).¹ R. Descartes verwendet diese Automaten, wie allgemein Einrichtungen von Maschinen, als Modell zur Erklärung von Lebensprozessen (↑Physiologie; Organismus/Mechanismus). Darüber hinausgehend stellt T. Hobbes in der Einleitung seines ›Leviathan‹ (1651) die Frage, ob die Automaten selbst ein künstliches Leben (›artificial life‹) hätten, weil ihre funktionalen Teile direkt mit den Einrichtungen eines Lebewesens vergleichbar sind (›why may we not say, that all automata (engines that move themselves by springs and wheels as doth a watch) have an artificial life? For what is the heart, but a spring; and the nerves, but so many strings; and the joints, but so many wheels, giving motion to the whole body, such as was intended by the artificer‹).² Bei Hobbes wird Descartes' Vergleich von Lebewesen mit Automaten also umgedreht: Nicht die Maschinen gelten als Modelle für die Erkenntnis der Tiere (technomorphes Verständnis von Lebewesen), sondern die Lebewesen als Modelle für Maschinen (zoomorphes Verständnis von Maschinen). In dem frühneuzeitlichen Diskurs stellt hier allerdings bereits die Annahme der Selbstbeweglichkeit ein Problem dar, weil die Materie vielfach so konzipiert ist, dass sie sich aus sich heraus nicht bewegen kann.

Seit dem 17. Jahrhundert werden mit dem Ausdruck ›Künstliches Leben‹ verschiedene Bedeutungen verbunden. Er wird einerseits bezogen auf das Leben von Pflanzen oder Tieren in der Kultivierung durch den Menschen (z.B. das Leben von Pflanzen in der Nachbarschaft des Menschen).³ Eine weitere Bedeutung betrifft das Leben des erwachsenen zivilisierten Menschen im Gegensatz zum Leben in seiner Kindheit und dem Leben von Menschen der Natur-

Künstliches Leben ist Leben, das nicht im Prozess der natürlichen Evolution entstanden ist, sondern intentional von einem Designer gestaltet wurde. Vollkommen künstliche Lebewesen sind nicht durch Fortpflanzung aus anderen entstanden, sondern durch Zusammensetzung nicht organisierter Teile gebildet worden. Teilweise künstliche Lebewesen sind solche, die zwar von anderen Organismen, ihren Eltern, abstammen, deren Eigenschaften aber bewusst und gezielt von einem planenden Wesen verändert wurden (direkt durch Manipulation oder indirekt durch Züchtung).

Künstliches Leben (Beaumont 1613) 399
Züchtung (Anonymus 1807) 405
Genetisches Engineering
(Timofëeff-Ressovsky 1934) 406
Gentechnologie (Davis 1970) 405

völker (›savage life‹⁴; Hufeland 1798: ›Unsre künstliche Diät wird erst durch unser künstliches Leben notwendig‹⁵). Der Zivilisation des Menschen ist im Anschluss an diese Vorstellung insgesamt ein künstliches Leben zugeschrieben worden (Anonymus 1870: ›the artificial life of civilisation‹).⁶ Im 20. Jahrhundert rückt schließlich die technische Herstellung von Lebewesen in die Reichweite der Vorstellung und wird als wichtige technische Innovation propagiert.⁷

Forschungsprogramm der Informatik

Im Sinne eines festen Begriffs und eines Forschungsprogramms erscheint der Ausdruck ›Künstliches Leben‹ erst Mitte der 1980er Jahre. C. Langton verwendet ihn 1987 in den Vorbereitungen einer Tagung, die in Santa Fe, New Mexico, stattfindet (›We propose that the notion of the ›molecular logic of the living state‹ can be captured by the interactions of virtual automata and thus that the existence of artificial life within cellular automata is a distinct possibility‹).⁸ Langton definiert die Forschungsrichtung als das Studium solcher menschengemachter Systeme, die ein für natürliche lebende Systeme charakteristisches Verhalten zeigen (›the study of man-made systems that exhibit behaviors characteristic of natural living systems‹).⁹ In der seitdem verbreiteten Bedeutung bezieht sich der Ausdruck ›Künstliches Leben‹ (abgekürzt ›KL‹, oder Englisch ›AL‹) auf künstliche Systeme wie Computerprogramme oder Roboter, in denen wesentliche Eigenschaften von natürlichen Lebewesen wie Selbstbewegung, Fortpflanzung oder Evolution verwirklicht sind.

Als gezielte Provokation kann der Begriff des Künstlichen Lebens empfunden werden, weil über Jahrtausende das Künstliche dem Lebendigen entgegengesetzt wurde, so dass ein ›künstliches Leben‹ wie ein ›hölzernes Eisen‹ wäre.¹⁰ Die Momente der natürlichen, spontanen Entstehung und des Undurchsichtig-Unerklärlichen, die sich mit dem Lebensbegriff verbinden (↑Leben), werden in der Rede vom Künstlichen Leben unterwandert. Das künstliche Leben ist das gemachte und planvoll gestaltete, und damit in gewissem Sinne uneigentliche Leben.

Definitionsfragen: Mensch, Züchtung, Kunst

Künstliches Leben ist das Leben, das in der Kultur des Menschen hervorgebracht wird. Definitions-

gemäß könnte der Mensch als das erste künstliche Lebewesen auf der Erde verstanden werden, weil er sich durch seine Selbstgestaltung zum Menschen bildet. H. Plessner spricht 1928 in diesem Sinne von der »natürlichen Künstlichkeit« des Menschen.¹¹ Im engeren Sinne sind künstliche Lebewesen solche Wesen, die der Mensch aus nichtlebenden Stoffen synthetisiert hat. Ob es künstliche Lebewesen dieser Art bereits gibt, ist eine strittige Frage, deren Antwort von dem zugrunde gelegten Lebensbegriff abhängt (s.u.).

Neben der vollständigen Neuformung von Leben ausgehend von nicht-lebenden Ausgangsstoffen kann auch die Umformung vorhandener Lebewesen als eine Form des künstlichen Lebens gelten. Materielle, neu geformte künstliche »Lebewesen« erscheinen zuerst als Zeichnungen oder Plastiken, die aus anorganischen Stoffen geformt, aber Lebewesen nachgebildet sind. Die ältesten Zeugnisse der plastischen ikonischen Kunst sind etwa 35.000 Jahre alt (†Mensch; Tier: Abb. 282 und Abb. 521).¹² In magischen und mythologischen Vorstellungswelten kann diesen Repräsentationen von Lebewesen selbst ein Leben zugeschrieben werden. Das aus nicht-lebenden Stoffen gebildete künstliche Leben ist damit in gewisser Weise so alt wie die künstlerische Darstellung von Lebewesen. Die »Lebendigkeit« der künstlerischen Figuren besteht aber allein in einer Ähnlichkeit mit bestehenden Lebewesen in Bezug auf die äußere Form; es fehlt ihnen eine innere Dynamik von Prozessen, die der eigentlichen Lebendigkeit zugrunde liegt.

Antike

Künstliche Automaten, die eine Dynamik von wechselseitig aufeinander bezogenen Prozessen umfassen (†Wechselseitigkeit; Organisation), werden in der griechischen Antike in mythischen Erzählungen entworfen und als mechanische Einrichtungen tatsächlich konstruiert. In Homers »Ilias« wird Hephaistos, dem Gott der Künste und des Feuers, der Betrieb einer gut eingerichteten Werkstatt nachgesagt, in der u.a. selbstfahrende Dreifüße und ein die Insel Kreta bewachender Riese konstruiert worden sein sollen. Als Gehilfe soll Hephaistos über Jungfrauen aus Gold verfügt haben.¹³ Nach dem antiken Bericht war Dädalos der erste Mensch, der ohne göttliche Hilfe Automaten gebaut hat. Darunter seien menschliche Gestalten, die gehen und die Arme bewegen konnten.¹⁴ Aristoteles weist auf die mögliche Funktion solcher Androiden als Arbeitsgehilfen des Menschen hin.¹⁵ Konkret diskutiert er den Fall einer künstlichen Aphrodite aus Holz, die Dädalos dadurch belebt ha-

ben soll, dass er sie mit Quecksilber ausgegossen hat; die Beweglichkeit der runden Atome hätte zu einer Bewegung des ganzen Körpers geführt.¹⁶ Ein anderes viel diskutiertes künstliches Lebewesen ist die Taube des Archytas, die angeblich aus Holz bestand und angetrieben durch einen inneren Luftstrom fliegen konnte.¹⁷

Die Vision von sich selbst bewegenden künstlichen Maschinen und Menschen tritt auch in anderen Kulturkreisen auf: In taoistischer Tradition steht ein Bericht von Liu-Tzu-yüan aus dem 3. vorchristlichen Jahrhundert: Berichtet wird von einem menschlichen Automaten, der Gliedmaßen und Kopf von selbst bewegen kann und auch über sämtliche innere Organe des Menschen verfügt.¹⁸ Die mythologischen Überlieferungen vieler Kulturen enthalten anekdotische Berichte von künstlichen Menschen, Tieren und Dämonen.

Genauere Hinweise auf die Mechanismen, die den Selbstbewegungen zugrunde liegen, finden sich in der Schrift »Pneumatica« des Heron von Alexandria aus dem ersten nachchristlichen Jahrhundert. Die Bewegungen der dort beschriebenen Automaten beruhen – ebenso wie die der um 300 Jahre älteren Automaten des Philon und Ktesibios, von denen Heron berichtet – im Wesentlichen auf Luft- und Wasserdruck: Komplizierte Röhren- und Pumpensysteme in Brunnen und anderen Einrichtungen (z.B. Vorläufern der Dampfmaschine) sorgen für eine gezielte Umwandlung des Drucks in die Bewegungen von Figuren.¹⁹

Bis in die Renaissance- und Barockzeit hinein werden hydraulische Automaten nach den Anweisungen Herons gebaut. Mit der Entwicklung mechanischer Uhren wird neben dem Luft- und Wasserdruck die Schwerkraft als Quelle der Bewegungen der künstlichen Lebewesen eingesetzt. Seit dem Mittelalter sind öffentlich aufgestellte Uhren als Schmuck und zur Unterhaltung mit mechanischen »Lebewesen« versehen, die über ein Uhrwerk angetrieben werden, z.B. kleine Menschenfiguren, die einen Hammer schwingen und auf eine Glocke schlagen oder eine Trompete erheben (vgl. auch die sogenannten »Roraffen« z.B. über der Orgel des Straßburger Münsters aus dem 15. Jahrhundert).²⁰

Alle diese mechanisch-hydraulischen Einrichtungen können eher als Simulationen denn als Realisationen von Leben gelten – und sind auch meist so gedacht. Nur selten, aber gelegentlich bereits bei antiken Autoren, die diese Auffassung vorstellen, um sie anschließend zu widerlegen, werden Automaten beschrieben, als seien sie Lebewesen, insofern sie über Eigenschaften von Lebewesen und damit über

eine Seele verfügen (↑Organismus/Mechanismus). So beschreibt Gregor von Nyssa mechanische Spielzeuge, die typische Lebenserscheinungen wie eine bestimmte Form, Bewegungen und sogar eine Stimme zeigen, die aber nicht durch eine geistige Kraft (»νοητή τις δύναμις«), sondern allein durch ein der Materie innewohnendes bewegendes Vermögen (»κινητική δύναμις«) hervorgebracht würden.²¹ Die durch den Handwerker in den Körper gelegte Technik (»τέχνη«) trete hier an die Stelle der Seele, wie es ausdrücklich heißt.²²

Automaten der Frühen Neuzeit

Maschinen, denen tatsächlich Leben zugeschrieben wird, werden erst nach der Formulierung mechanistischer Lebenstheorien (z.B. durch Descartes; ↑Organismus/Mechanismus) möglich. Descartes untersucht die ihm bekannten mechanischen Automaten genau, er verwendet sie als Modell zur Analyse von Lebewesen – er schreibt ihnen aber nicht selbst Lebendigkeit zu.²³ Besonders bekannt wird eine um 1740 von J. Vaucanson konstruierte mechanische Ente. Dieses »Lebewesen« aus Kupfer kann auf dem Wasser herum schwimmen, Nahrung und Wasser aufnehmen, die Nahrung verdauen und quakende Laute von sich geben (vgl. Abb. 263).²⁴ Was diese Automaten jedoch nicht können, ist sich selbst erzeugen und die Stoffe ihres Körpers erneuern, wie dies die natürlichen Lebewesen kennzeichnet. Auch die Art der Kontrolle ist in beiden Systemen verschieden: Während für die natürlichen Lebewesen eine verteilte Steuerung ohne klare Hierarchien typisch ist, weisen die mechanischen Automaten meist eine zentralisierte Kontrolle auf.

Ende des 19. Jh.: Vision der Physiologie

Die Erzeugung künstlichen Lebens erscheint seit Mitte des 19. Jahrhunderts einigen Autoren auch in physiologischer Hinsicht möglich oder sogar greifbar. Hintergrund dieser Einschätzung bilden die rasanten Fortschritte der Physiologie im 19. Jahrhundert. Für den Physiologen E. Dubois-Reymond gilt die Entstehung des Lebens 1872 zwar noch als ein *Ignoramus*, aber sie bildet doch kein *Ignorabimus*, weil er sie für prinzipiell erkennbar hält (im Gegensatz zum Wesen von Materie und Kraft, dem Ursprung der Bewegung und der Entstehung des Bewusstseins, die er für ein *Ignorabimus* hält).²⁵ Zu Beginn des 20. Jahrhunderts steht für J. Loeb der prinzipiellen Möglichkeit der Erzeugung von Leben im Labor nichts im Wege. Er stellt 1906 fest, dass zwar vorläufig noch ein Unterschied zwischen den natürlichen Organismen und den künstlichen Maschinen bestehe. »Es spricht aber

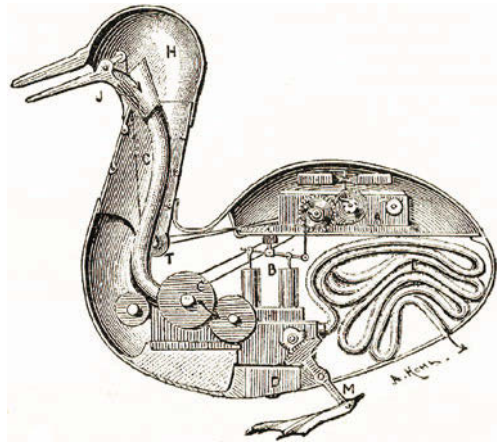


Abb. 263. Automat einer Ente mit Mechanik zur Fortbewegung und Ernährung. A: Uhrwerk (zum Antrieb der Fortbewegung und der Pumpe?); B: Pumpe (zum Transport der Nahrung?); C: Mühle zum Mahlen von Körnern; F: Darmschlauch; J: Schnabel; H: Kopf; M: Füße (aus Anonymus (1899). *Some curious automata*. *Sci. Amer.* 80 (21. Jan.), 43; leicht verändert in Bley, G. (1899). *Vaucanson's mechanische Ente*. *Deutsche Uhrmacher-Zeitung* 23(6), 136).

nichts gegen die Möglichkeit, daß den technischen oder experimentellen Naturwissenschaften auch die künstliche Herstellung lebender Maschinen gelingen wird. [...] Die lebenden Organismen dürfen als chemische Maschinen angesehen werden, weil die Energiequelle für ihren Betrieb aus chemischer Energie gewonnen wird, und weil chemische Prozesse den Aufbau des Materials, aus dem die Maschine gebildet wird, besorgen.«²⁶ Wenig später behauptet Loeb: »Nichts spricht einstweilen dafür, daß die künstliche Herstellung lebender Organismen prinzipiell unmöglich ist.«²⁷ Programmatisch, aber im Detail etwas voreilig erklärt er 1911: »Das Problem des Anfangs des individuellen Lebens und des Todes ist restlos physikalisch-chemisch erklärt.«²⁸

Strittig bleibt in dieser Zeit, welche physikalisch-chemischen Körper überhaupt als Organismen oder Lebewesen zu werten sind. Einige Autoren bezeichnen bereits die wachstumsfähigen Substanzen (z.B. Kristalle), die im Labor erzeugt wurden, als »künstliche Lebewesen«. Gegen diese Einschätzung wendet sich 1915 W. Roux, indem er darauf hinweist, dass diese vermeintlichen Lebewesen gerade die wesentlichen Lebenseigenschaften der Selbstbewegung, Selbstveränderung und Selbstteilung nicht aufweisen.²⁹

Künstliches Leben in der Automatentheorie

Eine neue Dimension erreicht die Wissenschaft des künstlichen Lebens mit den Untersuchungen J. von

Neumanns zur abstrakten Automatentheorie.³⁰ Von Neumann entwickelt die logischen Grundlagen für sich selbst reproduzierende Maschinen und stellt damit das Vermögen der Fortpflanzung in den Mittelpunkt, das bis zu seiner Zeit noch von keinem Automaten erreicht wird. Die sich fortpflanzenden Einheiten existieren zunächst als wiederkehrende Strukturen in Algorithmen, die in den so genannten *zellulären Automaten* visualisiert werden können. In der Nachfolge von Neumanns werden verschiedene Varianten und Vereinfachungen seiner Modelle vorgeschlagen.³¹ Eine gesamte künstliche Zelle mit ihrem Stoffwechsel und ihrer Teilungsfähigkeit wird im Zuge dieser Modellierungen entwickelt.³² In mechanischen und elektronischen Maschinen erfahren die Modelle der Selbstreproduktion eine reale Verkörperung³³; bekannt wird in den 1950er Jahren L.S. Penroses mechanischer Automat der Selbstreproduktion.³⁴

Weitere Impulse für die Forschung zum Künstlichen Leben gehen aber nicht von den mechanischen Verkörperungen, sondern eher von den abstrakten Verkörperungen in Form von Computerprogrammen aus. Seit den späten sechziger Jahren werden Computer verwendet, nicht nur um Leben zu simulieren, sondern auch um es im Milieu des Computers als zelluläre Automaten selbst zu realisieren. Allgemein handelt es sich bei einem zellulären Automaten um einen Gegenstand (oder ein Programm, also einen Algorithmus), der aus einer Menge von Untereinheiten besteht, die sich in verschiedenen Zuständen befinden können und nach bestimmten Regeln von einem Zustand in einen anderen übergehen können. Gewöhnlich wird ein zellulärer Automat als ein rechtwinkliges Gitternetz dargestellt, dessen Zellen die Untereinheiten abgeben. Richtungsweisend werden die Figuren in dem Spiel »Life«, das der Mathematiker J. Conway entwickelt und das M. Gardner 1970 populär macht (vgl. Abb. 264).³⁵ In diesem Spiel lässt sich mit einfachen Regeln eine Vielzahl von Figuren kreieren, die sich erhalten und fortpflanzen, d.h. ähnliche Figuren erzeugen. Als eine Form (und nicht nur ein Modell) von Leben werden die Figuren in diesem Computerspiel angesehen, weil sie wesentliche Merkmale von Lebewesen, z.B. Stoffwechsel (die Musterbildung speist sich aus der Stromzufuhr des Computers) und Reproduktion aufweisen. Conway, der Schöpfer von »Life« und der darin enthaltenen künstlichen Lebewesen, ist jedenfalls überzeugt von der Vielfalt und Lebensnähe seiner Automaten: »On a large enough scale you would really see living configurations. Genuinely living, whatever reasonable definition you care to give to it. Evolving, reprodu-

cing, squabbling over territory. Getting cleverer and cleverer. Writing learned Ph.D. theses. On a large enough board, there's no doubt in my mind this sort of thing would happen.«³⁶

Mittels Simulationen an Computern werden in der Folge viele weitere zelluläre Automaten geschaffen³⁷, u.a. eindimensionale Automaten von S. Wolfram³⁸, »Schwärme« von Entitäten, die das natürliche Schwarmverhalten von Vögeln simulieren (»boids«), von C. Reynolds³⁹ sowie sich selbst reproduzierende »Schleifen« und »virtuelle Ameisen« (»vants«) von C. Langton⁴⁰. In allen diesen Ansätzen lässt sich mittels einfacher Regeln eine komplexe Welt von Strukturen und Prozessen erschaffen. Auch die Simulation von Evolutionsprozessen in Computermodellen gehört zu diesem Forschungsansatz: Die Prinzipien von Mutation und Selektion können in genetischen Algorithmen verankert werden, so dass eine Evolution von Strukturen verfolgt werden kann. In diese Richtung weisen die Computerprogramme von D. Jefferson, der Entitäten (»Ameisen«) kreiert, deren Verhalten in der Umwelt von eigenen Bestandteilen bestimmt wird, die sich vererben und variieren können, (Mutation) und deren Überlebenschancen in einem seiner Modelle davon abhängig gemacht werden, mit welchem Erfolg sie ein Labyrinth durchqueren (Selektion).⁴¹ Ein ähnliches Evolutionsszenario, allerdings mit einem externen Selektionskriterium (einer »unnatürlichen Selektion«), entwirft R. Dawkins zur Entwicklung seiner »Biomorphe«.⁴² Ein sehr komplexes Experiment entwickelt schließlich L. Yeager, indem er die Bewohner einer künstlichen Welt (»PolyWorld«) sich ernähren, fortpflanzen und miteinander kämpfen lässt und mittels neuronaler Netze auch ein Lernen zulässt; dabei entwickeln sich in dieser Welt Individuen mit abgrenzbaren Strategien heraus, die sich u.a. in ihrem Sozialverhalten unterscheiden.⁴³ Auf ähnliche Weise entstehen ganze künstliche Ökosysteme in virtuellen Computerwelten.⁴⁴

Seit Mitte der 1980er Jahre strebt die Forschung zum Künstlichen Leben auf Computerbasis nicht nur nach der Herstellung künstlicher Lebewesen, sondern auch nach einer begrifflichen Klärung des Lebenskonzeptes. Langton ist der Ansicht, die neue Forschungsrichtung erlaube es, *Leben, wie wir es kennen* (»life-as-we-know-it«) in den weiteren Kontextes des *Lebens, wie es sein könnte* (»life-as-it-could-be«) zu stellen.⁴⁵ Über die Erzeugung eines Künstlichen Lebens könne so der *Kohlenstoff-Chauvinismus* eines allein auf dem natürlichen Leben der Erde begründeten Lebensbegriffs überwunden werden, wie es C. Emmeche 1991 formuliert.⁴⁶

Starke und schwache These zum KL

Die Deutung der Algorithmen, die in Computerprogrammen bestehen und auf Bildschirmen visualisiert werden, bestimmen seit Mitte der 1980er Jahre die Debatte um Grundlagen und Formen künstlichen Lebens. Für die Lebendigkeit dieser Figuren in der Bildschirmdarstellung spricht ihre Bewegung nach eigenen Gesetzen, ihre Interaktion, Reproduktion und emergente Evolution. Eine der Auseinandersetzungen besteht in der Frage, ob es sich bei diesen Figuren um *Simulationen* oder *Realisierungen* von Lebewesen und ihren Leistungen handelt. Als Simulationen würden die künstlichen »Lebewesen« allein einzelne Aspekte der realen Lebewesen modellieren; als Realisierungen würden sie selbst leben, d.h. alle Kriterien erfüllen, die an die Lebendigkeit eines Systems gestellt werden. Je nachdem, ob hier eine bloße Simulation oder eine Realisierung des Lebens behauptet wird, können eine *schwache* und eine *starke* These des Künstlichen Lebens unterschieden werden.⁴⁷ C. Langton formuliert sein Projekt 1987 ambitioniert im Hinblick auf die starke These des Künstlichen Lebens: »We would like to build models that are so life-like that they cease to be *models* of life and become *examples of life themselves*«.⁴⁸

Kritik der starken These zum KL

Andere Autoren sind hier zurückhaltender. So ist H.H. Pattee 1989 der Auffassung, die bisherigen künstlichen »Lebewesen« würden sich auf einer rein symbolischen Ebene bewegen und damit das zentrale Problem des Lebens, das Verhältnis des Symbolischen zum Materiellen, nicht lösen können.⁴⁹ Auch E. Sober argumentiert, keine Entität, die aus Software besteht, könne im biologischen Sinne lebendig sein, weil sie sich nicht im eigentlichen Sinne ernähre, d.h. eine Verdauung von Stoffen aus der Umwelt zu körpereigenen Stoffe betreiben. Die Simulation der Verdauung durch den Computer bleibe eine Repräsentation des Prozesses und stelle keine Realisation dar.⁵⁰ Andere Autoren argumentieren dagegen, die Begriffe der Ernährung und Verdauung ließen sich so weit fassen, dass sie auch auf Software-Einheiten anwendbar werden.⁵¹

C.N. El-Hani und C. Emmeche kritisieren die starke These zum Künstlichen Leben im Jahr 2000 mit der Begründung, in einem Computer könne keine wirkliche Selbstreproduktion von Systemen erreicht werden, weil die Information der gebildeten Systeme

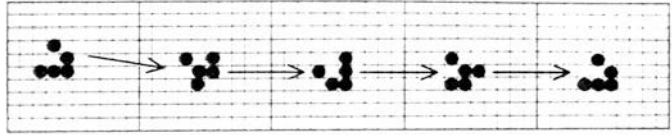


Abb. 264. »Künstliches Leben« in einem zellulären Automaten: Der »Gleiter«, eine in vier Schritten sich selbst wieder erzeugende Figur in dem Spiel »Life« von J.H. Conway. Die Belegung der Zellen (schwarze Kreise) erfolgt in dem Spiel nach zwei einfachen Regeln: Eine Zelle wird belegt, wenn drei ihrer Nachbarn in der vorhergehenden Phase belegt waren, und sie verliert ihre Belegung, wenn weniger als zwei Nachbarn belegt waren, sonst behält sie ihre Belegung (aus Gardner, M. (1970). *The fantastic combination of John Conway's new solitaire game "life"*. *Sci. Amer.* 223 (4), 120-123: 123).

immer im Computer liegen würde, nicht aber in den Systemen selbst.⁵² Die Fortpflanzung künstlicher Lebewesen in Computern unterschieden sich damit von der Selbstreproduktion, wie sie bei natürlichen Organismen vorliege: Hier sei die gesamte Information für die Selbst-Reproduktion in den Organismen selbst enthalten. Abgesehen von dem nicht geklärten Begriff der ↑Information in diesem Zusammenhang kann aber kritisch gefragt werden, warum denn die zellulären Automaten nicht so verstanden werden sollen, dass sie ihre Selbstreproduktion zumindest zu einem erheblichen Teil aus eigenen Ressourcen bewerkstelligen. Es scheint eine zunächst willkürliche Attribution zu sein, die Programme der Automaten dem Rechner, auf dem sie laufen, und nicht den Automaten selbst zuzuschreiben. Der Rechner könnte in anderer Perspektive als lebensnotwendige Umwelt analog zur Umwelt natürlicher Organismen verstanden werden.

Bedeutung der Stofflichkeit des Lebens

Strittig ist bei den Debatten um das Künstliche Leben letztlich die grundsätzliche Frage, ob das Leben als ein reines Phänomen der Organisation der Materie zu verstehen ist, für das die Natur dieser Materie ohne Bedeutung ist, oder ob im Gegenteil die Art der Materie einen Teil der Definition des Lebens ausmacht. Die Verteidiger der starken Position des Künstlichen Lebens gehen davon aus, dass es irrelevant sei, auf welcher stofflichen Grundlage die Lebensprozesse realisiert würden (Langton 1989: »[Artificial Life (AL)] views life as a property of the organization of matter, rather than a property of the matter which is so organized«⁵³; Rasmussen 1992: »the ontological status of a living process is independent of the hardware that carries it«⁵⁴). Von anderer Seite wird dagegen argumentiert, die stoffliche Grundlage sei sehr wohl von Bedeutung (Mahner & Bunge 1997: »matter does matter«⁵⁵), weil die Lebensphänomene Emergenzphänomene darstellen würden und jedes

aus organischen Ausgangsformen:

Menschen

Lebewesen mit einer Lebensform, die durch die eigene Selbstgestaltung und Möglichkeit zur Distanzierung von den biologischen Determinationen gekennzeichnet ist und in einer selbstbezüglichen kulturellen Dynamik eigene Ziele als Werte setzen kann (z.B. der Mensch, der die Venus von Hohle Fels vor etwa 35.000 Jahren gemacht hat)

gezüchtete Lebewesen

Lebewesen, die gezielt unter Ausnützung der natürlichen Variation und durch eine über viele Generationen erfolgende Bevorzugung bestimmter Eigenschaften, eine Lebensform ausgebildet haben, die sie in weitgehender Abhängigkeit von den zielsetzenden Lebewesen gebracht hat (z.B. der erste Hund, der als Ergebnis einer generationenlangen Selektion von Wölfen einen menschlichen Säugling gegenüber einem Angreifer verteidigt hat, statt ihn als Beute zu betrachten)

genetisch manipulierte Lebewesen

Lebewesen, in denen gezielt über externe genetische Regulation oder den Import von fremdem Genmaterial bestimmte Merkmale zur Ausprägung gebracht wurden (z.B. das erste Bakterium, das F. Griffiths in seinen 1928 veröffentlichten Transformations-Experimenten mit fremdem Genmaterial verändert hat)

designte Lebewesen

Lebewesen, die nicht mittels Fortpflanzung aus Eltern hervorgegangen sind, sondern aus zuvor unverbundenen (anorganischen) Stoffen gezielt zusammengesetzt wurden (z.B. der erste Vertreter der Art *Bacterium laboratorium*)

aus technischen Ausgangsformen:

Computeralgorithmen

In elektronischen Schaltkreisen verkörperte Systeme, die in bestimmten Formen der Visualisierung (auf Computerbildschirmen) Eigenschaften zeigen, welche kennzeichnend für Lebewesen sind, wie Bewegung, Fortpflanzung und Evolution (z.B. der erste Gleiter aus dem Spiel »Life«, der sich über den Bildschirm von J. Conways Computer bewegt hat)

Lebendige Technologie

In materiellen Bauteilen verkörperte Systeme, die nicht aus einem lebendigen Organismus stammen, aber in ihrer Interaktion solche Vermögen zeigen, welche für Lebewesen kennzeichnend sind (z.B. der erste zur Selbstreproduktion fähige Roboter)

bindungen (besonders Kohlenstoff und Proteine), sondern auch die Frage, ob Lebewesen einen morphologisch kohärenten *Körper* aufweisen müssen. Bei der Materialisierung von Computeralgorithmen, die von manchen Vertretern der KL-Forschung als Lebewesen verstanden werden, ist dies offensichtlich nicht der Fall. Sie fordern daher auch, Stoffwechsel lediglich im Sinne der Energieabhängigkeit eines Systems, nicht aber im Sinne des Aufbaus eines definierten Körpers als Kriterium der Lebendigkeit eines Systems anzusehen (↑Stoffwechsel: Tab. 267).

Künstliche Bakterien

Die Versuche zur Herstellung künstlicher Bakterien nehmen ihren Ausgang von Vertretern der natürlich vorkommenden Art *Mycoplasma genitalium*. Das bereits sehr kleine Genom dieser Bakterien wird im Labor soweit reduziert, dass gerade noch lebensfähige Formen entstehen, die über ein *Minimalgenom* (↑Organismus) aus 381 proteinkodierenden Genen für Stoffwechsel, Wachstum und Fortpflanzung verfügen.⁵⁶ J.C. Venter und den Mitarbeitern seines Instituts gelingt es, die Sequenz dieses Minimalgenoms künstlich herzustellen und in einen Bakterienkorpus einzupflanzen, dem zuvor alle Gene entnommen wurden. Auf dieses künstliche Bakterium mit einer synthetisch hergestellten Nukleotidsequenz, das den Namen *Mycoplasma laboratorium* erhält, meldet das J. Craig Venter Institute am 31. Mai 2007 beim US-Patentbüro ein Patent auf die erste vollständig synthetische Lebensform an.⁵⁷ Drei Jahre später wird dieses Verfahren noch insofern verändert, als die kodierenden Sequenzen über einen Computer zusammengesetzt werden und einem Mycoplasma-Bakterium eingesetzt werden, dem zuvor sein gesamtes eigenes Genom entfernt wurde. Nach dieser Übertragung des künstlich synthetisierten Genoms zeigte die damit ausgestatte Bakterienzelle einen normalen Stoffwechsel und die Fähigkeit zur Reproduktion, über die das künstliche Genom in andere Bakterien weitergegeben wurde.⁵⁸

»Lebendige Technologie«

Neben dem Ansatz zur Veränderung bestehender Lebensformen existiert weiterhin der Versuch, ausgehend von anorganischen Stoffen Lebewesen herzustellen. Dieser Ansatz läuft gegenwärtig vielfach unter dem Titel *Lebendige Technologie* (»Living Technology«). Als internationales Forschungszentrum in dieser Richtung hat sich das »European Centre for Living Technology (ECLT)« in Venedig etabliert. Als Ziel seiner Forschungen formuliert dieses Zentrum das Studium und die Schöpfung einer neuen

Tab. 157. Typen künstlicher Lebewesen.

emergente Phänomen von den Komponenten des Systems abhängen.

Umstritten ist dabei nicht nur die Bindung von Leben an bestimmte chemische Elemente und Ver-

Generation von Technologien, die die wesentlichen Merkmale von Leben verkörpern, z.B. Selbstorganisation, Anpassungsfähigkeit, Evolutionsfähigkeit und Umweltsensitivität (»dedicated to the study and creation of a new generation of technologies which embody the essential properties of life, such as self-organization, adaptability, capacity to evolve and react to environmental stimulus, etc.«).⁵⁹ Es werden dafür Methoden der Bionanotechnologie und der synthetischen Biologie eingesetzt. Endgültig wird damit also der Schritt von einer bloßen Simulation zur Realisierung von Lebensphänomenen in künstlichen Systemen vollzogen.

Ethik des Künstlichen Lebens

Die Erzeugung vollständig oder teilweise künstlicher Lebewesen ist mit erheblichen ethischen Problemen verbunden. Unüberschaubar und unbeherrschbar können insbesondere die langfristigen evolutionären und ökologischen Folgen sein, die mit der Veränderung des Genoms bestehender Organismen einhergehen. Selbst Forscher, die in diesem Prozess der Erzeugung künstlicher Organismen beteiligt sind, rufen daher zu einem Prozess der gesellschaftlichen Diskussion darüber auf.⁶⁰

Mit ethischen Problemen ist insbesondere auch die Erzeugung künstlichen menschlichen Lebens verbunden. Als biologisch künstliches Leben eines Menschen kann das Leben eines Menschen gelten, dessen körperliche Ausstattung (von anderen) gezielt erzeugt wurde, z.B. durch genetisches Design. Mit Problemen ist ein solches Design u.a. verbunden, weil einem gestalteten Menschen nur noch bedingt seine Handlungen zugerechnet werden können. Nicht allein der einzelne Mensch, sondern auch seine Designer sind nach der Gestaltung für seine Handlungen verantwortlich. Durch die intentionale Gestaltung wird damit sowohl das Selbstverhältnis eines Menschen als auch seine Stellung in der Kommunikationsgemeinschaft nachhaltig gestört: »Denn mit der Entscheidung über sein genetisches Programm haben die Eltern Absichten verbunden, die sich später in Erwartungen an das Kind verwandeln, ohne jedoch dem Adressaten die Möglichkeit zu einer revidierenden Stellungnahme einzuräumen«; sie entziehen sich damit »den Reziprozitätsbedingungen der kommunikativen Verständigung. Die Eltern haben ohne Konsensunterstellung allein nach eigenen Präferenzen so entschieden, als verfügten sie über eine Sache« (Habermas 2001).⁶¹

Zu berücksichtigen ist im Rahmen einer solchen Argumentation aber, dass der Mensch als Kulturwesen immer schon im Spannungsfeld von Eigenver-

antwortung und Fremdbestimmung steht. Die genetische Veränderung treibt die Fremdbestimmung nur in ein besonderes Extrem. Im Prinzip, wenn auch noch mit einer graduell größeren Revidierbarkeit, stellt bereits jede Form der (aktiven oder passiven) Erziehung eine Fremdbestimmung dar. Die fehlende Revidierbarkeit im Falle genetischer Veränderung gewinnt allerdings eine zusätzliche Brisanz daraus, dass sie nicht nur das Individuum betrifft, sondern über die Kette der Nachkommen die ganze Spezies. Genetische Eingriffe ziehen damit vollkommen neue Probleme in den Dimensionen einer »Gattungsethik« (Habermas) nach sich.

Züchtung

Das Wort »Züchtung« stellt eine Ableitung von »Zucht« (mhd., ahd. »zuht«) dar, das ausgehend von der konkreten Bedeutung »Ziehen« schon früh die übertragene Bedeutung des abstrakten »Erziehen, Bilden« annimmt. Seit dem frühen 19. Jahrhundert wird »Züchtung« zur Bezeichnung des praktischen Vorgangs der gestaltenden Veränderung von Organismen in der Generationenfolge verwendet (Anonymus 1807: bei Schafen seien »durch die Züchtung so auffallend vollkommene neue Spielarten hervor gebracht« worden⁶²; ↑Selektion). Biologisch gesehen erfolgt bei der Züchtung eine allmähliche, generationenübergreifende Umgestaltung der Organismen durch die wiederholte Auswahl zur weiteren Fortpflanzung von solchen Mitgliedern einer Population, die die beste Ausprägung des angestrebten Merkmals zeigen. In Anlehnung an die Bezeichnung für die künstliche Züchtung übersetzt H.G. Bronn Darwins Begriff der natürlichen Selektion 1860 als *natürliche Zuchtwahl*.⁶³

Im weiteren Sinne sind alle vom Menschen gezüchteten Lebewesen wie die Haustiere und Kulturpflanzen als künstliche Lebewesen anzusehen, weil sie nach Maßgabe kultureller Zwecke des Menschen geformt sind. Sie sind allerdings nur teilweise künstlich, weil ihre Hervorbringung auf den natürlichen Prozessen der Reproduktion und Variation beruht. Sie gehören damit auch noch zur natürlichen Evolutionsgeschichte der Lebewesen auf der Erde, zum Baum oder Netz des Lebens, das alle natürlichen Lebewesen genealogisch miteinander verbindet (↑Phylogenese).

Gentechnologie

Der Ausdruck »Gentechnologie« (engl. »gene technology«) erscheint spätestens Anfang der 1970er

Jahre.⁶⁴ Die Gentechnologie kann definiert werden als die Technik der direkten Veränderung von Organismen durch die Integration von fremden Genen in ihr Genom. Bereits 1934 spricht N. Timofëeff-Ressovsky vom *genetischen Engineering* (»genetic engineering«) als einem Verfahren der Synthese neuer Genotypen und Rassen (»synthesis of new genotypes and races«).⁶⁵ Die diesbezügliche Methode sieht der Autor in experimentell induzierten Mutationen, z.B. mittels Röntgen- oder Gammastrahlen, und anschließender Selektion. Es handelt sich dabei also noch um kein Design im Sinne eines Ingenieurs, der sein Produkt vollständig plant.

Die ersten gentechnischen Verfahren zur direkten Manipulation von Organismen werden unter der Bezeichnung *Transformation* bekannt (↑Genetik). F. Griffiths gelingt es 1928, die vererbaren Eigenschaften eines für Mäuse infektiösen Bakterienstammes auf einen anderen zu übertragen, wobei er die infektiösen Bakterien vorher durch Erhitzung abtötete, so dass es nur zu einer Übertragung ihrer Erbträger kommen konnte (↑Vererbung).⁶⁶ Die kontrollierte Einschleusung von Genen in das Genom eines Organismus erfolgt mit Hilfe von *Vektoren*. Als besonders geeignet erwiesen sich hierzu Viren oder Plasmide, d.h. extrachromosomale DNA-Moleküle von Bakterien. 1973 wird der erste Plasmid zur Übertragung eines Gens in das Genom eines Bakteriums konstruiert.⁶⁷ Seit den 1980er Jahren bezeichnet man solche Organismen, deren Genom sich durch menschlichen Eingriff aus den Genen von Organismen verschiedener Arten zusammensetzt, als *transgene Organismen* (»transgenic organisms«) (↑Rekombination). Der Einsatz von gentechnisch veränderten Organismen erfolgt z.B. in der Medizin. Seit 1980 wird in industriellem Maßstab Insulin von Bakterien hergestellt, in deren Genom ein insulinherzeugendes Gen integriert wurde. Die gentechnologischen Verfahren sind mit weitreichenden ethischen und ökologischen Problemen behaftet.⁶⁸

Nachweise

- 1 Beaumont, F. (1613). The Masque of the Inner Temple and Grayes Inne: C2ⁿ.
- 2 Hobbes, T. (1651). Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil (The English Works, vol. 3, London 1839): ix.
- 3 Renouard, G.C. (1832). Review: Martius, C.F.P. (1832). Von dem Rechtszustande unter den Ureinwohnern Brasiliens. J. Roy. Geogr. Soc. London 2, 191-227: 201.
- 4 Anonymus (1868). Physiognomy. Anthropol. Rev. 6, 137-154: 137.
- 5 Hufeland, C.W. von (1796/98). Die Kunst das menschliche Leben zu verlängern, Bd. 2: 313.
- 6 Anonymus (1870). Review: The theory of the arts. Anthropol. Rev. 8, 145-162: 147.
- 7 Compton, A.H. (1934). Science and industry in the coming century. Sci. Monthly 39, 74-75: 75.
- 8 Langton, C.G. (1987). Studying artificial life with cellular automata. Physica 22D, 120-149: 120; vgl. ders. (ed.) (1989). Artificial Life.
- 9 Langton, C.G. (1989). Artificial life. In: ders. (ed.) Artificial Life, 1-47: 1.
- 10 Vgl. Mutschler, H.-D. (1999-2000). Die Technisierung des Lebendigen. Über „Künstliches Leben“. Scheidewege 29, 72-102: 73.
- 11 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 309.
- 12 Vgl. Bednarik, R.G. (1994). The earliest known art. Acta Archaeol. 65, 221-232: 224.
- 13 Homer, Ilias XVIII, 371-373; XVIII, 417-420; vgl. Heckmann, H. (1982). Die andere Schöpfung. Geschichte der frühen Automaten in Wirklichkeit und Dichtung: 18f.
- 14 Euripides, Hecuba: 815; vgl. Heckmann (1982): 20.
- 15 Aristoteles, Politica I, 3. 1253b.
- 16 Aristoteles, De an. 406b.
- 17 Aulus Gellius, Noctes Atticae: X, 12; vgl. Heckmann (1982): 25.
- 18 Vgl. Needham, J. (1956). Science and Civilisation in China, vol. 2: 52; Heckmann (1982): 22f.
- 19 Vgl. Heckmann (1982): 28ff.; Berryman, S. (2003). Ancient automata and mechanical explanation. Phronesis 48, 344-369; dies. (2007). The imitation of life in ancient Greek philosophy. In: Riskin, J. (ed.). Genesis Redux. Essays in the History and Philosophy of Artificial Life, 35-45; dies. (2009). The Mechanical Hypothesis in Ancient Greek Natural Philosophy.
- 20 Vgl. Heckmann (1982): 112f.; Beyer, A. (1983). Faszinierende Welt der Automaten: Uhren, Puppen, Spielereien; Richter, S. (1989). Wunderbares Menschenwerk. Aus der Geschichte der mechanischen Automaten; Langton (1989): 7.
- 21 Gregor von Nyssa (um 380). De anima et resurrectione (Migne, Patrologia Latina): 33D1-36A15; vgl. Meissner, H.M. (1990). Rhetorik und Theologie: 232f.
- 22 Gregor von Nyssa (um 380): 36B5-15.
- 23 Vgl. Des Chenes, D. (2001). Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes; Bogen, S. (2005). Gezeichnete Automaten: Anleitung zur List oder Analyse des

- Lebendigen? In: Pfisterer, U. & Zimmermann, A. (Hg.). *Transgressionen/Animationen. Das Kunstwerk als Lebewesen*, 115-146: 136.
- 24 Vaucanson, J. (1738). *Le mécanisme du fluteur automate: avec la description d'un canard artificiel*; vgl. Chapuis, A. & Droz, E. (1958). *Automata. A Historical and Technological Study*; Heckmann (1982): 219ff.; Sutter, A. (1988). *Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant*: 139f.
- 25 Du Bois-Reymond, E. (1872). Über die Grenzen des Naturerkennens (Vorträge über Philosophie und Gesellschaft, Hamburg 1974, 54-77): 64f.
- 26 Loeb, J. (1906). *Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen*: 1f.
- 27 Loeb, J. (1911). *Das Leben*. Vortrag gehalten auf dem Ersten Monisten-Kongresse: 9.
- 28 a.a.O.: 22.
- 29 Roux, W. (1915). *Das Wesen des Lebens*. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). *Die Kultur der Gegenwart*, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. *Allgemeine Biologie*, 173-187: 184.
- 30 Neumann, J. von (1948). *The general and logical theory of automata* (Collected Works, vol. 5, Oxford 1963, 288-328); ders. (1949). *Theory and organization of complicated automata* (in: Burks, A.W. (ed.) (1966). *John von Neumann. Theory of Self-Reproducing Automata*, 31-87).
- 31 Vgl. Codd, E.F. (1968). *Cellular Automata*; Thatcher, J. (1970). *Universality in the von Neumann cellular model*. In: Burks, A.W. (ed.). *Essays on Cellular Automata*.
- 32 Stahl, W.R. (1965). *A computer model of cellular self-reproduction*. *J. theor. Biol.* 14, 187-205.
- 33 Vgl. Walter, W.G. (1950). *An imitation of life*. *Sci. Amer.* 182 (5), 42-45; Jacobson, H.J. (1958). *On models of reproduction*. *Amer. Sci.* 46, 255-284.
- 34 Penrose, L.S. (1959). *Self-reproducing machines*. *Sci. Amer.* 200 (6), 105-113.
- 35 Gardner, M. (1970). *The fantastic combinations of John Conway's new solitaire game "life"*. *Sci. Amer.* 223 (4), 120-123; ders. (1971). *On cellular automata, self-reproduction, the Garden of Eden and the game "life"*. *Sci. Amer.* 224 (2), 112-117.
- 36 Conway, J., zit. in: Rowe, G. (1994). *Theoretical Models in Biology. The Origin of Life, the Immune System, and the Brain*: 108.
- 37 Vgl. Levy, S. (1992). *Artificial Life. The Quest for a New Creation*.
- 38 Wolfram, S. (1984). *Cellular automata as models of complexity*. *Physica 10 D*, 1-35.
- 39 Reynolds, C. (1987). *Flocks, herds, and schools: a distributed behavioral model*. *Comp. Graph.* 21, 25-34.
- 40 Langton, C. (1984). *Self-reproduction in cellular automata*. *Physica 10D*, 135-144; ders. (1987). *Studying artificial life with cellular automata*. *Physica 22D*, 120-149.
- 41 Jefferson, D., Collins, R., Cooper, C., Dyer, M., Flowers, M., Korf, R., Taylor, C. & Wang, A. (1992). *Evolution as a theme in artificial life: the Genesys/Tracker system*. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). *Artificial Life II*, 549-578; vgl. Collins, R.J. & Jefferson, D.R. (1992). *AntFarm: towards simulated evolution*. In: a.a.O., 579-602.
- 42 Dawkins, R. (1987). *The Blind Watchmaker*.
- 43 Yeager, L. (1994). *Computational genetics, physiology, metabolism, neural systems, learning, vision, and behavior or PolyWorld: life in a new context*. In: Langton, C. (ed.). *Artificial Life III*, 263-298.
- 44 Conrad, M. & Pattee, H. (1970). *Evolution experiments with an artificial ecosystem*. *J. Theor. Biol.* 28, 393-409.
- 45 Langton, C.G. (1989). *Artificial life*. In: ders. (ed.) *Artificial Life*, 1-47: 1.
- 46 Emmeche, C. (1991). *Det Levende Spil: Biologisk form og Kunstigt Liv* (dt. *Das lebende Spiel*, Reinbek 1994): 36; ders. (1992). *Modeling life: a note on the semiotics of emergence and computation in artificial and natural living systems*. In: Sebeok, T.A. & Umiker-Sebeok, J. (eds.). *Bio-semiotics. The Semiotic Web 1991*, 77-99: 82.
- 47 Pattee, H.H. (1989). *Simulations, realizations, and theories of life*. In: Langton, C.G. (ed.). *Artificial Life*, 63-77.
- 48 Langton (1987): 147.
- 49 Pattee (1989): 69.
- 50 Sober, E. (1992). *Learning from functionalism – prospects for strong artificial life*. *Zit. nach: Boden, M.A. (ed.) (1996). The Philosophy of Artificial Life*, 361-378: 374f.
- 51 Vgl. Lange, M. (1996). *Life, "artificial life", and scientific explanation*. *Philos. Sci.* 63, 225-244: 230.
- 52 El-Hani, C.N. & Emmeche, C. (2000). *On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation*. *Theor. Biosci.* 119, 234-275: 256f.
- 53 Langton (1989): 2.
- 54 Rasmussen, S. (1992). *Aspects of information, life, reality, and physics*. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). *Artificial Life II*, 767-773: 770.
- 55 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 150.
- 56 Glass, J.I. et al. (2006). *Essential genes of a minimal bacterium*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 103, 425-430.
- 57 J. Craig Venter Institute (2008). *Scientists create first synthetic bacterial genome – largest chemically defined structure synthesized in the lab*. *ScienceDaily*, Retrieved January 25, 2008.
- 58 Gbison, D.G. et al. (2010). *Creation of a bacterial cell controlled by a chemically synthesized genome*. *Science Online-Publikation vom 20. Mai 2010*.
- 59 <http://www.ecltech.org>
- 60 Cho, M.K. et al. (1999). *Ethical considerations in synthesizing a minimal genome*. *Science* 286, 2087-2090.
- 61 Habermas, J. (2001). *Die Zukunft der menschlichen Natur. Auf dem Weg zu einer liberalen Eugenik?*: 90.
- 62 a. (1807). [Rez. Lasteyrie, C.P. (1805-05). *Geschichte der Einführung der feinwolligen Schaaf in die verschiedenen europäischen Länder*]. *Jenaische allgemeine Literatur-Zeitung* 4 (Nr. 184), 257-262: 261; Anonymus (1815). *Preisvertheilungen und neue Preisaufgaben der Königl. Societät der Wissenschaften zu Göttingen am 18. Nov. 1815*. *Journal für Chemie und Physik* 15, 237-242: 242; Claus, J.H. (1832). *Einige Bemerkungen über die Art und Weise der Production einer schönen und wünschenswerten Kammerwolle bei Züchtung der edelsten und veredelten Schaafherden*; Hassell, W. von (1841). *Über die Pferde-Züchtung*.

- 63 Darwin, C. (1860). Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein (Übs. H.G. Bronn).
- 64 Davis, B.D. (1970). Prospects for genetic intervention in man. *Science* 170, 1279-1283; 1283; Böhme, W. (1980). Biologische Tabus? Über Gentechnologie.
- 65 Timofëeff-Ressovsky, N.W. (1934). The experimental production of mutations. *Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc.* 9, 411-457; 451.
- 66 Griffiths, F. (1928). The significance of pneumococcal types. *Jour. Hygiene* 27, 113-159.
- 67 Cohen, S.N. et al. (1973). Construction of biologically functional bacterial plasmids in vitro. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 70, 3240-3244.
- 68 Vgl. Goodfield, J. (1977). *Playing God*; Wade, N. (1977). *The Ultimate Experiment: Man-Made Evolution*; Zilinskas, R.A. & Zimmermann, B.K. (eds.) (1986). *The Gene-Splicing Wars: Reflections on the Recombinant DNA Controversy*; Wilkie, T. (1993). *Perilous Knowledge*; Kitcher, P. (1996). *Lives to Come: The Genetic Revolution and Human Possibilities*; Wingerson, L. (1998). *Unnatural Selection*.

Literatur

- Krimsky, S. (1982). *Genetic Alchemy. The Social History of the Recombinant DNA Controversy*.
- Bud, R. (1993). *The Uses of Life. A History of Biotechnology*.
- Parrochia, D. (1995). A historical note on »artificial life«. *Acta Biotheoretica* 43, 177-183.
- Riskin, J. (ed.) (2007). *Genesis Redux. Essays in the History and Philosophy of Artificial Life*.

Lamarckismus

Das Wort ›Lamarckismus‹ erscheint in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Es wird in verschiedener Weise verstanden. Die ältere Bedeutung, die sich seit 1866 bei E. Haeckel findet, bezieht sich auf J.B. Lamarck als Begründer der biologischen Abstammungslehre. ›Lamarckismus‹ verwendet Haeckel in den 1860er Jahren also im Sinne der »Descendenz-Theorie«: »[Die] Selectious-Theorie ist es, welche man mit vollem Rechte, ihrem alleinigen Urheber zu Ehren, als Darwinismus bezeichnen kann, während es nicht richtig ist, mit diesem Namen, wie es neuerdings häufig geschieht, die gesammte Descendenz-Theorie zu belegen, die bereits von Lamarck als eine wissenschaftlich formulierte Theorie in die Biologie eingeführt worden ist, und die man daher entsprechend als Lamarckismus bezeichnen könnte«.¹

Daneben bezieht sich der Ausdruck auf die besondere Theorie über die Ursachen der langfristigen Veränderung von Organismen, die auf Lamarck zurückgeführt wird. Im Gegensatz zum Darwinismus (↑Evolution) wird danach im Lamarckismus ein systematischer Zusammenhang zwischen der Veränderung eines Organismus im Laufe seines Lebens und den Eigenschaften seiner Nachkommen behauptet. Es wird also eine *Vererbung erworbener Eigenschaften* angenommen, wie es – nach der Etablierung eines definierten Vererbungsbegriffs – seit dem Ende des 19. Jahrhunderts heißt (zu diesem Ausdruck s.u.). Lamarck selbst verwendet weder diese Formulierung, noch gibt er ein Modell für einen Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Der Erwerb der später vererbten Eigenschaften erfolgt nach lamarckistischer Vorstellung auf zwei verschiedene Weisen: durch den direkten Einfluss der Umwelt (z.B. durch Anpassungen an das Klima) oder durch regelmäßig ausgeübte Verhaltensweisen (also durch Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen). Der wesentliche Faktor in der Transformation der Organismen ist nach Lamarck eine organische Tendenz zur Höherentwicklung; die Vererbung erworbener Eigenschaften bildet dagegen lediglich eine sekundäre Einflussgröße, die zu Modifikationen des linearen Fortschritts führt.

Die Verwendung des Ausdrucks ›Lamarckismus‹ in Abgrenzung zu ›Darwinismus‹ und damit zur Bezeichnung eines besonderen Mechanismus der Veränderung von Organismen erscheint erst in

Der Lamarckismus ist die Lehre, nach der die Eigenschaften, die ein Organismus im Laufe seines Lebens erworben hat, an seine Nachkommen vererbt werden können (›Vererbung erworbener Eigenschaften‹).

Vererbung erworbener Eigenschaften (Rolle 1863) 412
 Vererbung erworbener Charaktere (Haeckel 1866) 412
 Lamarckismus (Lankester 1884) 409
 Neolamarckismus (Conn 1887) 415
 Baldwin-Effekt (Simpson 1953) 417

den 1880er Jahren. E. Ray Lankester, der das Wort ›Lamarckismus‹ als einer der ersten bereits 1884 verwendet, formuliert es so, dass nach lamarckistischer Auffassung strukturelle Änderungen von Organismen durch individuelle Anpassungen erfolgten (›change of structure was transmitted from parent to offspring«).² Im Gegensatz dazu lässt sich der Darwinismus nach Lankester durch die Vorstellung charakterisieren, dass die Variationen ohne Bezug zu ihrer ›Fitness‹ auftreten (›varieties arise irrelevantly – that is to say, without relation to their fitness«).³ Lamarckismus und (Neo-)Darwinismus unterscheiden sich also wesentlich durch verschiedene Vorstellungen von den Ursachen der Variation der Nachkommen gegenüber den Vorfahren: Lamarckistisch ist die Annahme, dass die Variationen häufig zweckmäßig sind; darwinistisch ist dagegen die Ablehnung eines Zusammenhangs zwischen der Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Variation und ihrer Nützlichkeit. Darwin selbst war trotz seiner Betonung der Bedeutung der Selektion für die langfristige Veränderung von Organismen auch, besonders in seinen späteren Schriften, ein Anhänger des Lamarckismus (s.u.).

Vorgeschichte bis zu Lamarck

Die Vererbung erworbener Eigenschaften stellt eine über Jahrhunderte akzeptierte und bis zum Ende des 19. Jahrhunderts die dominierende Vorstellung der Vererbung dar.⁴ Aristoteles diskutiert den Fall eines Menschen, bei dem eine Wunde wiedererscheint, die seinem Vater zugefügt wurde.⁵ Als Erklärung dieses Falls nehmen die Vorsokratiker Anaxagoras, Demokrit und Leukipp sowie Hippokrates⁶ einen Mechanismus der Vererbung an, bei dem die Merkmale der Nachkommen von allen Teilen des Körpers ihrer Eltern bestimmt werden – eine Theorie, die später von Darwin ausgearbeitet und *Pangenesis* genannt wird (↑Vererbung). Aristoteles lehnt diese Theorie ab, u.a. mit dem Argument, die Nachkommen verfügen häufig über andere Merkmale als ihre Eltern.

Die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften steht seit der Antike im Zusammenhang mit der Vorstellung von der Entstehung und Veränderung von Organen ausgehend von *Bedürfnissen*, die Organismen haben (↑Bedürfnis). Das Problem der Vererbung wird also thematisiert im Rahmen des Verhältnisses von einem Organ als einem physischen Körper

und der durch es erzielten Bedürfnisbefriedigung als seiner Funktion. Aristoteles schreibt in seiner Auseinandersetzung mit Empedokles der Funktion ein Primat zu: Es sei die Funktion (der Zweck), um deren willen ein Organ existiert (↑Funktion; Zweckmäßigkeit).⁷ Gegen solche Ansichten wendet Lukrez später ein, dass zumindest in Bezug auf die Reihenfolge der Entstehung die Glieder und Sinnesorgane der Organismen vor ihrem Nutzen gebildet sein müssen und erst nach der Bildung der Organe ihre Verwendung möglich wird (»quod natum id procreat usum«⁸).

Auch in den frühen Evolutionstheorien des 18. Jahrhunderts wird eine Veränderung von Organismen wiederholt als Folge ihrer Bedürfnisse gedeutet. P.L.M. Maupertuis gibt 1745 zwar als wesentlichen Grund für die Merkmale der Organismen die ↑Vererbung über die Eltern an; er erwägt aber auch den Einfluss der Umwelt (Klima und Ernährung) auf die Vererbung.⁹ E.B. de Condillac erklärt 1755 alle Einrichtungen und Instinkte der Tiere als Ausdruck ihrer ↑Bedürfnisse (»besoins«).¹⁰ D. Diderot formuliert das Verhältnis von Organen und Bedürfnissen 1769 als ein wechselseitiges: »les organes produisent les besoins, et réciproquement les besoins produisent les organes«.¹¹

J.B. de Lamarck

J.B. de Lamarck bemüht sich um eine streng kausalmechanische Erklärung für die Veränderung der Organismen. Er sieht das Problem der Begründung von Vererbung und Entwicklung daher nicht primär teleologisch wie viele seiner Vorgänger. In seiner »Philosophie zoologique« von 1809 entwirft Lamarck eine Determinationskette, die in drei Schritten von Ände-

rungen der Umwelt (»circonstances«) über Änderungen der Bedürfnisse (»besoins«) und Änderungen des Verhaltens (»habitudes«) zu einer Änderung des Körperbaus der Organismen führt.¹² Die Veränderungen der Organismen ergibt sich also aus ihrer Anpassung an die Umwelt (»une diversité de circonstances qui est partout en rapport avec celle des formes et des parties des animaux«).¹³ Lamarck legt Wert darauf, dass die Umwelt nicht direkt auf die Organisation der Organismen wirkt (wie von Geoffroy-Saint Hilaire behauptet; s.u.), sondern nur vermittelt über seine Bedürfnisse und sein Verhalten.¹⁴ Das Verhalten wirkt dabei direkt auf die Veränderung der Organe, indem es durch Gebrauch oder Nichtgebrauch die Organe vergrößert oder verkleinert und schließlich verschwinden lässt, so wie es Lamarck in seinem ersten Gesetz der Veränderung beschreibt: »l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque, fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi«.¹⁵ Durch den Gebrauch seiner Organe wird demnach also die Ausprägung dieser Organe des Organismus verstärkt. Nach dem zweiten von Lamarck formulierten Gesetz können die so individuell erworbenen Eigenschaften an die Nachkommen weitergegeben werden, sofern sie (in der sexuellen Fortpflanzung) von beiden Eltern geteilt werden: »elle [d.i. die Natur] le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent«.¹⁶ In seinem berühmten Beispiel: Die Giraffen haben lange Hälse, weil ihre Vorfahren die Gewohnheit hatten, sich von Blättern hoch oben in den Bäumen zu ernähren, weil sie sich daraufhin gestreckt haben und die Streckung an ihre Nachkommen vererbt haben.¹⁷ Die Plausibilität des von ihm vorgeschlagenen Mechanismus versucht Lamarck durch den Verweis auf ein Sprichwort zu unterstreichen: »les habitudes forment une seconde nature«.¹⁸

Im Rahmen der Selektionstheorie Darwins sind es wesentlich innerorganische Faktoren (wie die Konkurrenz), die die Veränderung der Lebewesen bedingen. Im Gegensatz dazu bildet in der Theorie Lamarcks die Änderung der Umwelt einen wesentlichen Grund für die organischen Transformationen: Umweltänderungen bedingen Änderungen der Bedürfnisse und des Verhaltens und damit schließlich Änderungen des Baus der Organismen. Neben der Betonung der Umwelt für die Veränderung der Organismen nimmt Lamarck allerdings auch noch einen immanenten Trieb zur Höherentwicklung an. Auch Lamarcks Theorie der Umweltabhängigkeit der organischen Veränderungen gilt also nicht ohne Einschränkungen. Auch bei Lamarck kann damit

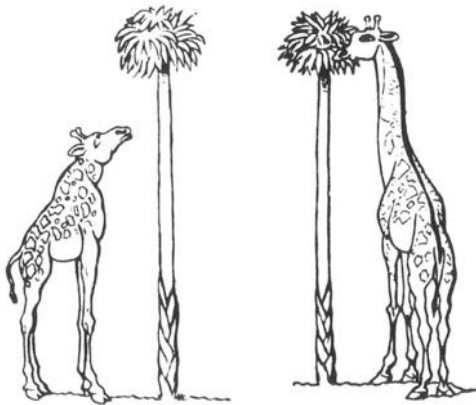


Abb. 265. Die Veränderung der Morphologie aufgrund der Bedürfnisse (nach einer Karikatur von Caran d'Ache; aus Sirks, M.J. & Zirkle, C. (1964). *The Evolution of Biology*: 310).

eine gewisse Autonomie in der Entwicklung der Lebewesen konstatiert werden: Nicht allein die durch Umwelteinflüsse erzeugten Bedürfnisse bilden den Grund für die Veränderung, sondern auch die jeweilige Organisationsform eines Lebewesens gibt den Anlass für Umgestaltungen. M. Weingarten formuliert dies so: »nicht das Bedürfnis selbst und allein erzeugt ein neues Organ oder eine neue Struktur, sondern dies ereignet sich nur dann, wenn eine neue Bewegung, eine Veränderung der Beziehung der Teile untereinander, also eine schon veränderte Organisationsform erzeugt wurde.«¹⁹ Tatsächlich ist bei Lamarck eine »neue Bewegung« die unmittelbare Ursache für die Erzeugung eines neuen Organs, und diese inneren Bewegungen sind durch die Form der Organisation selbst mit bedingt. Als Erklärung für die Entstehung neuer Organe aufgrund veränderter Bewegungen entwickelt Lamarck eine komplizierte physiologische Theorie innerer Flüssigkeiten, nach der die Veränderung der Bewegung von Flüssigkeiten die unmittelbare Ursache für die Bildung neuer Organe ist.²⁰

Als eine Variante von Lamarcks Theorie der Vererbung kann die Theorie E. Geoffroy Saint-Hilaires angesehen werden, der zufolge die Veränderung der Organismen nicht vom Organismus selbst durch Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe ausgeht, sondern sich als Ergebnis der direkten Einwirkung der Umwelt ergibt (»Geoffroyismus«).²¹ In beiden Fällen vollzieht sich die Veränderung im Leben eines einzelnen Organismus und wird an ihre Nachkommen weitergegeben. Es handelt sich also jeweils um eine Vererbung erworbener Eigenschaften, in der nur die Rolle der Umwelt eine andere ist.

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts führt die Beschreibung von geografischen Rassen (†Art), die spezifische Anpassungen an ihre jeweilige Umwelt aufweisen und offensichtlich eine genetische Grundlage haben, zu einer Verfestigung der Vorstellung der Vererbung erworbener Eigen-

schaften. Viel diskutiert wird der Fall der menschlichen Rassen. Einerseits wird der Zusammenhang zwischen Klima und Hautfarbe als Beleg für eine Vererbung erworbener Eigenschaften gesehen, andererseits wird aber, besonders nachdrücklich von J.C. Prichard 1813, darauf hingewiesen, dass die Veränderungen der Hautfarbe, die ein Mensch im Laufe seines Lebens erfährt, nicht an seine Nachkommen weitergegeben wird.²²

Darwin: Hypothese der Pangenesis

Auch Darwin integriert in seine Vorstellung von der Evolution der Organismen lamarckistische Elemente, und zwar in zunehmendem Maße im Laufe seiner späteren Schriften. Besonders in der Evolution des Verhaltens geht er von einem lamarckistischen Modell aus, dem zufolge zunächst durch den Willen geleitete Verhaltensweisen allmählich zu Instinkten werden können: »Actions, which were at first voluntary, soon became habitual, and at last hereditary, and may then be performed even in opposition to

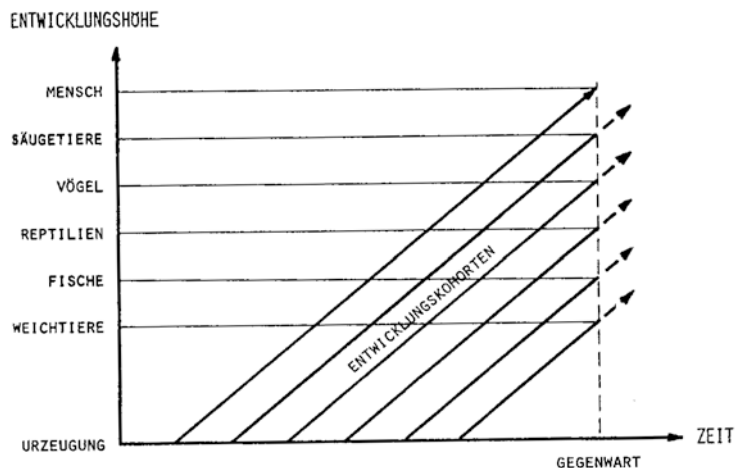


Abb. 266. Rekonstruktion von Lamarcks Modell der Entwicklung des Lebens auf der Erde als parallele Höherentwicklung von Organismen in unabhängig voneinander entstandenen Entwicklungslinien. Nach dieser Darstellung ist der Komplexitätsgrad des Bauplans eines Organismus direkt proportional zu der Länge der Kette seiner Vorfahren, also seinem phylogenetischen Alter. In der Eindeutigkeit dieser Darstellung wird diese These von Lamarck allerdings nicht behauptet. Er geht zwar von einer wiederholten Urzeugung des Lebens aus, behauptet aber nicht explizit, dass die Organismen mit einem komplexen Bauplan mehrfach in der Evolution aus Organismen mit einem einfacheren Bauplan gebildet wurden (aus Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 37; eine ähnliche Abbildung in Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution. The History of an Idea*: 85; kritisch dazu Burkhart, R.W. Jr. (1995). *Lamarck in 1995*. In: *The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology*, xi-xl: xxii; die Abbildung bei Bowler geht wohl auf ein Diagramm zurück, das M.P. Winsor in ihrer Dissertation entwickelt hat; vgl. Wilkins, J. (2009). *Species. A History of the Idea*: 105).

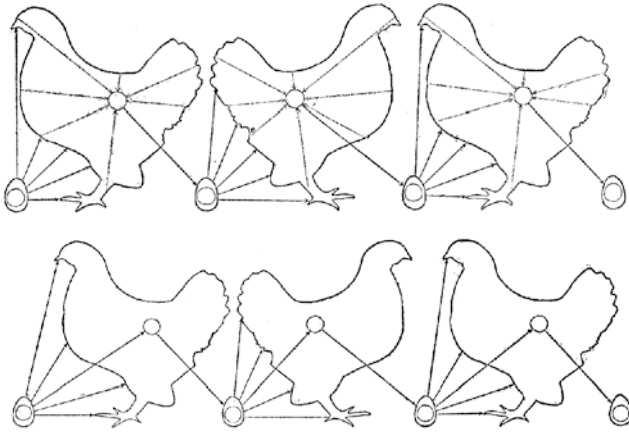


Abb. 267. Zwei Modelle der Vererbung. Oben: Formung des Eies als Erbträger durch den ganzen Organismus; unten: das Ei bildet sowohl den erwachsenen Organismus als auch das Ei der nächsten Generation. Das obere Modell enthält die Grundannahme der Vererbung erworbener Eigenschaften (aus Conklin, E.G. (1919). *The mechanism of evolution in the light of heredity and development. Scientific Monthly* 9, 481-505: 490).

the will«.²³ Die Streitfrage, ob sich in der Entstehung neuer Merkmale zuerst die Gewohnheiten änderten und danach der Körperbau oder ob es umgekehrt sei, hält Darwin für schwer zu entscheiden und unbedeutend für seine Theorie (»immaterial«).²⁴ Meist erfolge beides simultan, wie er meint. Darwin schreibt zwar dem direkten Einfluss (»direct effect«) von Umweltfaktoren (Klima, Ernährung etc.) eine gewisse Rolle in der Transformation der Arten zu, im Vergleich zur Natürlichen Selektion hält er diesen Einfluss aber anfangs für sehr klein (»quite subordinate«).²⁵ Erst seit Mitte der 1870er Jahre schreibt er dem Einfluss der Umwelt (»external conditions«) und des Verhaltens (»use and disuse during the life of the individual«) eine zunehmend wichtigere Rolle in der Gestaltung und Umgestaltung der Organismen zu.²⁶ Gegenüber dem Faktor der Selektion sind sie für Darwin aber immer von untergeordneter Bedeutung.

Eine eigene Theorie für den Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften veröffentlicht Darwin 1868 in seiner Schrift über die Variation von Tieren und Pflanzen in der Domestikation.²⁷ Gemäß dieser Theorie der *Pangenesis*, wie Darwin sie nennt, ist die Zusammensetzung der Keimzellen, die von einem Organismus an seine Nachkommen weitergegeben werden, eine Ansammlung von kleinen Keimen (»gemmules«). Diese Träger der vererbten Eigenschaften werden von jedem Zelltyp des erwachsenen Organismus abgesondert. Weil die vererbten Eigenschaftsträger also aus den differenzierten Geweben entstehen, ist damit für die Möglichkeit der Verer-

bung von Eigenschaften, die der Organismus in seinem individuellen Leben erworben hat, gesorgt

Vererbung erworbener Eigenschaften

Die Unterscheidung zwischen angeborenen und erworbenen Merkmalen ist im Denken Lamarcks und Darwins zwar implizit vorhanden, wirklich klar herausgearbeitet und terminologisch markiert wird sie aber erst von späteren Autoren. Voraussetzung für die Unterscheidung ist die Bildung eines definierten Begriffs der ↑Vererbung, die erst Mitte des 19. Jahrhunderts erfolgt. Zu einer feststehenden Formel entwickelt sich der Ausdruck **Vererbung erworbener Eigenschaften** seit den 1860er Jahren (Rolle 1863); anfangs wird er besonders im Kontext von Diskussionen zur Züchtung von Pflanzen und Tieren verwendet.²⁸ E. Haeckel unterscheidet 1866 zwischen

einer »Vererbung ererbter Charaktere« und einer **Vererbung erworbener Charaktere** (»conservative und progressive Vererbung«).²⁹ Er übernimmt diese Formulierung in seiner populären Vortragsreihe³⁰; daraus entwickelt sich die seit Mitte der 1870er Jahre die feste Verbindung der Formel »Vererbung erworbener Eigenschaften« mit dem Lamarckismus.³¹ Für Haeckel sind »erworbene Eigenschaften« solche, die ein Organismus nicht von seinen Eltern geerbt, sondern »während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erworben hat«.³² Er ist anfangs von der Erblichkeit auch dieser Eigenschaften überzeugt.

Nicht immer wird die Formel »Vererbung erworbener Eigenschaften« allerdings mit dem Lamarckismus verbunden. Gelegentlich wird auch einfach die Selektionstheorie Darwins mittels dieser Formel beschrieben.³³ So erklärt A. Rauber die »Vererbung erworbener Eigenschaften« 1875 auf diese Weise: »Durch Anpassung an äussere Lebensbedingungen und Vererbung erworbener Eigenschaften auf den Keim haben sich nach ihr [der Transmutationstheorie] durch stufenmässigen Fortschritt allmähig alle höheren Pflanzen- und Thierformen hervorgebildet«.³⁴ Und F.A. Lange betont 1877: »das von Darwin so richtig nachgewiesene Princip der Vererbung erworbener Eigenschaften«.³⁵ In der später vorherrschenden Bedeutung verwendet aber schon G. Tschermak die Formulierung, wenn er 1876 erläutert, die »Vererbung erworbener Eigenschaften« beruhe darauf, dass eine Zelle aus »kleineren Systemen« bestehe, über die eine gewisse »Plasticität« erreicht werde,

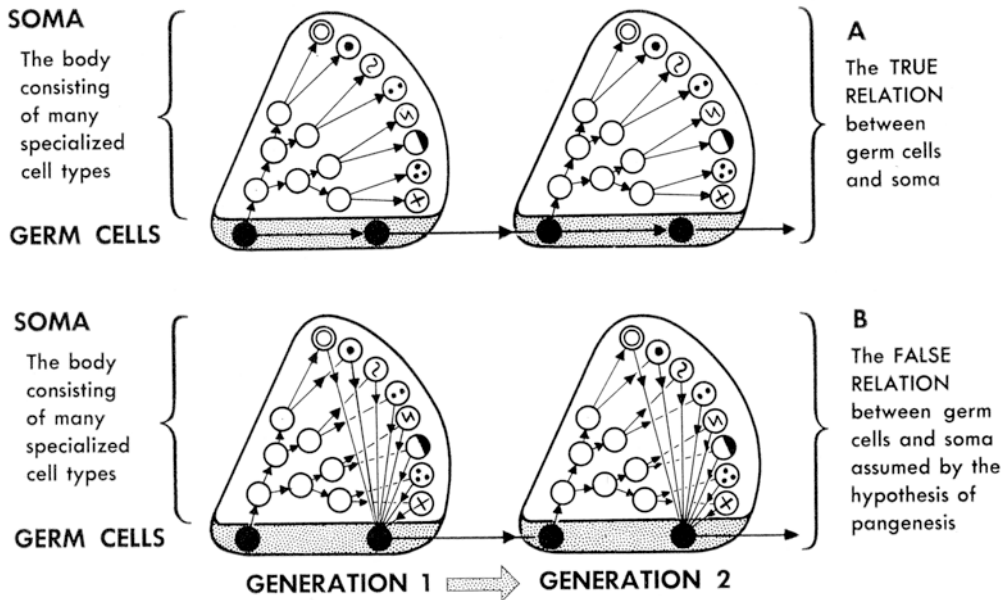


Abb. 268. Vergleich von zwei Modellen der Vererbung. Oben (»The True Relation«): Das Verhältnis der einseitigen Abhängigkeit zwischen den differenzierten Zellen des Soma und den Keimzellen bei mehrzelligen Organismen; unten (»The False Relation«): Vererbung erworbener Eigenschaften durch die Rückwirkung der somatischen Zellen auf die Keimzellen (aus Simpson, G.G., Pittendrigh, C.S. & Tiffany, L.H. (1957). *Life. An Introduction to Biology*: 281).

so dass äußere Einwirkungen konserviert und in die nächste Generation weitergegeben werden könnten.³⁶ Eine klare Ablehnung erfährt die Annahme einer Vererbung »erworbener Eigenschaften« 1874 durch W. His.³⁷ Auch G. Seidlitz bezweifelt 1878-79 die zu seiner Zeit verbreitete Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften und weist darauf hin, dass diese Annahme einem Lamarckismus gleich komme. Er trifft eine klare Gegenüberstellung von Darwinismus und Lamarckismus als zwei möglichen Formen der Evolution.³⁸ Auch C. von Nägeli ist sich bereits 1865 des grundlegenden Charakters der Unterscheidung der Vererbung von erworbenen und erbten Eigenschaften bewusst (ohne aber eine klare Terminologie dafür zu verwenden). Er berichtet von seinen Experimenten mit alpinen Pflanzen, die ihre im Hochgebirge erworbenen Eigenschaften bereits nach einer Generation verlieren, wenn sie ins Tal versetzt werden.³⁹ Andere Autoren bezweifeln ausdrücklich, dass eine Unterscheidung zwischen erblichen und erworbenen (adaptiven) Eigenschaften überhaupt möglich sei. So ist K. Semper 1880 der Auffassung, »dass wohl die meisten und vielleicht alle jetzt in hohem Masse erblichen Eigenschaften entstanden sind als Modification jener ursprünglich adaptiven Organe, welche die Elemente zu lange andauernden und weitgehender allmählicher Umwandlung in sich trugen«.⁴⁰

Eine bemerkenswerte terminologische Unterscheidung trifft E. Hering 1870: Er bezeichnet solche Eigenschaften eines Organismus, die »sich auf seine Nachkommen übertragen können«, die er aber »selbst nicht ererbt, sondern erst unter den besonderen Verhältnissen, unter denen er lebte, sich angeeignet hat«, als *kleines Erbe* und grenzt dieses von dem »großen Erbgute des ganzen Geschlechtes« ab.⁴¹

Für die breite Akzeptanz des Modells lamarckistischer Vererbung in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts spielt es auch eine Rolle, dass die Entstehung der hochorganisierten Systeme der Organismen allein auf dem Wege des von Darwin vorgeschlagenen Modells von Versuch und Irrtum nicht vorstellbar erschien. Es gilt einfach als nicht glaubwürdig, dass die Umwelt der Organismen nur eine negative, ausmerzende, statt einer positiven, gestaltbildenden Rolle spiele und dass die im Laufe eines individuellen Lebens erworbenen Eigenschaften nicht auch an die Nachkommen weitergegeben würden, wie es doch für die kulturelle Entwicklung des Menschen selbstverständlich ist. Von der Selbsterfahrung des Menschen geurteilt, war der Lamarckismus also das näherliegende Modell.

Ausgehend von experimentellen Befunden bemüht sich T. Eimer seit Ende der 1880er Jahre um einen Nachweis des »Vererbens erworbener Eigenschaf-

ten«. Nach seiner Auffassung ist das »organische Wachsen (Organophysis)« »von beständigen äußeren Einflüssen, Klima und Nahrung, auf das Plasma« bedingt.⁴² Die »hauptsächliche Ursache der Transmutation« der Arten sieht Eimer nicht in dem darwinischen Faktor der Selektion, sondern in der »bestimmt gerichteten Entwicklung« oder *Orthogenesis* (↑Fortschritt).⁴³ Ein wirklich innovativer Vorgang kann die Selektion nach Eimer schon deshalb nicht sein, weil sie nicht »die erste Entstehung neuer Eigenschaften«, sondern nur »die Steigerung und das Herrschendwerden dieser Eigenschaften« erklären könne; als ein »rein bezüglicher Begriff« könne der »Nutzen« »unmöglich das Grundprinzip der Gestaltung der organischen Welt« sein.⁴⁴ Deziert behauptet Eimer daher: »Die Ursachen der bestimmt gerichteten Entwicklung liegen [...] in der Wirkung äußerer Einflüsse – Klima, Nahrung – auf die gegebene Konstitution des Organismus«. ⁴⁵ Für einen Lamarckismus hält Eimer diese Position allerdings nicht, denn sie gibt nach seiner Auffassung nicht die Meinung Lamarcks wieder. Als empirischen Beleg für seine Position führt Eimer Untersuchungen an Schmetterlingen an, die zeigen würden, wie die experimentelle Einwirkung von Wärme und Kälte auf die Puppen Schmetterlingsformen hervorbringt, die den Arten unterschiedlicher Klimaregionen entsprechen.⁴⁶ Eimer sieht in seinen Befunden daher »experimentelle Beweise« der »Vererbung erworbener Eigenschaften«⁴⁷, und er spricht von der »Macht der unmittelbaren Einwirkung äußerer Verhältnisse«⁴⁸.

Die Gegner einer Vererbung erworbener Eigenschaften weisen andererseits auf viele Beispiele einer regelmäßigen Veränderung eines Organismus hin, die keine Konsequenzen für die Nachkommen hat, z.B. die über Jahrtausende praktizierte Beschneidung der Juden, die zu keinen erblichen Veränderungen führte.

Der biologische Diskurs mit der Alternative der Vererbung erworbener oder ererbter Eigenschaften ist außerdem wahrscheinlich nicht ganz unabhängig von der älteren juristischen Debatte um eine »Vererbung erworbener Eigentümer«. Eine solche ↑Vererbung, d.h. Weitergabe von Eigentümern an die Nachkommen, scheint im 18. Jahrhundert begrifflich ausgeschlossen zu sein, weil sich der juristische Begriff der Vererbung allein auf solche Dinge bezieht, die der Vererbende seit seiner Geburt besitzt, die er also selbst geerbt hat.⁴⁹

Konjunktur am Ende des 19. Jh.

Der Lamarckismus wird an der Wende vom 19. zum 20. Jahrhunderts viel diskutiert.⁵⁰ Er findet seine biologische Anerkennung u.a. wegen seiner Kompa-

tibilität mit dem allgemeinen in dieser Zeit verbreiteten lebensphilosophischen Bild der Lebewesen als autonome Wesen, die nicht nur passive Spielsteine der Selektion sind, sondern selbst aktiv an ihrer Umgestaltung beteiligt sind.⁵¹ Der Lamarckismus wird als eine Form der Evolution verstanden, die wirklich kreativ ist – im Sinne von H. Bergsons »Évolution créatrice«, einem Werk, in dem auch direkt für den Lamarckismus argumentiert wird⁵² –, und nicht nach dem Modell von Kampf und Destruktion ablaufen muss. Von biologischer Seite wird als Hauptargument für den Lamarckismus einerseits angeführt, dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften eine höhere Evolutionsgeschwindigkeit ermöglichen würde: Die natürliche Evolution des Lebens könnte damit selbst in der kurzen Spanne von 100 Millionen Jahren erfolgt sein, d.h. in jenem Zeitraum, der bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts für das Alter der Erde gehalten wird (↑Phylogenese). Außerdem wird der Lamarckismus als Erklärung für die Bildung komplexer Organe angeführt, wie des Auges oder des Grabfußes des Maulwurfs, deren Entstehung allein durch Selektion für unmöglich gehalten wird: Nicht viele kleine Mutationen, deren selektiver Wert erst nach Bildung der Gesamtstruktur vorliegt, sondern die Kombination individuell erworbener Veränderungen, die sich im Laufe eines Lebens akkumuliert und ihre Nützlichkeit im Zusammenspiel erwiesen haben, soll die Grundlage der Bildung komplexer Merkmale bilden.

Auch viele paläontologisch arbeitende Biologen sind von der mit Lamarck verbundenen Orthogenesetheorie und von dem lamarckistischen Mechanismus der Vererbung überzeugt, weil der fossile Befund in manchen Fällen einen linearen Trend der Transformation zeigt und der darwinsche Mechanismus der zufälligen Mutation und Selektion als ungeeignet gilt, eine solche Linearität der Entwicklung zu bewirken. Besonders die bevorzugte Vererbung von viel benutzten und nützlichen Organen gilt als ein in der Natur verwirklichter und sinnvoller Vorgang.⁵³

Ein zu seiner Zeit vielzitiert experimenteller Nachweisversuch der Vererbung erworbener Eigenschaften wird von C.E. Brown-Séquard anhand von Experimenten mit Kaninchen unternommen: Er stellt 1882 fest, dass bestimmte Verletzungen des Zentralnervensystems zu Verstümmelungen führen, die regelmäßig auf die Nachkommen vererbt werden.⁵⁴ Nicht berücksichtigt wurde bei diesen Experimenten allerdings die Möglichkeit, dass die Veränderung nicht über das Ei, sondern den Uterus weitergegeben wird und somit nicht im strengen Sinne erblich ist.

Auch an anderen Organismengruppen, v.a. Pflanzen, Algen und Pilzen, wird die Vererbung erworbe-

ner Eigenschaften am Ende des 19. Jahrhunderts experimentell nachzuweisen versucht.⁵⁵ Der experimentellen Untersuchung der Vererbung von erworbenen Eigenschaften widmet sich ein ganzes Forschungsprogramm. Besonders bekannt wird wieder ein Fall aus der Zoologie: Einflüsse der Temperatur und der Ernährung führen in der Aufzucht von Schmetterlingen zu Veränderungen, die über mehrere Generationen vererbt werden.⁵⁶ Als ein weiterer Beleg für den Mechanismus der lamarckistischen Vererbung gilt auch die Blindheit von Höhlenorganismen: A. Packard erklärt diese 1888 mit dem Nicht-Gebrauch der Augen, der unmittelbaren Einfluss auf die Vererbung habe.⁵⁷

Manche Versuche des Nachweises der Vererbung erworbener Eigenschaften beruhen offenbar auf Fälschungen: Berühmt wird der Fall der Geburtshelferkröte, bei der die Männchen im Gegensatz zu nahe verwandten Arten normalerweise keine Paarungsschwieneln zum Festhalten der Weibchen ausbilden, weil sie zum dauerhaften Leben auf dem Land übergegangen sind. P. Kammerer, dem es gelingt, die Kröte im feuchten Milieu zu züchten, will jedoch die Bildung von Paarungsschwieneln unter diesen veränderten Umweltbedingungen beobachtet haben – dies stellt sich jedoch als Irrtum oder Fälschung heraus, woraufhin sich Kammerer das Leben nimmt.⁵⁸

Weismann: Neodarwinismus

Der entschiedenste Gegner der Vorstellung einer Vererbung erworbener Eigenschaften ist Ende des 19. Jahrhunderts A. Weismann. Die Ablehnung dieser Vorstellung wird zu einem Hauptmotor für die Entwicklung von Weismanns Denken. Jede ererbte Eigenschaft eines Organismus wird nach Weismann durch eine Eigenschaft des »Keimplasmas« bewirkt. Eine Veränderung des Keimplasmas durch die im Lauf des Lebens eines Individuums gemachten Erfahrungen ist aber deswegen nicht möglich, weil das Keimplasma früh von den somatischen Zellen abgetrennt wird und unbeeinflusst von diesen an die Nachkommen weitergegeben wird (»Keimbahn«).⁵⁹ Die Verhinderung einer Vererbung erworbener Eigenschaften erfolgt in der Theorie Weismanns also aus der zytologischen Erkenntnis der ontogenetischen Trennung von Soma und Keimplasma (↑Genotyp/Phänotyp). Diese Trennung wiederum ist dadurch bedingt, dass Weismann in der Nachfolge Haeckels ein Prinzip der Konservierung einem Prinzip der Anpassung gegenüberstellt und diese beiden mit unterschiedlichen Teilen des Organismus in Verbindung bringt: Das Keimplasma sorgt für die Konservierung der Struktur, das Soma für die An-

passung.⁶⁰ Auch fixe Verhaltensmuster und Instinkte betrachtet Weismann im Wesentlichen nicht als individuell geformt, sondern durch Selektion entstanden. Er behauptet 1883, »dass alle Instinkte rein nur durch Selektion entstehen, dass sie nicht in der Übung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben«.⁶¹ Trotz dieser z.T. eindeutigen Ablehnung einer Vererbung erworbener Eigenschaften ist aber auch Weismann der Auffassung, dass es eine Veränderung des Keimplasmas unter dem Einfluss der Umwelt prinzipiell geben kann. So erwägt er z.B. eine Veränderung des Keimplasmas unter dem Einfluss der Ernährung.⁶²

Es wird damit die ↑Selektion der alles entscheidende Faktor in der Evolution der Organismen: Weismann wird zum Begründer des *Neodarwinismus* (↑Evolution). Empirisch versucht Weismann das Ausbleiben einer Vererbung erworbener Eigenschaften durch einen berühmten Versuch zu belegen: Er schneidet Mäusen über viele Generationen die Schwänze ab und beobachtet, ob die Schwänze der Mäuse allmählich kürzer werden. Die gleich bleibende Länge der Schwänze wertet er als Widerlegung des Lamarckismus.

Nachdem zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Chromosomen als diskrete und gegenüber dem Zellplasma abgeschlossene Einheiten der Vererbung konzipiert werden (»Individualität der Chromosomen«; ↑Zelle/Chromosomen), wird auch dies als Argument gegen die Möglichkeit der Veränderung der Chromosomen im Laufe des Lebens eines Organismus, d.h. gegen eine Vererbung erworbener Eigenschaften, verwendet.

Neolamarckismus

Dem Neodarwinismus Weismanns wird Ende des 19. Jahrhunderts der *Neolamarckismus* gegenübergestellt. Die Bezeichnung »Neolamarckismus« (engl. »Neo-Lamarckism«⁶³) geht auf H.W. Conn zurück, der sie 1887 prägt, nachdem A. Packard bereits 1885 den Ausdruck »Neolamarckianismus« (»Neo-Lamarckianism«⁶⁴) eingeführt hat. Packard versteht unter dem Neolamarckianismus eine Ansicht, nach der die Umwelt direkt im Sinne erblicher Veränderungen von Organismen wirksam ist. Er führt diesen Umwelteinfluss insbesondere zur Erklärung der Entstehung von neuen Formen und Typen an; deren Erhaltung könne dagegen mittels des darwinistischen Modells der Selektion erklärt werden.

Ideologische Einbettung

Bemerkenswert ist, dass die Widerlegung des lamarckistischen Modells der Vererbung auf primär empi-

rischer Grundlage erfolgte. Aus rein theoretischer, logischer Sicht kann gegen den Kern einer Theorie der »Vererbung erworbener Eigenschaften« wenig eingewendet werden (vgl. aber die Diskussion zur *Code-Dualität* von ↑Genotyp und Phänotyp).

Der Streit um den Lamarckismus seit Ende des 19. Jahrhunderts bezieht sich aber nicht allein auf die Ergebnisse biologischer Experimente und allgemeine biologische Theorien, sondern ist eingebettet in einen kulturellen Kontext, in dem auch politische und pädagogische Bewegungen miteinander ringen. Für einen Lamarckismus argumentieren dabei sozialistische Theorien, die der Umwelt und Erziehung einen großen Einfluss in der Formung der Lebewesen, insbesondere des Menschen, zuschreiben. Unter ausgeprägt ideologischem Vorzeichen erlebt der Lamarckismus in der Sowjetunion eine Blüte, die bis in die 1960er Jahre reicht. Nach dem Hauptvertreter dieser Richtung, T.D. Lyssenko wird sie *Lyssenkoismus* genannt.⁶⁵ Lyssenkos Versuche, die seine lamarckistischen Anschauungen in biologischer Hinsicht begründeten, beziehen sich auf die Abhärtung von Weizensamen durch Kältebehandlung, die ein früheres Keimen im Frühling nach sich zieht (»Vernalisation«). Lyssenko meint in seinen Versuchen nachweisen zu können, dass sich dieser Effekt über mehrere Generationen erhält.

Ende durch Synthetische Theorie der Evolution

In den 1930er Jahren gerät der Lamarckismus zunehmend in die Defensive, weil empirische Evidenzen seinen Annahmen widersprechen. Viele über Generationen verfolgte Experimente, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften nachweisen sollten, verliefen negativ.⁶⁶ Trotzdem findet auch noch in den 1930er Jahren die Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften ihre Anhänger. L. Plate ist z.B. noch 1931 der Meinung, es widerspreche jeder Wahrscheinlichkeit, dass die vielen Anpassungen eines Organismus durch Mutationen entstanden und insofern als »ein Spiel des Zufalls« anzusehen seien. Näher liege die Annahme, dass der Organismus »durch die jeweilige Lebensweise seine Organisation weitgehend beeinflusst hat«.⁶⁷ Das Ende der weiten Verbreitung lamarckistischen Denkens wird allgemein mit T. Dobzhanskys Hauptwerk »Genetics and the Origin of Species« von 1937 verknüpft.

Auf genetischer Ebene gilt lange Zeit das von F. Crick formulierte »zentrale Dogma« der ↑Molekularbiologie als Widerlegung des Lamarckismus. Nach diesem molekulargenetischen Grundsatz kann der Fluss der »Information« in der Genetik immer nur von der DNA zu den Proteinen erfolgen – eine

Rückwirkung der im Leben eines Organismus modifizierten Proteine auf seine Gene ist damit ausgeschlossen.⁶⁸

Schattendasein trotz experimenteller Befunde

Nicht alle Experimente zum Nachweis lamarckistischer Vererbungsmechanismen verlaufen allerdings negativ. Wie Versuchsergebnisse seit den 1920er Jahren belegen, kommt die vielfach für unmöglich erklärte Vererbung erworbener Eigenschaften tatsächlich bei einigen Organismen vor.⁶⁹ Experimentell nachweisbar ist eine Vererbung erworbener Eigenschaften, indem ein Organismus oder eine Kultur von Organismen für eine begrenzte Zeit einer physischen oder chemischen Behandlung unterzogen wird. Wenn diese Organismen danach in ihre alte Umwelt zurückversetzt werden, aber die neuen Eigenschaften beibehalten und diese an ihre Nachkommen vererben, liegt eine Vererbung erworbener Eigenschaften vor.⁷⁰ Diese Form der Vererbung findet sich z.B. bei *Paramaecien* (Pantoffeltierchen) in Bezug auf ihre Empfindlichkeit für bestimmte Seren oder andere Umweltveränderungen und bei Bakterien in Bezug auf die Ausbildung einer Zellwand. V. Jollos, der die nicht-genetische Vererbung in den 1920er Jahren bei *Paramaecien* untersucht, spricht von *Dauermodifikationen* (↑Mutation; Modifikation).⁷¹ Auch Eigenschaften des Zellkortex werden bei Pantoffeltierchen nicht auf genetischem Weg, sondern ausgehend von entsprechenden Eigenschaften der Mutterzelle vererbt.⁷² Umstritten ist die Interpretation der Versuche von E.J. Steele, der Ende der 1970er Jahre beim Immunsystem von Mäusen eine Vererbung erworbener Toleranzen gegenüber bestimmten Antigenen beschreibt und als Mechanismus für diese Vererbung die Integration der erworbenen Eigenschaften in die DNA der Keimzellen durch Viren erwägt.⁷³

Lamarckismus der epigenetischen Vererbung

Ein erst seit den 1990er Jahren anerkannter Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften beruht auf nachhaltigen Veränderungen der Genregulation. Eine verbreitete Form der chemischen Veränderung, die der Vererbung erworbener Eigenschaften zugrunde liegt, ist die Methylierung der DNA. Die Mechanismen der Vererbung erworbener Eigenschaften werden als *epigenetisches Vererbungssystem* (»epigenetic inheritance system«; EIS; ↑Vererbung) zusammengefasst.⁷⁴ Diesem Vererbungssystem ist u.a. zuzuschreiben, dass in der Individualentwicklung aus differenzierten Zellen eines Typs Tochterzellen des gleichen Typs hervorgehen (z.B. Muskelzellen aus Muskelzellen und Hautzellen aus Hautzellen).

Die seit Weismann verbreitete vehemente Ablehnung lamarckistischer Vererbungsmechanismen weicht damit einer differenzierten Beschreibung, die anerkennt, dass in bestimmten Kontexten durchaus eine Vererbung erworbener Eigenschaften möglich ist. Diese Form der Vererbung kann auf verschiedenen Ebenen vorliegen: neben der genetischen Ebene (z.B. durch Methylierung der DNA) insbesondere auf der Ebene des Verhaltens und der Kultur. Die nichtgenetische Weitergabe komplexer Verhaltensmuster von Eltern auf ihre Nachkommen ist in Untersuchungen mit Ratten experimentell nachgewiesen.⁷⁵ Dass die kulturelle Vererbung und Tradition (im Unterschied zur natürlichen Evolution) wesentlich nach dem Muster der Vererbung erworbener Eigenschaften verläuft, wird seit langem anerkannt. Der Gedanke findet sich bereits in G. Simmels ›Philosophie des Geldes‹ (1900)⁷⁶; auch der Genetiker T.H. Morgan sieht 1924 in kulturellen Prozessen Raum für lamarckistische Elemente der Vererbung.⁷⁷ 1932 spricht er von der doppelten Methode der Vererbung beim Menschen (›the twofold method of human inheritance‹⁷⁸): einerseits durch die physische Kontinuität der Keimzellen und andererseits durch die Weitergabe von individuellen Erfahrungen von einer Generation zur nächsten.⁷⁹

Wenn also auch die organische Evolution zumindest nicht immer und notwendig auf dem lamarckistischen Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften beruht, so ist dieser Mechanismus doch prägend für die Kulturentwicklung des Menschen und allgemein für jedes auf Tradition beruhende Verfahren der Weitergabe von Merkmalen von einer Generation zur nächsten: »Kumulierbare Tradition bedeutet nicht mehr und nicht weniger als die Vererbung erworbener Eigenschaften« (Lorenz 1973).⁸⁰ Auch die seit den 1980er Jahren entwickelten Theorien der kulturellen Evolution (↑Kultur) verstehen den dabei beteiligten Mechanismus ausdrücklich als lamarckistisch (Boyd & Richerson 1985: »cultural transmission makes for a kind of ›Lamarckian‹ evolution, in the sense that acquired variation is inherited«⁸¹). Unklar bleibt dabei aber oft, warum von einer kulturellen ›Vererbung‹ und nicht nur von einer ›Weitergabe‹ oder ›Tradition‹ gesprochen werden sollte.⁸²

Baldwin Effekt

Der Ersatz von individuell erworbenen vorteilhaften Merkmalen eines Organismus (↑Modifikationen) durch die zufällige Entstehung vererbbarer ähnlicher Merkmale (↑Mutationen) wird 1896 von J.M. Baldwin »organische Selektion« genannt.⁸³ Parallel zu

Baldwin äußern C. Lloyd Morgan und H.F. Osborn ähnliche Vorstellungen.⁸⁴ Der Effekt wird als gelungene Vereinigung von lamarckistischen mit darwinistischen Vorstellungen verstanden. Seit einem Aufsatz G.G. Simpons von 1953 spricht man von dem ›Baldwin-Effekt‹.⁸⁵

Nachweise

- 1 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 166; vgl. ders. (1868). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*: Anfang 7. Vortr.
- 2 Ray Lankester, E. (1884). [Letter]. *Athenæum* Nr. 2944: 412.
- 3 ebd.
- 4 Vgl. Zirkle, C. (1946). The early history of the idea of acquired characteristics and of pangenesis. *Trans. Amer. Philos. Soc. N.S.* 35, 91-151; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 688.
- 5 Aristoteles, *De gen. anim.* 721b.
- 6 Hippokrates, *De generatione* (*Œuvres complètes*, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VII): 485.
- 7 Aristoteles, *Phys.* 199aff.; *De part. anim.* 645b.
- 8 Lukrez, *De rerum natura* IV, 835.
- 9 Maupertuis, P.L.M. (1745). *Vénus physique* (*Œuvres*, Bd. 2, Lyon 1768, 1-133): 123 (II, 5); vgl. Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). *Forerunners of Darwin, 1745-1859*, 51-83.
- 10 Condillac, E.B. de (1755). *Traité des animaux* (Paris 1987): 476 (Teil 2, Kap. 2).
- 11 Diderot, D. (1769). *Le rêve de d'Alambert* (*Œuvres complètes*, Bd. 17, Paris, 1987, 87-209): 136.
- 12 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 233f.
- 13 a.a.O.: 232.
- 14 a.a.O.: 221.
- 15 a.a.O.: 235.
- 16 ebd.
- 17 a.a.O.: 256f.
- 18 a.a.O.: 237.
- 19 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigawechsel in der Evolutionsbiologie: 14.
- 20 Vgl. Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*: 669ff.
- 21 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1833). *Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales*. *Mem. Acad. Sciences* 12, 1-63.
- 22 Prichard, J.C. (1813). *Researches into the Physical History of Man*, 2 vols.
- 23 Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*: 357.
- 24 Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 183.
- 25 a.a.O.: 158; 171; ders. (1874). [Brief an Hooker]. In: Darwin, F. (ed.) (1887-88). *The Life and Letters of Charles*

Darwin, 3 vols.: II, 274.

26 Vgl. Vorzimmer, B. (1970). Charles Darwin, The Years of Controversy. The Origin of Species and its Critics, 1859-1882: 264.

27 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 357ff.

28 Rolle, F. (1863). Chs. Darwin's Lehre von der Entstehung der Arten im Pflanzen- und Thierreich: 74; Settegast, H. (1868). Die Thierzucht: 154.

29 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 177f.

30 Haeckel, E. (1868/70). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 181 (9. Vortr.).

31 In dieser Form wohl zuerst bei Rauber, A. (1875). Ueber Variabilität der Entwicklung. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig 1875, 40-46: 43.

32 Haeckel (1866): II, 179.

33 Buchner, L. (1868). Sechs Vorlesungen über die Darwin'sche Theorie von der Verwandlung der Arten: 63; Lange, F.A. (1866/73-75). Geschichte des Materialismus und Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart: 712.

34 Rauber (1875): 43.

35 Lange, F.A. (1873/77). Geschichte des Materialismus, Bd. 2: 268f.; nicht in 1. Aufl.; vgl. Eimer, G.H.T. (1888). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens; Kollmann, J. (1888). Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. 7, 531-534; Bonnet, R. (1888-89). Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften. Beitr. path. Anat. allg. Path. 4, 67-92; Reh, L. (1894). Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. 14, 71-75; Retius, G. (1895). Ueber die Vererbung erworbener Eigenschaften. Biolog. Untersuch. 7, 61-71.

36 Tschermak, G. (1876). Die Einheit der Entwicklung in der Natur. Feierliche Sitzung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien am 30. Mai 1876, 121-151: 138.

37 His, W. (1874). Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung: 158.

38 Seidlitz, G. (1878-79). Zur Darwin-Literatur. Kosmos 4, 232-246: 235.

39 Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art.

40 Semper, K. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere: 19.

41 Hering, E. (1870). Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie (Leipzig 1905): 13.

42 Eimer, G.H.T. (1897). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, Bd. II. Orthogenesis der Schmetterlinge: I.

43 ebd.

44 Eimer, G.H.T. (1888). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, Bd. I: 2.

45 Eimer (1897): 15.

46 ebd.

47 a.a.O.: XV.

48 a.a.O.: 15.

49 Vgl. Zedler, J.H. (1746). Vererbung. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, 64 Bde.: 47, 510-515; McLaughlin, P. (2007). Kant on heredity and adaptation. In: Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (eds.). Heredity Produced. At the Crossroad of Biology, Politics, and Culture, 1500-1870, 277-291.

50 Wettstein, R. von (1903). Der Neo-Lamarckismus. Verh. Deutsch. Naturf. Ärzte 74. Vers., 1, 77-91; Plate, L. (1905). Darwinismus und Lamarckismus; Wagner, A. (1909). Geschichte des Lamarckismus als Einführung in die psychobiologische Bewegung der Gegenwart; Semon, R. (1912). Das Problem der Vererbung »erworbener Eigenschaften«.

51 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 258.

52 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 78f.

53 Vgl. z.B. Cope, E.D. (1871). The laws of organic development. Amer. Nat. 5, 593-605; ders. (1873). The method of creation of organic forms. Proc. Amer. Philos. Soc. 12, 229-263; vgl. Pfeifer, E.J. (1965). The genesis of American neo-lamarckism. Isis 56, 156-167; Bowler, P.J. (1977). Edward Drinker Cope and the changing structure of evolutionary theory. Isis 68, 249-265.

54 Brown-Séquard, C.E. (1882). Faits nouveaux établissant l'extrême fréquence de la transmission, par hérédité, d'états organiques morbides produits accidentellement chez les ascendants. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 94, 697-700.

55 Zederbauer, E. (1908). Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften bei *Capsella bursa-pastoris*. Österr. Bot. Z. 58, 231-236; 285-288.

56 Vgl. Fischer, E. (1902). L'influence des changements de nourriture sur les chenilles et sur la formation du sex de leurs papillons. Comp. Rend. Soc. Phys. Genève 19; Schröder, C. (1903). Die Zeichnungsvariabilität von *Abraxa grussularia* L. Z. Entomol. 8; Linden, M. von (1904). Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Zentralbl. 24.

57 Packard, A. (1888). The cave fauna of North America. Mem. Nat. Acad. Sci. 4 (Teil 1), 1-156.

58 Kammerer, P. (1910). Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verh. naturforsch. Ver. Brünn 49, 72-110. ders. (1923). Breeding experiments on the inheritance of acquired characters. Nature 111, 637-640; ders. (1924). The Inheritance of Acquired Characters; vgl. Koestler, A. (1971). The Case of the Midwife Toad; Aronson, L.R. (1975). The case of the case of the midwife toad. Behav. Gen. 5, 115-125; Hirschmüller, A. (1991). Paul Kammerer und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Medizinhist. J. 26, 26-77.

59 Weismann, A. (1883). Ueber die Vererbung; ders. (1885). Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung.

60 Vgl. Churchill, F.B. (1986). Weismann, Hydromedusae, and the biogenetic imperative: a reconsideration. In: Horder, T.J. (ed.). A History of Embryology, 7-34: 28.

61 Weimann (1883): 37.

62 Weismann, A. (1892). Aufsätze über Vererbung und

verwandte biologische Fragen: 119; vgl. ders. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 544; Winther, R.G. (2001). August Weismann on germ-plasm variation. *J. Hist. Biol.* 34, 517-555: 525.

63 Conn, H.W. (1887). Review: Cope, E.D. (1886). The Origin of the Fittest. *Amer. Nat.* 21, 465-467: 465; Ward, L.F. (1892). Neo-Darwinism and neo-Lamarckism. *Proc. Biol. Soc. Washington* 6, 11-71: 13; 19; Packard, A. (1894). On the inheritance of acquired characters in animals with a complete metamorphosis. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 29, 331-370: 367; ders. (1901). Lamarck, the Founder of Evolution: 422.

64 Packard, A. (1885). Introduction. In: Kingsley, J.S. (ed.). *Standard Natural History*, vol. 6.

65 Vgl. Zirkle, C. (ed.) (1949). Death of a Science in Russia. The Fate of Genetics as Described in Pravda and Elsewhere; Huxley, J.S. (1949). Soviet Genetics and World Science. Lysenko and the Meaning of Heredity; Medvedev, Z.A. (1969). The Rise and Fall of T.D. Lysenko (engl. Übers. v. I.M. Lerner); Regelman, J.-P. (1980). Die Geschichte des Lyssenkoismus; Kremontsov, N. (1996). A "second front" in Soviet genetics: the international dimension of the Lysenko controversy, 1944-1947. *J. Hist. Biol.* 29, 229-250.

66 Federley, H. (1930). Weshalb lehnt die Genetik die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften ab? *Z. indukt. Abstamm.-Vererbungsl.* 54, 20-50; Behrendt, R. (1939). Untersuchungen über die Wirkungen erblichen und nicht erblichen Fehlens bzw. Nichtgebrauchs der Flügel und der Flugmuskulatur an *Drosophila melanogaster*. *Z. wiss. Zool.* 152, 125-158.

67 Plate, L. (1931). Warum muß der Vererbungsforscher an der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften festhalten? *Z. indukt. Abstamm.-Vererbungsl.* 58, 266-292: 292.

68 Crick, F.H.C. (1958). On protein synthesis. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 12, 138-163: 153.

69 Vgl. Landman, O.E. (1991). The inheritance of acquired characteristics. *Ann. Rev. Gen.* 25, 1-20; Jablonka, E. Lachmann, L. & Lamb, M.J. (1992). Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acquired characteristics. *J. theor. Biol.* 158, 245-268.

70 Landman (1991): 2.

71 Jollos, V. (1921). Experimentelle Protistenstudien, I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. *Arch. Protistenk.* 43, 1-222: 165.

72 Beisson, J. & Sonneborn, T.M. (1965). Cytoplasmic inheritance of the organization of the cell cortex in *Paramecium aurelia*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 53, 275-282; Lwoff, A. (1990). L'organisation du cortex chez les liés: un exemple d'hérédité de caractère acquis. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris* 310, 109-111.

73 Steele, E.J. (1979). Somatic Selection and Adaptive Evolution. On the Inheritance of Acquired Characters; ders. (1981). Lamarck and immunity: a conflict resolved. *New Sci.* 90, 360-361.

74 Maynard Smith, J. (1990). Models of a dual inheritance system. *J. theor. Biol.* 143, 41-53: 41; Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1995). Epigenetic Inheritance and Evolution.

75 Vgl. z.B. Francis, D., Diorio, J., Liu, D. & Meaney, M.J. (1999). Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat. *Science* 286, 1155-1158.

76 Simmel, G. (1900/07). Philosophie des Geldes (Gesamtausgabe, Bd. 6, Frankfurt/M. 1989): 627.

77 Morgan, T.H. (1924). Human Inheritance.

78 Morgan, T.H. (1932). The Scientific Basis of Evolution: 209.

79 a.a.O.: 203.

80 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels (München 1977): 218.

81 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process: 8.

82 Vgl. Hull, D.L. (2001). Science and Selection: 34; Kronfeldner, M.E. (2007). Is cultural evolution Lamarckian? *Biol. Philos.* 22, 493-512.

83 Baldwin, J.M. (1896). A new factor in evolution. *Amer. Nat.* 30, 441-451; 536-553.

84 Vgl. Richards, R.J. (1987). Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior.

85 Simpson, G.G. (1953). The Baldwin effect. *Evolution* 7, 110-117; vgl. Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 610-612; Weber, B.H. (2003). Evolution and Learning. The Baldwin Effect Reconsidered.

Literatur

Zimmermann, W. (1938). Vererbung „erworbener Eigenschaften“ und Auslese.

Zirkle, C. (1946). The early history of the idea of inheritance of acquired characters and of pangenesis. *Trans. Amer. Philos. Soc.* 35, 91-151.

Gillespie, C.C. (1956). The formation of Lamarck's evolutionary theory. *Arch. Int. Hist. Sci.* 9, 323-338.

Mayr, E. (1972). Lamarck revisited. *J. Hist. Biol.* 5, 55-94.

Burkhardt, R.W. Jr. (1972). The inspiration of Lamarck's belief in evolution. *J. Hist. Biol.* 5, 413-438.

Burkhardt, R.W. Jr. (1977). The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology.

Blacher, L. (1982). The Problem of the Inheritance of Acquired Characters. A History of A Priori and Empirical Methods Used to Find a Solution.

Bowler, P.J. (1992). Lamarckism. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 188-193.

Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1995). Epigenetic Inheritance and Evolution.

Leben

Das germanische Verb ›leben‹ (mhd. ›leben‹; ahd. ›lebēn‹) kann im Sinne von »(übrig)bleiben, fortbestehen« auf die indogermanische Wurzel ›*[s]lei-‹ »feucht, schleimig, klebrig sein, kleben[bleiben]« zurückgeführt werden. Es gibt also eine etymologische Verbindung zwischen dem Wort ›Leben‹ und einer Wortgruppe mit der Bedeutung »Fortbestand, Erhaltung« (die noch in der lautlichen Ähnlichkeit von ›leben‹ und ›bleiben‹ ihren Ausdruck findet). Die Bedeutung von ›Leben‹ als dem »Bleibenden« hat nicht nur für den Ausdruck in seiner biologischen Bedeutung eine wichtige Rolle gespielt (†Selbsterhaltung), sie steht anfangs v.a. im Zusammenhang mit dem christlichen Glauben und der Vorstellung des »ewigen Lebens« (›vita aeterna‹).¹

In seiner Form als substantivierter Infinitiv findet sich das Wort bereits in althochdeutschen Glossen (›Vivere daz leben‹²) und in der Übersetzung der alttestamentarischen Psalmen durch Notker Labeo

Leben (ahd. 8. Jh.) 420

Erleben (13. Jh.) 469

Überleben (Steinhöwel 1473) 468

aus St. Gallen um das Jahr 1000 (›daz menniscen leben‹³). Wegen seiner etymologischen Verbindung zu Ausdrücken, die auf ein Beharren und Fortbestehen verweisen, gilt ›Leben‹ als Ausgangsbedeutung des Wortes ›lif/lip‹.⁴ Bezeichnenderweise wird das altgermanische Wort – unter dem Einfluss des lateinischen ›vita‹ – für das den Tieren und Menschen gemeinsame Lebensprinzip schlechthin verwendet. Es steht damit im Gegensatz zu den altnordischen Ausdrücken für ›Seele‹, die – in verschiedenen Übersetzungen des einheitlichen ›anima‹ – differenzieren zwischen einem auf den Menschen bezogenen Wort (›sawul‹ oder ›sál‹) und einem Ausdruck für die Tiere (›andi‹).⁵ Diese terminologische Differenzierung unter christlichem Vorzeichen weist also bereits auf den radikalen Schritt Descartes voraus, den Tieren eine Seele – d.h. das antike Prinzip der Lebendigkeit – ganz abzuspochen; dass den Tieren ein Leben zuzuschreiben ist, bezweifelt Descartes dagegen nicht.

Die beiden griechischen Wörter für ›Leben‹, ›ζωή‹ (mit der Grundbedeutung »Leben, Lebensunterhalt«⁶) und ›βίος‹ (›Lebenswandel, Lebenszeit‹) gehen dagegen – ebenso wie das lateinische ›vita‹ – auf die indogermanische Wurzel ›*gʷei-‹ »leben‹ zurück. Aus dieser Wurzel haben sich viele auf eine Bewegung verweisende Wörter entwickelt, z.B. das deutsche ›keck‹ und das englische ›quick‹ (†Selbstbewegung). Auch hinter dem hebräischen Wort für Leben, ›hayyim‹ steht eine Bedeutung, die auf Beweglichkeit und Aktivität verweist (z.B. in der Verbindung mit Wasser zur Bezeichnung frischen, fließenden Wassers).⁷ In der Bibel wird der Begriff des Lebens allerdings weniger im Sinne eines biologischen Phänomens verwendet als zur Bezeichnung der Lebensspanne eines Menschen und der darin sich vollziehenden existenziellen Ereignisse.⁸ Die innere Bewegungskraft, die der Fähigkeit zur Selbstbewegung zugrunde liegt, wird im Alten Testament ›nāfāḥ‹ oder ›rūḥ‹ genannt – Wörter, deren Grundbedeutung »Lufthauch« oder »Atem« ist.⁹ Der Atem wird mit dem Leben einerseits verbunden, weil er Tiere allgemein kennzeichnet, und andererseits, weil das Leben als etwas vorgestellt wird, das von außen dem Körper (durch Gott) hinzugefügt (›eingehaucht‹) wird.¹⁰ Aufgrund der Verbindung von Leben mit Selbstbewegung bzw. Atmen wird den Pflanzen lange Zeit ein Leben abgesprochen (aufgrund des Fehlens von Bewusstsein und mentalen Eigenschaften bei Pflanzen erfolgt dies z.T. bis in die Gegenwart¹¹; †Pflanze).

Das Leben ist die Summe und Einheit der Aktivitäten und Fähigkeiten von besonderen organisierten Systemen, den Lebewesen. Weil einige dieser Aktivitäten, insbesondere die *Ernährung* von Stoffen aus der Umwelt und der *Schutz* vor Gefahren, für den Bestand der Lebewesen notwendig sind, stellt das Leben eine eigene Weise zu sein dar. Das Leben eines Lebewesens erhält sich nur durch dessen Aktivitäten. Die Kontinuität dieser Aktivitäten, die auch über einen Wechsel der Stoffe und Formen des Körpers hinweg erfolgt, bedingt daher ganz andere Identitätsbedingungen eines Lebewesens als eines anorganischen Körpers. Auf die materielle Grundlage der lebenden Wesen bezogen, bezeichnet der Begriff des Lebens die Struktur und den Zustand von Körpern, die diese Aktivitäten und Fähigkeiten zeigen. Darüber hinaus wird auch die ein Individuum übersteigende Dynamik, die sich aus dem Prozess der Fortpflanzung ergibt und die in der Folge der Generationen besteht, mit dem Begriff des Lebens assoziiert. Insgesamt sind es damit drei Momente, die das Phänomen des Lebens grundlegend charakterisieren: Die dynamische Struktur der lebenden Wesen stellt eine *Organisation* dar, d.h. eine Gliederung des Systems in Teile (und Prozesse), die sich in ihrer wechselseitigen Herstellung und Erhaltung gegenseitig bedingen. Insofern die in den Lebewesen ablaufenden Prozesse auf die Erhaltung des Ganzen gerichtet sind, ist ihre kausale Struktur daneben durch das Prinzip der *Regulation* bestimmt. Am nachhaltigsten sichern Lebewesen ihre eigene Organisation durch ihre Fortpflanzung. Diese schließt zugleich die Möglichkeit der Variation, der Entstehung immer wieder neuer Lebensformen ein, die in langfristigen Veränderungen zu einer sukzessiven Komplexitätssteigerung der Formen führen kann. Das dritte allgemeine Prinzip zur Charakterisierung des Lebens lautet daher *Evolution*.

In den beiden griechischen Wörtern für ›Leben‹ ist eine sachliche Differenzierung zwischen dem Leben als allgemeinem Phänomen, das gleichermaßen den Pflanzen, Tieren und Menschen zukommt (›ζωή‹), und als individueller Lebenslauf und -wandel (›βίος‹) markiert. Mit dem einzigen lateinischen Äquivalent ›vita‹ verschwindet diese Differenzierung. Ausgehend von den griechischen Grundbedeutungen der Wörter wäre es angemessener, eine allgemeine Lebenslehre als ›Zoologie‹ zu bezeichnen; ›Biologie‹ wäre eher der Name für eine Charakterkunde oder Ethik.

Sprachliches und Ontologisches

Grammatikalisch bildet das Wort ›Leben‹ ein Verbalsubstantiv (*Nomen actionis*). Bereits daran wird deutlich, dass ›Leben‹ primär ausgehend von Tätigkeiten bestimmt wird. Zwar wird das Leben immer wieder auch als ein »Zustand« verstanden¹², als wesentlich für diesen Zustand gilt jedoch die damit verbundene Aktivität. Leben ist also ein »Zustand von Tätigkeit«, wie G.R. Treviranus 1802 formuliert¹³ (oder genauer: der Zustand von Tätigkeit eines Wesens oder Dings, denn, wie M. Bunge und M. Mahner 2004 knapp bemerken: »alle Zustände sind Zustände von Dingen«¹⁴). Das ›Leben‹ bildet eine definierte Summe und Einheit von für Lebewesen charakteristischen Aktivitäten und Vermögen – so K.F. Burdachs Definition von 1842: »Unter Leben verstehen wir die Gesamtheit der dem Organismus eignen Tätigkeiten«¹⁵ (vgl. Tab. 160). In ähnlicher Weise bestimmt D. Wiggins das Leben 1980 als die besondere Weise der Tätigkeit (›the distinctive mode of activity‹) von Lebewesen.¹⁶ Oder, wie es M. Scharck 2005 ausdrückt: ›Leben‹ ist der »Inbegriff der Fähigkeiten und Aktivitäten« der Lebewesen.¹⁷ In dieser Hinsicht bezeichnet ›das Leben‹ also die Menge der für Lebewesen typischen Tätigkeiten (z.B. Ernährung, Stoffwechsel, Fortpflanzung). Der Ausdruck wird aber auch gebraucht, um die Gesamtheit und Einheit der Aktivitäten und Widerfahrnisse eines bestimmten Lebewesens (zusammenfassend) zu benennen (z.B. »Darwins Leben«).

Neben dieser vom Begriff des Lebewesens (↑Organismus) abgeleiteten Bedeutung ist auch noch eine allgemeinere, entifizierende Rede von ›Leben‹ verbreitet: Unter ›Leben‹ kann die *Eigenschaft* komplexer Materieeinheiten verstanden werden. Der Ausdruck kann außerdem dazu verwendet werden, mehr als ein einzelnes Individuum zu bezeichnen, weil ein wesentlicher Aspekt des Lebens in der Fortpflanzung der Lebewesen gesehen wird, also in der »Kette« oder dem »Fluss« der Wesen in der Zeit. Als



Abb. 269. Die Lebensschleife (Henkelkreuz oder Anchzeichen), das altägyptische Symbol des Lebens. Das Graphem dient in der altägyptischen Schrift als Zeichen mit der allgemeinen Bedeutung »Leben«; in der Verwendung als Symbol in bildnerischen Darstellungen wird ihm die speziellere Bedeutung »ewiges Leben im Gegensatz zum endlichen Leben und zum Tod« zugeschrieben. In dieser Bedeutung erscheint das Zeichen besonders als Attribut der Götter, in einigen Darstellungen reichen die Götter dem König die Lebensschleife oder halten sie an seine Nase, damit er das göttliche Leben einatme (aus Lurker, M. (1964/87). *Lexikon der Götter und Symbole der alten Ägypter. Handbuch der mystischen und magischen Welt Ägyptens*: 125).

›das Leben‹ gilt damit auch die Summe der Lebewesen an einem Ort, in einem Zeitraum oder einfach die Summe aller Lebewesen überhaupt (Mahner & Bunge 1997: »the collection of all living systems – past, present, and future«¹⁸). Diese reifizierende Rede vom ›Leben‹ zeigt sich auch in der Formel von der *Entwicklung des Lebens* oder vom *Weg des Lebens* in der Evolution (W. 1811: »Im Menschen erreicht diese vollkommene Entwicklung des Lebens durch die verschiedenen Thierklassen durch, ihren Gipfel«¹⁹; Burdach 1819: »Entwicklung des Lebens in der Reihe der organischen Wesen«²⁰; von Bülow 1957: »Der Weg des Lebens, 1. Die Anfänge im Wasser«; »2. Der Schritt aufs Land«).²¹

Wie diese kleine Übersicht zeigt, sind im Lebensbegriff also sehr unterschiedliche ontologische Kategorien miteinander verbunden (vgl. Tab. 158). Die Kategorien werden meist nicht klar voneinander unterschieden, so dass mit dem Ausdruck zugleich ein *Zustand* und eine *Eigenschaft* des (organisierten) Materiellen sowie bestimmte *Tätigkeiten* eines Lebewesens zusammengefasst werden. Deutlich wird dies etwa bei C. Robin, der das Leben 1880 einerseits beschreibt als dynamische Eigenschaft einer organisierten Substanz (›un attribut dynamique de la substance organisée‹) und andererseits als Ensemble von Tätigkeiten (›un ensemble de modes d'activités‹).²²

Vorwissenschaftlicher Lebensbegriff

In den Mythen und Märchen vieler Völker erscheint die Fähigkeit, sich ohne Anstoß von außen durch

Eine Weise zu sein

Leben ist nicht eine akzidentelle Eigenschaft, die bestimmten Körpern zukommt, sondern die ontologisch irreduzible Weise ihres Seins.

Inbegriff besonderer Tätigkeiten

Das Leben einer Entität besteht in ihren charakteristischen und integrierten Tätigkeiten, Vermögen und Funktionen (z.B. Ernährung, Wachstum, Fortpflanzung, Stoffwechsel, Empfindung, Denken).

Zustand von Körpern

Das Leben ist der Zustand eines Körpers mit einer besonderen Struktur (einer Organisation).

Eigenschaft komplexer Materieeinheiten

Das Leben ist eine Eigenschaft, die materiellen Einheiten, genauer dynamischen Systemen fern des thermodynamischen Gleichgewichts, ab einem bestimmten Komplexitätsniveau zukommt.

Einheit der individuellen Lebensgeschichte

Das Leben besteht in der Summe und Totalität der Ereignisse, Tätigkeiten und Widerfahrnisse eines einzelnen Lebewesens (insbesondere eines Menschen).

Summe von Lebewesen einer Region oder Zeit

Das Leben ist die Gesamtheit von Lebewesen, die in einem Raum oder in einer Zeitspanne existieren (z.B. das Leben auf der Erde als Summe aller Lebewesen auf der Erde seit der Entstehung des ersten Lebewesens).

Einzelne Körper übersteigende Dynamik

Das Leben umfasst mehr als ein einzelnes Individuum, weil sein Wesen in der Fortpflanzung der Lebewesen, also der »Kette« oder dem »Fluss« der Wesen in der Zeit besteht.

Mengenbegriff

Das Leben ist ein Maß für den Umfang und die Intensität besonderer Aktivitäten (z.B. das Ausmaß von Lebensaktivitäten in einem kranken Lebewesen oder die Menge von Lebewesen in einer Region).

Tab. 158. Syntaktische und semantische Dimensionen des Lebensbegriffs.

sich selbst zu bewegen, als die charakteristische Eigenschaft derjenigen Wesen, denen ein Leben zugeschrieben wird. Mit dieser Fähigkeit greift der vorwissenschaftliche Begriff des Lebens diejenige Eigenheit typischer Lebewesen (wie Vögel, nicht aber Bäume) heraus, die diese am auffälligsten von den leblosen Gegenständen auf der Erde unterscheidet. Ob es ein einzelner Teil ist, der für den Ursprung der Bewegung verantwortlich ist, oder ob es ein Zusammenwirken mehrerer Teile, also eine Systemleistung ist, erscheint ebenfalls als Gegenstand vorwissenschaftlicher Überlegungen. Es gibt sowohl die Vorstellung, dass das Leben einen bestimmten Ort im

Organismus einnimmt – das Leben sitzt im Kopf, im Blut oder im Haar (also auch in nach heutiger Auffassung nicht lebensnotwendigen Körperteilen) – als auch die Einsicht, dass der Träger des Lebens nicht ein einzelner lokalisierter Teil des Körpers ist, sondern »Leben« vielmehr die Organisationsform des lebenden Körpers als Ganzes betrifft. Nach der letzten Vorstellung ist eine »Lebenskraft« überall im Körper vorhanden und kann sogar vom Körper abgelöst werden und ein verborgenes Leben irgendwo in der Welt führen.²³ Dieses, bei vielen Völkern wiederkehrende Märchenmotiv eines nicht an den Körper gebundenen Lebens führt zum Begriff der Seele.

Antike

Die ursprüngliche Verwendung des Ausdrucks »Leben« ist im Griechischen durch die Entgegensetzung von Leben und Tod geprägt. »Leben« wird also als ein *Zustand* verstanden, als ein »Noch-Leben«. Weitaus häufiger als die aktivische verbale Form (»leben«) ist in den homerischen Schriften daher auch der adjektivische oder partizipiale Gebrauch (»lebendig sein«). In einem allgemeinen Sinne zur Bezeichnung der Lebensfunktionen oder deren Summe erscheint der Ausdruck erst später; in Bezug auf Tiere und v.a. Pflanzen wird das Wort von Homer so gut wie nie verwendet.²⁴

Von der Psyche wird bei Homer an keiner Stelle gesagt, sie lebe. Eine solche Zuschreibung findet sich aber bei Pythagoras und Heraklit.²⁵ Die Seele rückt damit auch in die Rolle eines Lebensprinzips, insofern sie der Bewegungsursprung aller Lebewesen ist. Der Lebensbegriff bei Heraklit kann darüber hinaus im Sinne eines durch die Individuen hindurchgehenden Lebensstroms interpretiert werden: Das Leben wird von einem Individuum auf das andere mittels der Fortpflanzung (»γενεά«) übertragen, so dass das Leben in dieser Weise in der Kette der Generationen unendlich ist: »Sterbliche unsterblich«²⁶.

Für viele Autoren der griechischen Antike steht die ↑Selbstbewegung an zentraler Stelle bei einer Bestimmung des Lebensbegriffs. Bei Platon – und bereits seit der ältesten griechischen Philosophie und Dichtung²⁷ – ist es die *Seele*, die dem Körper das Leben bringt. Weil die Seele das einzige Sich-selbst-Bewegende sei, wird die Bewegung des Körpers von ihrer Anwesenheit abhängig gedacht. Die Körper leben nach Platon nur, solange sie von der Seele erfüllt sind. Die Seele ist also dasjenige, das den Körpern Leben gibt: »Die Seele also, wessen sie sich bemächtigt, zu dem kommt sie immer Leben mitbringend«.²⁸ Als das Leben-Bringende kann der Seele das dem Leben Entgegengesetzte, der Tod, nicht zukommen:

Die Seele ist unsterblich. Weil die Seele unsterblich ist, kommt ihr auch dann Leben zu, wenn sie nicht an Körper gebunden ist. Die von ihr nur zeitweise erfüllten Körper verlieren dagegen die von der Seele gespendete Selbstbewegung, sobald die Seele sie verlässt. Das Aufhören der Bewegung ist gleichbedeutend mit dem Aufhören des Lebens.²⁹ Das Leben wird von Platon allerdings nicht direkt mit der Seele identifiziert, und auch der Seele wird nicht ausdrücklich ein Leben zugeschrieben.³⁰ Die Seele kann vielmehr als das Prinzip des Lebens verstanden werden, das sich in Selbstbewegung manifestiert. Eine Ausnahme davon bilden die Pflanzen, die für Platon zwar »nicht von einem Lebenden verschieden, aber unbeweglich« sind.³¹ Allerdings sind bei Platon nicht allein die heute als solche bezeichneten Lebewesen von einer Seele erfüllt; paradigmatisch für belebte Körper sind für ihn vielmehr die himmlischen Objekte, die Sterne und Planeten³², die – zumindest relativ zu einem Punkt auf der Erdoberfläche – sich bewegen. Auch der Kosmos als Ganzer stellt für Platon ein lebendiges Wesen dar³³ – ein Gedanke, der in der antiken Weltanschauung, besonders in der Stoa verbreitet ist³⁴. Spätere Autoren, unter ihnen Thomas von Aquin und G. Galilei, argumentieren aber, dass Sterne zumindest insofern von den irdischen Lebewesen unterschieden sind, als sie sich nicht ernähren, wachsen und fortpflanzen und über keine inneren Organe verfügen.³⁵

Die Konzeption des Lebens bei Aristoteles schließt an die Auffassungen Platons an, nicht aber, ohne sie zu modifizieren. Aristoteles kritisiert den ungeklärten Zusammenhang von Seele und Körper bei Platon. Gegenüber Platon legt Aristoteles besonderes Gewicht auf die Einheit von Körper und Seele in einem lebenden Wesen: Man dürfe nicht fragen, »ob die Seele und der Körper Eines sind, wie auch nicht, ob das Wachs und die Figur (Eines sind)«. ³⁶ Denn die Seele gilt als eine der Ursachen des Lebewesens: Die Seele müsse notwendig »ein Wesen als Form(ursache) eines natürlichen Körpers sein, der in Möglichkeit Leben hat«. ³⁷ Für Aristoteles ist die Seele »gleichsam Prinzip der Lebewesen«. ³⁸ Sie ist dasjenige, was die Lebewesen von den nicht lebenden Körpern unterscheidet. An verschiedenen Stellen identifiziert Aristoteles die Seele mit dem Lebewesen selbst. Bei einzelnen Organen wird ihre Leistung für das Gesamtsystem, also ihre *Funktion*, als Seele bezeichnet, z.B. in dem schönen Satz: »Wenn nämlich das Auge ein Lebewesen wäre, so wäre seine Seele die Sehkraft; denn sie ist das Wesen des Auges dem Begriffe nach«. ³⁹ Die Seele ist damit nicht als etwas vorzustellen, das zu dem Lebewesen oder seinen Organen hinzutritt, sondern

Einheit und Kontinuität

Die Leben aller Lebewesen sind genealogisch miteinander verbunden und bilden letztlich eine kontinuierliche Einheit.

Zyklizität und Wiederholung

Viele Lebensprozesse verlaufen zyklisch, so dass die immer gleichen Ereignisse von Nahrungsaufnahme und Ruhe, Paarung und Geburt, Altern und Tod durchlaufen werden.

Kommunalität

Leben gibt es nur in der Gemeinschaft. Im Leben des Einzelnen ist das Ganze des Lebens repräsentiert.

Interdependenz

Die verschiedenen Lebensformen, Pflanzen, Tiere und Menschen, stehen in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander. Wohl und Schaden des einzelnen haben Auswirkungen auf die anderen Teile des Ganzen.

Potenzialität und Opazität

Das Leben ist auf Steigerung und Entfaltung nicht realisierter Möglichkeiten angelegt. Das Ganze des Lebens lässt sich nicht überblicken und nicht beherrschen; die Folgen des Handelns sind vielfältig und nur begrenzt vorhersehbar.

Ambivalenz und Gefährdung

Das Leben ist ein notorisch labiler und gefährdeter Zustand: Leben gibt es nur angesichts des Todes.

Tab. 159. Dimensionen des allgemeinen Lebensbegriffs ausgehend von einer kultur- und religionsgeschichtlichen Perspektive (in Anlehnung an Sundermeier, T. (1990). Leben, religionsgeschichtlich. Theologische Realenzyklopädie, Bd. 20, 514-520).

sie ist mit dem Lebewesen und seinen Organen aufs Engste verbunden und immer mit ihnen gegeben. Sie ist eben so sehr mit dem Körper eins, wie die Form des Wachses in einer Figur nicht ohne das Wachs vorhanden ist. Die Seele eines individuellen Lebewesens kann daher auch als dessen »Organisationsstruktur« oder »Funktionalität« bezeichnet werden, wie spätere Interpreten meinen.⁴⁰

Von einem Vitalismus moderner Art, der die Seele als ein zum Körper hinzutretendes Prinzip versteht, ist Aristoteles damit weit entfernt.⁴¹ Die Seele in erster Linie mit dem Bewusstsein und den nicht-körperlichen, mentalen Leistungen in Verbindung zu bringen, ist ein im Wesentlichen platonisch-christliches Erbe, welches seinen besonders prägnanten Ausdruck darin findet, dass R. Descartes den außermenschlichen Lebewesen eine Seele abspricht.⁴² Für Aristoteles dagegen ist die Seele gerade das allen Lebewesen Gemeinsame. Seelenvermögen sind also in

erster Linie die organischen Grundvermögen, d.h. die alle Lebewesen charakterisierenden Vermögen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, über die das definiert wird, was »Leben« ist (vgl. Tab. 160).⁴³ Die eindeutige Gegenüberstellung von dem Lebenden als dem Beseelten und dem Unbelebten als dem Seelenlosen weicht Aristoteles allerdings insofern wieder auf, als er eine bis in die Gegenwart anhaltende ↑Urzeugung von Pflanzen und Tieren annimmt und in diesem Zusammenhang ausdrücklich bemerkt, auch in der Erde und im Wasser sei Pneuma und psychische Wärme, »so dass in gewisser Weise alles voller Seele ist«.⁴⁴

Die Seele ist bei Aristoteles – wie in Ansätzen auch schon bei Platon⁴⁵ – also nicht allein Prinzip der Bewegung, sondern auch noch Grund für die elementaren organischen Prozesse und Tätigkeiten. Aristoteles unterscheidet, einer Stufung des Organischen folgend, zwischen einer »Ernährungsseele« (die der einzige Seelenteil der Pflanzen und die Ursache für das Tasten der Nahrung sowie das Wachstum ist), einer »Empfindungsseele« (über die die Tiere zusätzlich verfügen) und einer »Vernunftseele« (die den Menschen kennzeichnet). Leben kommt nach Aristoteles bereits denjenigen Wesen zu, die nur über den untersten Seelenteil verfügen, also den Pflanzen. Von ihnen sagt er ausdrücklich, sie würden zwar leben, seien aber keine Lebewesen.⁴⁶ Zu einem eigentlichen Lebewesen wird ein Wesen also erst durch das Vermögen der ↑Wahrnehmung.⁴⁷ Das Leben zeigt sich bei Pflanzen dagegen allein als »Ernährung«, »Wachstum« (einschließlich Fortpflanzung) und »Schwinden«.⁴⁸ Diese Vermögen können nach Aristoteles auch ohne die Vermögen der höheren Seelenteile (also ohne Wahrnehmung, Selbstbewegung und Denken) auftreten; die höheren aber nicht ohne die niederen.⁴⁹ Mit der Feststellung einer Pluralität von Lebensphänomenen begründet Aristoteles eine besondere Strategie der Antwort auf die Frage, was das Leben ist: die Angabe von Kriterien der Lebendigkeit. Die Kriterien, die Lebewesen identifizieren, sind bei Aristoteles komplexe *Funktionen* (wie eben Ernährung, Fortpflanzung oder Wahrnehmung), die dem ganzen Organismus und nicht einzelnen seiner Teile zukommen (vgl. Tab. 164). Die Analyse des Lebensbegriffs bei Aristoteles wird von F. Feldman daher auch als *lebensfunktionaler Ansatz* (»life-functional approach«) bezeichnet.⁵⁰ Leben besteht nach der Bestimmung des Aristoteles in der Manifestation einer Vielfalt von charakteristischen Tätigkeiten, zu der ein Lebewesen fähig ist.⁵¹ Weil Pflanzen und Tiere über andere Lebensfunktionen verfügen, schreibt Aristoteles ihnen auch eine jeweils andere Art des

Lebens zu: »Das Leben scheint [...] nicht nur als eine Art verstanden zu werden, und ein anderes den Tieren, ein anderes den Pflanzen zuzukommen«.⁵² Weil der gleiche Ausdruck in Bezug auf Pflanzen und Tiere Ungleiches bedeute, hält Aristoteles das Wort »Leben« ausdrücklich für eine »Homonymie«.⁵³

Ontologisch bilden die Lebewesen für Aristoteles eine eigenständige Kategorie; sie werden nicht als Körper verstanden, denen als akzidentelle Eigenschaft die Lebendigkeit zukommt, sondern die Lebendigkeit bezeichnet ihr Wesen: Die Lebendigkeit bildet insofern »ein einzigartiges, unableitbares Prinzip innerhalb des Kosmos des Seienden« (Hilt 2005).⁵⁴ Insbesondere stellen für Aristoteles und die gesamte Antike nicht mechanische selbstbewegende Maschinen ein Modell dar, dem zufolge Lebewesen verstanden und erklärt werden. Gerade insofern die Lebendigkeit für Aristoteles eine ontologische Grundkategorie bildet, ist sie nicht als eine Eigenschaft von individuellem Seienden zu beschreiben, die diesem als zusätzliche Qualität zukommt. Eine materialistische Reduktion der Lebendigkeit auf ein stoffliches Substrat, einem Körper als etwas Primäres, ist damit unmöglich gemacht: *Leben ist eine Weise zu sein*, nicht eine Eigenschaft von Seiendem.⁵⁵ Anders gesagt: Die Tätigkeiten und Lebensfunktionen (das Seelische) sind auf eine ursprüngliche Weise mit dem Körperlichen (dem Materiellen) verbunden gedacht, so dass jede Frage nach dem Primat des einen vor dem anderen sich nicht stellt.

Ewiges und diesseitiges Leben

In den unter christlichem Einfluss stehenden Lebensvorstellungen der Spätantike entwickelt sich der Lebensbegriff zu einem Konzept, das durch einen ausgeprägten Doppelaspekt gekennzeichnet ist: Neben der bloßen Lebendigkeit der Tiere und ungläubigen Menschen bestehe die *wahre Lebendigkeit* in einem auf Gott orientierten Dasein. So heißt es im Neuen Testament der Bibel bei Paulus, Gott habe uns, die wir »infolge unserer Sünden tot waren, [...] wieder lebendig gemacht«.⁵⁶ Erst aufgrund der göttlichen Barmherzigkeit und Liebe sei der Mensch wirklich zum Leben gekommen. Seine Lebendigkeit bestehe nur im Glauben; als Ungläubiger lebe er eigentlich nicht.

Vor diesem christlichen Hintergrund können innerhalb des Lebensbegriffs verschiedene Bedeutungen differenziert werden. Eine ausgeprägte Ambivalenz tritt mit dem neutestamentlichen Begriff des *ewigen Lebens* (»ζωή αἰώνιος«) auf.⁵⁷ Dieses Leben, das dem Christen durch den Glauben an Jesus gegeben ist, wird vom irdischen Leben abgegrenzt. Das Le-

ben im und durch den Glauben wird als das »wahr« oder »wirkliche« Leben bezeichnet⁵⁸; das andere physische Leben dagegen als »dieses Leben«⁵⁹ oder »Leben im Fleisch«⁶⁰ als minderwertig verstanden.

Die Doppelung des Lebensbegriffs, der auf eine diesseitige und eine jenseitige Daseinsform bezogen wird, findet sich im 3. Jahrhundert auch bei Plotin. In neuplatonischer Manier wird bei Plotin das diesseitige Leben abqualifiziert: Der Weise lasse »das Leben des Menschen« hinter sich und entscheide sich »für ein anderes, für das Leben der Götter«, so Plotin.⁶¹

Die Abwertung des irdischen Lebens geht bei manchem christlichen Denker so weit, dass den irdischen Lebewesen das eigentliche Leben ganz abgesprochen wird. So heißt es bei Origines, dass »Leben im eigentlichen Sinne nur im Zusammenhang mit Gott allein auftritt«.⁶² In eigentlicher Bedeutung wird der Lebensbegriff nur noch auf Gott bezogen: Kyrill von Jerusalem formuliert im 4. Jahrhundert, allein Gott sei das wirkliche und wahrhaftige Leben (»ὄντως ζῶν καὶ ἀληθὺς«).⁶³ Ähnlicher Auffassung ist Meister Eckhart ein Jahrtausend später: »Gott allein, das letzte Ziel und das erste Bewegende, lebt und ist das Leben« (»Solutus deus, utpote finis ultimus et movens primum, vivit et vita est«).⁶⁴ Die irdischen Lebewesen können nach Meister Eckhart nicht eigentlich leben, weil sie eine Wirkursache vor und über sich sowie ein Ziel außer sich haben; das eigentlich Lebendige habe aber seine Ursachen und Ziele allein in sich, es wird als selbstgenügsam vorgestellt.

Vor diesem Hintergrund kann von einer »Hypostasierung« und »Divinisierung des Lebensbegriffes« im christlichen Kontext gesprochen werden.⁶⁵ Begriffsgeschichtlich und begriffspolitisch ist diese Bedeutungsverschiebung insofern bemerkenswert, als sie deutlich macht, wie stark die evaluativen Momente des Begriffs sind und wie locker seine deskriptive Verbindung zu konkreten Gegenständen der Natur, den Lebewesen, in dieser Zeit ist. Seine enge Kopplung an das Göttliche verweist darauf, dass »Leben« eher als heilige Gabe und allenfalls als erklärendes Prinzip, nicht aber als starker Beschreibungsbegriff für weltliche Verhältnisse verstanden wird. Daraus erklärt sich auch, dass die christlichen Gelehrten bis zum fünften Jahrhundert (bis zu Nemesius von Emesa) ein nur geringes Interesse an den naturwissenschaftlichen Erklärungsversuchen der Lebensphänomene, beispielsweise an der antiken Humoralpathologie in der hippokratisch-galenischen Tradition, zeigen.⁶⁶ In der Antike in gewisser Weise vorbereitet wird die christliche Divinisierung des Lebensbegriffs, insofern bereits antike Autoren nicht nur den Lebewesen als physischen Körpern, sondern auch der

Seele selbst ein Leben zuschreiben: Plotin formuliert ausdrücklich, die Seele sei unsterblich und habe auch »Leben«⁶⁷; bei Plutarch heißt es sogar, die Seele habe nicht nur Leben, sondern sei selbst das Leben⁶⁸.

Entsprechend der Unterscheidung von dem Tod der Seele (»mors animae«) und dem Tod des Körpers (»mors corporis«), die sich bei Augustinus findet⁶⁹, lässt sich auch zwischen verschiedenen Arten des Lebens unterscheiden. So spricht Hugo von St. Viktor Mitte des 12. Jahrhunderts von *zwei Leben*, einem sterblichen (»vita mortalis«) und einem unsterblichen (»vita immortalis«⁷⁰ oder »vita vivens«⁷¹). In analoger Weise unterscheidet der heilige Bernhard zwischen dem körperlichen *toten Leben* (»vita mortalis«) und dem ewigen *lebendigen Leben* (»vita vitalis«)⁷² (↑Mensch). Dies ist eine Unterscheidung, die sich bis in die Gegenwart erhalten hat und viel zur Komplexität des Lebensbegriffs beiträgt. Der Begriff bezeichnet nicht allein eine besondere Formung der Materie, sondern auch eine mit Werten verbundene Daseinsweise (s.u.).

Christliches Mittelalter

Die in christlichen Lehren vorherrschende Konzentration auf die Heilsfrage nach dem Schicksal der menschlichen Seele bedingt einen fortschreitenden Rückgang in der Behandlung biologisch-physiologischer Fragen im christlichen Mittelalter. Den durchgängigen Schwerpunkt der Auseinandersetzung mit dem Leben der Pflanzen und Tiere bildet in dieser Zeit ihre Nützlichkeit für das Leben und Heil des Menschen. Vor diesem Hintergrund erfolgt eine ontologische Depotenzierung v.a. der Pflanzen zu einem bloßen Produkt aus Kraft und Stoff und damit einhergehend ihre ethische Neutralisierung. In der Konzeption Eriugenas unterscheidet sich das Leben der Pflanzen nicht von dem Leben der Steine und anderer natürlicher Körper, die ebenfalls an der Lebendigkeit Gottes teilhaben.⁷³ Der in der Antike entwickelte spezifische Begriff des organischen Lebens verflüchtigt sich in dem Konzept einer allgemeinen Weltseele. H.W. Ingensiep spricht daher von einer »Entleerung des Lebensbegriffs« im christlichen Mittelalter, die erst von der Aristotelesrezeption der Hochscholastik beendet wird.⁷⁴

Die Bindung des Lebens an die Fähigkeit der Selbstbewegung bleibt das ganze christliche Mittelalter hindurch eine dominante Bestimmung des Begriffs. Ausgehend von der Frage, wem am ehesten Lebendigkeit zugesprochen wird, und im Anschluss an Aristoteles, stellt Thomas von Aquin fest, »daß das eigentlich lebendig ist, was sich selbst in irgendeiner Art Bewegung bewegt«.⁷⁵

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

»Das Leben ist die Ernährung und das Wachstum von etwas durch sich selbst« (Alexander von Aphrodisias (um 200 n. Chr.). De an., 118).

»Zuerst [...] sagen wir von einem Tier, es lebt, wenn es beginnt, sich selbst zu bewegen, und so lange erachtet man ein Tier als lebendig, solange bei ihm eine solche Bewegung sichtbar ist« (Thomas von Aquin 1266-73, 119f.; I, qu. 18, art. 1).

»Nichts anderes ist wahrlich das Leben als ein gewisser balsamierender Stoff [mumia balsamita: »Gegengiftmittel« (Sudhoff)], der den sterblichen Körper vor den tödlichen Würmern und vor der Fäulnis schützt, und der eine flüssige Mischung der Salze enthält« (Paracelsus 1526-27, 249).

»Das Leben der Lebewesen ist die Erhaltung aller Vermögen und Aktionen [facultatum actionumque omnium conservatio]. Sie erfolgt durch das Herz und durch die von dort fortfließende Wärme. Der Tod ist die Vernichtung der Lebenskraft und aller Vermögen« (Fernel 1542/51, 414; V, 16).

»[Die] Erhaltung eines zur Verderbnis im höchsten Grade hinneigenden Körpers macht den Begriff des Lebens aus, und in dieser Beziehung unterscheidet sich der lebende Körper von einem bloß gemischten« (Stahl 1708, 86).

»Ich verstehe hier unter dem Wort [*menschliches*] *Leben*, nichts anders als die Beschaffenheit des Körpers nach seinen festen und flüssigen Theilen, welche da erfordert wird, wenn die Gemeinschaft des Leibes und der Seele [commercium mutuum inter mentem & corpus] auch nur einiger massen dauern soll, oder doch wieder hergestellt werden kann, und nicht ganz und gar aufgehoben werden darf« (Boerhaave 1708; dt. 1754, 43).

»[C]haque corps organique d'un vivant est une Espèce de Machine divine, ou d'un Automate Naturel, qui surpasse infiniment tous les Automates artificiels. Parce qu'une Machine, faite par l'art de l'homme, n'est pas Machine dans chacune de ses parties [...]. Mais les Machines de la Nature, c'est à dire les corps vivans, sont encor des machines dans leur moindres parties jusqu'à l'infini« (Leibniz 1714, 468).

»Leben, Vita, Vie, wird alles, was eine Würckung und Bewegung spühren lässet, genennet, obgleich dasselbe nach dem Unterscheide derer Dinge, an denen es sich befindet, merklich unterschieden ist. Das Leben eines Cörpers bestehet in seiner stetigen Bewegung. Es muß aber

in Körper, der des Lebens fähig seyn soll, aus vielen und mancherley Theilen bestehen, die auf eine wundersame Weise zusammen gesetzt ein Ganzes machen, und in demselben ein gewisses Maß mit seinem Umlauffe durch alle dessen Theile eine Wärme und Bewegung verursachen, wodurch der Körper tüchtig wird, die Lebens-Kräfte zu äussern, welche in der Nahrung, Wachstume und Fortpflanzung bestehen« (Zedler 1737, 1261).

»Leben ist die Summe aller Tätigkeiten, die aus der Maschine des menschlichen Körpers hervorgehen« (Boerhaave 1739, 72).

»Unter dem Leben verstehen wir diejenige Fähigkeit einer Substanz, vermöge welcher sie aus einem innerlichen Grunde auf mannigfaltig Art thätig seyn kan« (Crusius 1745, 896, §458).

»L'Action réciproque des solides & des fluides, est le fondement de la Vie terrestre« (Bonnet 1764-65, I, 46).

»[L]a vie est proprement cette disposition de l'économie animale, dans laquelle subsiste le mouvement des organs nécessaires pour la circulation du sang & pour la respiration« (Menuret 1765, 930).

»[L]ife is no other than a certain combination of organs, which are kept in a perpetual motion by mutually acting upon each other« (Bruckner 1768, 4).

»La vie est organisation avec capacité de sentir« (Voltaire 1772, 55).

»Leben heißt das Vermögen einer Substanz, sich aus einem inneren Princip zum Handeln, einer endlichen Substanz, sich zur Veränderung, und einer materiellen Substanz, sich zur Bewegung oder Ruhe als Veränderung ihres Zustandes zu bestimmen« (Kant 1786, 544).

»État particulier à une grande classe de corps dans lesquels, par des mouvement propre, inhérents et spontanés, les organes croissent dans toutes les dimensions à la fois, se nourrissent et se reproduisent. Je distingue neuf caracteres qui sont particuliers aux corps vivants. [la digestion, la nutrition, la circulation, la respiration, les sécrétions, l'ossification, la génération, l'irritabilité, la sensibilité; a.a.O., 15] Il suffit de reconnaître un de ces caracteres dans une substance pour qu'on doive la regarder comme jouissant de la vie. Les végétaux et les animaux sont des corps vivants« (Vicq-d'Azyr 1786, 122).

»The first and most simple idea of life [...] is its being the principle of self-preservation« (Hunter [1786-87], 223).

»Les mots organisé & vivant sont, selon moi, des synonymes« (Girtanner 1790, 150).

»Die organischen Körper sind nicht zu jeder Zeit fähig, die aus den Gesetzen der bloß physischen Kräfte nicht zu erklärenden Erscheinungen hervorzubringen. Den Zustand, in welchem sie dazu fähig sind, bezeichnen wir mit der Benennung: *Leben*« (Roose 1797, 13).

»Belebt nenne ich denjenigen Stoff, dessen willkürlich getrennte Theile, nach der Trennung, unter den vorigen äußeren Verhältnissen ihren Mischungszustand ändern./ Das Gleichgewicht der Elemente in der belebten Materie erhält sich nur so lange und dadurch, daß dieselbe Theil

eines Ganzen ist. Ein Organ bestimmt das andere [...] Ein Metall, oder ein Stein kann zertrennt werden, und bleiben dabei die äußeren Bedingungen dieselben, so werden die zertrennten Stücke auch die Mischung beibehalten, welche sie vor der Trennung hatten. Nicht so jedes Atom der belebten Materie« (A. von Humboldt 1797, II, 433f.).

»Das Leben [...] besteht in einem Kreislauf, in einer Aufeinanderfolge von Processen, die continuirlich in sich selbst zurückkehren« (Schelling 1798, 237).

»La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort« (Bichat 1800, 43).

»Unter Leben verstehen wir die Reihe von Erscheinungen an einem von seiner Entstehung an, aus mannichfaltigen, vermöge ihrer Zusammensetzung harmonisirenden Theilen bestehenden, und seinen Zweck in sich selbst findenden (also organischen) Körper« (Burdach 1800, 10; §24).

»Das physische Leben ist [...] ein Zustand, den zufällige Einwirkungen der Aussenwelt hervorbringen und unterhalten, in welchem aber, dieser Zufälligkeit ohngeachtet, dennoch eine Gleichförmigkeit der Erscheinungen herrscht« (Treviranus 1802, 23).

»La vie, dans les parties d'un corps qui la possède, est un ordre et un état de choses qui y permettent les mouvements organiques; et ces mouvements, qui constituent la vie active, résultent de l'action d'une cause stimulante qui les excite« (Lamarck 1809, I, 403).

»Im Allgemeinen heißt leben durch sich selbst thätig seyn, und wir erkennen das Leben aus der Aeüßerung einer Thätigkeit« (Augustin 1809, 59).

»Das Leben eines Wesens besteht in der Erhaltung seiner selbst, durch Verwandlung seiner selbst und der Außendinge mittelst Kräfte und Werkzeuge, und nach Gesetzen, welche in demselben liegen. Ein lebender Körper ist derjenige, welcher sich selbst erhält, indem er sich und die Außendinge durch Kräfte, Werkzeuge und nach Gesetzen, die in ihm selbst liegen, verwandelt« (Mayer 1817, 104).

»La vie est [...] un tourbillon plus ou moins rapide, plus ou moins compliqué, dont la direction est constante, et qui entraîne toujours des molécules de mêmes sortes, mais où les molécules individuelles entrent et d'où elles sortent continuellement, de manière que la *forme* du corps vivant lui est plus essentielle que sa *matière*. Tant que ce mouvement subsiste, le corps où il s'exerce est *vivant*; il *vit*, lorsque le mouvement s'arrête sans retour, le corps *meurt*« (Cuvier 1817, I, 13).

»So sollten wir es demnach fest im Auge behalten, dass Leben seinem Wesen nach Wechselwirkung sey, und seine Erscheinung folglich nie als Attribut eines Objects allein, sondern als Product aller der Objecte zu betrachten ist, welche zu dieser Wechselwirkung beitragen« (Carus 1818, 50f.).

»Wir behaupten, dass diejenigen Wesen leben, die sich in der Zeit aus eigener Kraft stetig so verändern, dass sie selbst der Grund davon sind, dass sie diese und jene Beschaffenheit annehmen« (Krause 1828, 27).

»[L]'idée générale de vie [...] suppose, en effet, non-seulement celle d'un être organisé de manière à comporter l'état vital, mais aussi celle, non moins indispensable d'un certain ensemble d'influences extérieures propres à son accomplissement. Une telle harmonie entre l'être vivant et le milieu correspondant caractérise évidemment la condition fondamentale de la vie« (Comte 1838, 225).

»Das Leben läßt sich definieren als der Zustand eines Körpers, darin er unter beständigem Wechsel der Materie seine ihm wesentliche (substantielle) Form allezeit behält« (Schopenhauer 1851, II, 191).

»[L]a vie, c'est l'organisation en action« (Broca 1860, 12).

»[O]ur conception of Life under its most abstract aspect will be – The continuous adjustment of internal relations to external relations« (Spencer 1864/98, 99).

»Der Ausdruck »Leben« ist [...] nichts Anderes, als eine Kollektivbezeichnung für eine Summe von complicirteren Bewegungs-Erscheinungen der Materie, welche nur den Organismen eigen sind, und den Anorganen allgemein fehlen« (Haeckel 1866, I, 141f.).

»Un organisme complexe doit être considéré comme une réunion d'êtres simples qui sont les éléments anatomiques et qui vivent dans le milieu liquide intérieur. La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre, indépendante: le mécanisme qui la permet est celui qui assure dans le milieu intérieur le maintien de toutes les conditions nécessaires à la vie des éléments« (Bernard 1878, 113).

»Leben ist die Daseinsweise der Eiweißkörper, und diese Daseinsweise besteht wesentlich in der beständigen Selbsterneuerung der chemischen Bestandteile dieser Körper« (Engels 1878, 75).

»La vie est une propriété immanente de la matière organisée« (Littre 1879, 177).

»La vie étant un attribut dynamique de la substance organisée n'est par conséquent pas une chose isolable de celle-ci [...]. Le mot vie ne désigne en effet que la manifestation de l'une ou de l'ensemble des propriétés escortant l'état d'organisation« (Robin 1880, 32f.).

»[Wir finden,] dass ein »principieller« Gegensatz zwischen lebendigen Organismen und anorganischen Körpern nicht besteht. Gegenüber der Gesamtheit der anorganischen Natur besteht das Characteristicum der Organismen nur in dem ausnahmslosen Besitz gewisser hochcomplicirter chemischer Verbindungen, vor Allem der Eiweisskörper« (Verworn 1895, 130).

»Das Wesen aller Gestalt ist, ein einheitliches Ganzes zu sein; ein einheitliches Ganzes besteht aus gegenseitig sich bedingenden Teilen; gegenseitig sich bedingende Teile gibt es nur im Leben; nur Leben ist – im wahren Sinne des Wortes – Gestalt« (Chamberlain 1905, 499).

»La vie en générale est la mobilité même [...] l'être vivant est surtout un lieu de passage, et [...] l'essentiel de la vie tient dans le mouvement qui le transmet« (Bergson 1907, 128f.).

»Der Unterschied des Organischen vom Unorganischen liegt weder im Stoff, noch in der Form, noch in einer bestimmten Verbindung beider, noch auch in der bloßen Erhaltung der Form im Wechsel des Stoffes, sondern in der Aktivität, mit welcher der Wechsel des Stoffes zur Erhaltung der Form herbeigeführt, und in der Veränderung der Form, durch welche diese etwaigen veränderten Stoffwechselbedingungen angepaßt wird« (E. von Hartmann 1907, 121).

»Alle lebenden Körper sind spezifisch in ihrer Form, sie ›haben‹ eine spezifische Form, wie wir gewohnt sind zu sagen. Alle lebenden Körper zeigen ferner das Phänomen des Stoffwechsels, das heißt sie stehen in Materialaustausch mit dem umgebenden Medium, sie nehmen Material auf und geben Material ab, aber ihre Form kann unverändert bleiben bei diesem Austausch. Und endlich können wir sagen, daß alle lebenden Körper sich bewegen; wenn diese Eigenschaft in ihrer klarsten Ausprägung auch nur im Tierreich bekannt ist, so lehrt doch schon die elementare Wissenschaft, daß sie auch den Pflanzen zukommt« (Driesch 1909/28, 7).

»Lebewesen [...] sind Naturkörper, welche ›mindestens‹ durch eine Summe bestimmter, direkt oder indirekt der ›Selbst-‹Erhaltung dienender Elementarfunktionen [...] sowie durch Selbstregulation [...] in der Ausübung aller dieser Funktionen vor den anorganischen Naturkörpern sich auszeichnen und dadurch trotz der ›Selbstveränderung‹ und durch dieselbe, sowie trotz der zu alledem nötigen komplizierten und weichen Struktur sehr ›dauerfähig‹ werden« (Roux 1912, 241).

»Das Leben, so wie wir es kennen, ist ein physikalisch-chemischer Mechanismus und es scheint undenkbar, dass es anders sein sollte. Als solcher besitzt er einen hohen Grad an Komplexität. [...] Ausserdem sind die Lebewesen – oder vielmehr die Gesamtheit der Lebewesen – beständig. [...] Schliesslich soll ein lebendes Wesen auch tätig sein, der Stoffwechsel erfordert Materie und Energie, es muss also zwischen dem Organismus und seiner Umwelt ein beständiger Austausch von Energie und Materie stattfinden« (Henderson 1913, 15).

»Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen« (Goette 1921, 358).

»Der Organismus ist ein Naturding von einem hohen Mannigfaltigkeitsgrad der es zusammensetzenden Stoffe, ihrer Anordnung und der an ihm vor sich gehenden Veränderungen, bei dem ein großer Teil der Vorgänge so verläuft, daß sie die Erhaltung der Ganzheit dieses Naturdings bedingen oder zur Erzeugung und Erhaltung von Naturdingen derselben Art führen« (Ungerer 1922, 78).

»Das ›Leben‹ charakterisiert sich [...] *subjektiv* (praktisch und zugleich anthropomorphistisch) durch ›Selbsttätigkeit‹ (›Spontaneität‹, ›Autonomie‹, usw.) und ›Eigenzielstrebigkeit‹ (›das Ziel in sich tragen‹, ›Entelechie‹, usw.) und *objektiv* [...] einerseits durch die spezifische Art der Energiequelle (die eigene Körpersubstanz bzw. deren Dissimilation) und andererseits durch die spezifische Art des Resultates (ebenfalls die eigene Körpersubstanz, bzw. de-

ren Aufbau) der Funktionen und, da beides mit dazugehört: durch die spezifische Art des Kreisprozesses, der also von der eigenen Körpersubstanz ausgeht und wieder in die eigene Körpersubstanz mündet« (Pikler 1926, 43f.).

»Die lebendigen Systeme lassen sich [...] definieren als körperliche Systeme, die aus einer bis vielen Tausenden von Zellen bestehen, an denen sich [...] drei Gruppen von Vorgängen, die stationären, der Stoff- und Energiewechsel, die physiologischen Schwankungen dieser stationären Prozesse (Reizerscheinungen) und die fortschreitenden Prozesse, der Formwechsel, abspielen« (M. Hartmann 1927/53, 19).

»Körperliche Dinge der Anschauung, an welchen eine prinzipiell divergente Außen-Innenbeziehung als zu ihrem Sein gehörig gegenständig auftritt, heißen lebendig« (Plessner 1928, 89).

»Leben ist Organisation« (Lehmann 1935, 52).

»Erst wenn ein kleiner Gegenstand, der sich ernährt, wächst, sich fortpflanzt und eventuell bewegt, nicht ohne weiteres herstellbar ist und eine gewisse zentralisierte Komplikation der Struktur aufweist, wollen wir von Leben sprechen« (Dingler 1940, 229).

»Das Leben scheint ein geordnetes und gesetzmäßiges Verhalten der Materie zu sein, das nicht ausschließlich auf ihrer Tendenz, aus Ordnung in Unordnung überzugehen, beruht, sondern zum Teil auf einer bestehenden Ordnung, die aufrechterhalten bleibt« (Schrödinger 1944, 122).

»[T]he essential criteria of life are twofold: (1) the ability to direct chemical change by catalysis; (2) the ability to reproduce by autocatalysis« (Alexander 1948, 88).

»Ein lebender Organismus ist ein Stufenbau offener Systeme, der sich auf Grund seiner Systembedingungen im Wechsel der Bestandteile erhält« (von Bertalanffy 1949, 124).

»A living organism may be described as a compact physical system of mechanically connected parts whose states and activities are related by an integrated set of directive correlations which, over and above any proximate focal condition, have the continued existence of the system as an ultimate focal condition« (Sommerhoff 1950, 195).

»Das Leben des Organismus ist eben das Ineinandergreifen der organischen Teilprozesse. Es ist nicht, wie man lange Zeit geglaubt hat, ein dahinterstehendes Etwas, ein gesondert von ihnen verlaufender Prozeß der Tiefe, der zu den physiologisch greifbaren Funktionen noch hinzukäme – diese sind ohnehin abgründig und rätselhaft genug –, sondern das zusammengeordnete Funktionieren der auf einander abgestimmten Organprozesse selbst, ihre Einheit und gegenseitige Abhängigkeit« (N. Hartmann 1950, 517).

»With the ability to mutate and to reproduce by copying, evolution becomes inevitable, and our system is almost alive. It is necessary to add a final element, however, and that is the ability to influence the environment in such a way as to insure a supply of the materials necessary for the perpetuation of the system. I suggest that these three properties – mutability, self-duplication, and heterocataly-

sis – comprise a necessary and sufficient definition of living matter« (Horowitz 1959, 106).

»[T]he criterion for a type of thing that has life is whether or not it has the potentiality, at least under some circumstances, of evolution by Darwinian natural selection« (Muller 1966, 513).

»[A] living system is any self-reproducing and mutating system which reproduces its mutations, and which exercises some degree of environmental control« (Shklovskii & Sagan 1966, 197).

»Lebewesen sind hierarchisch geordnete, offene Systeme von vorwiegend organischen Verbindungen, die normalerweise als klar umgrenzte, zellig strukturierte Individuen von zeitlich begrenzter Konstanz in Erscheinung treten« (Rensch 1968, 54).

»An autopoietic machine is a machine organized (defined as a unity) as a network of processes of production (transformation and destruction) of components that produces the components which: (i) through their interactions and transformations continuously regenerate and realize the network of processes (relations) that produced them; and (ii) constitute it (the machine) as a concrete unity in the space in which they (the components) exist by specifying the topological domain of its realization as such a network. It follows that an autopoietic machine continuously generates and specifies its own organization through its operation as a system of production of its own components [...] the notion of autopoiesis is necessary and sufficient to characterize the organization of living systems« (Maturana & Varela 1972, 78f.; 82).

»Life is that form of matter in which structural complexity is always large; hence, for any observed living object there are potentially an immense number of equivalent objects that will never be realized. And since we cannot know the precise microscopic structure of a living object short of totally dismembering and thus destroying it, we also cannot fully know the future development of the object« (Elsasser 1975, 129).

»We shall regard as alive any population of entities which has the properties of multiplication, heredity and variation« (Maynard Smith 1975, 96).

»Life, basically, is the capability of synthesizing proteins in at least sufficient quantity to replace those that are catabolized by normal processes« (Dillon 1978, 408).

»Life is that property of matter that results in the coupled cycling of bioelements in aqueous solutions, ultimately driven by radiant energy to attain maximum complexity« (Folsome 1979, 73).

»[L]ife can be most consistently regarded as having emerged as informed autocatalytic systems able to exploit thermodynamic gradients« (Wicken 1985, 378).

»Life is an autocatalytic process where the system synthesizes itself from simple building blocks« (Kaufman 1991, 309).

»[L]ife is a self-sustained chemical system capable of undergoing Darwinian evolution« (Joyce 1994, xi).

»Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion« (Penzlin 1994, 82).

»Living things are defined as systems simultaneously having three characteristics: (i) self maintenance, (ii) self-reproduction, and (iii) evolution in interaction with the environment« (Nakamura 1996, 167).

»The living being is an open system, cellular, self-reproducing, with self-regulated flows of matter, energy and information which run through it and control its growth and steady state. Because of its attributes such a system is capable of evolution, by adapting itself to changing environmental conditions« (Omodeo 1996, 187).

»Organisms are physical information systems, a type of nonequilibrium thermodynamic system, that are open to exchange of matter and energy but that maintain a relatively closed internal information system that functions to reproduce the system and to perpetuate lineages through time. They are able to impose themselves and their functions on their surroundings and, thus, are self-stabilizing and self-organizing« (Brooks 2000, 262).

»[A] living individual is defined within the cybernetic paradigm as a system of inferior negative feedbacks subordinated to a superior positive feedback. The full set of negative feedbacks (regulatory mechanisms), working on different hierarchical levels and representing the cybernetic aspect of the function of a living individual, has the ›purpose‹ of sustaining the identity of the individual. In turn, the only ›purpose‹ of this identity is to reproduce itself in as many copies as possible« (Korzeniewski 2001, 278).

»›[A] living being‹ is any autonomous system with open-ended evolutionary capacities, where (i) by *autonomous* we understand a far-from-equilibrium system that constitutes and maintains itself establishing an organizational identity of its own, a functionally integrated (homeostatic and active) unit based on a set of endergonic-exergonic couplings between internal self-constructing processes, as well as with other processes of interaction with its environment, and (ii) by *open-ended evolutionary capacity* we understand the potential of a system to reproduce its basic functional-constitutive dynamics, bringing about an unlimited variety of equivalent systems, of ways of expressing that dynamics, which are not subject to any predetermined upper bound of organizational complexity (even if they are, indeed, to the energetic-material restrictions imposed by a finite environment and by the universal physico-chemical laws)« (Ruiz-Mirazo, Peretó & Moreno 2004, 330f.).

»Leben ist das Ergebnis einer gelungenen Strategie, hohe Komplexität mit Fortbestehen zu verbinden« (Muraca 2007, 91).

»A living system is a system capable of self-production and self-maintenance through a regenerative network of processes which takes place within a boundary of its own making and regenerates itself through cognitive or adaptive interactions with the medium« (Damiano & Luisi 2010, 149).

»[D]ie Seinsform von Lebewesen (lat. vivere est viventibus esse), nach der klass., auf die Antike zurückgehenden Definition. Die heutigen Naturwissenschaften verzichten vielfach auf eine derartige Definition aufgrund ihrer metaphys. Implikationen, jedoch ist es ihnen bislang unmöglich, für das Phänomen L. eine physikalisch-chem. Definition zu geben. Möglich ist jedoch, strukturelle und dynam. Merkmale des Lebendigen zu beschreiben. Trotz aller Verschiedenheiten verbindet alle Lebewesen eine Reihe grundlegender Eigenschaften. Zu diesen Gemeinsamkeiten zählen die Notwendigkeit des Stoffwechsels (Metabolismus), die Fähigkeit zur Vermehrung (Reproduktion) und die Möglichkeit der Veränderung des Erbguts (Mutationsfähigkeit). L. ist immer mit Individualisierung verbunden, d.h., lebende Organismen sind immer von der Umwelt abgegrenzte Gebilde, deren kleinste Einheit die Zelle ist« (Brockhaus 2006, 467).

»Leben ist eine Eigenschaft, die Lebewesen von unbelebter Materie unterscheidet. Wesentliche Merkmale für Leben sind Stoff- und Energieaustausch mit der Umwelt sowie Fortpflanzung und Wachstum« (Wikipedia 2010).

Tab. 160. 80 Definitionen oder Erläuterungen des Lebensbegriffs.

Noch bei Nikolaus von Kues heißt es schlicht, das Leben sei »eine Art Bewegung«. ⁷⁶ Diese Bewegung werde dem Leib durch die sich selbst bewegende Seele verliehen. Das Leben sieht Nikolaus als eine Bewegung, die dem Körper akzidentell zukommt: »von Natur aus ist er nicht lebendig« ⁷⁷ und kann daher seine Lebendigkeit verlieren.

Frühe Neuzeit

In der Renaissance erfolgt eine gewisse Lösung von der klassisch-griechischen Lebensauffassung, insofern jetzt nicht mehr allein die Selbstbewegung, sondern genauer – beeinflusst von stoischen Gedanken – die Bewegung zur Erhaltung des Körpers (↑Selbsterhaltung) als das Charakteristische der Lebewesen gesehen wird. So ist für Paracelsus 1526-27 das Leben »nichts anderes« als »ein gewisser balsamierender Stoff« (*mumia balsamita*), der den sterblichen Körper vor dem Zerfall beschützt (vgl. Tab. 160). ⁷⁸ Das, worauf sich die erhaltende Leistung des »Balsams« bezieht, ist bei Paracelsus nicht der einzelne Körper, sondern »das Leben«, das nur im Körper »sitzt« und »wächst« und von einem Körper zu einem anderen weitergegeben wird. Eine ähnlich lautende Definition findet sich 1542 bei J. Fernel. Er bestimmt das Leben als »die Erhaltung aller Vermögen und Aktionen«, die durch das Herz und die von dort entspringende Wärme erfolgt (»Est enim animantium vita

facultatum actionumq; omnium conservatio, à cordis facultate cuminfluente calore perfecta: viuere est facultatibus per vitalem vti & vigere, mors est vitalis roboris extinctio«; vgl. Tab. 160). ⁷⁹

Allgemein verbreitet ist im 16. Jahrhundert ein substanzialistisches Verständnis des Lebensbegriffs, dem zufolge das Leben nicht eine Eigenschaft oder eine besondere Struktur eines Körpers ist, sondern eine eigene Substanz, die als chemischer Stoff vorgestellt wird, wie z.T. bei Paracelsus. Gemäß eines Denkens in Analogien und Harmonien werden die Lebensprozesse dort vielfach in Korrespondenz zu kosmischen Vorgängen dargestellt.

Descartes' Maschinenmodell

Ein radikaler Wandel in der Konzeption des Lebensbegriffs vollzieht sich mit der mechanistischen Interpretation der Lebensprozesse im 17. Jahrhundert – besonders prominent durch R. Descartes' Maschinenmodell des Lebewesens und der damit einhergehenden Absage an eine ontologisch eigenständige Substanzialität von Leben. Ontologisch als mechanisches Räderwerk verstanden und methodologisch als solches zu analysieren, wird ein Lebewesen zu einem materiellen Körper wie andere. Ausdrücklich stellt Descartes am Ende seines postum veröffentlichten »Traité de l'homme« (1632) fest, dass die organischen »Funktionen« sich ebenso aus der »Disposition« ihrer Organe ergeben wie die Bewegungen einer Uhr aus der Anordnung ihrer Gewichte und Räder (»ses fonctions suivent toutes naturellement, en cette machine, de la seule disposition de ses organes, ne plus ne moins que font les mouvements d'une horloge, ou autre automate, de celle de ses contrepoids & de ses rouës«). ⁸⁰ Diese Konzeption hat zur Konsequenz, ein Lebewesen nicht mehr als einen einheitlichen Körper zu sehen, sondern als ein in sich gegliedertes System, in dem die verschiedenen Teile in komplexer Weise zusammenwirken. Insofern Lebewesen mit anorganischen Maschinen identifiziert werden, ist in dieser mechanistischen Sicht auf das Leben eine Eliminierung des Lebensbegriffs aus der Naturwissenschaft enthalten. ⁸¹ Die für Descartes grundlegende Unterscheidung ist die zwischen ausgedehnter, mechanisch zu analysierender Materie (»res extensa«) und dem mit Reflexionsvermögen und Sprache ausgestatteten Bewusstsein des Menschen (»res cogitans«). Für das Leben als eigenständiger Qualität dazwischen bleibt in der cartesischen dualistischen Metaphysik kein Raum mehr. Trotzdem hat sich Descartes' Verzicht auf die Seele als ein Erklärungsprinzip des Lebendigen als immens fruchtbar für die naturwissenschaftliche Analyse der Lebensphänomene erwiesen: Sie

wirkte geradezu als eine Befreiung der Forschung von den Hemmnissen der überkommenen Seelenmetaphysik.

Eine Wiederbegründung der organischen Naturphilosophie erfolgt erst wieder Ende des 17. Jahrhunderts, u.a. mit Hilfe des Konzeptes der ↑Organisation und der systematischen Unterscheidung von Mechanismus und ↑Organismus, wie sie von G.E. Stahl und G.W. Leibniz begründet wird. Vielfach bemühen sich die nachcartesischen mechanistischen Naturforscher des späten 17. Jahrhunderts, einen Mittelweg zwischen dem mechanistischen Reduktionismus Descartes' und dem an Aristoteles anschließenden Substanzdualismus von lebenden Wesen und leblosen Dingen zu gehen. So bleiben G.A. Borelli und C. Perrault z.B. in ontologischer Hinsicht weiterhin auf traditionellem aristotelischem Boden, insofern sie für Lebewesen eigene existenzielle Prinzipien und Kräfte annehmen. In methodologischer Hinsicht folgen sie aber Descartes und zerlegen die Körper der Lebewesen in einzelne Komponenten, die sie nach mechanischen Gesetzen analysieren (↑Organismus: Tab. 215).⁸² So zielt Perrault in seiner ›Mechanik der Tiere‹ (›Mécanique des animaux‹) von 1683 zwar auf eine mechanische Erklärung für alle Lebensfunktionen der Tiere, trotzdem versteht er unter einem ›Tier‹ (›animal‹) aber ausdrücklich ein Wesen, das über Gefühle verfügt und in der Lage ist, mittels eines Prinzips, das ›Seele‹ genannt wird, die Lebensfunktionen auszuüben; die gesamte Maschine eines Tieres müsse notwendig durch die Seele angetrieben werden.⁸³

Der Dualismus zwischen Lebewesen und leblosen Dingen ist im späten 17. Jahrhundert also höchstens auf der Ebene mechanischer Erklärungen verschwunden; der ontologische Dualismus der Substanzen wird dagegen meist nicht aufgegeben. So kann dann auch J. Ray 1691 eine dichotomische Zweiteilung aller Körper in beseelte und unbeseelte vornehmen (›Bodies are either inanimate or animate‹⁸⁴). Zu den beseelten Körpern zählen nach Ray die Pflanzen und Tiere sowie der Mensch; zu den unbeseelten Körpern gehören dagegen auch die außerirdischen Himmelskörper, denen nach antiker Vorstellung nicht selten ein Leben zugeschrieben wird.

Leben, Mechanismus und Organisation

Im 17. bis 18. Jahrhundert verbreitet sich die Vorstellung, dass es das wechselseitige Verhältnis der Teile des organischen Körpers zueinander ist, welches das eigentliche Wesen des Lebensprozesses ausmacht. Die Materie gilt als lebend, sofern sie organisiert ist. Die Erklärung der Lebensfunktionen aus der ↑Wech-

»Was war also das Leben? Es war Wärme, das Wärme-
produkt formerhaltender Bestandlosigkeit, ein Fieber
der Materie, von welchem der Prozeß unaufhörlicher
Zersetzung und Wiederherstellung unhaltbar verwik-
kelt, unhaltbar kunstreich aufgebauter Eiweißmolekel
begleitet war. Es war das Sein des eigentlich Nicht-
sein-Könnenden, des nur in diesem verschränkten und
fiebrigen Prozeß von Zerfall und Erneuerung mit süß-
schmerzlich-genauer Not auf dem Punkte des Seins Ba-
lancierenden. Es war nicht materiell, und es war nicht
Geist. Es war etwas zwischen beidem, ein Phänomen,
getragen von Materie, gleich dem Regenbogen auf dem
Wasserfall und gleich der Flamme. Aber wiewohl nicht
materiell, war es sinnlich bis zur Lust und zum Ekel,
die Schamlosigkeit der selbstempfindlich-reizbar ge-
wordenen Materie, die unzüchtige Form des Seins. Es
war ein heimlich-fühlsames Sichregen in der keuschen
Kälte des Alls, eine wollüstig-verstohlene Unsauberkeit
von Nährsaugung und Ausscheidung, ein exkretorischer
Atemhauch von Kohlensäure und üblen Stoffen verborgener
Herkunft und Beschaffenheit. Es war das durch
Überausgleich seiner Unbeständigkeit ermöglichte und
in eingeborene Bildungsgesetze gebannte Wuchern,
Sichentfalten und Gestaltbilden von etwas Gedunse-
nem aus Wasser, Eiweiß, Salz und Fetten, welches man
Fleisch nannte, und das zur Form, zum hohen Bilde, zur
Schönheit wurde, dabei jedoch der Inbegriff der Sinn-
lichkeit und der Begierde war. Denn diese Form und
Schönheit war nicht geistgetragen, wie in den Werken
der Dichtung und Musik, auch nicht getragen von einem
neutralen und geistverzehreten, den Geist auf eine un-
schuldige Art versinnlichenden Stoff, wie die Form und
Schönheit der Bildwerke. Vielmehr war sie getragen
und ausgebildet von der auf unbekannte Art zur Wol-
lust erwachten Substanz, der organischen, verwesend-
wesenden Materie selbst, dem riechenden Fleische ...«.

Tab. 161. »Was war also das Leben«? (aus Mann, T. (1924). *Der Zauberberg*, Frankfurt/M. 2002: 418f.).

selseitigkeit der Teile eines Systems ergibt sich implizit bereits aus Descartes' Maschinenmodell des Lebewesens und findet bei Descartes ihren Ausdruck in der Rede von Anordnungen und Dispositionen der Teile (s.o.). In der Nachfolge Descartes' analysieren viele Naturforscher des 17. Jahrhunderts Lebewesen nach Maßgabe mechanischer Analogien. Der Vergleich von Lebewesen und Maschine ist dabei durchaus nicht (immer) als Abwertung zu verstehen; über das Maschinenmodell kann vielmehr gerade die Einheit und Harmonie im Zusammenwirken der Teile in einem Lebewesen zum Ausdruck gebracht werden. So spricht K. Digby 1644 explizit von der ›Harmonie‹ und ›Vielfalt in einem Ding‹ ebenso wie in den Lebewesen (›living creatures‹), die nach der Trennung der Teile zerstört wird (›this variety should be

in one thing; whose unity and being what it is, should depend of the harmony of the severall differing partes, and should be destroyed by their seperation«). Ausdrücklich formuliert Digby auch das Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Teile als eine Abhängigkeit, die die Einheit des Lebewesens begründet; er spricht von einer strengen *Korrespondenz* (»correspondence«) der Teile (»the one [part] not being able to subsist without the other, from whom he deriveth what is needefull for him; and again being so usefull unto that other and having its action and motion so fitting and necessary for it, as without it that other can not be«).⁸⁵ Die Teile müssten zusammenwirken (»conspire together«), um die komplexen Funktionen und Wirkung zu erzielen, die dem Ganzen nutzen.⁸⁶ Als unmittelbarer Vergleich für die Wirkungsweise der Teile in einem Tier und in einer Pflanze dienen Digby zwei Maschinen, die er auf einer Reise in Spanien gesehen hat (↑Organismus). Im Ergebnis kann diese Analyse auf ein zentrales Prinzip des Lebens, wie die Seele, verzichten: Nicht die hierarchische Abhängigkeit von einer höher stehenden Kraft, sondern eine auf die Komponenten des Systems verteilte Kausalität beschreibt die Wirkungsweise in der Hervorbringung der Lebensprozesse.

Allerdings reicht für die meisten Autoren des 17. Jahrhunderts die ↑Organisation als solche noch nicht aus, um einen Körper zu einem lebendigen zu machen. Ausdrücklich verankert H. More, ein Platoniker aus Cambridge, 1659 die Lebendigkeit in der Materie als solcher. Selbst das belebende Prinzip, die von ihm so genannte *plastische Kraft* (»Plastical Power«), bedarf nach More eine bereits zur Belebung disponierte Materie, um wirksam werden zu können. Die Belebung erfolgt dann durch einen organisierenden Eingriff der plastischen Kraft in die vorbereitete Materie (»organizing duly-prepared Matter into life«).⁸⁷ Die Lebendigkeit eines Lebewesens ist aber für More ausdrücklich noch nicht mit der »bloßen« Organisation seines Körpers (»mere organization of the Body«) gegeben.⁸⁸ Die Lebendigkeit bzw. Beseeltheit fällt also bei More keineswegs mit der Organisation der Körper zusammen.

Gerade umgekehrt als bei More sieht die begriffliche Situation bei dem Physiologen F. Glisson aus, der 1672 das Charakteristische und Spezifische der Pflanzen und Tiere in ihrer Organisation sieht; »Leben« sei dagegen eine Eigenschaft, die allen Dingen der Natur zukomme (»Nos verò vitam naturæ omnibus corporibus promiscuè tribuimus; nec indè differentiam plantarum & animalium ab aliis corporibus, sed ab organizatione«).⁸⁹

18. Jh.: Lebendigkeit als Organisation

Mit dem theoretischen Rahmen von Descartes' Maschinenmodell des Lebendigen und den empirischen Einblicken in den körperlichen Feinbau der Organismen, die durch die Entwicklung des Mikroskops im 17. Jahrhundert möglich werden, gelangt die innere Struktur der Lebewesen in den Fokus der Aufmerksamkeit. Es beginnt damit eine Entwicklung, im Zuge derer Lebewesen ausgehend von ihrer inneren Dynamik, der Interaktion ihrer Teile, analysiert werden. Ihre Lebendigkeit wird zunehmend weniger auf ein zentrales Prinzip, wie die »Seele«, die nach platonisch-christlichem Verständnis von außen zum Körper hinzukommt, zurückgeführt, sondern vielmehr auf ihre körperliche Organisation: Die beseelten Wesen werden zu Organismen. Einen wesentlichen Anteil an dieser Entwicklung haben frühe »vitalistische« Konzeptionen, die den Ursprung der zentralen Lebensprinzipien, z.B. einer »Lebenskraft«, nicht mehr unmittelbar in Gott sehen, sondern in den Organismus selbst verlegen (↑Organismus; Vitalismus).

Besonders deutlich wird die Rolle der inneren Gliederung der Körper für die Erklärung ihrer Eigenart in G.W. Leibniz' Philosophie des Organischen. Leibniz nennt die Lebewesen zwar auch »göttliche Maschinen«, diese Maschinen sind seiner Meinung nach aber den menschlichen Maschinen überlegen, insofern selbst ihre Teile wiederum bis ins Unendliche gegliederte Maschinen seien.⁹⁰ Nach Leibniz verfügen zwar allein die Lebewesen über die Lebensprinzipien (»les principes de Vie«), aber auch die leblose Materie sei von materiellen Lebenskeimen durchdrungen: »il n'y a point de portion de la matiere, où il n'y ait une infinité de corps organiques et animés«⁹¹. Der ↑Tod stelle daher eher eine Form der Umwandlung des Lebens als sein Ende dar. Mit dem Konzept der Monade entwickelt Leibniz eine Vorstellung von Lebewesen als in sich abgeschlossenen Entitäten, die in vielem auf die spätere Konzeption Kants und die Systemtheorie vorausweist. Leibniz ist auch einer der ersten, der (seit 1687) den Ausdruck »Organismus« für Lebewesen verwendet – allerdings nicht zur Bezeichnung eines konkreten individuellen Lebewesens, sondern für die abstrakte Ordnung oder Organisation der Teile in einem Lebewesen. Terminologisch wird das neue, an Maschinen, Mechanismen und Strukturen orientierte Lebensverständnis in nichts so deutlich wie durch die im 18. Jahrhundert sich vollziehende Begriffsverschiebung von »Lebewesen« oder »beseelter Körper« zu ↑Organismus.

In Zedlers Lexikon, in dem die Lebewesen 1737 als Körper beschrieben werden, die »aus vielen und mancherley Theilen bestehen, die auf eine wun-

dersamme Weise zusammen gesetzt ein Ganzes machen«, zeigt sich diese Fokussierung auf die innere Gliederung und funktionale Einheit in der Bestimmung des Begriffs eines Lebewesens besonders deutlich.⁹²

Die ↑Wechselseitigkeit der Komponenten und der ↑Kreislauf ihrer Abhängigkeiten sind die für das Maschinenmodell des Lebewesens zentralen Metaphern zur Beschreibung und Analyse seiner charakteristischen Phänomene. Sie finden sich vielfach gerade bei mechanistisch orientierten Naturforschern, im frühen 18. Jahrhundert z.B. bei H. Boerhaave. In seinem verbreiteten, 1708 zuerst erschienen und danach mehrfach aufgelegten Lehrbuch der Medizin stellt Boerhaave fest, alle Teile eines lebendigen Körpers hingen auf eine solche Weise miteinander zusammen, dass zwischen ihnen eine Wechselseitigkeit von Ursache und Wirkung bestehe, als ob sie in einem Kreislauf gingen (1708: »Illa autem ipsa dum tractantur ita coherens, ut, circulo quasi, mutuas causæ vices & effectuum gerant«⁹³; 1727: »Verum omnia illa ita coherens inter se, [...] ut, quasi in orbem eundo, mutuas causæ & effectuum vices agant«⁹⁴). Das Leben definiert Boerhaave unter Bezugnahme auf die Fähigkeit der Selbsterhaltung des lebenden Systems: »Ich verstehe hier unter dem Wort [menschliches] Leben, nichts anders als die Beschaffenheit des Körpers nach seinen festen und flüssigen Theilen, welche da erfordert wird, wenn die Gemeinschaft des Leibes und der Seele [mutuum commercium inter mentem & corpus] auch nur einiger massen dauern soll, oder doch wieder hergestellt werden kann, und nicht ganz und gar aufgehoben werden darf.«⁹⁵ In einem anderen Werk definiert Boerhaave das Leben explizit als die Summe aller Tätigkeiten, die aus der Maschine des menschlichen Körpers hervorgehen (»Vita] Collectio omnium actionum, quæ ex fabrica corporis humani oriuntur«).⁹⁶

Mitte des 18. Jahrhunderts schließen viele Definitionen des Lebensbegriffs an diese Bestimmungen an und betonen die innere Organisation oder Ordnung eines Körpers als das Merkmal, das sie zu lebendigen macht. Nach J. Needham (1750) kann das Leben als Folge der Struktur oder Organisation gedeutet werden (»résultat de la seule structure« oder »conséquence immédiate de la simple organisation«).⁹⁷ G.L.L. Buffon bestimmt 1749 in ähnlicher Weise das Lebendige und das Beseelte als eine physische Eigenschaft der Materie (»le vivant et l'animé [...] est une propriété physique de la matière«).⁹⁸ Er schreibt weiter, das Leben eines Tieres oder einer Pflanze sei das Resultat aus den »kleinen Leben« ihrer Bestandteile, den organischen Molekülen: »la vie de l'animal

ou du végétal ne paroît être que le résultat de toutes les actions, de toutes les petites vies particulières (s'il m'est permis de m'exprimer ainsi) de chacune de ces molécules actives.«⁹⁹ Buffon geht aber, ähnlich wie Leibniz, von der Lebendigkeit auch der anorganischen Teile der Natur aus: Das Leben wird damit zu einer Eigenschaft der Materie als solcher (s.u.). Durch ihre zahlreichen übereinstimmenden Eigenschaften und Fähigkeiten bilden die Pflanzen und Tiere für Buffon aber doch eine einheitliche Gruppe, die sich klar vom Bereich der nicht-lebendigen Körper unterscheidet.

Charakteristisch für das Verständnis des Lebenskonzepts im 18. Jahrhundert ist es, dass die Lebendigkeit nicht als ein exceptioneller Zustand der Materie gedeutet wird, sondern als eine Struktur, die sich regelmäßig und spontan aus einem anorganischen Substrat bilden kann. Besonders deutlich wird dieses Verständnis an der weiten Verbreitung von Theorien der ↑Urzeugung vom 17. bis zum 19. Jahrhundert. Betont wird von den Vertretern der Urzeugungslehren die Regelmäßigkeit und Gesetzesmäßigkeit der Bildung von Lebewesen aus anorganischem Substrat; diese Entstehung sei daher gerade nicht »äquivok« und akzidentell, sondern ein verbreitetes natürliches Phänomen. Ihre eindrucksvollste und auch bizarrste Repräsentation findet diese Sicht in der Tabelle zum Leben auf anderen Planeten, die Buffon 1775 am Ende des zweiten Ergänzungsbandes seiner Naturgeschichte präsentiert. Hier listet Buffon detailliert auf, wie alt die Planeten und einige ihrer Monde unseres Sonnensystems sind und wie lange Leben dort existiert hat und noch existieren wird.¹⁰⁰ Die empirische Grundlage für Buffons genaue Zahlen bestehen allein in Versuchen zu Abkühlungsraten von erhitzten Metallkugeln verschiedener Größe, die Buffon selbst durchführt. So regelmäßig und naturgesetzlich wie die Metalle sich abkühlen, denkt Buffon, würde sich auch Leben auf den großen Kugeln des Weltalls bilden.

Trotz dieser Annahme der regelhaften spontanen Entstehung aus dem Anorganischen gelten die Lebewesen aber als eine separate Klasse von Gegenständen, die von den anorganischen Körpern aufgrund ihrer charakteristischen Aktivitäten unterschieden sind. In den im 18. Jahrhundert beliebten großen Systemen zur Klassifikation der Naturkörper sind die Lebewesen von den anorganischen Körpern getrennt. Selbst für C. de Bonnet, der sonst überall Übergänge und Verbindungen in der Stufenleiter der Natur sieht, spricht in Bezug auf die Stufe zwischen Mineralien und Pflanzen von einer Lücke (»lacune«) oder einem Sprung (»saut«). Er deutet diesen Sprung allerdings

an einigen Stellen als Ergebnis eines bisher nur unvollkommenen Wissens: »la lacune n'est que dans nos connoissances actuelles«.¹⁰¹ An anderer Stelle schreibt Bonnet, dass die scheinbare Organisation der geschichteten Steine (»l'organisation apparente des pierres feuilletées«) den Sprung (»saut«) überwinden könnte und eine Verbindung zwischen den zwei Reichen darstellt.¹⁰² Später diskutiert er auch die Polypen und Infusorien als Übergangsformen.¹⁰³ Trotz dieser Diskussion von Übergängen ist es aber doch gut etabliert, zwei Bereiche in der Natur zu unterscheiden. So heißt es 1786 bei F. Vicq d'Azyr, es gebe nur zwei Reiche in der Natur, von denen allein das eine über Leben verfüge (»Il n'y a donc que deux regnes dans la Nature, dont l'un jouit, et l'autre est privé de la vie«).¹⁰⁴

Nicht über die Eigenarten der Teile für sich, sondern ihre Interaktion versucht Bonnet die Lebendigkeit zu bestimmen. Die Grundlage des Lebens definiert Bonnet als wechselseitige Aktion der festen und flüssigen Teile in einem Körper (vgl. Tab. 160). Die wechselseitige Wirkung und Abhängigkeit der Organe des Organismus avanciert seit Mitte des 18. Jahrhunderts immer häufiger zu dem entscheidenden Charakteristikum des Lebens. In einer Umschreibung der Auffassung Buffons definiert J. Bruckner das Leben 1768 als eine Kombination von Organen, die in beständiger Bewegung gehalten werden, weil sie wechselseitig aufeinander einwirken (vgl. Tab. 160).¹⁰⁵ Nach dieser Anschauung gründet die Einheit der Teile im Ganzen eines Lebewesens in ihrer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander (»Their assemblage forms a complete whole, which supports itself by the reciprocal balance of its parts. By extirpating one, you hazard the interest of all«).¹⁰⁶ In aller Knappheit behauptet C. Girtanner 1790 die Bedeutungsgleichheit der Ausdrücke »organisiert« und »lebendig« – und bringt damit die Entwicklung im 18. Jahrhundert auf den Punkt: »Les mots *organisé* & *vivant* sont, selon moi, des synonymes«.¹⁰⁷ Später im 19. Jahrhundert wird dafür die knappe Formel geprägt, das Leben sei *Organisation in Aktion* (»la vie, c'est l'organisation en action«).¹⁰⁸

Lebenskraft, Tiere und Pflanzen

Mitte des 18. Jahrhunderts werden solche Lehren einflussreich, die – ausgehend von der vitalistischen Schule in Montpellier – die Aktivitäten der Lebewesen auf eine besondere *Lebenskraft* zurückführen (↑Vitalismus/Lebenskraft). Der Philosoph C.A. Crusius identifiziert 1745 die »Lebendigkeit« mit der »Wirksamkeit einer lebendigen Kraft«.¹⁰⁹ Eine lebendige Kraft ist nach Crusius für die Bewegung der

Körper (auch anorganischer Körper wie einer Kugel oder eines Pfeils) verantwortlich. Das *Leben* ist für Crusius von der bloßen Lebendigkeit unterschieden durch die Quelle der Kraft im Inneren des Körpers: Er definiert »Leben« als »Fähigkeit einer Substanz, vermöge welcher sie aus einem innerlichen Grunde auf mannigfaltig Art thätig seyn kan«.¹¹⁰ Weil ↑Pflanzen sich nach Crusius nicht bewegen und auf diese Weise nicht tätig sind, spricht er ihnen konsequenterweise ein Leben ab. In Bezug auf sie könne der Begriff des Lebens allein »tropisch« gebraucht werden. Diese Zurückhaltung in der Zuschreibung des Lebens zu Pflanzen ist am Ende des 18. Jahrhunderts nicht selten. L.H. von Jakob sieht 1791 »Leben« wesentlich charakterisiert durch ein Vermögen, das er »Seele« oder »inneres Princip« nennt und das in der Verursachung von Bewegungen nach einem Begehren oder einer Vorstellung besteht: »ein Körper ist belebt, heißt, es wohnt ihm ein Vermögen bei, aus einem innern Princip oder sich selbst nach Willkühr zur Bewegung und Ruhe zu bestimmen«.¹¹¹ Weil dies aber bei Pflanzen nicht der Fall ist, ist die Anwendung des Lebensbegriffs auf sie problematisch. G.R. Treviranus erkennt aufgrund dieser Bemerkungen 1802 einen »Doppelsinn des Worts Leben«: Es bezeichne einerseits Tätigkeiten, die sowohl bei Pflanzen und Tieren vorkommen, andererseits gerade solche, die nur Tiere zeigen.¹¹² Für Treviranus' Begriff des Lebens ist daneben bemerkenswert, dass er einen unterschiedlichen »Grad des Lebens« in verschiedenen Lebensphasen eines Lebewesens annimmt: Jeder »lebende Organismus« durchläuft nach Treviranus einen ↑»Kreislauf« zwischen einem Zustand des *minimalen Lebens* (»vita minima«) als Embryo und des *maximalen Lebens* (»vita maxima«) als erwachsener, fortpflanzungsfähiger Organismus¹¹³ (↑Schlaf).

Kants Lebensbegriff

Auch I. Kants Lebensbegriff ist zumindest anfangs v.a. ausgehend von den Lebenserscheinungen der Tiere definiert, wenn er ihn an das Vermögen der Bewegung und des Begehrens knüpft, das er Pflanzen nicht zuerkennt: »Leben heißt das Vermögen einer Substanz, sich aus einem inneren Princip zum Handeln, einer endlichen Substanz, sich zur Veränderung, und einer materiellen Substanz, sich zur Bewegung oder Ruhe als Veränderung ihres Zustandes zu bestimmen«.¹¹⁴ Weil allein das Begehren das innere Prinzip der Veränderung des Zustandes einer Substanz ist, ist für Kant das Leben an ein Begehungsvermögen gebunden. Dieses Vermögen gehört für Kant aber nicht zur Materie als solcher, so dass diese für ihn leblos ist. Das Leben ist also eine

Bestimmung, die zur Materie hinzutritt, die nicht schon in der Materie selbst liegt. Insofern das Begehren hier im Zentrum der Bestimmung des Lebens liegt, kann von einem »psychologischen Begriff« des Lebens gesprochen werden.¹¹⁵ Zu unterscheiden ist dieser Lebensbegriff bei Kant einerseits von einem »anthropologischen Lebensbegriff«, wie er in der »Kritik der praktischen Vernunft« entfaltet wird und wesentlich mit dem Vermögen eines Wesens verbunden ist, nach selbst gegebenen Gesetzen der Vernunft zu handeln, und andererseits von einem biologischen Lebensbegriff, wie er in der »Kritik der teleologischen Urteilkraft« entwickelt wird und mit dem Konzept des Naturzwecks in enger Verbindung steht (↑Zweckmäßigkeit). Auffallend ist, dass Kant in der »Kritik der teleologischen Urteilkraft«, die doch als Theorie zur Grundlegung der Biologie gelesen werden kann, an keiner Stelle ausdrücklich den Begriff des Lebens behandelt. Der Ausdruck erscheint nur beiläufig und im Zusammenhang eines Arguments, nämlich der Widerlegung des Hylozoismus, also der Annahme einer als solcher belebten Materie. Dort stellt Kant fest, dass man »Leben [...] nicht anders als in organisierten Wesen kennt«.¹¹⁶ Auch das Wort »Lebewesen« kommt in diesem Werk nicht vor (und nur an wenigen Stellen der Ausdruck »lebendes Wesen«¹¹⁷). Kant verwendet stattdessen den Terminus »organisiertes Wesen«, den er besonders anhand von Pflanzen erläutert. Mit Kant lässt sich also eine Unterscheidung zwischen dem Begriff des Lebewesens und des Organismus machen: Während der Begriff des Lebewesens ausgehend von dem Vermögen der durch Begehren ausgelösten Bewegung (bei Tieren) bestimmt ist, geht der Begriff des Organismus von der besonderen inneren Struktur eines gegliederten Körpers aus (den auch Pflanzen haben). Das Wort ↑»Organismus« gebraucht Kant aber erst in seinem postum veröffentlichten Werk. Dort stellt er eine enge Verbindung zwischen den Konzepten eines »organischen Körpers« und »Leben« her: »Daß ein organischer Körper belebt ist, ist ein identischer Satz«.¹¹⁸

Ein organisiertes Wesen bestimmt Kant als einen Naturgegenstand, dessen Erkenntnis eines besonderen (erkenntnisregulativen) Begriffs bedarf, der ↑Zweckmäßigkeit. Als Naturzweck bestimmt ist ein Lebewesen ein Gegenstand, in dem »ein jeder Theil so, wie er nur durch alle übrige da ist, auch als um der andern und des Ganzen willen existierend, d.i. als Werkzeug (Organ) gedacht« ist.¹¹⁹ Darüber hinaus wird ein solches Wesen nach Kant nicht wie ein Kunstprodukt durch einen äußeren Eingriff hervorgebracht, sondern es erzeugt sich selbst, es ist in den Worten Kants ein »organisiertes und sich selbst

organisirendes Wesen«: Die Teile eines organisierten Wesens sind in Kants berühmter und einflussreicher Formulierung »voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form«.¹²⁰ Im Gegensatz zu Artefakten sind im Organismus die Teile also generative Ursache von einander. Kant schließt sich damit der Tradition an, die in der ↑Wechselseitigkeit der Teile eines Systems ein wesentliches Kennzeichen von Organismen, und damit zumindest eine grundsätzliche Voraussetzung von Lebendigkeit sieht.

Die interne Doppelung des Lebensbegriffs, die von christlichen Autoren stark gemacht wird, findet sich auch bei Kant wieder: Neben dem organischen Leben kennt Kant ein Leben als intelligentes Wesen, »ein von der Thierheit und selbst von der ganzen Sinnenwelt unabhängiges Leben«, nämlich ein Leben, das »nicht auf Bedingungen und Grenzen dieses [d.h. des organischen] Lebens eingeschränkt ist, sondern ins Unendliche geht«.¹²¹

Deutscher Idealismus

In der Nachfolge Kants stehen viele Auffassungen der Philosophen des Deutschen Idealismus, die Organismen als Systeme aus interdependenten Teilen bestimmen und diese Systeme auch direkt mit Lebewesen identifizieren. Bei Schelling ist ausdrücklich nicht mehr nur die Organisiertheit, sondern das Leben selbst über die Momente der Wechselseitigkeit von Teilen eines Ganzen und das Bild des Kreislaufs bestimmt: »Das Leben [...] besteht in einem Kreislauf, in einer Aufeinanderfolge von Processen, die continuirlich in sich selbst zurückkehren« (vgl. Tab. 160).¹²² Darüber hinaus wird der Begriff des Lebens bei Schelling so umfassend, dass er weitgehend mit dem des Seins zusammenfällt: Er bezeichnet das unendliche Werden der Natur als Werden des Unendlichen (d.h. Gottes).

G.W.F. Hegel, der das Leben allgemein als unmittelbare Einheit von Begriff und Objektivität bestimmt¹²³, nimmt eine Dreiteilung der Phänomene des Lebens vor. Sie bildet sich ausgehend von Hegels Begriff des Organismus: »Der Organismus ist [...] zu betrachten a) als die individuelle Idee, die in ihrem Prozesse sich nur auf sich selbst bezieht und innerhalb ihrer selbst sich mit sich zusammenschließt, – die Gestalt; b) als Idee, die sich zu ihrem Anderen, ihrer unorganischen Natur verhält und sie ideell in sich setzt, – die Assimilation; c) die Idee, als sich zum Anderen, das selbst lebendiges Individuum ist, und damit im Anderen zu sich selbst verhaltend, – Gattungsprozeß«.¹²⁴ Hegels Dreiteilung findet eine Parallele in Kants Erläuterung seines Begriffs eines Naturzwecks. Am Beispiel eines Baums führt Kant

aus, dass ein Organismus in dreifacher Hinsicht als Naturzweck anzusehen ist: erstens in der Erzeugung eines anderen Baums der gleichen Art (Fortpflanzung, d.h. Gattungsprozess), zweitens in seinem Wachstum (Ernährung, d.h. Assimilation) und drittens in der wechselseitigen Abhängigkeit seiner Teile (Ganzheit, d.h. Gestalt).¹²⁵ In umgekehrter Reihenfolge sind damit die drei Bereiche angesprochen, die Hegel seiner Einteilung der Philosophie des Organischen zugrunde legt. Kants Dreiteilung spiegelt offenbar eine Einteilung, die von Blumenbach stammt, der alle »Generation, Nutrition und Reproduction« als Ausdruck eines Bildungstriebes sieht.¹²⁶ Und dahinter wiederum steht vielleicht Buffons Kapiteileinteilung seiner »Histoire générale des animaux« (1749). In systemtheoretischer Interpretation kann auf dieser Dreiteilung der Lebensphänomene eine systematische Gliederung der Biologie in Subdisziplinen vorgenommen werden.¹²⁷ – Die letzte Ausrichtung erfährt der Lebensprozess nach Hegel durch die Fortpflanzung der Lebewesen, also den »Gattungsprozess«. Dieser stelle »die Wahrheit des Lebens« oder die »Vollendung der Idee des Lebens« dar.¹²⁸ In dieser Ausrichtung ist das Über-sich-Hinausgehen der Lebewesen als eines ihrer Wesensmerkmale festgehalten. Der »Gattungsprozess« als der »höchsten Stufe« der Natur dient nach Hegel dazu, dass sich das Leben »in der Subjektivität aufhebt«.¹²⁹

Lamarck und Cuvier

Die an der Wende zum 19. Jahrhundert führenden vergleichenden Anatomen in Frankreich, J.B. de Lamarck und G. Cuvier, schließen in ihren Bestimmungen des Lebensbegriffs an die französische materialistische Philosophie der Mitte des 18. Jahrhunderts an. Lamarck versteht unter »Leben« 1797 ein physisches Phänomen der Bewegung, das aus der Funktionsausübung der Organe eines Lebewesens folgt: »Je pense [...] que la vie, dans les êtres qui en sont doués, n'est autre chose que le mouvement qui résulte, dans les parties de ces êtres, de l'exécution des fonctions de leurs organes essentiels, ou que la possibilité de jouir de ce mouvement, lorsqu'il est suspendu«.¹³⁰ Ein Lebewesen bestimmt Lamarck als einen natürlichen organisierten Körper, bestehend aus verschiedenen Teilen, die wechselseitig aufeinander einwirken und durch diese gegenseitige Einwirkung (»action réciproque«) oder äußere Einflüsse in Bewegung gehalten werden (↑Organismus).¹³¹ Knapp zusammengefasst ist das Leben bei Lamarck nichts als eine Weise oder eine Ordnung von Dingen (»n'est qu'un mode ou un ordre de choses«) oder ein Zustand von Teilen (»un état des parties«).¹³² Das Le-

ben bildet also ein natürliches Phänomen, ein physisches Faktum, wie Lamarck es 1802 nennt (»la vie est un phénomène très naturel, un fait physique«¹³³; und er wiederholt: »La vie est un ordre et un état de choses«¹³⁴). Es sind besondere Leistungen und Funktionen, die einen natürlichen Körper für Lamarck zu einem Lebewesen machen, nämlich Ernährung, Entwicklung und Fortpflanzung (»la faculté de se nourrir, de se développer, de se reproduire«); grundsätzlich unterscheidet er die Lebewesen von den anorganischen Dingen, insofern sie dem Tod unterliegen (»nécessairement assujettis à la mort«).¹³⁵ Aufgrund dieser exklusiver Eigenschaften konstatiert Lamarck einen großen Sprung (»hiatus immense«) zwischen Lebewesen (»corps vivans«) und unbelebten Materien (»matières brutes«).¹³⁶ 1820 gibt Lamarck eine ganze Liste von Lebensmerkmalen, die Tieren und Pflanzen gleichermaßen zukommen (vgl. Tab. 162).

Cuvier, unter größerem Einfluss der deutschen Tradition seit Kant stehend, betont die wechselseitige Abhängigkeit der Teile in einem Lebewesen und seine funktionale Geschlossenheit noch stärker. Allgemein besteht das Leben für Cuvier in der Fähigkeit von stofflichen Verbindungen, sich aufgrund des Stoffwechsels mit der Umwelt in einer bestimmten Gestalt eine gewisse Zeit zu erhalten: »elle consiste dans la faculté qu'ont certaines combinaisons corporelles de durer pendant un temps et sous une forme déterminée, en attirant sans cesse dans leur composition une partie des substances environnantes, et en rendant aux éléments des portions de leur propre substance«.¹³⁷ Ein besonderes methodisches Problem für die Analyse von Lebewesen ergibt sich für Cuvier daraus, dass sie funktionale Ganzheiten bilden, jeder Teil also von der Wirkung der anderen abhängt und damit ihre Zerschneidung zu Zwecken der Analyse mit ihrer Zerstörung einhergeht und einzelne Funktionen sich außerdem nicht eindeutig bestimmten Teilen zuordnen lassen: »Toutes les parties d'un corps vivant sont liées; elles ne peuvent agir qu'autant qu'elles agissent toutes ensemble: vouloir en séparer une de la masse, c'est la reporter dans l'ordre des substances mortes, c'est en changer entièrement l'essence. Les machines qui font l'objet de nos recherches ne peuvent être démontées sans être détruites; nous ne pouvons connoître ce qui résulteroit de l'absence d'un ou de plusieurs de leur rouages, et par conséquent nous ne pouvons savoir quelle est la part que chacun de ces rouages prend à l'effet total.«¹³⁸ Bekannt ist außerdem Cuviers dynamisches Verständnis des Lebens ausgehend vom Phänomen des Stoffwechsels (s.u.) und sein Vergleich des Lebens mit einem Strudel, der sich bei wechselnden

Stoffen in seiner Gestalt erhält (vgl. Tab. 160; dieser Vergleich findet sich auch bereits 1768 bei J. Bruckner¹³⁹).

Leben als Totalitäts- und Einheitsbegriff

Weit verbreitet ist zu Beginn des 19. Jahrhunderts die Auffassung der romantischen Naturphilosophie, nach der alles in der Natur lebendig ist. Diese Auffassung schließt an eine lange Tradition an, in der der Lebensbegriff als ein zentraler Pathos- und Integrationsbegriff fungiert, welcher immer wieder mit der Aufgabe versehen wird, disparate Aspekte des (menschlichen) Daseins zusammenzuführen. Diese Funktion zeigt sich in den ersten Sätzen des Johannes-Evangeliums, in dem das Leben als Mittler zwischen Gott und den Menschen fungiert: »Im Anfang war das Wort, und das Wort war bei Gott, und das Wort war Gott. [...] In ihm [d.i. dem Wort] war das Leben, und das Leben war das Licht des Menschen«.¹⁴⁰ In ähnlicher Weise avanciert in der Philosophie des Neuplatonismus der Begriff des Lebens zum zentralen vermittelnden

Element zwischen dem Sein auf der einen und dem Denken auf der anderen Seite. Seit dieser Zeit wird das systematische Problem, wie das Materielle und das Geistige zusammenzubringen sind, unter dem Titel des Lebens diskutiert.

Als Folge der integrativen Funktion des Lebensbegriffs erfolgt nicht selten eine Zuschreibung von Leben zu den anorganischen Naturkörpern: J.B. van Helmont unterscheidet 1648 fünf verschiedene Stufen des Lebens, die von dem »stummen und verborgenen« Leben der Mineralien über das der Samen, Pflanzen und Tiere bis zu dem des Menschen reicht.¹⁴¹ Auch in späterer Zeit wird das Lebendige nicht immer als eine Besonderung innerhalb des Bereichs der Natur verstanden, so etwa von F.W.J. Schelling, für den das primär Lebendige offenbar der »allgemeine Organismus« der Natur ist: »Das Leben ist nicht Eigenschaft oder Product der thierischen Materie, sondern umgekehrt die Materie ist Product des Lebens. Der Organismus ist nicht die Eigenschaft einzelner Naturdinge, sondern umgekehrt, die einzelnen Na-

1. Individualität der Art

(»l'individualité de l'espèce«)

Lebewesen gruppieren sich in Arten mit jeweils spezifischen Verbindungen und Dispositionen der Moleküle, aus denen ihre Körper sich zusammensetzen.

2. Zelluläres Gewebe (»tissu cellulaire«)

Die Körper von Lebewesen bestehen aus zwei Typen von Bestandteilen, den festen und flüssigen; erstere setzen sich aus zellulärem Gewebe zusammen.

3. Selbstbewegung (»mouvements internes«)

Lebewesen zeigen spontane Bewegungen der inneren Teile, die nicht durch äußere erregende Ursachen (»causes excitatrices ou stimulantes«) ausgelöst werden.

4. Ordnung (»ordre«) und Organisation

Die Ordnung und der besondere Zustand der Teile (»un ordre et un état de choses«) kennzeichnen die Körper der Lebewesen und machen deren Bewegungen möglich.

5. Alterung (»succession de changements d'état«)

Trotz Einrichtungen zur Überwindung von Verlusten und zur Reparatur (»des pertes à subir et des réparations«) durchlaufen Lebewesen eine Sukzession von Zuständen in ihrem Leben, die von einem Jugendstadium (»jeunesse«) zu einem Altersstadium (»vieillesse«) führt.

6. Bedürfnisse (»besoins«) und Stoffwechsel

Zu ihrer Erhaltung verfügen Lebewesen über Bedürfnisse (»des besoins à satisfaire pour leur conservation«),

die sie zu der Aufnahme von Stoffen (»s'approprier des matières étrangères qui les nourrissent«) bewegen; diese Stoffe werden von den Lebewesen verändert und zu körpereigenen umgewandelt (»qu'ils changent et transforment en leur propre substance«).

7. Entwicklungen (»développemens«)

Über einen bestimmten Zeitraum ihrer Existenz zeigen Lebewesen eine Entwicklung, die in einem Wachstum (»accroissement«) und einer Veränderung ihres Zustandes (»état«) besteht.

8. Einheitliche Erzeugungsart

(»même genre d'origine«)

Abgesehen von den Lebewesen, die durch eine spontane Erzeugung entstehen, gehen alle Lebewesen durch Fortpflanzung (»reproduction«) aus Elternorganismen hervor (»tous ensuite proviennent les uns des autres«).

9. Besondere Vermögen (»facultés«)

Lebewesen verfügen über besondere Vermögen, die ihnen gemeinsam sind (»des facultés qui leur sont généralement communes«) [z.B. Ernährung, Selbstbewegung, Empfindung, Wahrnehmung, Fortpflanzung].

10. Definierte Lebensdauer und Tod (»mort«)

Lebewesen haben eine begrenzte Lebensdauer (»durée d'existence des individus«), an deren Ende der Tod steht, der das unumkehrbare Ende der Lebensphänomene in einem Individuum darstellt (»l'instant de leur cessation, sans possibilité de retour«).

Tab. 162. Zehn Merkmale von Lebewesen (»corps vivans«) im Unterschied zu leblosen Körpern (»corps bruts«); diese Merkmale kommen Pflanzen und Tiere gleichermaßen zu (nach Lamarck, J.B. de (1820). *Système analytique des connaissances positives de l'homme*: 121-123; vgl. 100-102).

turdinge sind eben so viele Beschränkungen oder einzelne Anschauungsweisen des allgemeinen Organismus. [...] Die Dinge sind also nicht Principien des Organismus, sondern umgekehrt, der Organismus ist das Principium der Dinge«. ¹⁴²

Als Hylozoismus, d.h. als die Anschauung, nach der die Materie als solche belebt ist, äußert sich diese Auffassung immer wieder, besonders stimmenreich in der Naturphilosophie der Romantik des frühen 19. Jahrhunderts. Bei Treviranus heißt es 1805: »Alles, das Universum selber, besitzt Leben«. ¹⁴³ Auch J.G. Fichte weitet den Begriff des Lebens 1806 so weit aus, dass jedes Sein, begriffen als ein Prozess, für ihn zum Lebendigen wird: »Das Seyn, durchaus und schlechthin als Seyn, ist lebendig und in sich tätig, und es giebt kein anderes Seyn, als das Leben«. ¹⁴⁴ Die Natur in ihrer Dynamik wird damit insgesamt belebt. E. Bartels schreibt 1808: »In der Natur ist also Nichts, das nicht lebendig wäre; sie ist ganz Leben, weil sie das einzige Leben ist«. ¹⁴⁵ In einer Aristoteles-Interpretation sieht Hegel die Natur insgesamt als Leben, insofern sie »Zweck in sich ist, Einheit mit sich selbst«. ¹⁴⁶ Ähnlich versteht F.L. Augustin 1809 das Leben als autonome Tätigkeit: »Im Allgemeinen heißt leben durch sich selbst tätig seyn, und wir erkennen das Leben aus der Aeüßerung einer Thätigkeit«. ¹⁴⁷ Und er schließt daraus: »Allgemein betrachtet giebt es also nichts als Leben und nichts außer dem Leben, also auch keinen Tod, der das Leben tilgt«. ¹⁴⁸ Das Leben sei nicht von einem anderen Prinzip abgeleitet. Verbreitet ist es auch, den Kosmos als Ganzes als ein Lebewesen oder einen Organismus zu beschreiben. L. Oken ist 1810 der Ansicht, das Leben eines einzelnen Organismus sei begrenzt und ermögliche in seiner Begrenzung das Leben des »Weltorganismus«. ¹⁴⁹ Das Leben dieses umfassenden Organismus stellt er sich als ewig vor und allein durch den Wechsel der einzelnen individuellen Organismen möglich. Ihre Zerstörung, ihr Tod sei daher kein »Vernichten«, sondern nur ein »Wechseln«: »Das Sterben ist nur ein Uebergang zu einem andern Leben, nicht zum Tode«. ¹⁵⁰ Später formuliert Oken: »Es gibt nichts Todtes in der Welt; nur das ist todt, was nicht ist, nur das Nichts. [...] In der Welt ist alles lebendig«. ¹⁵¹

Vereinzelte hält sich dieses umfassende Verständnis des Lebensbegriffs bis zum Ende des 19. und bis ins 20. Jahrhundert. Noch bei F. Nietzsche heißt es in diesem Sinne 1885-86: »Das ›Sein‹ – wir haben keine andere Vorstellung davon als ›leben‹. – Wie kann also etwas Todtes ›sein‹?«. ¹⁵² So gedacht, ist das Leben seinem Wesen nach vom Tode frei und unsterblich. ¹⁵³ E. Haeckel ist 1876 der Auffassung, selbst

die Atome seien beseelt: »Jedes Atom besitzt eine inhärente Summe von Kraft und ist in diesem Sinne ›beseelt‹. Ohne die Annahme einer ›Atomseele‹ sind die gewöhnlichsten und allgemeinsten Erscheinungen der Chemie unerklärlich. Lust und Unlust, Begierde und Abneigung, Anziehung und Abstoßung müssen allen Massen-Atomen gemeinsam sein: denn die Bewegungen der Atome, die bei Bildung und Auflösung einer jeden chemischen Verbindung stattfinden müssen, sind nur erklärbar, wenn wir ihnen *Empfindung* und *Willen* beilegen.« ¹⁵⁴ Später ergänzt er in seinen ›Studien über das anorganische Leben‹: »Alle Substanz besitzt Leben, anorganische ebenso wie organische; alle Dinge sind beseelt, Kristalle so gut wie Organismen«. ¹⁵⁵ In diesen Worten drückt sich bei Haeckel die Überzeugung von der »Einheit aller Naturerscheinungen« aus: Alle für die organischen Lebewesen kennzeichnenden Lebenserscheinungen meint Haeckel auch bei Kristallen auszumachen: vom Wachstum und der Ernährung über die Kopulation (Hybridisierung), den Stoffwechsel und die Abgrenzung gegenüber der Umwelt (»Membrana-tion«: Hautbildung), den Polymorphismus und die Differenzierung, die Exkretion und Regeneration, bis hin zur Bewegung und Metamorphose und der »Führung«. ¹⁵⁶

Die dominante Verwendung des Lebensbegriffs ist aber natürlich sein Einsatz als ein Differenzbegriff, der eine Unterscheidung zwischen verschiedenen Körpern der Natur ermöglicht: den lebenden und den leblosen. Bemerkenswert ist dabei aber wiederum, dass der Begriff mit sehr unterschiedlichen, ja entgegengesetzten allgemeinen Begriffen verbunden wird. Die auffälligste Polarität, die sich im Lebensbegriff vereint, ist die Differenz von Selbsterhaltung und Veränderung. Es macht die innere Spannung, ja Ironie des Lebensbegriffs aus, dass er das Natürliche sowohl insofern bezeichnet, als es (angesichts äußerer Störungen) in sich beharrt als auch insofern, als es (aus sich heraus) sich verändert. Das Leben ist beides, einerseits Erhaltung, andererseits Fortentwicklung.

Leben als Selbsterhaltung

Viele der expliziten Definitionen des Lebensbegriffs sind auf das Vermögen der Selbsterhaltung bezogen (vgl. Tab. 160). Die Selbsterhaltung gilt als eine der auffälligsten Fähigkeiten von Lebewesen. Gerade weil die Körper der Lebewesen eine ihnen eigene und wesentliche Disposition zum Zerfall aufweisen, ist ihre Erhaltung aufgrund eigener Leistung eines ihrer zentralen Merkmale, wie G.E. Stahl 1708 bemerkt: »Diese Erhaltung eines zur Verderbnis im höchsten Grade hinneigenden Körpers macht den Begriff des

Lebens aus, und in dieser Beziehung unterscheidet sich der lebende Körper von einem bloß gemischten«¹⁵⁷ (»Haec ipsa conservatio rei tam corruptibilis, ne ipso actu corrumpatur, est proprie illud, quod sub usitato vitae vocabulo intellegi debet«¹⁵⁸).

Definitionen aus dem 19. Jahrhundert, die in diese Richtung weisen, sind etwa die von A.C. Mayer 1817: »Das Leben eines Wesens besteht in der Erhaltung seiner selbst, durch Verwandlung seiner selbst und der Außendinge vermittelt Kräfte und Werkzeuge, und nach Gesetzen, welche in demselben liegen«¹⁵⁹ oder von Schopenhauer 1851: »Das Leben läßt sich definieren als der Zustand eines Körpers, darin er unter beständigem Wechsel der Materie seine ihm wesentliche (substantielle) Form allezeit behält«¹⁶⁰. Im Gegensatz zu einem Wasserstrudel oder Wasserfall ist nach Schopenhauer bei einem Lebewesen die Form nicht Ausdruck »allgemeiner Naturgesetze« und von »äußern Umständen« abhängig und insofern »zufällig«, sondern ergibt sich aufgrund der spezifischen Gesetze des jeweiligen Systems und ist diesem »wesentlich«, d.h. die Veränderung der Form geht mit der Zerstörung des Lebewesens einher.

Leben als Veränderung und Evolution

Ebenso tief wie die Selbsterhaltung ist der gegenteilige Aspekt in dem Lebensbegriff verankert: die Wandelbarkeit. Diese Wandelbarkeit äußert sich im Formenwandel in der Entwicklung eines Individuums (↑Metamorphose), in den nicht naturgesetzlich festgelegten Bahnen eines individuellen Lebens und v.a. in dem Wandel der Formen in der Folge der Generationen. Insofern die Fortpflanzung als ein entscheidendes Kriterium für Leben gilt (↑Fortpflanzung: Tab. 78), ist mit dem Leben also auch die Veränderung der Gestalten verbunden. Ihren bildlichen Ausdruck findet dieses Verständnis in dem häufigen Vergleich des Lebens mit einem Fluss oder einer Kette von Wesen.

Nach antiker Auffassung wird die Selbstbewegung der Lebewesen über ein stoffliches Agens, das *Seele*, *Pneuma* oder *Spiritus* genannt wird, vermittelt. Dieses Agens ist selbst räumlich und strömt in den Körper ein, den es belebt. Es kann ihn aber auch wieder verlassen, so dass das eigentlich Lebendige nicht der Körper als solcher ist, sondern allein insofern er von diesem Agens erfüllt ist. Noch bei Paracelsus findet sich diese Auffassung, wenn er das Leben als eben diesen lebensspendenden Saft selbst – den sich Paracelsus als eine Mischung von Salzen vorstellt und »balsamierende Mumie« nennt – definiert (s.o.). Der bloße Körper ist für Paracelsus ein Kunstprodukt (»creatura«), und ausdrücklich kein Leben.¹⁶¹ Das Leben habe allein seinen »Sitz« im Körper und

»wächst« dort; der Körper verhalte sich zum Leben, wie das Holz zum Feuer: »wie das Feuer nur lebt, solange Holz da ist, so lebt auch das lange Leben, solange der Körper da ist«¹⁶². Paracelsus bringt es auf den Punkt: »Der Körper ist ein Lebewesen, aber nicht das Leben«¹⁶³ (»corpus enim creatura est at non vita«¹⁶⁴). Das Leben ist also gerade das den einzelnen Körper Übergreifende, das ihn Erfüllende und ihn wieder Verlassende. An anderer Stelle bezeichnet Paracelsus die lebensspendende Kraft als *Archeus* (↑Vitalismus); dieser wirke wie ein Baumeister, der den Körper aus dem Keim aufbaue und die Assimilation der Nahrung dirigiere.¹⁶⁵ Von dieser Beschreibung zu einem genetischen Lebensbegriff, nach dem die Gene die eigentlichen Lebensträger bilden, ist es nur ein kleiner Schritt (s.u.). Zur Bezeichnung derjenigen Entität, die nicht an einen individuellen Körper gebunden ist, sondern verschiedene Lebewesen vielmehr hinsichtlich ihrer Lebendigkeit verbindet, ist seit der Antike der Begriff der *lebenden Substanz* in Gebrauch (↑Organismus).

Im 18. Jahrhundert entwickelt sich die Vorstellung des Lebens als eines Stroms von Veränderungen ausgehend von Buffons Konzipierung von biologischen ↑Arten als bloßer Fiktion; real ist nach Buffon allein die Sukzession von Individuen in der Zeit. M. Adanson bemerkt 1763, dass aus dieser Auffassung folge, dass die organische Realität in einem Strom von Körpern ohne klare Abgrenzung zwischen ihnen bestehe, so dass alle Lebewesen als integrale Teile eines umfassenden Ganzen anzusehen seien (»des parties intégrantes d'un seul tout«; »un seul être universel, dont ils seroient les parties«) und es letztlich nur ein universales Lebewesen gebe, das sich seit der Entstehung des Lebens auf der Erde modifiziert und in immer neue Formen transformiert habe. Diese Auffassung lehnt Adanson jedoch ab und hält daran fest, dass zumindest für den Menschen eine Einteilung der Lebewesen in Arten und getrennte Individuen vorliege, von denen jedes einzelne sein isoliertes Leben führe (»chacun des êtres qui le [d.i. l'être universel] composent, est isolé, & vit séparément de ses semblables«) – auch wenn sie von einem göttlichen Standpunkt alle Teile eines universalen Wesens sein könnten.¹⁶⁶

Die Bewegung und Veränderung kann daher im 18. Jahrhundert als das Wesentliche des Lebens gelten (Baker 1764: »We have, I think, no Criterion or sensible Proof whereby to distinguish Life but Motion«¹⁶⁷). Das Sich-Bewegende und Sich-Verändernde gilt als das Lebendige. 1798 hält F.W.J. Schelling fest, »daß das Leben in einem steten *Werden* besteht, und jedes *Product*, eben deßwegen *weil* es dieß ist,

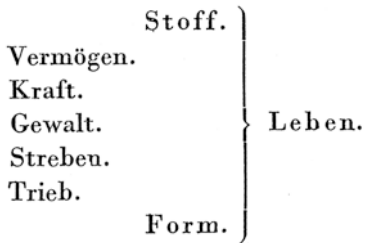


Abb. 270. Schema Goethes zur Darstellung der Bezüge des Lebensbegriffs. Der Ausdruck »Leben« wird als Summe oder Resultante aus zwei Gruppen von Begriffen dargestellt: die erste Folge besteht aus Wörtern, die eine Dynamik bezeichnen und als wirkende Prinzipien verstanden werden können; die zweite aus der Polarität von Stoff und Form, die jeweils statische Verhältnisse betreffen. Die Reihe der Wirkprinzipien ist so angeordnet, dass der unspezifische Ausdruck »Vermögen« dem ungestalteten »Stoff« am nächsten steht, der gerichtete »Trieb« dagegen der »Form« (aus Goethe, *J.W. von (1820). Bildungstrieb* (LA, Bd. I, 9, 99-100): 100).

todt ist.«¹⁶⁸ J.W. von Goethe wendet 1807 gegen den von ihm selbst viel verwendeten Begriff der Gestalt ein: »Betrachten wir aber alle Gestalten, besonders die organischen, so finden wir, daß nirgend ein Bestehendes, nirgend ein Ruhendes, ein Abgeschlossenes vorkommt, sondern daß vielmehr alles in einer steten Bewegung schwanke«.¹⁶⁹ K.F. Burdach hält die innere Bewegung 1810 für das zentrale Charakteristikum eines Organismus; er sei »in steter innerer Thätigkeit begriffen, wodurch seine Theile continuirlich zerstört und wieder gebildet werden«.¹⁷⁰ C.G. Carus formuliert 1818, Leben bezeichne »nichts für sich bestehendes Reales, es enthält vielmehr nur den Begriff gewisser Veränderungen, gewisser stets fortschreitenden Verwandlungen bestimmter Realitäten«.¹⁷¹ Später erläutert Carus ausführlicher: »Leben ist uns demnach allemal eine Reihe von Veränderungen an und in einem Dasselbe bleibenden Einigen – eine Geschichte; – ist folglich nur Leben insofern es fortschreitet; ein Leben welches nicht fortschreitet, ist schlechterdings undenkbar, – ist kein Leben«.¹⁷² Die individuelle Entwicklung der Organismen erfolgt nach Carus in einer »Spirallinie« und bildet damit eine »Lebensspirale«¹⁷³, weil ähnliche Zustände auf einer immer »höheren Ordnung« wiederholt durchlaufen werden. Auch den Ausdruck »Evolution« verwendet Carus in diesem Zusammenhang.¹⁷⁴ Von Biologen des 19. Jahrhunderts viel zitiert wird ein Satz aus J. Müllers »Handbuch der Physiologie« (1833-40), nach dem es »das Leben« ist, das sich über den Wechsel der Lebewesen erhält: »Die organischen Körper sind

vergänglich, indem sich das Leben mit einem Schein von Unsterblichkeit von einem zum andern Individuum erhält, vergehen die Individuen selbst«.¹⁷⁵ Im entwicklungsbiologischen Kontext ist K.E. von Baer 1866 der Auffassung, »daß in einem organischen Leben jeder einzelne Zustand nur ein momentaner Ausdruck eines Werdens ist«, oder noch prägnanter, »daß für die organischen Körper das Beharren (das Bestehen) nur ein Schein, das Werden aber das Wesen und das Bleibende ist«.¹⁷⁶

Unter dem Einfluss der darwinschen Evolutionstheorie erfährt der Lebensbegriff Ende des 19. Jahrhunderts eine Verstärkung dieses Bedeutungsaspekts: Nicht mehr das Individuum in seinem Bestreben nach Selbsterhaltung, sondern die dynamische Kette der Individuen, die sich langfristig verändern, gilt als Paradigma der Lebendigkeit. So schreibt der Entwicklungsbiologe A. Weismann 1884 den Fortpflanzungszellen (Keimzellen) der mehrzelligen Organismen ein »eigentliches« Leben zu, weil sie über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen können und damit potenziell unsterblich sind: »Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaßen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen«.¹⁷⁷ Diese Verhältnisverschiebung zwischen individuellem Organismus und organismusübergreifenden »Keimen« als Trägern des Lebens wird naturphilosophisch vielfach bemerkt. M. Scheler ist 1913-16 der Ansicht: »objektiv erscheint der organische Träger der jeweiligen Fortpflanzungsenergien nicht als ein Teil des Individuums (z.B. die Keimzelle als *eine* Zelle unter den anderen, die den Organismus zusammensetzen), sondern das organische Individuum erscheint als »Teil« jenes Trägers der Fortpflanzungsenergien insofern, als es in ihm bereits präterminiert ist«.¹⁷⁸ Es liegt also eine Umkehrung der teleologischen Verhältnisse vor: Nicht die Keimzellen bilden das Mittel für die Erzeugung und Erhaltung des Organismus, sondern der Organismus wird zu einem Mittel für seine ihn überlebenden Keimzellen. H. Jonas erscheint 1966 »das kurzlebige makroskopische Individuum als so etwas wie ein periodischer Schöbling des fortdauernden Keimplasmas«, dessen Existenz lediglich in der Wahrnehmung von »Dienstfunktionen« für den Keim seinen Grund hat.¹⁷⁹

Einige Biologen des 19. Jahrhunderts gehen soweit, die Kette und den sich entfaltenden Baum der Individuen in der Evolution als ein großes ↑Individuum anzusehen. So formuliert C. von Nägeli 1884: »Der gesamte Stammbaum [»von der einfachsten bis zur complicirtesten Pflanze, von dem niedersten bis

zum höchsten Thier«] ist im Grunde ein einziges aus Idioplasma bestehendes, kontinuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d.h. einen neuen individuellen Leib bildet.¹⁸⁰ Eine Rechtfertigung für diese Betrachtung sieht Nägeli darin, dass es doch eine durchgehende Substanz ist, das »Idioplasma«, das sich in den verschiedenen Lebensformen manifestiert. Er hält daher die Rede von einem großen substanziell einheitlichen Individuum sogar für angemessener als die Beschreibung über den Prozess der ↑Vererbung »Denn statt dass die Eltern einen Theil ihrer Eigenschaften auf die Kinder vererben, ist es vielmehr das nämliche Idioplasma, welches zuerst den seinem Wesen entsprechenden elterlichen Leib und eine Generation nachher den seinem Wesen entsprechenden und daher ganz ähnlichen kindlichen Leib bildet.«¹⁸¹

Besonders energisch deutet Nietzsche den Lebensbegriff ausgehend von einer dynamisch-darwinistischen Sichtweise. Angeregt durch W.H. Rolph¹⁸² versteht er das Leben insgesamt als einen Kampf um Erweiterung der Macht: »an allem Lebendigen ist am deutlichsten zu zeigen, daß es alles thut, um nicht sich zu erhalten, sondern um mehr zu werden«¹⁸³; die Selbsterhaltung gilt ihm »nur als eine Folge der Selbsterweiterung«¹⁸⁴. Mit diesem dynamistischen, »pleonaktischen« Lebensbegriff wird Nietzsche einer der Wegbereiter der späteren Lebensphilosophie.

Für diese Strömung zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird besonders H. Bergsons »Évolution créatrice« von 1907 wegweisend. Für Bergson bildet die Zukunftsoffenheit der Entwicklung das eigentliche Charakteristikum des Lebens und die Einheit der organischen Welt: »Devant l'évolution de la vie [...] les portes de l'avenir restent grandes ouvertes. C'est une création qui se poursuit sans fin en vertu d'un mouvement initial. Ce mouvement fait l'unité du monde organisé.«¹⁸⁵ Wesentlich sei das Leben ein durch die Materie geschleudertes Strom.¹⁸⁶ Der Organismus ist daher nur Zwischenstation in dieser unendlichen Transformationskette: »La vie en générale est la mobilité même [...] l'être vivant est surtout un lieu de passage, et [...] l'essentiel de la vie tient dans le mouvement qui le transmet.«¹⁸⁷ Entscheidend ist hier das Fundierungsverhältnis: Ein Lebewesen ist nur Lebewesen, insofern es Glied einer Transformationskette, also Zwischenstation ist.

Ähnlich sieht es G. Simmel.¹⁸⁸ 1913 formuliert er in dem alten Bild: »das Leben ist ein Strom, dessen Tropfen die Wesen sind, er geht nicht durch sie hindurch, sondern ihre Existenz ist ganz und gar nur sein Fließen.«¹⁸⁹ 1918 will Simmel das Leben we-

sentlich durch die Gleichzeitigkeit von Begrenzung und Überschreiten der Grenze charakterisieren: »die Gegenwart des Lebens besteht darin, daß es die Gegenwart transzendiert«¹⁹⁰; das »innerste Wesen« des Lebens zeige sich darin, »über sich selbst hinauszugehen«.¹⁹¹ In diesem »Hinausgreifen des Lebens über sich selbst« sei ihm »die Transzendenz immanent«.¹⁹² Dieses Verhältnis manifestiere sich in den organischen Vorgängen von Wachstum und Zeugung, die auf etwas gerichtet seien, das jenseits der aktuellen Form eines Lebewesens stehe; aber auch schon die physiologische Selbsterhaltung sei kein bloßes Beharren in einem Zustand, sondern eine »fortwährende Neuerzeugung«.¹⁹³ Selbst die Statik des Lebens ist eine Dynamik, so ließe sich sagen. Bei Simmel heißt es über das Leben, es sei das »Sich-Steigern und stetige Sich-Verlassen gerade die Art seiner Einheit, seines In-Sich-Bleibens«.¹⁹⁴ Er macht den Versuch, »das Leben als ein solches zu begreifen, welches die Grenze gegen sein Jenseits stetig übergreift und in diesem Übergreifen sein eigenes Wesen hat, der Versuch, an diesem Transzendieren die Definition des Lebens überhaupt zu finden, die Geschlossenheit seiner Individualitätsform zwar festzuhalten, aber nur, damit sie in kontinuierlichem Prozeß durchbrochen werde. Das Leben findet sein Wesen, seinen Prozeß darin, Mehr-Leben und Mehr-als-Leben zu sein, sein Positiv ist als solcher schon sein Komparativ«.¹⁹⁵ *Mehr-Leben* ist dabei das Ziel des Lebendigen auf physiologischer Stufe, *Mehr-als-Leben* sein Ziel auf kultureller Stufe.¹⁹⁶ »Logisch nicht recht faßbar« erscheint es Simmel, dass für das Leben »dieses Sich-Steigern und stetige Sich-Verlassen gerade die Art seiner Einheit, seines In-sich-Bleibens ist.«¹⁹⁷

Für dieses paradoxe Verhältnis zur Bestimmung des Lebewesens ist H. Plessner 1928 bemüht, zugespitzte Formulierungen zu finden: »Bleiben, was es ist, und Übergehen sowohl in das, was es nicht ist [...] als auch in das, was es ist«; »Werden eines Beharens, Beharren eines Werdens: die ›Momente‹ des Stehens und des Übergehens vereinigen sich«; »Synthesis aus Stehen und Übergehen«.¹⁹⁸ Knapp heißt es vorher: »Leben ist Bewegung, kann ohne Bewegung nicht stattfinden«.¹⁹⁹ Ist das Charakteristikum des Lebens die Bewegung und Veränderung, dann kann es also nur durch seine Bewegung und Veränderung das bleiben, was es ist. Leben ist »Sein im Werden«, »Konstanz im Wandel«, wie es H.E. Hengstenberg 1968 formuliert.²⁰⁰

Eine genauere Analyse dazu, warum nicht die Erhaltung, sondern die »Beweglichkeit« und »Neuformung« zum Wesen des Lebens gehört, liefert N. Hartmann 1950 (↑Art). Er ist der Auffassung, die

Labilität der Formen auf den Ebenen des Organismus, der Arten und der Phylogenese ermögliche eine Anpassung des Lebens an immer neue Bedingungen. So kann er resümieren: »alle Erhaltung ist Stillstand, alles Leben aber ist im Grunde Bewegung, Prozeß, Anderswerden, Formbildung, Aufstieg; es ist ein Irrtum, das Wesen des Lebens in der Erhaltung zu suchen. Erhaltung ist auf allen Stufen nur ein Moment in der Struktur des Prozesses. [...] was auf der höchsten Stufe sich ›erhält‹, ist gerade das kategoriale Gegenstück eigentlicher Erhaltung, die permanente Veränderung.«²⁰¹

Ausgehend von der Konzipierung des Lebendigen als des sich Verändernden ist auch immer wieder Kritik an dem Verständnis des Kreises als Symbol des Lebens geübt worden. Nicht der Kreis, sondern die ins Unendliche offene Linie sei das eigentliche Symbol des Lebens, meinen z.B. H.S. Chamberlain 1905 und Plessner 1928 (↑Kreislauf).²⁰²

Auch die Protagonisten der Synthetischen Theorie der Evolution nehmen das Bild des Stroms und die Bedeutung der Historizität für die Bestimmung des Lebendigen auf (↑Evolution): Kein Organismus könne ohne Berücksichtigung seiner Geschichte verstanden werden, so E. Mayr 1959: »No organic being can be fully understood except by considering its history.«²⁰³ B.Rensch schreibt 1968, die Ahnenreihe eines Lebewesens bilde einen »Lebensfaden«, und alle Lebensfäden zusammen seien letztlich »Abzweigungen eines gemeinsamen großen Lebensstromes.«²⁰⁴

Bis in die jüngste Zeit wird der Bezug zur Geschichte und Veränderung der Formen als ein wesentliches Bestimmungsstück des Lebensbegriffs verstanden. So denkt C. Rehmann-Sutter 1993-94, das »Wesen des Lebens« liege »in seinen Offenheiten«²⁰⁵, und »die Würde und Identität« der Lebewesen seien »nicht ohne die naturhistorischen Interaktionen zu begreifen«²⁰⁶. H. Markl resümiert 1993: Das »wichtigste am Leben« sei nicht die identische Reduplikation in der Fortpflanzung, sondern der »unaufhörliche Wandel in der Vermehrung. Leben ist neuerungssüchtig, da es sich nur durch Wandel einer sich ständig wandelnden Welt anpassen kann.«²⁰⁷ »Das Leben ändert sich in ständigem Fluß«, wie es 1964 bei dem Paläontologen E. Kuhn-Schnyder heißt.²⁰⁸

›Leben‹ bezeichnet in der Biologie also mindestens zweierlei: einerseits eine Seinsweise, einen Zustand oder eine Eigenschaft bestimmter Natureinheiten und andererseits einen Prozess, der eine Veränderung dieser Einheiten einschließt. Es gehört zum biologischen Begriff des Lebens, dass er ebenso auf einen individuellen Gegenstand und dessen Erhalt wie auf die Abfolge und den Wandel der Individuen bezogen

ist. Der individuelle Organismus ist also nur eine Seite des Lebens, nur »die Hälfte des Lebens«, wie J. Hoffmeyer und C. Emmeche 1991 schreiben.²⁰⁹ Wird das Leben allein von Seiten des Organismus entworfen, dann geht die historische Dimension verloren. Die andere Hälfte bildet den Autoren zufolge die »digitale Phase« des Lebens, die in den Genotypen verkörpert ist und über die der langfristige Fortbestand des Lebens gesichert wird (denn die digitale Sphäre ist gegenüber Einflüssen der Umwelt in stärkerem Maße geschützt als die »analogen« Phänotypen; ↑Genotyp/Phänotyp: Code-Dualität).

Eine »universale Definition« des Lebensbegriffs, die ausdrücklich darauf gerichtet ist, diesen Doppelaspekt von individueller Verkörperung und evolutionärem Prozess des Lebens zum Ausdruck zu bringen, schlagen K. Ruiz-Mirazo, J. Peretó und A. Moreno im Jahr 2004 vor (vgl. Tab. 160). Ein Lebewesen ist nach den Autoren einerseits ein »autonomes System«, d.h. ein funktional integriertes, aktives System, das sich selbst aufbaut, erhält und mit seiner Umwelt interagiert, und andererseits eine Einheit, die in einer Evolutionsvergangenheit entstanden ist und vermittelt durch das Vermögen zur Fortpflanzung über die Fähigkeit zur Evolution in eine offene Zukunft verfügt²¹⁰ (2010: »a complex network of self-reproducing autonomous agents whose basic organization is instructed by material records generated through the open-ended, historical process in which that collective network evolves«²¹¹).

Wird das Leben wesentlich in der Abfolge der Lebewesen gesehen, lässt sich mit Paul Valéry sogar ein Gegensatz zwischen ›Leben‹ und ›Lebewesen‹ behaupten: »Das Dasein jedes Lebewesens ist gegen das Leben gerichtet, und das Leben gegen die individuelle Existenz – die es hervorbringt, um zu sein, und wieder abberuft, um zu sein –, wobei es gleichzeitig das unbedingte, erbitterte Festhalten und Bewahren dessen mit hervorbringt, was bloß Durchgang sein kann – den Glauben an den unbegrenzten /individuellen/ Wert dessen, was nur ein statistisches Element sein kann. Das Individuum muß über die Maßen an dem hängen, was es unter allen Umständen verlieren muß – und es muß sich für einmalig und wesentlich halten, um seine statistische, seine unterschiedslose und fungible Rolle vollständig zu erfüllen.«²¹² Analog zu der von Simmel konstatierten *Tragödie der Kultur* lässt sich also auch eine *Tragödie des Lebens* formulieren, die darin besteht, dass jede einmal gewonnene Form wieder »abberufen« und zerstört wird, um eine neue Form zu schaffen: »Das Leben wechselt das Individuum, wie ein bewegter Gegenstand die Umgebung wechselt, wie ein Reisender den

Wagen« (Valéry).²¹³ – Dieses letztere Bild hat antike Wurzeln: Bei Lukrez heißt es, das Leben werde von einem Körper zu einem anderen weitergegeben wie eine Fackel von einem Läufer zum nächsten (»quasi cursores vitae lampada tradunt«).²¹⁴

Zu bedenken ist allerdings, dass ein Verständnis des Lebensbegriffs ausgehend von Evolutionsvorstellungen (und dessen definitorische Verankerung) weitreichende theoretische Verschiebungen zur Folge hätte: Nicht mehr der individuelle Organismus, sondern die sich verändernde Population würde den paradigmatischen Fall einer lebendigen Einheit bilden (und der Kreationismus wäre außerdem aus definitorischen Gründen, nicht aus empirischen, widerlegt).²¹⁵

Leben als Anpassung

Aufbauend auf einem evolutionstheoretisch bestimmten Lebensbegriff kann das Konzept der ↑Anpassung in den Mittelpunkt der Definition des Lebensbegriffs rücken und unter der Voraussetzung einer variablen Umwelt zugleich eine Erklärung für die beständige Veränderung der Lebewesen als ein zentrales Merkmal des Lebens geben. Seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts spielt das Verhältnis zwischen Organismus und Umwelt eine wichtige Rolle in Erörterungen über den Lebensbegriff. Richtungsweisend stellt A. Comte 1838 fest, dass die allgemeine Idee des Lebens nicht nur die Vorstellung eines organisierten Wesens enthält, sondern auch die eines Gefüges von äußeren Einflüssen (»influences extérieures«), das die Lebendigkeit eines solchen Wesens ermöglicht. Die grundlegende Bedingung des Lebens sei durch eine Harmonie zwischen Lebewesen und Umwelt (»milieu«) charakterisiert (vgl. Tab. 160).²¹⁶ Veränderungen und Störungen der Lebenserscheinungen auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie (»échelle biologique«) sind nach Comte ebenso oft durch Modifikationen des Organismus selbst wie durch Einflüsse der Umweltbedingungen (»circonstances ambiantes«) bedingt.

H. Spencer formt im Anschluss daran eine sehr allgemeine Definition des Lebensbegriffs: Leben ist für ihn eine kontinuierliche Anpassung (»adjustment«) von inneren Verhältnissen an äußere (vgl. Tab. 160).²¹⁷ Es ist allerdings fraglich, ob das Anpassungskonzept in dieser allgemeinen Form geeignet ist, Leben auszuzeichnen. Denn Anpassungen dieser allgemeinen Art gibt es offenbar doch überall in der Natur: Der Wasserlauf passt sich den geologischen Formationen an, der Kieselstein passt sich dem Bach an, indem er sich rundet etc.

Es besteht aber bis in die Gegenwart eine hohe Attraktivität darin, den Begriff des Lebens über das

für die Evolutionstheorie zentrale Konzept der Anpassung zu erläutern. Für M. Bedau besteht 1996 die Natur des Lebens in einer *geschmeidigen Anpassung* (»supple adaptation«). Er versteht darunter die nicht endende Fähigkeit des Lebens, neue Lösungen für nicht antizipierte Geschehnisse hervorzubringen: »supple adaptation involves responding appropriately in an indefinite variety of ways to an unpredictable variety of contingencies«.²¹⁸ Diese Fähigkeit der Plastizität komme nicht allein den Populationen von Organismen in ihrer Geschichte zu, sondern z.B. auch dem System des menschlichen Geistes, so dass in der Konsequenz auch diesem System das Attribut *Leben* zuerkannt werden könne.²¹⁹ Bedau versucht es, die *Vitalität* eines Systems zu einer quantifizierbaren Größe zu machen, die den Grad misst, in dem ein System in der Lage ist, neue adaptive Variationen hervorzubringen.²²⁰

»Leben« zwischen Regulation und Evolution

Weil Leben die zwei Aspekte der Erhaltung und Veränderung gleichermaßen umfasst, erscheint jeder Ansatz verfehlt, der den Begriff nur von einer Seite zu bestimmen versucht. Beharrung und Wandel als Phänomene des Organischen sind auch nicht so verteilt, dass die Perspektive des Organismus nur die eine betrifft und die der Population nur die andere: Auch individuelle Organismen sind sich wandelnde Systeme (↑Metamorphose), und Populationen weisen Mechanismen der Stabilisierung auf (z.B. der Arterkennung; ↑Art), die zu Formen führen, welche über Hunderte von Jahrmillionen weitgehend konstant sind (»lebende Fossilien«, z.B. das Perlboot *Nautilus* oder der Pfeilschwanzkrebs *Limulus*).

Die Verhältnisse der Beharrung (Regulation) und des Wandels (Evolution) sind also keine Relationen, die dazu geeignet sind, »Leben« in einfacher Weise zu bestimmen. Lebewesen sind stets beides: sowohl sich erhaltende als auch sich verändernde Naturgegenstände. Bei P. Valéry heißt es: »Ein Lebendes ist ein materielles System, das sich durch Umwandlungen erhält«.²²¹ Unterschieden werden könne an jeder Struktur eines Lebewesens jeweils ein »Transformationsaspekt« und ein »Konservationsaspekt«.²²² Auf eine einfache Formel gebracht besteht der Zustand der Lebendigkeit nach Valéry in der Veränderung und Selbstveränderung mit dem Ziel der Erhaltung: »Bios. Se transformer et transformer pour conserver«.²²³ Die begriffliche Situation lässt sich auch als ein Dilemma oder ein Paradoxon formulieren (↑Fortpflanzung: Tab. 80): Voraussetzung für Evolution ist eine Einheit der Selbsterhaltung, diese erhält sich aber gerade selbst und kann daher keiner Evolution

unterliegen. Die Selbsterhaltung erfolgt umgekehrt am effektivsten durch das Mittel der Fortpflanzung, das aber gerade eine langfristige Transformation bewirkt.

Weder der Begriff der Regulation noch der der Evolution liefert einen einheitlichen Schlüssel zum Verständnis aller Lebensphänomene. Leben ist also beides: Erhaltung und Veränderung. Diese beiden Aspekte setzen außerdem ein Konzept voraus, das dasjenige System beschreibt, welches Phänomene der Konstanz oder Variation zeigt. Traditionell wird dieses Substrat der Erhaltung und Veränderung mit dem Konzept der *↑Organisation* bezeichnet. Angemessen erscheint es daher, *Organisation*, *Regulation* und *Evolution* als die drei für den Lebensbegriff zentralen Aspekte aufzufassen (vgl. Tab. 163).

Leben: Organisation, Regulation, Evolution

Der grundlegende Begriff in dieser Reihe ist der der *↑Organisation*. Er markiert den Grundansatz der Biologie in Annäherung an den Lebensbegriff: In der Biologie werden die Lebewesen als organisierte Systeme, als *↑Organismen* konzipiert. Das Organisationskonzept erlaubt es, besondere Gegenstände

Leben ist eine Seinsweise von (Natur-)Gegenständen, die sich durch Organisation, Regulation und Evolution auszeichnet.

Organisation bezeichnet die Gliederung eines Gegenstands in mehrere Teile (und Prozesse), die sich in ihrer wechselseitigen Herstellung und Erhaltung gegenseitig bedingen und durch die wechselseitige Bezogenheit aufeinander bestimmt werden.

Regulation bezeichnet die Ausrichtung der in einem Gegenstand ablaufenden Prozesse auf die Erhaltung dieses Gegenstands; die Regulation besteht in der Versorgung des Systems mit notwendigen Stoffen aus der Umwelt (Ernährung), der Abwehr schädigender Einwirkungen (Schutz) und der Abstimmung der Prozesse aufeinander (Koordination und Integration).

Evolution bezeichnet die Transformation von Gegenständen, die sich aus der Fähigkeit der Gegenstände zur Fortpflanzung ergibt, d. h. zur Erzeugung von selbstständigen Gegenständen, die ihren Erzeugern ähneln, aber auch Variationen aufweisen, so dass es zu einer unterschiedlichen Vermehrung der Varianten und damit einer sukzessiven Steigerung der Komplexität der Gegenstände in einem langfristigen, generationenübergreifenden Prozess kommen kann.

Tab. 163. Vorschlag zur Definition des biologischen Lebensbegriffs (in Anlehnung an Toepfer, G. (2005). *Der Begriff des Lebens*. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Philosophie der Biologie*, 157-174: 169f.).

der Natur aus dem Fluss des Geschehens als Einheiten auszugliedern, und zwar als Einheiten von sich wechselseitig bedingenden Prozessen (und Teilen), die aufgrund dieser Wechselseitigkeit zusammen ein geschlossenes System bilden. Die Wechselseitigkeit der Prozesse in einer Organisation stellt sich als eine wechselseitige Bedingung und wechselseitige Bestimmung dar: Jeder Prozess hängt in seiner Wirkung von den anderen Prozessen des Systems ab und wird im Hinblick auf seine Wirkung auf die anderen Prozesse, die aufgrund der Wechselseitigkeit auf ihn zurückwirkt, bestimmt.

Das Prinzip der *↑Regulation* betrifft nicht den für die Biologie systematisch ersten Schritt der Konzipierung und Ausgliederung einer komplexen kausalen Struktur bestimmter Art, sondern den zweiten Schritt ihrer Stabilisierung.²²⁴ Nicht das *Bestehen* eines organisierten Systems, sondern dessen *Erhaltung* bildet das Thema des Regulationskonzeptes. Die Regulation betrifft also nicht in erster Linie die internen Bezüge eines Systems, sondern sie handelt von der Beziehung eines organisierten Systems zu seiner Umwelt, insbesondere zu den von ihr ausgehenden störenden Einflüssen.

Im Rahmen des dritten Prinzips der *↑Evolution* verschiebt sich das Thema fort von der Frage, wie ein Netzwerk von interdependenten kausalen Prozessen als Einheit begriffen werden kann (*Organisation*) und diese Einheit erhalten werden kann (*Regulation*), hin zu der Frage, wie es langfristig in der Generationenfolge und in Konfrontation mit der Konkurrenz anderer Organismen verändert und komplexer werden kann.

Materialistische Definitionen

Neben diesen allgemeinen Prinzipien zur Charakterisierung des Lebendigen wird seit dem Ende des 19. Jahrhunderts auch der Versuch unternommen, das spezifisch Lebendige an der stofflichen Natur der Lebewesen festzumachen. Am bekanntesten ist die einfache chemische Definition, die F. Engels 1878 gibt: »Leben ist die Daseinsweise der Eiweißkörper« – die allerdings meist verkürzt zitiert wird, denn Engels fährt fort: »und diese Daseinsweise besteht wesentlich in der beständigen Selbsterneuerung der chemischen Bestandteile dieser Körper.«²²⁵ Es ist also nicht eigentlich die Chemie, die Engels seiner Lebensbestimmung zugrunde legt, sondern die Leistung zur Selbsterneuerung. Aber auch rein chemische Bestimmungen des Lebensbegriffs lassen sich finden. Der Physiologe M. Verworn meint z.B. 1895 feststellen zu können, »dass ein »principieller« Gegensatz zwischen lebendigen Organismen und an-

organischen Körpern nicht besteht. Gegenüber der Gesamtheit der anorganischen Natur besteht das Charakteristicum der Organismen nur in dem ausnahmslosen Besitz gewisser hochcomplicirter chemischer Verbindungen, vor Allem der Eiweisskörper«. ²²⁶ Auch manche moderne Autoren haben einen auf Eiweißchemie eingeschränkten Lebensbegriff; bei L.S. Dillon heißt es z.B. 1978: »Life, basically, is the capability of synthesizing proteins in at least sufficient quantity to replace those that are catabolized by normal processes«. ²²⁷

Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts wird aber darauf hingewiesen, dass die chemischen Stoffe als solche noch nicht lebendig sind. So stellt E. von Brücke 1862 fest: »wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche wir als Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweisse als solchem durchaus nicht wahr«. ²²⁸ P. Häberlin konstatiert 1957: »Ein Stoff ist als solcher weder organisch noch anorganisch; es kommt einzig darauf an, ob das ihn betreffende *Geschehen* organisches (lebendiges) oder anorganisches (nichtlebendiges) Geschehen sei«. ²²⁹

Leben als Komplex von Funktionen

Weil also ausgehend von der materiellen Grundlage der Lebewesen eine Definition des Lebensbegriffs nur schwer vorstellbar ist und weil die Mechanismen zur Realisierung der Lebensphänomene sehr unterschiedlich sein können, gilt im 20. Jahrhundert meist allein eine Definition, die von den Lebensfunktionen selbst ausgeht, als gangbarer Weg. W. Roux konstatiert 1915: »nur eine funktionelle Definition des Lebens ist zurzeit möglich«. ²³⁰ Daran hat sich bis in die Gegenwart kaum etwas geändert, auch wenn die stoffliche Basis der Lebensfunktionen im Grundsätzlichen weitgehend geklärt ist. Weil es aber verschiedene Phänomene oder Funktionen sind, die mit dem Leben verbunden werden (Whewell 1840/47: »life is not one Function, but a System of Functions« ²³¹), fallen die Antworten im Rahmen der funktionalen Definitionen des Lebensbegriffs sehr unterschiedlich aus. Die Unterschiede beginnen damit, dass Uneinigkeit darüber besteht, welche Funktionen wesentlich mit dem Leben verbunden sind. Verschiedene Autoren geben unterschiedliche, mehr oder weniger systematisch und empirisch begründete Listen von grundlegenden Lebensfunktionen (vgl. Tab. 164). ²³²

Zurückführen lässt sich der analytische Ansatz, der das Leben in verschiedene nebeneinanderstehende Aspekte zergliedert, bis in die Antike. Bereits Aristoteles beurteilt die Seele, die nach seiner Lehre exklusiv den lebenden Körpern zukommt, nicht als einheitlichen, unanalysierten Gegenstand, sondern

unterscheidet eine Mehrzahl von Seelenvermögen gemäß der zu unterscheidenden Äußerungsformen des Lebens (s.o.). Er merkt an: Wir sagen von etwas, »daß es lebe, wenn Leben auch nur in einer seiner Bedeutungen vorliegt: als Vernunft, Wahrnehmung, örtliche Bewegung und Stehen, ferner als Bewegung der Ernährung, dem Schwinden und dem Wachstum nach«. ²³³ An anderen Stellen bezeichnet Aristoteles auch die ↑Fortpflanzung als eine Grundfunktion aller Lebewesen. ²³⁴ Auch wenn den ↑Pflanzen nicht alle Lebensmerkmale zukommen, ist Aristoteles doch der Ansicht: »Pflanzen leben, ohne an Ortsbewegung und Wahrnehmung teilzuhaben«. ²³⁵ Aristoteles schreibt den Pflanzen also zwar ein Leben zu; er nennt sie aber an keiner Stelle »Lebewesen« (↑Organismus).

A. Meyer bemüht sich 1926 um eine Auswertung und Ordnung der verschiedenen Listen von Lebensmerkmalen. *Ernährung* und *Vermehrung* sind nach der Analyse Meyers die am häufigsten genannten Merkmale (↑Funktion: Tab. 91). ²³⁶ Meyer ist darum bemüht, die von verschiedenen Autoren genannten Lebensmerkmale so zu modifizieren, dass sie als Grundlage für ein axiomatisches Fundament der Biologie geeignet sind. Mit diesem Ziel will er »organische Modale« formulieren, die »qualitative Letztheiten« darstellen, also nicht auf andere Qualitäten reduziert werden können, d.h. unabhängig voneinander sind. ²³⁷ Für Modale hält er u.a. die Merkmale *Ernährung*, *Vermehrung*, *Vererbung* und *Wachstum*.

Das Verfahren der Aufzählung von allen Lebewesen gemeinsamen Merkmalen zur Bestimmung des Lebensbegriffs wird auch im pädagogischen Zusammenhang angewandt. G. Schaefer entwickelt 1990 als einen Vorschlag für die Lehrpläne zum Biologieunterricht eine Liste von zwölf »universellen Lebensprinzipien«. Diese sollen nicht nur die materielle Seite des organischen Lebens abdecken, sondern auch seelische und soziale Aspekte berücksichtigen und außerdem »die fundamentale Polarität (innere Widersprüchlichkeit), die allem Leben innewohnt« zum Ausdruck bringen. ²³⁸ Die zwölf Prinzipien von Schaefer lauten: 1. Polarität, 2. Verwandlung/Fixierung, 3. Ordnung/Unordnung, 4. Selbständigkeit/Abhängigkeit, 5. Grenzöffnung/Grenzschießung, 6. Verflechtung/Entflechtung, 7. Variabilität/Uniformität, 8. Anpassung/Beharrung, 9. Aufwertung/Abwertung, 10. Bewegung/Ruhe, 11. Bedeutungsbildung/Bedeutungsabbau und 12. Informationsspeicherung/Informationslöschung. Mit nur leichten Variationen übernimmt J. Wille die Aufzählung Schaefers. ²³⁹ Wille spielt durch, welche Einheiten auf den verschiedenen Stufen der biologischen Organisation (Zelle, Gewebe, Organismus, Population, Biozönose und

Biosphäre) nach den Lebensprinzipien als lebend anzusehen sind. Im Ergebnis erscheint vieles als eine »Frage der Auslegung« und nicht immer alles als »lernförderlich«. Die zwölf Prinzipien, die hier als Kriterien fungieren, sind nicht immer alle anwendbar. Kritisch bleibt anzumerken, dass Schaefers Lebensprinzipien nicht nur das Organische betreffen, sondern auch die anorganische Natur (z.B. die Prinzipien Verwandlung/Fixierung und Bewegung/Ruhe). Außerdem sind die Prinzipien nicht systematisch entwickelt, sondern bilden lediglich eine mehr oder weniger schlüssige Aufzählung. Zu einer präzisen Bestimmung des Lebensbegriffs sind sie daher nur begrenzt geeignet.

Kritik des Listenansatzes

Das Aufstellen einer Liste von Lebenskriterien widerspricht in seinem Ansatz bereits dem Versuch, »Leben« auf nur ein Prinzip zurückzuführen. Die Bestimmung des Lebensbegriffs durch Angabe einer Liste von Merkmalen nimmt dem Phänomen also seine Einheitlichkeit.²⁴⁰ Es drängt sich die Frage auf, mit welchem der aufgezählten Merkmale das Leben notwendig verknüpft ist, mit welchem hinreichend, mit welchem nur zufällig, oder ob für das Vorliegen von Leben alle Merkmale erforderlich sind. Lebt ein Körper, dem das eine Merkmal, z.B. der Stoffwechsel, zukommt, ein anderes, z.B. die Fortpflanzung, aber nicht? Oder umgekehrt? Oder sind erst beide zusammen hinreichend? Die meisten Autoren plädieren in allgemeinen Antworten für die letzte Option, in besonderen Fällen werden aber Ausnahmen gemacht: Ein Maulesel wird selbstverständlich als ein Lebewesen angesehen, auch wenn er sich nicht fortpflanzen kann. Im Allgemeinen gilt jedes einzelne Merkmal entweder als zu weit, so dass es auch herkömmlich nichtlebenden Systemen zukommt, oder als zu eng, so dass es konventionell als lebend betrachtete Gegenstände ausschließt.²⁴¹ Nur in ihrer Gesamtheit ermöglichen es die Lebenskriterien also, den Phänomenbereich des Lebendigen zu umgrenzen.²⁴² Wie Oparin 1924 bemerkt, ist Leben allein durch eine Kombination von Merkmalen zu charakterisieren: »Life is not characterized by any special properties but by a definite, specific combination of these properties«.²⁴³

Die Strategie des Auflistens von Merkmalen stellt jedenfalls eher eine Analyse als eine Definition des Lebensbegriffs dar. I. Geoffroy Saint-Hilaire bemerkt dies bereits 1859: »Dire de la vie qu'elle est la faculté de se mouvoir, de se reproduire et, pour une partie des êtres vivants, de sentir, ou encore, d'un être organisé, qu'il naît, croît, se reproduit et meurt, c'est énumérer,

ce n'est pas définir. Toute définition est une synthèse, et il n'y a ici qu'une analyse de la vie«.²⁴⁴

Eine weitere Frage betrifft den Status solcher Listen: Sind sie als empirische Beobachtungen über die Formen des auf der Erde bekannten Lebens zu werten oder haben sie einen darüber hinaus gehenden theoretischen Stellenwert? Definieren sie in einer vor jeder Erfahrung stehenden Weise, was als Leben anzusehen ist?

Eine umfassende Kritik an der Strategie der Aufzählung von Merkmalen zur Bestimmung des Lebensbegriffs kommt von einer Seite, die eine »apriorische Theorie der organischen Wesensmerkmale« zu entwickeln versucht, wie es H. Plessner 1928 formuliert.²⁴⁵ In einer solchen Theorie soll es nur *ein* Bestimmungsstück sein, das den Begriff des Lebens wesentlich definiert. Bei Plessner ist dies die *Selbstabgrenzung* (Positionalität) der Lebewesen. Beansprucht ist damit, die Biologie nicht ausgehend von ihrer empirischen Seite zu erschließen und auf induktiv-abstrahierendem Wege die allgemeinsten Eigenschaften der Lebewesen festzustellen, sondern mit dem theoretischen Konzept des Organismus vor jeder Empirie zu beginnen. In einer theoretischen Analyse sollen die »konstitutiven Wesensmerkmale«, d.h. die »Kategorien des Lebendigen«²⁴⁶ festgestellt werden. Als konstitutive Momente werden sie als diejenigen Begriffe verstanden, die die biologische Erkenntnis überhaupt ermöglichen. Den empirischen Erscheinungen des Lebens – wie z.B. Stoffwechsel, Wachstum, Entwicklung und Vermehrung – wird gegenüber den für den Lebensbegriff konstitutiven Merkmalen allein eine indikatorische Rolle zugeschrieben: Sie zeigen an, dass ein lebendiger Gegenstand vorliegt, sie geben aber nicht den Grund für seine Lebendigkeit ab. Problematisch sind diese Ansätze, insofern der eine zugrunde gelegte Begriff, etwa die Selbstabgrenzung, unscharf und an bestimmte theoretische Vorannahmen gebunden ist.

»Leben« als Spiegel einer »realen Vagheit«

Eine Konsequenz aus dem Vorhandensein einer Mehrzahl von Kriterien zur Bestimmung des Lebensbegriffs ist dessen Unschärfe. Ist eine Liste von Eigenschaften die Antwort auf die Frage, was das Leben ist, dann droht das Phänomen des Lebens als einheitlicher Gegenstand zu verschwinden. Eine Menge heterogener Eigenschaften, die in unterschiedlichen Kombinationen vorkommen, wirft die Frage auf, warum gerade diese Menge zusammengefasst werden soll, um mit ihr eine Gegenstandsklasse zu definieren. Über eine Eigenschaftsklasse bestimmt, erscheint das Lebendige also als ein willkürlich ab-

Aristoteles (De an. 413a) Vernunft, Wahrnehmung, Ortsbewegung, Ernährung, Wachstum	Woltereck (1940, 36ff.) Komplexität, Kontinuität, Ganzheit, Erregbarkeit, Entwicklung, Aktivität, Intentionalität, Reaktivität, Rezeptivität
Bourguet (1729, 147) Entwicklung, Wachstum, Ernährung, spontane Bewegung	Ballauf (1949, 55ff.) Hierarchie, Enkapsis, Ganzheit, Kontinuität, Totalitätsstruktur, Erhaltung im stationären Zustand, Integration, Historizität, Gerichtetheit, autonome Aktivität, Rhythmik, Polarität, Plastizität, superexistierende Ordnung
Vicq-d'Azyr (1786, 15) Verdauung, Ernährung, Kreislauf, Atmung, Sekretion, Stützgewebe (»ossification«), Fortpflanzung, Erregbarkeit (»irritabilité«), Empfindungsfähigkeit (»sensibilité«)	Horowitz (1959) Mutabilität, Selbstduplikation, Heterokatalyse
Kiellmeyer (1793, 9f.) Sensibilität, Irritabilität, Reproduktionskraft, Sekretionskraft, Propulsionskraft	Rothschuh (1959/63, 98) Entfaltung der bionomen Organisation (Ontogenese, Wachstum), Vollzug der arttypischen Lebensleistungen (z.B. Nahrungserwerb, Stoffwechsel), Fortpflanzung der Art (z.B. Sexualverhalten), Selbsterhaltung (z.B. Regulation, Schutzverhalten), geselliges Zusammenleben
Mayer (1817, 97ff.) Selbstbewegung, Selbstgestaltung, Stoffassimilation, Produktions- und Reproduktionskraft, Organisation, Widerstehende Kraft und Erhaltende Kraft	Oparin (1960, 152) Stoffwechsel, Wachstum, Vermehrung, Selbsterzeugung, Bewegung im Raum, Reizbarkeit
Chaussier & Adelon (1819, 205f.) Fortpflanzung, Ernährung, Entwicklung, Tod, Lebensgesetze (»lois vitales«)	Kaplan (1965, 271) Stoffwechsel, Bewegung, Regulation (Selbsterhaltung); Wachstum, Vermehrung, Assoziation (Erweiterung); Ontogenese und Phylogenese (Wandel)
Haeckel (1866, I, 112) Bewegung, Ernährung, Wachstum, Fortpflanzung, Empfindung	Monod (1970) Teleonomie, autonome Morphogenese, invariante Reproduktion
Bernard (1878, I, 32) Organisation, Fortpflanzung, Ernährung, Entwicklung, Verletzbarkeit	Maynard Smith (1975) Vermehrung, Vererbung, Variation
Engels (1878, 77) Stoffwechsel (Ernährung und Ausscheidung), Reizbarkeit, Kontraktibilität, Wachstumsmöglichkeit, innere Bewegung	Crick (1981) Selbstreproduktion, Genetik, Evolution, Metabolismus
Liebmann (1899, 239f.) Formkonstanz, Zielstrebigkeit, Selbsthervorbringung, Fortpflanzung, Wechselseitigkeit (Korrelation) der Teile, Selbsterhaltung	Mayr (1982, 53ff.) Komplexität und Organisation, chemische Einzigartigkeit, Qualität, Einzigartigkeit und Variabilität, Besitz eines genetischen Programms, historische Natur, Natürliche Selektion und Unbestimmtheit der Prozesse
Ostwald (1915, 170f.) Ernährung, Wachstum, Erhaltung, selbsttätige Bewegung, Fortpflanzung, Vererbung, Regulationen	Wolters & Mittelstraß (1984, 550) Metabolismus, Selbstreproduktion, Mutagenität
Roux (1915, 175ff.) Dissimilation, Stoffausscheidung, Stoffaufnahme, Assimilation, Wachstum, Bewegung, Vermehrung, Vererbung, Entwicklung	Küppers (1985) Metabolismus, Selbstreproduktion, Mutabilität
Petersen (1919, 425) Stoffwechsel, Energiewechsel, Bewegung, Sekretion, Wachstum und Fortpflanzung, Reizbarkeit und Regulation	Farmer & Belin (1992) Muster in Raumzeit, Selbstreproduktion, Selbstrepräsentation in einem Informationsspeicher, Metabolismus, Funktionale Interaktion mit der Umwelt, Interdependenz der Teile, Stabilität angesichts von Störungen, Evolutionsfähigkeit
Plate (1922, 17f.) Individualität, Organisation, Bewegung, Aufnahme neuer Substanz, Assimilation, Dissimilation, Exkretion, Wachstum, Reizbarkeit, Vermehrung, Vererbung, Dauerhaftigkeit	Koutroufinis (2008) Selbsterhaltung und Selbsterzeugung, Vermehrung, Beziehung zu anderen Organismen und Evolutionsfähigkeit, Irritabilität bzw. Erregbarkeit, Besondere materielle Zusammensetzung, Zeitliche Selbstbegrenzung einiger Lebewesen: Tod
Oparin (1924) Organisation, Metabolismus, Selbst-Reproduktion, Reizbarkeit	

Tab. 164. Eigenschaftslisten zur Bestimmung des Lebensbegriffs.

gegrenztes Phänomen, dem kein scharf umrissener Gegenstand in der Natur entspricht.²⁴⁷ Die Begriffe ›Leben‹ oder ›Lebewesen‹ würden damit nicht mehr eine natürliche Sorte (»natural kind«) von Gegenständen bezeichnen, sondern sie würden künstlich gebildete Kategorien bilden.²⁴⁸ Zumindest bleibt zu klären, warum gerade diese Eigenschaften in vielen Gegenständen miteinander koexistieren.

Wegen der Heterogenität seiner Bestimmungsmerkmale repräsentiert das Konzept des Lebens also offenbar kein einheitliches Naturphänomen, sondern eine Sammelbezeichnung für verschiedene Erscheinungen, die in unterschiedlichen Kombinationen vorliegen, aber kein allen gemeinsames Merkmal aufweisen. Der Begriff ›Leben‹ wäre dann ein Familienähnlichkeits-Konzept im Sinne Wittgensteins (ähnlich wie ›Spiel‹).²⁴⁹

Ein solcher, allein in seiner naturwissenschaftlichen Anwendung bereits vager Begriff des Lebens lässt sich bis in die Antike zurückverfolgen. So vertritt Aristoteles einen komparativen Begriff des Lebens, wenn er die Frage nach der Lebendigkeit von etwas von dem Vergleichsgegenstand abhängig macht: »So macht die Natur auch den Übergang von den unbelebten zu den lebendigen Dingen nur schrittweise, so daß infolge dieser Stetigkeit überall Zwischenglieder vorhanden sind, ein Mittelding, von dem man nicht weiß, zu welchem Grenznachbarn es zu rechnen ist. Auf die unbelebte Natur folgt zunächst die Gattung der Pflanzen, die auch wieder Unterschiede der Lebendigkeit im Vergleich zueinander aufweisen. Aber die ganze Gattung erscheint, verglichen mit den andern Körpern, als beseelt, verglichen mit den Tieren freilich als unbeseelt.«²⁵⁰

Zur Unschärfe des Begriffs trägt in Mittelalter und Neuzeit auch der ungeklärte Status des Konzepts zwischen einer rein naturwissenschaftlichen Betrachtung und einer religiösen oder kulturellen Wertschätzung bei. Vor diesem Hintergrund bezeichnet J. Clauberg den Lebensbegriff 1654 explizit als vage (»vaga«) und unsicher (»incerta«).²⁵¹ Der Begriff sei kritisch zu beurteilen, weil er nicht eindeutig zwischen der körperlichen und geistigen Dimension differenziere und weil er auf zu viele heterogene Gegenstände angewendet werde, so dass er nicht dem cartesischen Ideal der klaren und deutlichen Erkenntnis entsprechen könne. Zur Verfestigung der Vagheit des Lebensbegriffs trägt Clauberg aber selbst auch bei, indem er das Denken selbst als ein Leben bezeichnet (»ipsa cogitatio vita«).²⁵²

Aber auch innerhalb rein naturwissenschaftlicher Ansätze gilt der Begriff als vage. Für C. Emmeche (1991) impliziert die Existenz thermodynamisch

offener Systeme, die aber andere für Leben zentrale Eigenschaften nicht aufweisen, ›Leben‹ als einen prinzipiell vagen Begriff zu konzipieren, »der eine reale ›Vagheit‹, ein Kontinuum in der Natur widerspiegelt«²⁵³ (vgl. auch Morange 2010: »The demarcation between life and non-life is the product of human history, not of evolutionary history«²⁵⁴).

Ausgehend von dem Verständnis von ›Leben‹ als unscharfe Kategorie, als »fuzzy concept«, wird in den letzten Jahren dafür argumentiert, ›Leben‹ für ein graduierbares Konzept zu halten, also Grade der Lebendigkeit anzunehmen. Weil ›Leben‹ keine klar geschnittene natürliche Art (»natural kind«) darstelle, könne es einem Naturgegenstand also in verschiedenen Graden zukommen: Denjenigen Wesen, die heute als Eucarya, Archaea oder Bacteria klassifiziert werden (↑Taxonomie), könnte ein Wert von ›1‹ zugeordnet werden, den Viren dagegen ein kleinerer Wert.²⁵⁵

Als Resümee dieser Ansichten zur Vagheit und Graduierbarkeit des Lebensbegriffs hält es J. Gayon 2010 für möglich, dass ›Leben‹ als wissenschaftliche Kategorie eines Tages ganz verschwinde; es würde nur noch eine für die Praxis nützliche, aber nicht mehr eine naturwissenschaftlich abgrenzbare Kategorie bilden: »When this point will be reached, life will be no longer a concept for the natural sciences, but just a convenient word in practice, in the kind of world that we inhabit. ›Life‹ will be a folk concept. Its specialists will be no longer chemists, biologists, and roboticists; life will be a subject for psychology, cognitive science and anthropology.«²⁵⁶

Leben auf verschiedenen Ebenen der Organisation

Eine weitere Schwierigkeit des Lebensbegriffs ergibt sich aus der Gliederung der makroskopisch sichtbaren Lebewesen in Teile, denen selbst einige Lebensmerkmale zukommen (↑Hierarchie). Von vielen Autoren der Biologiegeschichte wird daher auch den Teilen eines Lebewesens ein Leben zugeschrieben. Insbesondere das Herz gilt seit der Antike als ein Träger von Leben. Für Aristoteles ist die ↑Selbstbewegung des Herzens ein Zeichen für dessen Lebendigkeit, die ontogenetisch frühe Sichtbarkeit dieser Aktivität gilt ihm außerdem als Zeichen für den Sitz der Seele im Herzen.²⁵⁷ Mitte des 16. Jahrhunderts findet sich diese Auffassung auch bei M. Serveto wieder.²⁵⁸ Eine zentrale Rolle spielt sie bei W. Harvey, dem Entdecker des Blutkreislaufs (↑Kreislauf). Für Harvey ist das Herz das »Prinzip des Lebens« und die »Sonne der kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmi«).²⁵⁹ Dem Herzen komme neben Empfindung und Beweglichkeit auch Leben (»vita«) zu, es sei eine Art innerliches Lebewesen (»animal

quoddam internum«), und das ganze Lebewesen (»totum animal«) sei sein Werk (»opus«).²⁶⁰ Wie ein Fürst im Staat regiere das Herz überall im Körper (»ubique gubernans«).²⁶¹ Am Ende des 17. Jahrhunderts ist J. Locke der Auffassung, die Teile in einem Organismus würden ein *gemeinsames Leben* (»Common Life«) führen, und das Leben werde den neuen Teilen *mitgeteilt* (»Life be communicated to new Particles of Matter«).²⁶²

Auch im 18. Jahrhundert ist es verbreitet, Organen eines Lebewesens ein Leben zuzuschreiben, weil sie nach ihrer Abtrennung vom lebendigen Körper oder dem Tod des Organismus noch gewisse Lebenserscheinungen, v.a. eine Reizbarkeit, zeigen. Diese Sicht findet besonders nach den Versuchen A. von Hallers und der damit einhergehenden Exponierung der Reizbarkeit als einem zentralen Lebensmerkmal weite Verbreitung (↑Selbstbewegung). Die eigene Bewegungsfähigkeit der Organe gilt als Indiz für das Vorhandensein einer eigenen Lebenskraft und damit auch eines eigenen Lebens. Den verschiedenen Ebenen der Lebendigkeit in einem Organismus korrespondieren damit auch verschiedene Grade des ↑Todes, wie explizit z.B. P.-J. Barthez 1778 bemerkt.²⁶³ Vorbereitet wird mit dieser Konzipierung außerdem ein Verständnis, dem zufolge die Lebendigkeit eines Wesens ein *dezentriertes* Phänomen ist, das nicht von einem einzelnen »Zentralorgan« ausgeht, sondern sich aus der Interaktion verschiedener, über den Körper verteilter Organe ergibt (↑Organ; Organisation).

Neben dem Organismus als Ganzem und den Organen postuliert G.L.L. Buffon Mitte des 18. Jahrhunderts organische Moleküle als eine weitere Organisationsebene der Lebewesen. Im Anschluss daran unterscheidet D. Diderot 1774 drei Ebenen der Lebendigkeit: »Il y a certainement dans un même animal trois vies distinctes: La vie de l'animal entier. La vie de chacun de ses organes. La vie de la molécule ou de l'élément«²⁶⁴. T. Bordeu unterscheidet 1775 zwischen einem *allgemeinen Leben* (»vie générale«) des gesamten Körpers und dem *besonderen Leben* (»vie particulière«) seiner organischen Teile. Der Körper eines Lebewesens ist nach Bordeu also eine Ansammlung von selbst lebendigen Organen (wie er auch in seiner Metapher des Bienenschwarms zum Ausdruck bringt; ↑Organismus): »Le corps vivant est un assemblage de plusieurs organs qui vivent chacun à leur manière, qui sentient plus ou moins, et qui se meuvent, agissent ou se reposent dans des temps marqués«; Bordeu spricht auch von dem allgemeinen Leben als einer *Summe* der besonderen: »La vie générale [...] est la somme de toutes les vies particulières«.²⁶⁵

Neben den Lebensmolekülen oder -elementen gilt vielen Physiologen des 18. Jahrhunderts bei Wirbeln das Blut als ein wichtiger und selbst lebendiger Körperbestandteil. J. Hunter bezeichnet das Blut ausdrücklich als den zentralen Träger des Lebensprinzips und schreibt, es sei selbst mit Leben versehen (»endowed with life«).²⁶⁶

Ende des 18. Jahrhunderts konstatiert J.F. Blumenbach für einzelne Organe ein *besonderes Leben*²⁶⁷ (oder *vita propria*²⁶⁸) und versteht darunter ihre spezifische Reizbarkeit, oder genauer »diejenigen Kräfte [...], die man an einzelnen, zu einzelnen Verrichtungen bestimmten Organen wahrnimmt«²⁶⁹. F.W.J. Schelling übernimmt diesen Ausdruck insofern jedes Organ »seine eigentümliche Funktion ausübte« – weil die Ausübung der Funktion aber nur innerhalb eines »ganzen Organismus möglich wäre«, spricht er von einem *geborgten Leben*.²⁷⁰

Mit der Etablierung der Lehre von den Zellen als physiologische Einheiten aller Organismen verbreitet sich die Sicht, dass es ein Leben auf verschiedenen funktionalen Ebenen des Organismus gibt. Bei M.J. Schleiden heißt es 1838: »Jede Zelle führt [...] ein zweifaches Leben: ein ganz selbstständiges, nur ihrer eignen Entwicklung angehöriges und ein andres mittelbares, in so fern sie integrierender Theil einer Pflanze geworden«.²⁷¹ Nach C. Bernard sind die Zellen als die Elementareinheiten der Organisation eines Organismus sogar die einzigen wirklich lebendigen Teile.²⁷²

Erst im 20. Jahrhundert setzt sich allmählich die Auffassung durch, den Teilen eines Lebewesens ein Leben nicht zuzusprechen, weil bei ihnen nicht alle Lebensmerkmale auftreten. E. Bünning formuliert es 1943 auf diese Weise: Ein Organismus besteht aus Teilen, »von denen jedes für sich gleich wenig lebt, aber alle zusammen durch ihre Wechselwirkung das Leben ermöglichen«.²⁷³

Monistische Bestimmungen im 20. Jh.

Im 20. Jahrhundert sind es v.a. zwei organische Phänomene, die in den Mittelpunkt der Lebensdefinitionen rücken: der Stoffwechsel und die Fortpflanzung. Werden diese beiden Funktionen auf Zellkern und Protoplasma verteilt, wie dies bereits E. Haeckel 1866 hypothetisch vornimmt²⁷⁴, dann können der nukleozentrische und der plasmazentrische Ansatz einander gegenübergestellt werden.²⁷⁵ *Nukleozentrisch* sind solche Vorschläge, die den Begriff des Lebens an die Leistung der Fortpflanzung von Lebewesen knüpfen. Weil die Gene für die Fortpflanzung eine entscheidende Rolle spielen, wird diese Argumentation insbesondere von Genetikern vorgebracht. *Plas-*

mazentrisch sind dagegen Erklärungen, die von dem Metabolismus der Lebewesen ausgehen. Biochemiker favorisieren in der Regel diesen Ansatz. In eine unmittelbare Konfrontation führt die Kontroverse zwischen diesen beiden Theorien des Lebens zuerst auf dem Treffen der »British Association of the Advancement of Science« in Dundee im Jahr 1912.²⁷⁶ Nukleozentrisch argumentiert hier E.A. Minchin, indem er der Auffassung ist, am Anfang der Entstehung des Lebens auf der Erde stehe die Bildung des zur Replikation fähigen Chromatins. An dieses hätten sich im Laufe der Evolution die achromatischen Protoplasma-Substanzen angelagert. H.E. Armstrong hält dagegen, dass nicht mit der Replikation, sondern erst durch das Zusammenwirken der verschiedenen Teile des Protoplasmas ein Organismus gebildet sei. Die Debatte zwischen diesen beiden Lagern zieht sich durch die folgenden Jahrzehnte. Besonders prominente Vertreter sind auf nukleozentrischer Seite der Genetiker H.J. Muller²⁷⁷ (vgl. Muller 1929) und auf plazmazentrischer Seite der Biochemiker A. Oparin²⁷⁸ (vgl. Oparin 1938). Muller ist der Ansicht, Leben könne es nur dort geben, wo auch eine Replikationsmaschinerie vorliege (s.u.). Oparin argumentiert dagegen, die biochemischen Mechanismen der Abgrenzung des Organismus von seiner Umwelt ermöglichten erst die Entstehung der komplexen Mechanismen der Replikation.

Seit den 1940er Jahren ist es verbreitet, beide Eigenschaften, Stoffwechsel und Replikationsfähigkeit, gemeinsam zum Kriterium für Lebendigkeit zu machen. So heißt es 1948 bei J. Alexander: »the essential criteria of life are twofold: (1) the ability to direct chemical change by catalysis; (2) the ability to reproduce by autocatalysis.«²⁷⁹ F. Dyson formuliert 1999 im Anschluss an J. von Neumann: »life is not one thing but two, metabolism and replication.«²⁸⁰ Insofern die beiden Grundfunktionen entwicklungsgeschichtlich nicht gleichzeitig entstanden sind, kann mit Dyson von den »zwei Ursprüngen des Lebens« gesprochen werden.²⁸¹ Die Allgegenwärtigkeit von Proteinen und Nukleinsäuren in lebenden Organismen, diese »duale Struktur«, ist für Dyson der »Prima-Facie-Beweis für den doppelten Ursprung des Lebens.«²⁸²

Biochemisch wird heute meist die Sicht favorisiert, der zufolge das auf Nukleinsäure basierende Leben eine sekundäre Entstehung ist. Die ursprüngliche Form des Lebens beruhte allein auf Proteinen. Die zur Replikation befähigten Nukleinsäuren entwickelten die Leistung, den Stoffwechsel der Proteine auszunutzen und stellten so eine Art frühe Parasiten dar. Im Laufe der Evolution bildete sich dieser Parasitismus in eine Symbiose um.

Metabolismus

Definitionen des Lebensbegriffs über das Kriterium des Stoffwechsels gibt es seit der Antike. Für Aristoteles ist die Fähigkeit zur Ernährung die unterste Seelenfunktion, die allem Lebendigen zukommt. Alexander von Aphrodisias identifiziert das Leben direkt mit der Ernährung und dem Wachstum durch sich selbst (»ζωὴ γὰρ ἐστὶν ἡ δι' αὐτοῦ τροφή τε καὶ αὐξήσις«; vgl. Tab. 160).²⁸³

Dieses Verständnis drückt sich auch im häufigen Vergleich des Lebens mit Feuer oder Strudeln aus. Der erste Vergleich findet sich nach einem Bericht Herodots bereits bei den alten Ägyptern, insofern sie das Feuer selbst für ein lebendes Tier halten, das alles verzehrt, was es erlangen kann, und das mit dem Verzehrten zugleich stirbt.²⁸⁴ Bei E. Mach heißt es zu Beginn des 20. Jahrhunderts: »Das Leben besteht aus Vorgängen, welche sich tatsächlich erhalten, fort und fort wiederholen und ausbreiten, d.h. successive größere Quantitäten von »Materie« in ihr Bereich ziehen. Die Lebensvorgänge gleichen also einem Brand.«²⁸⁵ Ausführlicher diskutiert W. Ostwald 1902 die Parallele zwischen der Selbsterhaltung des Lebens und der Flamme.²⁸⁶

Ausgehend von diesen Beispielen wird vielfach eingewandt, dass das Phänomen des reinen Stoffwechsels auch in der anorganischen Natur auftritt: »Stoffwechsel als solcher findet statt auch ohne Leben«, schreibt etwa F. Engels 1878.²⁸⁷ Engels nennt zwei Beispiele dafür: den Schwefelkreislauf auf der Erde, bei dem Schwefel in Schwefeldioxid und Schwefelsäure umgewandelt wird, und die Diffusion von Stoffen durch eine Membran. Kerzenflamme, Strudel oder Konvektionszellen werden auch im 20. Jahrhundert immer wieder als Beispiele für Stoffwechselvorgänge im Bereich des Anorganischen angeführt.²⁸⁸

Darüber hinaus kann die Frage gestellt werden, ob das Vorhandensein eines Stoffwechsels überhaupt ein notwendiges Kriterium für Leben ist. Anhänger der Theorie, künstliche Lebewesen könnten in Form von Computerprogrammen existieren, argumentieren dafür, für Leben sei zumindest nicht der Aufbau eines eigenen kohärenten Körpers notwendig. Es könnte daher dafür argumentiert werden, diesen Aspekt des Stoffwechselbegriffs (↑Stoffwechsel: Tab. 267) aufzugeben. M.A. Boden gesteht 1999 diese Möglichkeit ein, denn der Lebensbegriff sei selbst nicht fest bestimmt (»the concept of life is negotiable«²⁸⁹); sie hält diesen Weg aber für nicht sinnvoll, denn es gebe keine von den Argumenten aus der Forschung zum künstlichen Leben unabhängigen Gründe, die für die Aufgabe des Stoffwechsels als Kriterium für die

Lebendigkeit eines Systems sprechen würden: »we should recognize it [i.e. metabolism in the sense of having a body] as a fundamental requisite of the sort of self-organization that is characteristic of life«.²⁹⁰

Dies ist die herrschende Auffassung im 20. Jahrhundert. Der am weitesten verbreiteten Meinung zufolge gilt der Stoffwechsel bis in die Gegenwart als der zentrale Prozess des Lebens. R. Hesse formuliert 1910: »Der Stoffwechsel ist das wesentliche Merkmal, durch das sich das Protoplasma von toter organisierter Masse unterscheidet. Er besteht in fortwährender Zersetzung und beständiger Neubildung von Protoplasma: das Leben ist ein beständiges Werden und beständiges Vergehen«.²⁹¹ Ähnlich äußern sich 1944 E. Schrödinger²⁹² und 1994 H. Penzlin: »Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion«.²⁹³

Fortpflanzung und Evolution: Genzentrismus

Die Fähigkeit zur ↑Fortpflanzung und in Folge dessen zur Evolution bildet den zweiten Aspekt von Lebewesen, der im 20. Jahrhundert in die Rolle eines monistischen Kriteriums der Lebendigkeit rückt.²⁹⁴ In der zweiten Jahrhunderthälfte definieren viele Autoren die Lebendigkeit über die Reproduktions- und Evolutionsfähigkeit von Organismen. Horowitz sieht 1959 in der Fähigkeit zur Veränderung (Mutation), zur Teilung durch »Kopieren« (Reproduktion) und zur Erzeugung der Körperbestandteile ausgehend von Ressourcen der Umwelt (Heterokatalyse) die drei notwendigen und hinreichenden Bedingungen für das Vorliegen von Leben (vgl. Tab. 160).²⁹⁵ Auch für G. Heberer bildet die »Fähigkeit zur Autoduplikation« 1960 den Prozess, der die Lebewesen wesentlich kennzeichnet.²⁹⁶ An diese Fähigkeit bindet Heberer als einen weiteren »Wesenszug« des Lebendigen die *Historizität* (↑Evolution). Die Historizität hängt für Heberer an der komplexen Natur der Lebewesen, denn sie bedinge eine Irreversibilität der Prozesse: Eine einmal gebildete Form werde aufgrund ihrer Komplexität kaum ein zweites Mal entstehen können. Auch der Genetiker H.J. Muller bindet seinen Lebensbegriff in erster Linie an die Reproduktionsfähigkeit eines Systems. Er ist der Ansicht, das Genmaterial selbst verfüge über die Eigenschaften des Lebens und definiert die Lebendigkeit eines Gegenstandes über dessen Evolutionsfähigkeit (vgl. Tab. 160). Eine Variante dieser Bestimmung ist die Lebensdefinition, die von dem Exobiologie-Programm der NASA gegeben wird: »life is a self-sustained chemical system capable of undergoing Darwinian evolution« (Joyce 1994).²⁹⁷

Kritisch wird gegen die genzentrierten Lebensdefinitionen eingewandt, dass die Gene ihre Funktion der

Weitergabe von Information allein innerhalb eines komplexen Systems wahrnehmen können. E. Bünning stellt 1947 fest, das Gen oder der Erbfaktor im Chromosomen sei »genau so wenig lebend wie ein anderes Eiweißmolekül, wie ein Zuckermolekül, wie der Sauerstoff oder das Wasser«.²⁹⁸ Alle diese Stoffe seien Bestandteile des Organismus, die in ihrem Zusammenwirken den Organismus ausmachen würden. N.W. Pirie macht 1959 denselben Punkt, wenn er feststellt, ein ganzes System von Faktoren erzeuge ein anderes Gen, und nicht allein ein einzelnes Gen: »it is probably the system that makes another gene rather than the gene that makes a copy of itself«.²⁹⁹ Eine Bestimmung des Lebensbegriffs könne daher nicht vom isolierten Phänomen der Reproduktion ausgehen, sondern müsse an dem System ansetzen, dass diese Reproduktion ermöglicht.

Organisation oder Regulation als Definiens?

Neben den zentralen Aktivitäten des Stoffwechsels und der Fortpflanzung treten in einigen Ansätzen die Prinzipien der Organisation oder Regulation in die Rolle eines Definiens für den Lebensbegriff auf. Bereits Voltaire definiert das Leben 1772 als »Organisation mit der Fähigkeit zu fühlen« (vgl. Tab. 160). Zu einer zugespitzten Bestimmung in diesem Sinne gelangt F.M. Lehmann 1935, indem er formuliert: »Leben ist Organisation«³⁰⁰ oder etwas ausführlicher: »Leben ist Organisation oder Ordnung von »elementaren« Einheiten zu einer »ganzheitlichen« Übereinheit«³⁰¹ (↑Organisation). In die gleiche Richtung weisen die Versuche, ausgehend vom Vermögen der Selbsterstellung oder ↑Selbstorganisation den Zustand lebendiger Systeme exklusiv zu charakterisieren. So argumentieren H.R. Maturana und F.J. Varela 1972, die Kategorie der Autopoiese sei notwendig und hinreichend, die Organisation eines lebenden Systems zu bestimmen.³⁰²

Auf der anderen Seite steht seit langem die Selbsterhaltung als ein zentrales Bestimmungstück für den Begriff des Lebens (s.o.). Der Physiologe J. Hunter sieht in dem Prinzip der Selbsterhaltung (»the principle of self-preservation«) am Ende des 18. Jahrhunderts die erste und einfachste Vorstellung des Lebens (»first, and most simple idea of life«).³⁰³ Das Leben wird der Materie nach Hunter verliehen (»endowed«). Es könne nicht aus der bloßen Anordnung der Materie (»modification of matter«; »arrangement of parts«) entspringen, denn in Leichen könne doch die gleiche Anordnung vorliegen, ohne dass diese ein Leben hätten; das Leben werde also der besonderen Anordnung der Materie hinzugefügt (»superadded to this peculiar modification of matter«).³⁰⁴ Auch im

20. Jahrhundert gibt es nicht wenige Stimmen, die in diese Richtung weisen, etwa A. Goettes Bestimmung aus dem Jahr 1921: »Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen«³⁰⁵, oder die These F. von Cubes aus dem Jahr 1968: »Steuerungs- und Regelungsprozesse (zur Aufrechterhaltung bestimmter Zustände oder Erreichung von Zielen) existieren – abgesehen von den jetzt vorliegenden technischen Konstruktionen – nur im Bereich des Organischen«³⁰⁶, oder schließlich B. Korzeniewskis (2001) kybernetische Definition eines lebendigen Individuums als ein System negativer Rückkopplungen, das einer höheren, den Systemerhalt betreffenden positiven Rückkopplungsschleife untergeordnet ist (vgl. Tab. 160).³⁰⁷

Weder »Organisation« noch »Regulation« sind allerdings ausreichend spezifische Konzepte, um auf ihrer Grundlage »Leben« exklusiv zu charakterisieren. Zustände der Organisation und Prozesse der Regulation werden vielmehr auch im Bereich des Anorganischen identifiziert. Sinnvoll erscheint es daher, gerade die Verbindung von Organisation und Regulation für eine Definition des Lebensbegriffs heranzuziehen (s.o.: Tab. 163).

Doppelsinn von Leben: materiell und evaluativ

Seit der Antike bildet »Leben« nicht allein eine naturwissenschaftliche Kategorie, sondern immer auch eine zentrale Begrifflichkeit zur menschlichen Selbstbeschreibung. Eine deskriptiv-evaluative Doppeldeutigkeit des Begriffs kündigt sich bereits bei Aristoteles an, wenn er in seiner »Politik« bemerkt, es liege »vielleicht schon ein Teil des Guten im Leben allein an sich« (»τοῦ καλοῦ μέρους κατὰ τὸ ζῆν αὐτὸ μόνον«).³⁰⁸ Der Wertaspekt des Lebens zeigt sich nach Aristoteles darin, dass Menschen in ihrem Verlangen nach Leben bereit sind, Not zu ertragen, so als gäbe es im Leben selbst ein Glücksgefühl. Nicht nur der individuelle Lebenswandel (»βίος«), sondern auch das bloße Leben (»ζωή«) kann bei Aristoteles damit Aspekte eines Wertbegriffs aufweisen. Dieses »blo-
be Leben« (Benjamin 1921³⁰⁹) wird auch das *nackte Leben* genannt (Lodge 1614: »to live well and virtuously, a naked life is the least part«³¹⁰; als Übersetzung für Seneca: »ad bene vivendum minima portio est vivere«³¹¹; Wieland 1760: »Was hast du mir übrig gelassen, als dieß elende nakte Leben, von allem ausgezogen was es edel und begehrens-würdig macht, das kriechende Daseyn eines Wurms, zu ewigem Gefühl der Schande verdammt!«³¹²; Agamben 1995: »Politik gibt es deshalb, weil der Mensch das Lebewesen ist, das in der Sprache das nackte Leben von sich abtrennt und sich entgegensetzt und zugleich in

einer einschließenden Ausschließung die Beziehung zu ihm aufrechterhält«³¹³; ↑Bioethik/Biopolitik).

Aufgrund dieses zumindest implizit vorhandenen Wertaspekts des Lebensbegriffs können nicht nur die Naturwissenschaften, sondern auch kulturwissenschaftliche Disziplinen den Begriff für sich beanspruchen. Zusätzlich zur naturwissenschaftlichen Komplexität des Lebensbegriffs trägt diese Stellung zwischen den etablierten Wissensbereichen einiges zu seiner Vielschichtigkeit und auch Unklarheit bei. Die verschiedenen Ansätze sind dabei für den Begriff in gleicher Weise von Bedeutung, so dass jede Annäherung vor dem methodischen und sachlichen Hintergrund einer Disziplin immer nur Teile des Konzepts erfasst. Der mit dem Begriff verbundene integrative Deutungsanspruch, der faktische und normative Fragen miteinander verschränkt, liegt damit quer zu der etablierten Differenzierung der wissenschaftlichen Disziplinen. Relativ zu den Disziplinen markiert der Begriff eine Leerstelle, die von ihnen nur umrandet, nicht aber ausgefüllt werden kann. Einzig angemessen zum Verständnis des Phänomens ist also ein »pluri-disziplinärer Zugang« (Morange 2005³¹⁴; vgl. auch Gerhardt 2010: »Ein wissenschaftlicher und politischer Missgriff wäre es, den Biologen gar die »Deutungshoheit« über das Leben zuzugestehen. Aufklärung über das Leben kann es nur im Verein verschiedener Wissenschaften geben«³¹⁵).

Wegen seiner normativen Konnotationen kann der Lebensbegriff als Ansatzpunkt für die Verankerung einer normativen Ebene im Bereich des Faktischen der Natur in Stellung gebracht werden. Im Anschluss daran ist er immer wieder zur Rechtfertigung von solchen Werten herangezogen worden, die mit dem Natürlichen des Lebens zusammenhängen. In diesen Bezügen erscheint der Lebensbegriff als ein in den jeweils anderen Bereich projiziertes Konzept. Seiner Verwendung liegt nicht selten eine Doppelprojektion zugrunde: eine Projektion des Normativen in die Natur und des Natürlichen in das Normative. Im Medium des Lebensbegriffs werden einerseits Gegenstände und Prozesse der Natur nach Maßgabe menschlicher Verhältnisse modelliert und andererseits kulturelle Phänomene nach der Vorbildlichkeit der Natur gewertet.

Der sich daraus ergebende Doppelsinn im Wort »Leben«, das einerseits auf einen materiellen Gegenstand verweist und andererseits eine geistige, wertebestimmte Dimension zumindest nahe legt, ist kein zufälliges Nebeneinander, sondern lässt sich wortgeschichtlich genau nachzeichnen und begründen. Es erweist sich nämlich, dass die germanischen Sprachen zunächst über zwei Wurzeln verfügten, die

das Wortfeld ›Leben‹ abdeckten. Neben dem bis heute gültigen Stamm, der zu den verwandten Formen von deutsch ›Leben‹, englisch ›life‹, schwedisch, dänisch, norwegisch ›liv‹ und isländisch ›lif‹ führt, findet sich in einer älteren Sprachstufe noch ein anderer Stamm mit der Bedeutung von ›Leben‹, der in verschiedenen alten Sprachen seine Formen hat: altenglisch ›feorh‹, altsächsisch und althochdeutsch ›ferah‹ und mittelhochdeutsch ›verch‹. Diese Formen sind in allen modernen germanischen Sprachen (mit Ausnahme des Neuisländischen) verschwunden. Als Grund für ihr Verschwinden wird genannt, dass sie in einem konkreteren Sinne den Sitz des Lebens – seine materielle Verkörperung – und nicht den abstrakten Zustand des Lebendigseins – das Lebensprinzip – bezeichnen. Die aus dieser Wurzel gebildeten Wörter widersetzten sich daher in einem stärkeren Maße einer Öffnung auch geistiger und geistlicher Aspekte in ihrem Bedeutungsspektrum. Gerade dieser Widerstand ist aber offenbar ein wichtiger Grund für ihr Verschwinden. Als überlegen erwies sich der andere Wortstamm (der u.a. zu dem deutschen ›Leben‹ führte), der von vornherein eine abstraktere Bedeutung zuließ und damit auch den Import philosophischer und religiöser (christlicher) Theoreme erlaubte.³¹⁶ Das unter christlichem Einfluss sich vollziehende Verschwinden der an die konkrete Körperlichkeit gebundenen Wörter für ›Leben‹ (das zunächst als Erfolg christlichen Denkens gewertet werden kann) verhindert langfristig eine terminologische Differenzierung zwischen einem biologischen, auf die allgemeinen organischen Funktionen bezogenen Lebensbegriff und einem anderen, der die spezifisch menschlichen Aspekte des Lebens bezeichnet (eine Differenzierung, die in den altnordischen Sprachen für verschiedene Übersetzungen des Ausdrucks ›anima‹ angelegt war³¹⁷; s.o.).

Die Ambivalenz des Lebensbegriffs, einerseits Materielles, andererseits das Jenseitige des Materiellen zu bezeichnen, ist also tief in der Wortgeschichte verwurzelt. Obwohl ihnen die Option zur Verfügung stand, einen rein auf Materielles verweisenden Lebensbegriff zu konsolidieren, entfalteten die germanischen Sprachen die andere Wurzel, die den Begriff quasi in der Schwebe ließ. Vor allem der christliche Einfluss wird hierfür verantwortlich zu machen sein. Denn es ist ein aus christlicher Weltanschauung geborenes Bedürfnis, das Konzept eines jenseitigen Daseins – auf das das diesseitige zwar bezogen ist, von dem es aber doch verschieden ist – auch sprachlich an das diesseitige zu knüpfen, ohne es mit ihm zu identifizieren. Der jenseitige Zustand, das Leben nach dem Tod, gewinnt dadurch an Plausibilität,

dass er unter dem Dach des gleichen Wortes, das den diesseitigen Zustand eines irdischen Lebens bezeichnet, einen Platz findet. Die wörtlich genommen paradoxen Formulierungen, wie etwa die Mahnung des Paulus: ›Wenn ihr nach dem Fleisch lebt, müsst ihr sterben‹³¹⁸ oder die Sentenz aus dem Matthäusevangelium: ›Wer das Leben gewinnen will, wird es verlieren‹³¹⁹, spielen mit dieser Doppeldeutigkeit des (griechischen) Wortes. Die Thesen lauten, dass es ein Fortbestehen des (jenseitigen) Lebens nach dem Ende des (diesseitigen) Lebens gibt, und dass das (vergängliche) Leben seinen Wert nicht in sich hat, sondern allein durch seine Ausrichtung auf das (ewige) Leben erhält. Das eigentliche Leben ist nach christlicher Überzeugung allein in der Orientierung auf Gott gegeben, diese zeigt sich sowohl im diesseitigen als auch im jenseitigen Leben. Auf diese Weise können faktische und normative Aussagen mit dem Lebensbegriff gleichermaßen verknüpft werden, z.B. schon in der alttestamentarischen Behauptung, ›daß der Mensch nicht nur von Brot lebt, sondern daß der Mensch von allem lebt, was der Mund des Herrn spricht‹³²⁰. Theologisch kann daher von der ›Heiligkeit des Lebens‹ oder dem ›moralischen Sinn des Lebensbegriffs‹³²¹ gesprochen werden. Begründet wird das Gebot der Lebenserhaltung in der christlichen Argumentation damit, dass das Leben lediglich von Gott geliehen ist und daher nur er das Recht hat, es zu beenden.³²² Von Seiten der Theologie wird aber gleichzeitig darauf verwiesen, dass der (Wert-)Begriff des Lebens keinen ›absoluten Wert‹ verkörpert, sondern lediglich einen ›Grundwert‹ abgibt, ohne den andere (eigentliche) Werte nicht real werden könnten.³²³

Die Lehre von der Heiligkeit des Lebens ist später Bestandteil der konventionellen säkularen Moral geworden: In der medizinischen Ethik gilt das menschliche Leben als ein unbedingter Wert, und es galt lange als Pflicht, das Leben unabhängig von seiner jeweiligen Beschaffenheit und Qualität zu erhalten.³²⁴ Erst in den letzten Jahren setzt eine intensive Diskussion über die Berechtigung der Unterlassung von Hilfe und des Sterbenlassens ein.³²⁵ In der Rechtspraxis, in den meisten ärztlichen Verlautbarungen und sogar in der Erklärung zur Euthanasie des Vatikans wird ein Sterbenlassen von Patienten in bestimmten Fällen geduldet.³²⁶ Verwiesen wird in diesem Zusammenhang auch auf die antike Tradition der rational begründeten Kindstötung, Abtreibung und des Selbstmordes.³²⁷

Es sind also letztlich die materialen Überzeugungen der christlichen Lehre – dass es ein übersinnliches Leben nach dem Tod gibt, auf das das dies-

seitige Leben auszurichten ist, bzw. dass das wahre Leben wegen seiner Bezogenheit auf Gott ein ewiges Leben ist –, die einer begrifflichen Differenzierung der materialen und mentalen Aspekte des Lebensbegriffs entgegenwirkten. Als Folge dieser Entwicklung steht heute kein neutraler Begriff mehr zur Verfügung, der nur die biologische Seite des Daseins beschreiben könnte. Ob hier tatsächlich eine ursächliche Verbindung besteht, bedürfte einer genaueren Untersuchung: Möglicherweise erfolgte die Etablierung eines unscharfen Begriffs des Lebens in den Jahrhunderten, in denen die germanischen Sprachen sich zu standardisierten Schriftsprachen entwickelten, unter erheblichem Einfluss des christlichen Denkens. Eine Rolle spielte dabei sicher auch das aus der christlichen Lehre folgende Interesse an einer begrifflichen Entdifferenzierung, die der eigenen Lehre erhöhte Plausibilität verleihen könnte. Es erscheint zumindest nicht unwahrscheinlich, dass die begriffliche Äquivokation sich als Folge der kulturellen Dominanz des christlichen Denkens eingestellt hat.

Als eine Wiederholung *in nuce* dieser langfristigen sprachgeschichtlichen Entwicklung lässt sich das Schicksal des Lebensbegriffs im 17. Jahrhundert interpretieren. Der Begriff sieht sich in dieser Zeit einer zunehmenden Säkularisierung ausgesetzt, so dass seine religiös-transzendenten Bedeutungsaspekte hinter der sich etablierenden rein naturwissenschaftlichen Bedeutung zu verschwinden drohen. Besonders deutlich werden diese Spannungen im Lebensbegriff, nachdem der Theologe F.C. Oetinger Mitte des 18. Jahrhunderts eine explizite Theorie der Erkenntnis als Gesamtschau der Welt formuliert, in der ›Leben‹ als zentraler, alles umfassender Begriff fungiert, in welchem Leib und Geist, die diesseitige Welt der Natur und das jenseitige Reich Gottes vereinigt sind. Oetinger proklamiert ›Leben‹ als systematischen Begriff, der die Ganzheit aller Erscheinungen, also sowohl die Daseinsweise Gottes als auch die Wirklichkeit des Menschen und der Natur umfasst.³²⁸ Mit R. Piepmeyer lässt sich sagen, ein solcher Lebensbegriff als Einheitskonzept, in dem die Trennung von theoretischer und praktischer Vernunft überwunden gedacht sein soll, führe in eine *Aporie*.

Die aporetische oder paradoxe Struktur des Lebensbegriffs zeigt sich in manchem Dichterwort, etwa bei F. Schiller, bei dem es 1795 heißt: »ein Mensch, wiewohl er lebt und Gestalt hat, ist darum noch lange keine lebende Gestalt«³²⁹, oder bei H. von Hofmannsthal, der 1893 über Swinburne und die Künstlergruppe der Präraffaeliten schreibt: »Ihnen wird das Leben erst lebendig, wenn es durch irgendeine Kunst hindurchgegangen ist«³³⁰. Hier fungiert

der Begriff des Leben einerseits als bloße Bedingung der Werte im Sinne einer eigentlichen Lebendigkeit (Subjekt) und andererseits als ihre Verkörperung (Prädikat). In gleichem Sinne spricht H. Rickert 1921 vom »lebendigen Leben«³³¹ und unterscheidet hierin einen »Wirklichkeitsbegriff« von einem »Sinn- und Wertbegriff« des Lebens³³². Auch K. Lorenz schreibt 1973, es sei »keine Übertreibung zu sagen, daß das geistige Leben des Menschen eine neue Art von Leben sei«.³³³ Zusammengezogen ergeben diese beiden Aspekte paradoxe Formulierungen wie den von T.W. Adorno zitierten Satz F. Kürnbengers: »Das Leben lebt nicht!« (1855).³³⁴ Ihre Wurzel hat diese begriffliche Doppeldeutigkeit bereits in der vorchristlichen Antike: Schon Aristoteles bezieht den Begriff des Lebens nicht allein auf die besondere Erscheinungsform der Lebewesen, sondern verwendet den Begriff auch in anderem Sinne, wenn er in der ›Metaphysik‹ schreibt: »der Vernunft Wirklichkeit ist Leben«.³³⁵ Das ewige Leben ist bereits für Aristoteles das Leben Gottes. In der christlichen Metaphysik findet diese Sicht ihren Ausdruck in der Unterscheidung von *lebendigem Leben* (»vita vitalis«) und *sterblichem Leben* (»vita mortalis«; s.o.).

Lebensphilosophie

Obwohl der Lebensbegriff seit der Antike eine integrative Rolle spielt, die Diesseitiges und Jenseitiges oder Körperliches und Geistiges zusammenbindet – in diesem Sinne etwa 1324 bei Marsilius von Padua³³⁶ –, entwickelt sich eine breite Strömung, die sich selbst als »Lebensphilosophie« versteht und den Lebensbegriff zu einem Grundbegriff der Philosophie macht, erst seit Mitte des 18. Jahrhunderts. In der frühen (ersten) Lebensphilosophie wird der Lebensbegriff zu einem Kampfbegriff gegen die Herrschaft des Verstandes und als Mittel der Versöhnung aller Gegensätze verwendet. Die Vorstellung von ›Leben‹ verknüpft sich mit der geniehaften Befreiung vom rigiden Gesetz der Rationalität. Diesem Ansatz folgend entwirft K.P. Moritz seine ›Beiträge zur Philosophie des Lebens‹ (1781) als erweiterte, auf ein alltägliches Orientierungswissen abzielende praktische Philosophie, und F. Schlegel versucht in seinen ›Vorlesungen einer Philosophie des Lebens‹ (1827) das Erleben als eine überlegene Form des Erkennens zu verstehen und so das Gefühl gegenüber dem Verstand aufzuwerten.³³⁷

Von der programmatischen (zweiten) Lebensphilosophie Ende des 19. Jahrhunderts werden diese Gedanken aufgegriffen und mit dem Anspruch einer umfassenden Erneuerungsbewegung ausgebaut. Ihr Ziel ist es, körperliche und geistige Momente des

Menschen, Fühlen und Denken, unter dem Titel des ›Lebens‹ zusammenzuführen. ›Leben‹ wird so zu einem Schlüsselbegriff der Epoche. Als lebend gilt dabei die ursprüngliche, spontane Ganzheit des Daseins, die sich gegen Vereinseitigungen im Sinne des modernen, auf Spezialisierung und Technisierung beruhenden Zweckrationalismus stellt. Auch als Titel vieler literarischer Texte wird ›Leben‹ geradezu zu einem »Zauberwort«, von dem man sich die Erlösung aus den kulturellen Erstarrungen der Institutionen und der Entfremdung von der Arbeit erhofft. Den Gegenbegriff zu diesem Leben bildet damit nicht das Leblose in der Natur, sondern die Zivilisation mit ihren modernen Erscheinungen, die nicht als identitätsbildend, sondern als entfremdend empfunden werden. Mit den Ausdrücken ›lebendig‹ und ›organisch‹ drückt sich dagegen die Sehnsucht nach einem einheitlichen Grund des Lebens aus. Der mit ihnen verbundene positive Wertaspekt macht diese Wörter zu eindeutigen »Pluswörtern«.³³⁸ Dieser Wertaspekt kann dabei so sehr in den Vordergrund treten, dass eher die positive Aura des Wortes als seine genaue Bedeutung eingesetzt wird, um dem eigenen Standpunkt eine Verbindlichkeit zu verleihen.

›Leben‹ wird in der Lebensphilosophie als systematischer Begriff verstanden, der als höchster Punkt einer neu zu gründenden Wissenschaft fungieren soll, etwa im Sinne F. Nietzsches: »das Leben ist die höhere, die herrschende Gewalt [...]. Das Erkennen setzt das Leben voraus«.³³⁹ Insbesondere W. Dilthey ist es am Ende des 19. Jahrhunderts, der ›Leben‹ in einem erkenntnis- und wissenschaftstheoretischen Sinne versteht und den Begriff zum Aufbau eines eigenen Wissenschaftszweiges, den er die *Geisteswissenschaften* nennt, einsetzen will. Für Dilthey ist ›Leben‹ einerseits generell der Titel zur Bezeichnung von Erkenntnisvoraussetzungen: »Die fundamentalen Voraussetzungen der Erkenntnis sind im Leben gegeben, und das Denken kann nicht hinter sie greifen«³⁴⁰; »Es ist also aller Zusammenhang, den unser Wahrnehmen sieht und unser Denken setzt, der eigenen inneren Lebendigkeit entnommen«³⁴¹. Auf der anderen Seite etablierte der Lebensbegriff eine spezielle Wissenschaft, weil die Erkenntnis des Lebens über eigene »Kategorien« erfolge. Zu diesen Kategorien gehören für Dilthey das Teil-Ganzes-Schema und der Begriff der Bedeutung. Die Erkenntnisse, die das Leben betreffen, sind nach Dilthey wesentlich dadurch gekennzeichnet, dass ein Teil auf ein Ganzes bezogen wird, dass ein Element des Lebens (ein Ereignis, eine Erinnerung, eine Voraussetzung etc.) Bedeutung gewinnt für andere Elemente. Jeder Moment hat seine Bedeutung nur durch seinen Zusammenhang mit

dem Ganzen des Lebens. Das Leben besteht in nichts anderem als in der Zusammengehörigkeit und wechselseitigen Bezogenheit einzelner Momente zueinander. Eine allgemeine Lebensbestimmung kann daher lauten: »Das Leben besteht in der Wechselwirkung der Lebenseinheiten«.³⁴² Die Wissenschaften des Lebens, die ein (jeweilig gegebenes) Leben erforschen, bestehen darin, die Zusammenhänge dieses Lebens aufzudecken. Das dafür notwendige Mittel ist für Dilthey ein *Verstehen* und *Nachvollziehen*. Das andere, fremde Leben erschließt sich also nur durch eine Beziehung auf das eigene Leben, als das »von innen Bekannte«.³⁴³ Aber trotz aller Bemühungen Diltheys, die Geisteswissenschaften als die Wissenschaften des (menschlichen) Lebens auf ein respektables Fundament zu stellen, um sie als derart methodisch gesichertes Unterfangen den Naturwissenschaften nebenordnen zu können, betont Dilthey doch, dass das Eigentümliche des Gegenstandes gerade in den Grenzen seiner Rationalisierbarkeit besteht: Es »ist in allem Verstehen ein Irrationales, wie das Leben selber ein solches ist; es kann durch keine Formeln logischer Leistungen repräsentiert werden«.³⁴⁴ Das Leben sei ein Gegenstand, der nicht ohne Weiteres »in Begriffe eingeht«; wegen der umfassenden Wechselbezogenheit seiner Glieder, der Unteilbarkeit seines Ganzen, gilt, dass ihm gegenüber »alle Begriffe zerstäuben«.³⁴⁵ Das Verstehen des Lebens wird so zu dem unabschließbaren Versuch, etwas letztlich Unergründliches erschöpfend zu bestimmen. Die Kategorien von Teil und Ganzem und der Bedeutung geben an, in welchen Dimensionen sich die Teilbestimmungen entfalten. Ihrem Gegenstand gemäß können

»[Die] Umbildung der europäischen Weltanschauung [... in eine] vom Er-leben der Wesensgehalte der Welt ausgehende Philosophie [...] wird sein wie der erste Tritt eines jahrelang in einem dunklen Gefängnis Hausenden in einen blühenden Garten. Und dies Gefängnis wird unser auf einen auf das bloß Mechanische und Mechanisierbare gerichteten Verstand umgrenztes Menschenmilieu mit seiner ›Zivilisation‹ sein. Und jener Garten wird sein – die bunte Welt Gottes, die wir – wenn auch noch in der Ferne – sich uns auftun und hell uns grüßen sehen. Und jener Gefangene wird sein – der europäische Mensch von heute und gestern, der seufzend und stöhnend unter den Lasten seiner eigenen Mechanismen einherschreitet und, nur die Erde im Blick und Schwere in den Gliedern, seines Gottes und seiner Welt vergaß.«

Tab. 165. Eine enthusiastische Ankündigung der Lebensphilosophie durch M. Scheler (aus Scheler, M. (1913). *Versuche einer Philosophie des Lebens*. Nietzsche – Dilthey – Bergson. In: *Vom Umsturz der Werte. Abhandlungen und Aufsätze*, Bern 1955, 311-339: 339).

sie nicht statisch konzipiert und auf einen zeitlosen Kosmos geltender Werte bezogen sein, sondern müssen es ermöglichen, das Wesen einer Dynamik, einer zukunfts offenen Entwicklung, die nur aus sich selbst heraus strukturiert werden kann, zu erschließen.

Hinter der kulturkritischen Stoßrichtung der Lebensphilosophie steht ein letztlich metaphysisches Wissenschaftsreformprogramm, das, getragen von einer Einheits- und Ganzheitssehnsucht, selbst die erkenntnistheoretische Subjekt-Objekt-Spaltung überwinden will und sich damit auch von den Versprechungen einer begrifflichen Analyse lossagt. Man ist auf der Suche nach einem nicht vermittelten, ursprünglichen Bezug zu den Gegenständen, und das unmittelbare *Erleben* und *Verstehen* des einen Lebens durch das andere soll dies ermöglichen. Es wird über eine Aufwertung des Status der Intuition für die Erkenntnis die identifikatorische Nähe zu den Objekten gesucht. Nicht die sezierende Analyse, sondern allein die intuitive Anschauung wird nach Überzeugung der Anhänger der Lebensphilosophie den Phänomenen gerecht. In ihrer kulturevolutionären Stoßrichtung löst sich diese Erneuerungsbewegung daher von Tendenzen der Verwissenschaftlichung der Lebensfragen an den Universitäten und findet ihre Unterstützung weniger in Kreisen der akademischen Philosophie, von der sie meist abgelehnt wird, dafür aber umso mehr in einer breiten Jugendbewegung. In einer manifestartigen Schrift zur Lebensphilosophie kündigt M. Scheler 1913 eine »Umbildung der europäischen Weltanschauung« hin zu einem »Er-leben der Wesensgehalte der Welt« mit enthusiastischen Worten an (vgl. Tab. 165).

Simmel: »große Axendrehung« und Ambivalenz

Die Erlösungserwartung, die sich in der Lebensphilosophie mit dem Lebensbegriff verbindet, läßt dem Begriff eine bezeichnende Doppelfunktion und Doppeldeutigkeit auf. Besonders deutlich zeigt sich dies in den Schriften G. Simmels. Denn Simmel stellt den Begriff des Lebens einerseits in Kontrast zu den eigentlichen Wertbegriffen, die er für die Welt des Menschen reserviert, für »Kunst«, »Kultur« und »Ideen«. So stellt er 1916-17 fest, »daß die Kunst, allgemein: die Idee, ihren Sinn und ihr Recht gerade daraus zieht, daß sie das Andere des Lebens ist, die Erlösung aus seiner Praxis, seiner Zufälligkeit, seinem zeitlichen Verfließen, seiner endlosen Verkettung von Zwecken und Mitteln«.³⁴⁶ Simmel deutet die Verselbständigung von Formen des Lebens, die sich dem Leben selbst nicht mehr unterordnen, entwicklungsgeschichtlich und konstatiert eine »große Axendrehung des Lebens«: »die Formen oder Funk-

tionen, die das Leben um seiner selbst willen, aus seiner eigenen Dynamik hervorgetrieben hat, werden derart selbständig und definitiv, daß umgekehrt das Leben ihnen dient, seine Inhalte in sie einordnet, und daß das Gelingen dieser Einordnung als eine ebenso letzte Wert- und Sinnerfüllung gilt, wie zuvor die Einfügung dieser Formen in die Oekonomie des Lebens«.³⁴⁷ Alle ideengeleiteten Aktivitäten sprengen nach Simmel die Ordnung des bloß biologischen Lebens. Dazu zählt Simmel auch die erotische Liebe; auch diese ist für ihn ein Signum des »transvitalen Reiches« der Ideen des Menschen. In ihm erfolge eine Befreiung von den »Ursächlichkeiten und Zweckmäßigkeiten des primären, biologisch, egoistisch, sozialreligiös, bestimmten Lebens«.³⁴⁸

Andererseits dient der Lebensbegriff bei Simmel nicht allein als Kontrastfolie für die Ideen und Wertbegriffe des Kulturellen. Simmel bringt vielmehr auch das Transvitale wieder mit dem Begriff des Lebens in der Rolle eines Wertbegriffs in Verbindung: »Die Liebe, die etwas ganz Selbständiges, Transvitalen geworden ist, an der sich die Abkehr vom Leben und dem Dienst an ihm vollzogen hat, wird in der erotischen Natur wieder zu einem Leben, wie in dem Künstler die überteleologisch gewordene Kunst«.³⁴⁹ In Simmels Lebensphilosophie wird damit deutlich, wie eng beieinander die Exponierung, Depotenzierung und Resurrektion des Lebensbegriffs als Wertkategorie liegen kann.

Untergeordneter Status der Lebenswerte

Diese evaluative Ambivalenz durchzieht die Geschichte des Lebensbegriffs seit der Antike. »Leben« als Wertbegriff steht die These von der Wertfreiheit des Lebens als solchem gegenüber. Deutlich wird die letztere These in einer Aufforderung, die Platon im »Gorgias« seinem Sokrates in einem Gespräch in den Mund legt: »Also, Bester, sieh zu, ob nicht das Edle und Gute etwas ganz anderes ist, als das Erhalten [σώζειν] und Erhaltenwerden«.³⁵⁰ Zu leben (»ζῆν«) im Sinne bloßen Überlebens sei das Edle und Gute nicht. Es geht hier um die Tugend, und da ist Sokrates der Auffassung, dass diese nicht darin bestehen könne, »sich selbst und das Seinige zu erhalten, wie einer auch sonst sein möge«.³⁵¹ Wenn die Tugend und ebenso die anderen Werte aber etwas anderes sind als die Selbsterhaltung des Lebens, dann heißt das umgekehrt, dass der Begriff des Lebens seinem Wesen nach kein Wertbegriff ist.

Aristoteles betrachtet dagegen an manchen Stellen seines Werks das Leben durchaus als einen Wert für sich: »Das Leben aber gehört zu dem an sich Guten und Genussreichen«, heißt es etwa in der Nikoma-

chischen Ethik.³⁵² Er schränkt dies aber gleich im Anschluss insofern ein, als die wertvolle Qualität des Lebens nur für ein von Lasten freies, tugendhaftes Leben gelte. Aristoteles kann demnach auch so interpretiert werden, dass seiner Meinung nach nicht das Leben selbst, sondern allein die Tugendhaftigkeit im Leben einen Wert darstellt.

Auch in der kirchlichen Tradition lassen sich Stimmen finden, die dem Leben selbst einen Wert beimessen. So heißt es bei Augustinus und Thomas von Aquin, ein lebendiges Wesen sei *besser* (»melior«) »als jedes beliebige nicht lebendige Wesen.«³⁵³

Die Auffassung, dass es höhere Güter als das pure Leben gibt, bringt F. Schiller am Ende seiner »Braut von Messina« (1803) bündig auf den Begriff: »Das Leben ist der Güter höchstes *nicht*«. In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird diese These v.a. von H. Rickert vertreten (s.u.). Und W. Benjamin ist 1921 der Meinung, es sei »falsch«, »niedrig« und »unedel«, das Dasein im Sinne des »bloßen Lebens« über Glück und Gerechtigkeit eines Daseins zu stellen.³⁵⁴ Denn das eigentlich Wertvolle sei nicht das Leben, sondern »der Mensch« (mit seinen Werten von Gerechtigkeit oder auch Glück): »So heilig der Mensch ist [...], so wenig ist es sein leibliches, durch Mitmenschen verletzliches Leben.«³⁵⁵ In diesem Sinne vermerkt selbst E. Jünger am 23. November 1941 in seinem Tagebuch: »Heiliger noch als das Leben muß uns die Würde des Menschen sein.«³⁵⁶

»Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens«

Die fehlende Eignung des Lebensbegriffs für einen uneingeschränkten Wertbegriff hängt auch mit dessen ungebrochener Verankerung in den Naturwissenschaften zusammen: Das Leben in der Natur wird in der Biologie nicht nur als schöpferisch (in der Evolution), sondern in gleichem Maße als destruktiv (in trophisch-ökologischen Beziehungen) beschrieben. »Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens«, wie es F. Nietzsche in den 1880er Jahren formuliert.³⁵⁷ Nietzsche knüpft daran seine These, dass »das Leben essentiell, nämlich in seinen Grundfunktionen verletzend, vergewaltigend, ausbeutend, vernichtend fungiert und gar nicht anders gedacht werden kann ohne diesen Charakter.«³⁵⁸ Die Ausbeutung bezeichnet Nietzsche folgerichtig als »organische Grundfunktion«.³⁵⁹ Nietzsche wird mit seinem Konzept des Lebens als etwas ungebändigt Herausbrechendes einerseits zum Wegbereiter der Lebensphilosophie, andererseits gleichzeitig zum Vorreiter der Kritik eines emphatisch positiv besetzten Lebensbegriffs, insofern für ihn das Lebendige gerade das explizit die Werte Verneinende ist, »weil Leben etwas essentiell

Unmoralisches ist«.³⁶⁰ Nietzsche selbst zelebriert geradezu diese Ambivalenz, wenn er »Leben« zugleich als Wert- und als Unwertbegriff exponiert. Letztlich triumphiert in dem Wettstreit von Moral und Leben als eigentlicher Wert bei Nietzsche aber das Leben, denn »die Moral selbst ist ein Spezialfall der Unmoralität«³⁶¹; daher folge: »Man muß die Moral vernichten, um das Leben zu befreien«³⁶², denn »alle Moral verneint das Leben«³⁶³. Die eigentliche Moral ist für Nietzsche also mit den moralzersetzenden Werten des »Lebens« gegeben: »jede gesunde Moral ist von einem Instinkte des Lebens beherrscht«.³⁶⁴ Auf sprachlicher Ebene stellt es ein paradoxes Projekt Nietzsches dar, den Lebensbegriff zu einem stärkeren Wertbegriff machen zu wollen als den Moral- oder Wertbegriff selbst.

Assoziationen des Lebensbegriffs mit zerstörerischen Tätigkeiten finden sich 1878 auch bei dem Physiologen C. Bernard, der der Auffassung ist, jede organische Schöpfung impliziere eine Destruktion: »[L]a création organique implique la destruction organique [...]. Les êtres vivants ne peuvent exister qu'avec les matériaux d'autres êtres morts avant eux ou détruits par eux.«³⁶⁵ Wäre das Leben ein Wert, dann wäre es also konstitutiv mit der Destruktion dieses Werts verbunden. Besonders drastisch schildert dies A. Schopenhauer, der die organische Welt beschreibt als einen »Tummelplatz gequälter und geängstigter Wesen, welche nur dadurch bestehen, daß eines das andere verzehrt, wo daher jedes reißende Thier das lebendige Grab tausend anderer und seine Selbsterhaltung eine Kette von Martertoden ist«.³⁶⁶

Ideengeschichtlich lässt sich der Gedanke von der lebensvernichtenden Grundlage des Lebens selbst über das 18. Jahrhundert und die Scholastik bis in die Antike zurückverfolgen (↑Tod): C. de Bonnet konstatiert 1764, im Bereich des Organischen bedeute die Zerstörung des einen Wesens die Erhaltung eines anderen (»la destruction des uns fait la conservation des autres«).³⁶⁷ Zehn Jahre zuvor äußert G.L.L. Buffon den gleichen Gedanken als Notwendigkeit: Für Leben sei Zerstörung erforderlich (»pour vivre il faut détruire, & ce n'est en effet qu'en détruisant des êtres que les animaux peuvent se nourrir & se multiplier«).³⁶⁸

Im Mittelalter findet sich der Gedanke vereinzelt in der Scholastik.³⁶⁹ Und in der Antike bei zahlreichen weiteren Autoren, etwa bei Aristoteles, der der Auffassung ist, »daß das Vergehen des einen die Geburt des andern bedeutet und das Werden dieses Dinges das Vergehen eines andern«³⁷⁰, oder bei Heraklit, bei dem es in freier Übersetzung heißt: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben

dieser«³⁷¹. Ausgeweitet auf die anorganische Natur steht dahinter ein allgemeines Kontinuitätsprinzip, dem zufolge ein Gegenstand nicht aus dem Nichts entstehen kann.

Leben ist in biologischer Perspektive also gleichsam analytisch mit Zerstörung und Leid verbunden. Und auch umgekehrt sind Zerstörung und Leid Kategorien, die naturwissenschaftlich erst im Rahmen der Biologie Sinn machen: Einer physikalisch-chemischen Beschreibung sind sie ebenso fremd wie die Rede von ›Fehlfunktionen‹ (↑Funktion) oder ↑Krankheit. Erst in biologischer Beschreibung liegen Organismen als Systeme vor, für deren Bestand bestimmte funktionale Rollen erfüllt sein müssen, und die über Mechanismen der Regulation in ihrer Integrität stabilisiert sowie in ihrer Reproduktion optimiert werden. Als offene Systeme sind Lebewesen auf den Abbau energiereicher Nahrung, d.h. auf Zerstörung von Umweltressourcen angewiesen – und gleichzeitig stellen sie funktional organisierte Körper dar, die ihrerseits einer Störung und Zerstörung unterliegen können. Die Zerstörung wird von den Lebewesen zu vermeiden gesucht, sie erfolgt aber doch unweigerlich – und verleiht ihnen damit gleichzeitig raumzeitliche Kontur, Identität und Individualität.

Rickert: Wertindifferenz der Lebendigkeit

Eine grundsätzliche Kritik erfährt die Lebensphilosophie und die mit ihr einhergehende Interpretation des Lebens- als eines Wertbegriffs in der Schrift ›Die Philosophie des Lebens‹ (1920) des neukantianischen Philosophen H. Rickert. Rickert hält den lebensphilosophischen Intuitionismus und Antirationalismus für einen Irrationalismus, gleichwohl steht er einer rationalen Lebensphilosophie aber nicht vollkommen ablehnend gegenüber³⁷². Das zentrale Anliegen Rickerts besteht in einer begrifflichen Differenzierung zwischen einem wertfreien naturwissenschaftlichen Begriff des Lebens und den in den Kulturwissenschaften grundgelegten »Kulturwerten«.

Weil der Begriff des Lebens für Rickert primär ein naturwissenschaftlicher Begriff ist, gilt seiner Meinung nach, dass »die bloße Lebendigkeit für sich betrachtet wertindifferent ist«.³⁷³ Dies wird nach Rickert schon an der Fülle des Lebens deutlich, d.h. an der Koexistenz der unterschiedlichsten Lebensformen, die ihr Leben so vielfältig führten, dass sich daraus kein gemeinsamer Wert ergebe: »Wenn der Mensch krank ist, leben die Bazillen, und wenn die Bazillen sterben, wird der Mensch gesund«.³⁷⁴ Weil der Mensch hier sein Leben als Zweck und Wert setze, müsse auch der Tod der Bazillen ein Wert sein, und damit könne nicht jedes Leben wertvoll sein.

Rickert resümiert, »daß das Leben als solches noch nicht als Gut gelten kann. Es bedeutet gar nichts, wenn ich bloß lebendig bin. Der Wert meines Lebens hängt allein von der Art meines Lebens oder von der Besonderheit meiner Erlebnisse ab«.³⁷⁵

Das, was ein Leben zu einem Gut macht, sind nach Rickert die Werte. Sie stellen für ihn gerade »das Andere des Lebens« dar.³⁷⁶ Sie lassen sich nicht in den Prinzipien empirischer Erkenntnis oder gar der empirischen Erkenntnis selbst finden, sondern ihre Erkenntnis erfordere eine Distanz von dem mannigfaltigen Material der Welt. Denn es »kann doch erst der, der die bloße Lebendigkeit in diesem oder jenem Sinne zurückzudrängen vermag, ein Kulturmensch genannt werden, und erst dort gibt es Kulturgüter, wo Gebilde vorhanden sind, die zur bloßen Lebendigkeit in einer Art von Gegensatz stehen. Man muß, mit anderen Worten, das Leben bis zu einem gewissen Grade ›stören‹, um zu Gütern mit Eigenwerten zu kommen«.³⁷⁷

Zwischen dem Leben und den Werten besteht nach Rickert allein ein Verhältnis der einseitigen Bedingung: Das Leben ist Voraussetzung und Mittel dafür, dass überhaupt Werte gebildet werden können. Als dieses Mittel ist das Leben unverzichtbar. Die Erkenntnis der Prinzipien des Lebens könne aber die Werte selbst nicht erschließen oder fundieren. Werte bleiben der Biologie äußerlich, auch wenn eine Orientierung auf sie nicht anders realisiert werden kann als an Lebendem: »Das bloße Leben bleibt stets Bedingungsgut und kann Wert nur erhalten als Voraussetzung der Verwirklichung von anderen Gütern, deren Werte um ihrer selbst willen gelten. Nicht etwa steht die Kultur im Dienste des Lebens, sondern es darf nur das Leben im Dienst der Kultur stehen. Und nicht darauf, ob die Kultur mehr oder weniger ›lebendig‹ ist, sondern allein darauf kommt es an, welche Werte durch ihre Lebendigkeit verwirklicht werden. Die Lebendigkeit selbst kann nie etwas anderes als Mittel sein, und ihr Wert hängt daher allein vom Wert der Zwecke ab, denen sie dient«.³⁷⁸

Rickerts Auffassung von der Wertfreiheit des Lebens ist letztlich methodologischen Ursprungs und schließt z.T. an Kant an, der bereits 1790 einen wertfreien Lebensbegriff vertritt, wenn er argumentiert: »bestände die Welt aus lauter leblosen, oder zwar zum Theil aus lebenden, aber vernunftlosen Wesen, so würde das Dasein einer solchen Welt gar keinen Werth haben, weil in ihr kein Wesen existirte, das von einem Werthe den mindesten Begriff hat«.³⁷⁹ Der Wertbegriff steht für Rickert an der Basis der Kulturwissenschaften, die er in Bezug auf die Logik ihrer Begriffsbildung den Naturwissenschaften ge-

genüberstellt. Im Wertbegriff sieht Rickert mit dem Dualismus von Wert und Unwert ein universales Differenzschema etabliert, das dem mit dem Naturbegriff verknüpften Monismus widerspreche: »[F]ür eine einheitliche Naturauffassung enthält der Begriff eines »natürlichen Wertes« geradezu einen Widerspruch«.³⁸⁰

Scheler, Hartmann: Leben als Wert

Im Gegensatz zur Position Rickerts wird in den späteren, nicht selten anthropologisierenden Varianten neukantianischer Standpunkte oftmals dem Leben ein eigener Wert zugeschrieben. So versteht M. Scheler das Leben 1913-16 als eine »echte Wesenheit« und die vitalen Werte als »eine vollständig selbständige Wertmodalität« und ordnet sie in seiner materialen Wertelehre neben die Wertreihe des Angenehmen und Unangenehmen, die geistigen Werte und die Werte des Heiligen und Unheiligen als eine vierte Wertmodalität ein.³⁸¹ Die Begründung für diese Einordnung liegt darin, dass Scheler in den grundsätzlichen Fragen der Biologie – er nennt: die Probleme der Individuation, der Weitergabe des Erworbenen, der Fortpflanzung und der Ontogenese und Phylogenese – jeweils eine Entsprechung in ethischen Fragen sieht. Die grundlegenden biologischen Fragen lieferten ein »Gegenbild« der ethischen Fragen, und auch andere Wertebereiche fänden in »biologischen Grundvorstellungen« ihre »Wurzel«.³⁸² Die Selbständigkeit der vitalen Werte wird damit bereits durch ihre Hinordnung auf die kulturellen Werte eingeschränkt; Scheler bestätigt dies durch die Behauptung, dass in Bezug auf die geistigen Werte (das Schöne, Gute und Wahre) »die klare Evidenz besteht, Lebenswerte für sie opfern zu »sollen««.³⁸³

An anderer Stelle wird das Menschliche von Scheler durch seine Opposition zu den Prinzipien des Lebens bestimmt: Das »neue Prinzip«, das das spezifisch Menschliche bestimmt, »steht *außerhalb* alles dessen, was wir »Leben« im weitesten Sinne nennen können«³⁸⁴, der Mensch sei »der Asket des Lebens«³⁸⁵, gekennzeichnet durch das »konstitutionelle »Nein« zum Triebe«³⁸⁶. Die dem Menschen eigene Gesetzlichkeit der Vernunft oder des Geistes sei es, die seine organische Seite der Triebe koordiniere und lenke, um sie auf Werte auszurichten: »Eben der Geist ist es, der bereits die Triebverdrängung einleitet, indem der idee- und wertgeleitete geistige »Wille« den idee-wertwiderstrebenden Impulsen des Trieblebens die zu einer Triebhandlung notwendigen Vorstellungen versagt«.³⁸⁷ Den Lebenswerten kommt ausdrücklich keine Unbedingtheit ihrer Geltung zu – und trotzdem versteht Scheler sie als Wert-

te. Bei Scheler hat also eine Idee, die im Widerstreit mit anderen systematisch zu opfern ist, immer noch den Status eines Wertes. In seiner Rede von einer »Rangordnung der Werte« vertritt Scheler ein hierarchisches Modell, das einige Werte systematisch über andere ordnet.³⁸⁸ Nach einem unter Neukantianern verbreiteten Verständnis des Wertbegriffs würden die Lebenswerte als bloße Bedingungs- oder Wertbedingungen ihrer Wertcharakter verlieren. Denn im strengen neukantianischen Sinne können Werte nur einander nebengeordnet, nicht aber untergeordnet werden, weil sie andernfalls ihr bestimmendes Moment einer *unbedingten* Idee verlieren würden.³⁸⁹

Ähnlich wie Scheler spricht auch N. Hartmann 1926 von dem »Eigenwert des Lebens«³⁹⁰ und führt später ebenfalls eine Werthierarchie ein: »Wie sehr immer die Moral eine Überordnung höherer Wertgesichtspunkte und Beherrschung des Trieblebens durch sie verlangen mag, die Wahrung des Naturhaften bleibt doch ein Eigenwert«³⁹¹. Auch bei Hartmann hat das Leben aber im Wesentlichen einen instrumentellen Wert für die Entfaltung der höherrangigen geistigen Werte: »Wir kennen ein personales Wesen schlechterdings nur auf vitaler Grundlage – gleichsam auf einem Organismus aufsitzend«.³⁹² Befremdlich vor neukantianischem Hintergrund ist Hartmanns Auffassung, dass das Leben genau »in diesem Sinne [...] ein Eigenwert« sein soll.³⁹³

Kultur als Teil des Lebens

Während bei Scheler und Hartmann der Begriff des Lebens noch in einer gewissen Ambivalenz in Bezug auf das Geistige und die Werte steht – einerseits gilt der Mensch als Asket des Lebens, andererseits verkörpern die Lebewesen doch Werte –, sind spätere Autoren eindeutig und sehen den Geist und mit ihm die Kultur als einen Teil des Lebens an. In diese Richtung bewegt sich etwa E. Cassirer, wenn er 1930 gegen Scheler behauptet: »Der Geist braucht nicht mehr als ein allem Leben fremdes oder feindliches Prinzip betrachtet, sondern er kann als eine Wendung und Umkehr des Lebens selbst verstanden werden – eine Wandlung, die es in sich selbst erfährt, in dem Maße, als es aus dem Kreise des bloß organischen Bildens und Gestaltens in den Kreis der »Form«, der ideellen Gestalt, eintritt«.³⁹⁴ »Leben« ist hier wieder als integrativer Begriff gedacht, in dem sowohl die Natur- als auch die Kulturseite des Menschen eingeschlossen ist.

In diesem Sinne will es auch der Mediziner K. Goldstein 1934 vermeiden, einen Gegensatz zwischen Geist und Leben aufkommen zu lassen. Der Geist sei zu integrieren in das Leben, das Geistige

des Menschen sei Ausdruck seines Lebens. Goldstein vermag es, mit einer Unterscheidung eine Einheit zum Ausdruck zu bringen, indem er sagt: »Leben im tierischen Sein ist aber etwas anderes als Leben im menschlichen«.³⁹⁵ Tier und Mensch seien zwar voneinander verschieden, sie kämen aber darin überein, lebendig zu sein, und das spezifisch Menschliche könne nur ausgehend von dieser Gemeinsamkeit bestimmt werden.

Mit diesen Versuchen, den ↑Menschen und seine Welt der ↑Kultur in das Reich des Lebendigen zu integrieren, stellt sich das Problem, zu einem spezifischen Begriff des Menschen und seiner Welt zu gelangen, in neuer Schärfe. Für Simmel und die frühen Neukantianer liegt das spezifisch Menschliche gerade darin, dass der Mensch in seinem Handeln die Ordnung des Lebens insofern verlässt, als die organischen Funktionsbegriffe nicht mehr den primären Rahmen für ihn abgeben. Soll der Mensch von dem allgemeinen Begriff des Lebens (das er mit den anderen Organismen teilt) entworfen werden, geht dieses Spezifikum verloren. In einer Rückprojektion kann zwar das, was dem Menschen als lebenstranszendenter, unbedingter Wert gilt, auch in der organischen Natur gesehen werden: Die Pflanzen können »schön« erscheinen, die Tiere »wahrhaftig« und »gut«. Als biologische Wesen verstanden, verfolgen die nicht-menschlichen Organismen diese Werte aber nicht selbst als unbedingte Ziele. Als natürliche, der Selektion unterliegende Organismen können sie keinen organischen Zweck opfern, um damit systematisch anderen, selektionstranszenten Prinzipien zu folgen. Genau das tut aber, Rickert und Simmel zufolge, der Mensch. Um dieses auf den Begriff zu bringen, erscheint es ihnen nicht ausreichend, das Leben des Menschen als eine gewisse Erweiterung des allgemeinen Lebens der Organismen darzustellen. Das Spezifikum des Menschen in seiner Welt wird vielmehr darin gesehen, dass er »das Andere des Lebens« pflegt, dass er, wie Scheler sagt, das Leben verneinen kann, um anderen Determinationszusammenhängen als den organischen das Primat einzuräumen.

»Leben« als ethisch aufgeladenes Konzept

Die neukantianischen Bemühungen um eine begriffliche Trennung der Lebens- und Wertbegriffe ist im 20. Jahrhundert aber wenig Erfolg beschieden. Stark gemacht werden im Gegenteil immer wieder die ethischen Implikationen des Lebensbegriffs, die zu wiederholten Versuchen führen, eine umfassende moralische Schutzwürdigkeit alles Lebenden zu begründen (*biozentrische Position* der ↑Bioethik). Am bekanntesten ist in dieser Hinsicht A. Schweitzers

Ethik des Respekts vor dem Leben. Die umfassende »Ehrfurcht vor dem Leben« besteht nach Schweitzer darin, »daß ich die Nötigung erlebe, allem Willen zum Leben die gleiche Ehrfurcht vor dem Leben entgegenzubringen wie dem eigenen. Damit ist das denknotwendige Grundprinzip des Sittlichen gegeben. Gut ist, Leben erhalten und Leben fördern; böse ist, Leben vernichten und Leben hemmen«.³⁹⁶

Bis in die Gegenwart ist diese Auffassung stark umstritten. Kritiker weisen darauf hin, dass die Grenzziehung zwischen dem Lebenden und Leblosen unklar ist, und dass nicht in allen Fällen einem Lebewesen der größere moralische Wert gegenüber einem leblosen Körper zuzuerkennen sei.³⁹⁷ Denn auch nicht lebende Gegenstände können in gewisser Weise geschädigt werden (z.B. über lange Zeiträume gewachsene mineralische Gebilde wie Stalaktiten).³⁹⁸ Außerdem wird argumentiert, dass nicht die Lebendigkeit als solche den moralisch relevanten Punkt trifft, sondern vielmehr andere, durch die Lebendigkeit erst mögliche Vermögen von Lebewesen, wie z.B. ihre Empfindungsfähigkeit und ihr Bewusstsein; diese eigentlich ethisch relevanten Eigenschaften kommen aber durchaus nicht allen Lebewesen zu.³⁹⁹ Umstritten ist also bis in die Gegenwart, ob der Wert des Lebens mit dem Leben selbst gegeben ist, oder ob er von der Qualität des jeweils gelebten und zu lebenden Lebens abhängt.

In den jüngsten Diskussionen um Präimplantationsdiagnostik, »Frühheuthanasie« und Sterbehilfe ist diese Frage von unmittelbarer praktischer Relevanz. Es wird dabei dafür plädiert, den Begriff des »unwerten Lebens« nicht zu tabuisieren und damit aufzugeben.⁴⁰⁰ Als ein entscheidender Punkt gilt dabei, dass der Wert eines Lebens allein aus der Innenperspektive des Lebenden beurteilt werden kann. Vielfach wird in den Diskussionen für einen graduierbaren intrinsischen Wert des Lebens argumentiert, sei es in Bezug auf Formen menschlichen Lebens oder außer-menschliche Lebensformen von Pflanzen über Tiere bis zu Menschen.⁴⁰¹

Ein neuer Lebensbegriff für die Biologie?

Einige Autoren der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts empfinden das biologische Verständnis des Lebensbegriffs als unzureichend, um die Tiefendimension des Begriffs zu erfassen. Der Begriff diene nicht nur zur Demarkation eines naturwissenschaftlichen Aufgabenbereiches, sondern müsse als Wertbegriff mit insbesondere ethischen Implikationen verstanden werden. Das als »lebend« Bezeichnete begegne nicht nur in der empirischen Wahrnehmung als äußerer Naturgegenstand, sondern auch in der inneren Erfahrung

als subjektiv Erlebtes. Zu unterscheiden sei damit ein Außenaspekt und ein »Innenaspekt des Lebens« im Sinne eines »organischen Selbstgefühls«. ⁴⁰²

E.-M. Engels konstatiert 1982 als Ergebnis ihrer ausführlichen Studie über den modernen Teleologiebegriff eine zunehmende Einengung der biologischen Theoriebildung im Sinne einer »Verobjektivierung und Mechanisierung der Finalität« ⁴⁰³; das Besondere des Lebens werde letztlich zu nichts anderem als einer objektiven Systemeigenschaft. Sie erblickt in dieser Tendenz einen ontologischen Reduktionismus, der der Wissenschaft der Biologie ihren eigentlichen Gegenstand raube: »In dem Maße, wie sich die Wissenschaft vom Lebendigen als *Wissenschaft* etabliert, entschwindet ihr das Leben in seiner ontologischen Eigentümlichkeit gegenüber der unbelebten Natur«. ⁴⁰⁴ Eine ontologisch nicht verkürzte Lebensauffassung hat es nach Engels mit einem ethisch aufgeladenen Konzept zu tun, dem eine Wissenschaft davon Rechnung zu tragen habe. Statt für einen naturwissenschaftlichen, wertfreien Lebensbegriff zu argumentieren, schreibt Engels: »Ebensogut könnte man den Spieß herumdrehen und argumentieren, daß sich die heutige Biologie von ihrem Denkansatz her als fragwürdig erweist und auf Grund ihrer eigenen Voraussetzungen ihren Anspruch, eine Wissenschaft vom Lebendigen zu sein, gar nicht erfüllen kann und von daher eines neuen Lebensbegriffes bedarf«. ⁴⁰⁵ Ein Desiderat der Forschung liegt für Engels demzufolge in der »Entwicklung einer neuen Lebenskonzeption, die in der Lage wäre, Lebendiges von Leblosem im nichttrivialen Sinn zu unterscheiden«. ⁴⁰⁶

Aufgegriffen wird dieser Aufruf in den letzten Jahren u.a. von F. Kambartel (1996) und A. Krebs (2000). Beide sind, wie Engels, der Auffassung, dass die Kriterien, die Biologen für »Leben« angeben: Stoffwechsel, Mutation und Reproduktion nicht hinreichen, um zwischen natürlichen und technischen Systemen zu unterscheiden. Es sei nur noch eine Frage der Zeit, bis es künstliche Systeme geben werde, die nach den biologischen Kriterien leben. Eine ernstzunehmende Intuition stelle sich aber dagegen, die künstlich geschaffenen organisierten und regulierten Systeme, angefangen bei Thermostaten und Schachcomputern und endend bei sich selbst reproduzierenden Automaten, als Lebewesen anzuerkennen. Befürchtet wird eine Nivellierung der Grenze zwischen Lebewesen und Technik, die die Einpassung des Menschen in eine durch und durch technisch geprägte Welt vorbereitet. ⁴⁰⁷ Als Antwort auf diese Bedrohung schlagen beide Autoren einen neuen, »lebensweltlichen Lebensbegriff« ⁴⁰⁸ vor, der als Alternative zu dem biologischen Begriff verstan-

den wird. Dieser neue Lebensbegriff soll angesichts des zunehmend technischen Verständnisses von Lebensphänomenen den tatsächlichen qualitativen Unterschied vom Leblosen zum Lebendigen auf den Begriff bringen. Er müsse damit Abhilfe schaffen in einer Situation, in der »weder die genuin biologischen noch teleologischen Kriterien des Lebens die intendierte Unterscheidung zwischen dem Lebendigen und dem (bloß) materiellen leisten können und daher in dieser Funktion aufzugeben sind« (Kambartel ⁴⁰⁹) bzw. in der »der biologische Lebensbegriff keinen Sprung zu etwas Neuem in der Natur markiert und dadurch in die Irre führt« (Krebs ⁴¹⁰).

Als zentrale Bestimmungsstücke dieses Lebensbegriffs werden folgende angegeben: leibliche Empfindungen, z.B. »Schmerzempfindungen (bohrende Kopfschmerzen etwa), Geschmacksempfindungen (des Bitteren, Scharfen, Süßen usw.), Druckempfindungen« (Kambartel ⁴¹¹) bzw. »Wahrnehmung oder Empfindung [...] Denn das Auftreten von Wahrnehmung und Empfindung in der Natur stellt den ersten wesentlichen Sprung über die funktionale Organisation hinaus dar« (Krebs ⁴¹²). Wesentlich ist dabei das Zugeständnis eines privilegierten Zugangs zu sich selbst bei den im eigentlichen Sinne lebenden Organismen, ein »Leben mit Innenseite« ⁴¹³.

Es stellt sich allerdings die Frage, ob die Konzepte der ↑*Wahrnehmung* und ↑*Empfindung*, auf die die beiden Autoren abheben, sich dafür eignen, den Bereich des Lebendigen von dem des Nicht-Lebendigen zu trennen. Beide Konzepte sind zunächst Begriffe, die von Biologen mit einem genuin biologischen Gehalt gefüllt werden. Als so verstandene biologische Begriffe verweisen sie auf die funktionale Organisation des Organismus und erlauben keinen Sprung aus dieser Organisation heraus. Außerdem sind »Wahrnehmung« und »Empfindung« keine Begriffe, die im heutigen Sprachgebrauch auf Lebewesen eingeschränkt sind. Krebs selbst gesteht ihrem Computer eine Druckempfindlichkeit zu und kann sich ohne weiteres lichtempfindliche Roboter vorstellen. »Wahrnehmung« und »Empfindung« müssten also zumindest näher spezifiziert werden, um mit ihnen das Lebendige in einem lebensweltlich befriedigenden Sinn auszuzeichnen. Außerdem besteht bei diesen Begriffen die Gefahr, Lebewesen allein als »psycho-physische Einheiten«, die über ein »materiell realisiertes Bewusstsein« und »mentale Eigenschaften« verfügen, zu definieren – und damit Pflanzen aus dem Bereich der Lebewesen auszuschließen, wie dies K. Akerma 2007 tatsächlich vorschlägt ⁴¹⁴ (und wie es schon Aristoteles praktiziert; s.o.; ↑Organismus).

Möglich ist es aber auch, dass der Unterschied zwischen Lebewesen und technischen Maschinen, den Kambartel und Krebs mit dem Lebensbegriff markiert sehen wollen, nicht an besonderen strukturellen Eigenschaften oder Fähigkeiten (»Kriterien«) verankert werden kann, sondern allein in ihrer unterschiedlichen Entstehungsgeschichte: Lebewesen sind Naturgegenstände, Maschinen sind intentional gestaltete Artefakte. Auch an diesem Unterschied können beträchtliche ethische und ästhetische Differenzen hängen: In seiner selbstorganisierten Entstehung ist ein Lebewesen nicht etwas Entworfenen und nicht unserer Verfügung unterworfen, sondern besteht unabhängig von unseren Interessen und konfrontiert uns mit seiner eigenen teleologischen Struktur.

»Präreflexive Vertrautheit mit dem Leben«

Bezeichnend für den Lebensbegriff ist seine ambivalente Stellung zwischen zwei epistemologischen Extremen, für die er stehen kann: das Nie-Erkennbare und das Immer-schon-Erkannte. So formuliert J.E. Hafner 1996: »Entweder Denken erklärt ›Leben‹ zum prinzipiell Unbekannten, nur Angewandten, oder es erklärt ›Leben‹ zum prinzipiell Immer-schon-Bekannten.«⁴¹⁵ Nach der zweiten Variante ist ›Leben‹ ein unmittelbar klarer Begriff, die uns selbstverständlichste Tatsache. Die Frage nach der Bedeutung des Begriffs kann daher schon von J. Locke als eine intellektuelle Beleidigung beschrieben werden.⁴¹⁶ Nach dieser Auffassung ist der primäre Zugang zum Leben in der Selbsterfahrung gegeben; es besteht eine »präreflexive Vertrautheit mit dem Leben« (Hafner 1996)⁴¹⁷. Vor jeder Erkenntnis ist das Leben danach immer schon von innen her bekannt: »Am besten kennen wir das Leben von uns selber durch unsere eigene Erfahrung«, wie A. Portmann 1949/55 schreibt.⁴¹⁸ Das eigene Erleben des Lebens gilt damit auch als Weg zur Erkenntnis fremden Lebens. Deshalb wird für Portmann die Erkenntnis der Lebewesen immer unzugänglicher, je weiter sich ihre Organisation – und damit ihre »Innerlichkeit« – von unserer unterscheidet.⁴¹⁹ Die Erkenntnis des Lebens anderer Lebewesen gilt also als abgeleitet. Der Ursprung des Begriffs wird im Selbstverständnis des Menschen gesehen. Nach P. Häberlin (1957) heißen die Organismen ›Lebewesen‹, »weil der uns unmittelbar gegebene Lebensbegriff auf sie übertragen wird«⁴²⁰: »Was wissen wir denn vom ›Tier‹, d.h. von seiner Lebensform, außer dem, was wir von uns in es hinein interpretiert haben«⁴²¹. In ähnlicher Weise argumentiert A. Brenner 2009, jeder von außen kommende Versuch zur Bestimmung des Lebens

sei zum Scheitern verurteilt, denn es liege bereits im Begriff, »dass Leben nur aus sich heraus begriffen werden kann, nicht jedoch von außen her«.⁴²² Werde das Leben nicht als das Eigene, sondern als das »Andere«, bloß Materielle begriffen, dann werde der grundsätzliche Charakter des Lebenskonzepts und der Frage nach dem Leben als »der Frage aller Fragen« verkannt und es sei damit der Weg verbaut zu einer integrativen Theorie des Lebendigen, die Geistiges und Materielles miteinander verbinden könne⁴²³ (vgl. Tab. 166)

In der konkreten Unmittelbarkeit des jeweils eigenen Lebens und der Abstraktheit des generellen Konzepts zeigt sich eine für den Lebensbegriff grundlegende Spannung: »Nichts ist konkreter als das Leben, und nichts abstrakter als sein allgemeiner Begriff«, lässt sich mit C. Türcke konstatieren.⁴²⁴

Erkenntnisskepsis gegenüber dem Lebenden

Seit langem steht der Lebensbegriff für das nicht vollständig Erkennbare und nicht abschließend Definierbare (vgl. Tab. 166).⁴²⁵ Das lebensphilosophische Grundmotiv, das den Lebensbegriff in strenge Opposition zu dem Verstehbaren überhaupt bringt, lässt sich mindestens bis ins 18. Jahrhundert zurückverfolgen. Bei J.G. Fichte heißt es 1799 in einem Brief an K.L. Reinhold: »Leben ist ganz eigentlich *Nicht-Philosophieren*; *Philosophieren* ist ganz eigentlich *Nicht-Leben*; und ich kenne keine treffendere Bestimmung beider Begriffe als diese. – Es ist hier eine vollkommene Antithesis, und ein Vereinigungspunkt ist [...] unmöglich.«⁴²⁶ Hinter dieser Auffassung steht bei Fichte eine skeptische Haltung in Bezug auf den Nutzen der Philosophie zur Besserung des Menschen: »Nur was aus dem Leben kommt, vermag das Leben zu bilden; aber der Idealismus ist das wahre Gegenteil des Lebens. Sein eigentlicher Zweck ist Wissen, um des Wissens willen: Sein praktischer Nutzen ist nur mittelbar.«⁴²⁷ Für den Philosophen Fichte folgt aus dieser Opposition jedoch nicht ein lebensfernes, selbstgenügsames Akademikerdasein. Sein Philosophieren hat das gegenteilige Ziel: »wenn meinem gesamten Wissen nichts außer dem Wissen entspricht, so finde ich mich um mein ganzes Leben betrogen. [...] Nicht bloßes Wissen, sondern nach deinem Wissen *Thun* ist deine Bestimmung [...]. Nicht zum müßigen Beschauen und Betrachten deiner selbst, oder zum Brüten über andächtige Empfindungen, – nein, zum Handeln bist du da; dein Handeln und allein dein Handeln bestimmt deinen Werth.«⁴²⁸ – Mit dem Antagonismus von ›Leben‹ und ›Philosophie‹ schließt Fichte an Platons bekanntes Bonmot an: »Philosophieren bedeutet, sterben zu lernen.«⁴²⁹

»Die organischen Körper sind nicht zu jeder Zeit fähig, die aus den Gesetzen der bloß physischen Kräfte nicht zu erklärenden Erscheinungen hervorzubringen. Den Zustand, in welchem sie dazu fähig sind, bezeichnen wir mit der Benennung: *Leben*« (Roose 1797, 13).

»Das Leben ist der zu seiner Manifestation gekommene Begriff, der deutlich gewordene, ausgelegte Begriff, dem Verstande aber zugleich am schwersten zu fassen, weil für ihn das Abstrakte, Tote, als das Einfachste am leichtesten zu fassen ist« (Hegel 1817/30, II, 37, §251).

»La plus grande, la plus difficile question que l'on puisse faire, après celle sur DIEU même, est cette demande; qu'est-ce que la vie?« (Virey 1821, 434).

»In dein Auge schaute ich jüngst, oh Leben! Und in's Unergründliche schien ich mir da zu sinken. Aber du zogst mich mit goldner Angel heraus; spöttisch lachtest du, als ich dich unergründlich nannte« (Nietzsche 1883-85, 140).

»L'intelligence est caractérisée par une incompréhension naturelle de la vie« (Bergson 1907, 166).

»[Es] ist in allem Verstehen ein Irrationales, wie das Leben selber ein solches ist; es kann durch keine Formeln logischer Leistungen repräsentiert werden« (Dilthey ca. 1910, 218).

»Das Geschehen, um welches es hier geht [d.i. das Leben], ist eben in einer Schicht heimisch, die nicht mehr Natur und noch nicht Geist ist, an die folglich das begriffliche Denken weder von außen noch von innen recht herankommen kann« (Litt 1923, 42f.).

»Die Wahrheit des Lebens scheint nirgends anders als in seiner reinen Unmittelbarkeit gegeben und ihr beschlossenen zu sein – alles Begreifen und Erfassen des Lebens aber scheint eben diese Unmittelbarkeit zu bedrohen und aufzuheben. [...] Nicht in irgendeiner Form der Repräsentation, sondern nur in der reinen Intuition läßt sich der ursprüngliche Gehalt des Lebens erfassen« (Cassirer 1923-29, I, 48f.).

»Der Begriff des Lebewesens hat die gleiche Unbestimmtheit wie der der Sprache« (Wittgenstein 1929-48, 356).

»Vermutlich ist für uns von allem Seienden, das ist, das Lebe-Wesen am schwersten zu denken, weil es uns einerseits in gewisser Weise am nächsten verwandt und ander-

erseits doch zugleich durch einen Abgrund von unserem ek-sistenten Wesen geschieden ist« (Heidegger 1946, 17).

»In diesem Erlebnis [der lebendigen Gestalten der Pflanzen und Tiere] ist die Gewissheit, dass in den Organismen uns ein Geheimnis begegnet, das dem unseres eigenen Lebens verwandt ist, dass in diesen Gestalten eine besondere Seinsweise sinnfällig vor uns ist, welche in verschiedenem Masse und verschiedener Art von ihrer Innerlichkeit kündigt« (Portmann 1948, 244).

»Biologische Vorgänge lassen sich nie so bestimmt und eindeutig vorhersagen, wie kausalmechanische Prozesse« (von Uexküll 1949, 16).

»[D]ie tiefe Rätselhaftigkeit des Organischen« (Hartmann 1951, 24).

»[D]as Leben« [...] hat] keinerlei eigentliche Struktur« (Binswanger 1956, 397).

»Es sind keine biologischen Gesetze, sondern es ist gerade im Gegenteil der Einschlag des gesetzlich nicht Faßbaren, des Unerwarteten, des Neuen, des Schöpferischen, an dem wir erkennen, ob etwas lebendig ist« (Sachsse 1971, 243).

»Die Erfahrung des Lebens bedeutet die Erfahrung eines Gegenständlichen, von dem das Subjekt sich selbst nicht abzuheben vermag und demgegenüber es in seinem Selbstbegriff als rein »transzendentes« Denkvermögen scheitert« (Simon 1973, 844).

»Ich halte es für einen überaus glücklichen Umstand, daß die Multidimensionalität des Lebendigen sich einfachen oder komplizierten wissenschaftlichen Erklärungen entzieht. Man kann sie nur staunend bewundern, wenn man sie nicht in einem Geschwafel von hinkenden Modellversuchen begraben will« (Chargaff 1993-94, 5).

»Es scheint so, daß in unserer Kultur das Leben dasjenige ist, was nicht definiert werden kann, aber gerade deswegen unablässig gegliedert und geteilt werden muß« (Agamben 2002, 23).

»Das Leben ist [...] von der Art, dass es sich einem begrifflichen Zugang versperrt. Leben, dieses bewegte und nur in Bewegung zu verstehende Phänomen, stirbt gleichsam ab, wenn man es in das feste Korsett eines Begriffs presst« (Brenner 2009, 72f.).

Tab. 166. Erkenntniskepsis gegenüber dem Lebenden: das Leben als das Gesetzlose, nicht Erkenn- oder Definierbare.

Erkenntniskepsis gegenüber dem Lebendigen findet sich besonders prägnant auch in G.W. Hegels Philosophie des Organischen. Für Hegel ist das Lebendige als Individuum durch eine Unmittelbarkeit gekennzeichnet, die erst im »Gattungsprozeß« aufgehoben wird, in dem die besonderen Einzelheiten des stets individuellen Lebens untergehen und eine neue

Bestimmtheit einer für sich seienden Allgemeinheit entsteht (s.o.): »In der Begattung erstirbt die Unmittelbarkeit der lebendigen Individualität; der Tod dieses Lebens ist das Hervorgehen des Geistes«. ⁴³⁰ »Leben« umfasst also sowohl das konkrete Individuelle als auch das abstrakte Allgemeine, das im »Gattungsprozeß« entsteht. Hegel nennt das Leben daher den

»zu seiner Manifestation gekommenen Begriff«; er sei dem Verstand »am schwersten zu fassen, weil für ihn das Abstrakte, Tote, als das Einfache am leichtesten zu fassen ist.«⁴³¹

Auch für viele empirisch arbeitende Naturforscher gilt die Erkenntnis der Phänomene des Lebens als ein schwieriges Problem – oder sogar als das schwierigste, wie es 1821 J.-J. Virey beschreibt (vgl. Tab. 166). Als ein Grund für die Schwierigkeit gilt die ausgeprägte Vielfältigkeit der Lebenserscheinungen. Der Physiologe X. Bichat kontrastiert Ende des 18. Jahrhunderts die Variabilität der Lebensphänomene mit der Invarianz und Statik der physikalisch-chemischen Phänomene.⁴³² 1824 äußert sich auch J. Müller vorsichtig, indem er schreibt, die Physiologie könne »nur die Bedingungen des Lebens erörtern, nicht aber mit dem Lebendigen selbst sich befassen.«⁴³³

Bemerkenswerterweise hält allerdings E. Du Bois-Reymond 1872 das Leben nicht wie das Wesen der Materie und Kraft auf der einen Seite und das Bewusstsein auf der anderen Seite für einen Gegenstand, der sich naturwissenschaftlicher Erkenntnis prinzipiell entzieht. Weil das Leben wesentlich auf Phänomenen der Bewegung beruhe, sei es ein letztlich mechanisches Problem.⁴³⁴ In Du Bois-Reymonds berühmter Wortwahl gehören die Erscheinungen des Lebens zwar noch zu dem Bereich des noch nicht genau Erkannten, des *Ignoramus*, aber im Gegensatz zum Wesen von Materie, Kraft und Bewusstsein seien sie grundsätzlich erkennbar und seien daher nicht zum *Ignorabimus* zu rechnen. Die vollständige Erkenntnis der Phänomene des Lebens wird also in Aussicht gestellt.

H. Bergson: Alle begrifflichen Rahmen bersten

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird die Skepsis gegenüber der Erkennbarkeit des Gegenstandes, der »Leben« genannt wird, zu einem zentralen Punkt in der Lebensphilosophie H. Bergsons. Bergson sieht das menschliche Erkenntnisvermögen (»l'intelligence«) als ein Instrument an, das im Zusammenhang mit seiner Anpassung an die Umwelt entstanden ist. Die Begriffe des Verstandes seien daher wesentlich durch ihre Leistung der Repräsentation der (materiellen) Umwelt geprägt. Die intellektuelle Erkenntnis trage somit dort am weitesten, wo es um starre, diskontinuierliche, räumlich und zeitlich fixierte – kurz: um die leblosen Gegenstände geht. Zur Erfassung des Lebendigen in seiner unüberschaubaren zeitlichen Erstreckung sei der Verstand, der selbst erst als ein Glied des Prozesses des Lebens entstanden ist, aber nur sehr begrenzt in der Lage: »notre pensée, sous sa forme purement logique, est incapable de se repré-

senter la vraie nature de la vie, la signification profonde du mouvement évolutif. Créer par la vie, dans des circonstances déterminées, pour agir sur des choses déterminées, comment embrasserait-elle la vie, dont elle n'est qu'une émanation ou un aspect?«⁴³⁵

Für Bergson besteht das Wesentliche des Lebens in der Entwicklung – aber gerade zu ihrer Erkenntnis taue unser Verstand am wenigsten: »L'intelligence n'est point faite pour penser l'évolution, au sens propre du mot, c'est-à-dire la continuité d'un changement qui serait mobilité pure.«⁴³⁶ Alle Rahmen bersten, in die wir versuchen, das Leben zum Zweck seiner Erkenntnis zu sperren, so Bergsons Meinung. Selbst zur Erfassung der elementaren Einheit des Lebens, des individuellen Organismus, reichen unsere an mechanischen Verhältnissen geschulten Begriffe nicht aus, weil wir nicht sagen könnten, wo der Organismus beginne und wo er ende, ob er – selbst zusammengesetzt aus einer Vielzahl von Elementarorganismen, den Zellen – Eines oder Vieles sei. Bergson verwendet zur Charakterisierung der nur unzulänglichen Erkenntnis des Lebens durch den Verstand das Bild einer Kurve, die in Tangenten zerlegt wird: So wie die Tangenten den Verlauf der Kurve nur annähernd abbilden können, seien auch die physikalisch-chemischen Gesetze nur annähernd dazu in der Lage, das Wesen des Lebens zu erfassen.⁴³⁷ Wesentlich für das Leben seien die schöpferischen Entwicklungsprozesse, die weder eine an Wiederholungen und Gleichförmigkeiten ausgerichtete mechanistische Interpretation noch eine um Selbsterhaltung und Stabilisierung des Gegebenen kreisende finalistische Sicht in den Blick bekämen.⁴³⁸

Als adäquate Erkenntnisform des Lebens akzeptiert Bergson allein eine auf Intuition aufbauende und nicht dem Denken, sondern dem Handeln verpflichtete künstlerische Erkenntnis. Diese schließt, im Gegensatz zur distanzierenden theoretischen Erkenntnis, Spontaneität und Verspieltheit ein. Das sich jenseits von Zweckmäßigkeiten bewegend freie Spiel der Kunst sei am ehesten geeignet, die Schöpferkraft des Lebendigen, die ständige Entstehung neuer Formen zu erkennen: »car l'art vit de création et implique une croyance latente à la spontanéité de la nature.«⁴³⁹ Die Intuition ist dabei eine Erkenntnisform, die Bergson direkt als eine organische Leistung versteht; sie sei vom Leben unmittelbar selbst geformt, sie bilde den sich seiner selbst bewusst gewordenen Instinkt, ausgezeichnet durch die Fähigkeit, sich mit dem Objekt zu identifizieren, erkennbar an der sympathischen Berührung, die uns mit allen Lebewesen verbindet.⁴⁴⁰

Im Anschluss an Bergson findet sich die Einschätzung der Intuition als der eigentlich dem Leben an-

gemessenen Erkenntnisform bei zahlreichen Philosophen. So ist in den 1920er Jahren für E. Cassirer das Leben, gegeben in seiner »reinen Unmittelbarkeit«, ausdrücklich allein durch die Intuition erkennbar. Jede Erkenntnis durch Repräsentation mittels des Symbolischen sei auf eine Zerlegung und Aufteilung des Lebens angewiesen. Aber nur in einem ursprünglichen, intuitiven Erkennen, das jeder mittelbaren Gestaltung vorausliegt, »scheinen wir an den eigentlichen, den echten Kern des Lebens zu rühren, der aber als ein schlechthin einfacher, in sich selbst verschlossener Kern erscheint.«⁴⁴¹

»Leben« als erkenntnistheoretische Kategorie

Erkenntnis Skepsis gegenüber dem, was als »Leben« bezeichnet wird, zeigt sich auch bei L. Wittgenstein. Er formuliert dies sprachkritisch: Die Probleme, die mit dem Leben verbunden sind, hätten nicht die Form eines Satzes und seien daher auch nicht wahrheitsfähig und könnten nicht in einer Wissenschaft behandelt werden; ihre Lösung zeige sich darin, dass sie »verschwinden«: »Wir fühlen, dass selbst wenn alle möglichen wissenschaftlichen Fragen beantwortet sind, unsere Lebensprobleme noch gar nicht berührt sind. Freilich bleibt dann eben keine Frage mehr; und eben dies ist die Antwort.«⁴⁴² Auch wenn sich Wittgenstein hier mehr auf das Kultur- und Gefühlsleben des Menschen als auf das organische Leben bezieht, ist es doch nicht unabhängig davon gedacht – wie sich auch in diesem Satz Wittgensteins zeigt: »Der Begriff des Lebewesens hat die gleiche Unbestimmtheit wie der der Sprache.«⁴⁴³

Lebensphilosophisch wird also die Möglichkeit der Vergegenständlichung von Lebensphänomenen bestritten: Das Lebende existiert nach seinem eigenen, uns unbekannten Gesetz; es entzieht sich unserem erklärenden Zugriff. Das Lebendige ist geradezu als etwas konzipiert, das das menschliche Erkenntnisvermögen übersteigt. So verstanden ist »Leben« also kein Gegenstand der Natur, sondern eine erkenntnistheoretische Kategorie. Sie bildet den zentralen Begriff einer »Semantik des Unbestimmten« (G. Gamm).⁴⁴⁴

»Leben« markiert insofern eine Stelle in der Sprache, die definitionsgemäß für das gedanklich nicht voll zu Durchdringende entsteht. Lebend ist dasjenige, in dem die Erkenntnissubjekte in einem umfassenden, über die Biologie hinausgehenden Sinne stecken. Das Leben kann damit nicht – zumindest nicht in erschöpfender Weise – zum Gegenstand einer exakten Wissenschaft werden. In wissenschaftlicher Analyse verliert es seinen Charakter des Lebens und wird zur bloßen Materie oder Organisation. In

diesem Sinne ist das Leben ein Grenzbegriff, der das Ende des begrifflich klar Erkennbaren markiert. Bei J. Simon heißt es 1973: »Die Erfahrung des Lebens bedeutet die Erfahrung eines Gegenständlichen, von dem das Subjekt sich selbst nicht abzuheben vermag und demgegenüber es in seinem Selbstbegriff als rein »transzendentes« Denkvermögen scheitert.«⁴⁴⁵ Die erkenntnistheoretische Kategorie des Lebens bezieht sich nach Simon auf »alles, was von den allgemeinen Begriffen des Verstandes her nicht aufzulösen ist. Es soll nicht aufgelöst werden, weil wir ein Bedürfnis haben, es »in seiner Art« als eine in empirischen Begriffen bezeichnete Einheit gegenüber dem Bedürfnis des Verstandes »bestehen« zu lassen.«⁴⁴⁶ In der Verwendung des Lebensbegriffs äußert sich damit ein expliziter oder impliziter Verzicht auf Erkenntnismöglichkeiten; dieser Verzicht ist normativ in dem Begriff verankert: »Von Leben aber sprechen wir, insofern unsere einteilenden Begriffe gerade etwas bedeuten sollen, das sich den Einteilungen durch uns in sein eigenes »Inneres« entzieht.«⁴⁴⁷

In diesem Sinne ist auch C. Rehmann-Sutter 2000 der Auffassung, der Begriff »Leben« bezeichne etwas in der »Realität« und »beyond the realm of language«⁴⁴⁸; Leben könne nur beschrieben, nicht aber definiert werden. Diese besondere Realität wird dem Leben deshalb zugeschrieben, weil jedes Lebewesen als ein Zentrum eines jeweils eigenen Universums angesehen werden kann: »Das Wesen des Lebewesens liegt in seiner eigenen individuellen Fülle des Daseins.«⁴⁴⁹

Leben als Selbstzweck und Für-sich-Seiendes

Die Konzipierung des Lebendigen als eines Gegenstandes, der sich einer vollständigen Erkenntnis entzieht, ist damit nur die negative Seite der positiven Bestimmung, nach der das Lebendige wesentlich ein Sein für Sich hat; das Lebendige gilt als *Selbstzweck* (↑Zweckmäßigkeit). Diese Bestimmung des Lebendigen ist alt und schließt an das antike Verständnis des Lebendigen als dem Sich-selbst-Bewegenden an (↑Selbstbewegung). In diesem Sinne beurteilt Meister Eckhart das Leben als das, »was von innen her aus sich selbst bewegt wird«⁴⁵⁰; das Leben lebe »aus seinem eigenen Grunde«⁴⁵¹.

Eine besondere Konjunktur erlebt diese Beschreibung des Lebens zur Zeit der Romantik. Ein Lebewesen wird verstanden als eine in sich geschlossene ↑Ganzheit, die aus harmonisch ineinandergreifenden Gliedern besteht (↑Organismus). Die angemessene Erkenntnis geht daher nicht von der isolierenden Analyse aus, sondern von einem beobachtenden Hinzutreten zur jeweils eigenen, selbstbezüglichen

Dynamik des Lebendigen, in dem dieses in seinen eigenen Gesetzen erfahren wird. Poetisch beschreibt dies Goethe in einem Fragment: »Die Art die Naturprodukte in sich selbst zu betrachten ohne Beziehung auf Nutzen oder Zweckmäßigkeit, ohne Verhältnis zu ihrem ersten Urheber, bloß als lebendiges Ganze, das eben, weil es lebendig ist, schon Ursache und Wirkung in sich schließt, an das wir also hintreten und von ihm selbst Rechenschaft fordern können, dem wir zutrauen können, daß es uns Auskunft über die Art seines Daseins geben werde«. ⁴⁵² Die Eigengesetzlichkeit, Spontaneität und Unvorhersagbarkeit des Lebensgeschehens steht hier im Zentrum. Das Lebendige bezeichnet einen Gegenstand, sofern er nicht in einen Verwertungszusammenhang eingebunden ist, sondern für sich besteht, nicht genutzt und nicht dienstbar gemacht wird.

Die Darstellung der Lebensphänomene als Ergebnis der Interaktion der Teile von Lebewesen enthält eine Betonung dynamischer und autonomer Systemaspekte, die einerseits im Gegensatz zur älteren Maschinentheorie des Lebens steht und andererseits den späteren Transformations- und Evolutionstheorien des Lebens den Weg öffnet. ⁴⁵³ Werden Lebewesen als *Bildungen* (Goethe; ↑Morphologie) und *sich selbst organisierende Wesen* (Kant; ↑Selbstorganisation) beschrieben, dann liegt die Vorstellung von Umbildungen und Umorganisationen nicht fern. Die romantische Naturphilosophie des frühen 19. Jahrhunderts kann also als wichtige Vorbereiterin der darwinschen Evolutionstheorie gesehen werden.

Die Fähigkeit zur Veränderung nach Maßgabe eigener Bedingungen und Voraussetzungen wird dabei immer wieder als ein Charakteristikum der Lebewesen verstanden. Bei K.C.F. Krause erscheint 1828 diese Eigenschaft der Lebewesen geradezu als ihr zentrales Definitionsmerkmal: »diejenigen Wesen leben, die sich in der Zeit aus eigener Kraft stetig so verändern, dass sie selbst der Grund davon sind, dass sie diese und jene Beschaffenheit annehmen.« ⁴⁵⁴

Im 20. Jahrhundert erscheint das Theorem der Selbstbezüglichkeit und Systemspezifität der Lebensphänomene im Rahmen verschiedener biologischer Theorien, so in der Konstruktionsmorphologie (↑Morphologie) und Wahrnehmungsphysiologie (↑Wahrnehmung). Für den Zoologen A. Portmann manifestiert sich 1948 in der »Tiergestalt« die Einheit und »Innerlichkeit« eines Lebens, die vor der Wissenschaft Momente eines »Geheimnisses« und des »Unsagbaren« bewahren (vgl. Tab. 166). ⁴⁵⁵ Deutlich wird der Aspekt der Selbstbezüglichkeit der Organismen auch in der Umwelttheorie J. von Uexkülls (↑Umwelt). Nach dieser Theorie erzeugen die

Organismen jeweils ihre eigene Welt von Bedeutungen. Es wird dabei durch den Bau eines Organismus festgelegt, was er wahrnimmt und was für ihn von Relevanz ist. Ein wahres Verstehen der Organismen erschließt sich also nur aus der Innenperspektive des jeweiligen Lebewesens.

Prägnant ist die Interpretation des Lebendigen als Folge seiner Selbstbestimmung in der existenzialistisch getönten Biologie J. Monods. Dort heißt es, »die Struktur eines Lebewesens« verdanke »fast nichts der Einwirkung äußerer Kräfte, aber alles – von der allgemeinen Gestalt bis in die kleinste Einzelheit – seinen inneren, »morphogenetischen« Wechselwirkungen«. Diese Struktur zeige »eine klare und uneingeschränkte Selbstbestimmung, die eine quasi totale »Freiheit« gegenüber äußeren Kräften und Bedingungen einschließt«. ⁴⁵⁶ Ihre eigene Determination nach inneren Gesetzen stelle sich der Subsumtion der Lebenserscheinungen unter allgemeine Gesetze in den Weg.

Zirkularität des Lebensbegriffs

Die Beschreibung der Lebenserscheinungen als selbstbezüglich kann sich in einer besonderen teleologischen Zirkularität in der Frage und Antwort nach dem Leben manifestieren. Denn eine häufige Antwort auf die wieder geläufig gewordene Frage nach dem Sinn des Lebens lautet, dass dieses in dem Leben selbst liege: »Der Zweck des Lebens ist das Leben selbst«, formuliert J.W. von Goethe im Februar 1796 in einem Brief an H.J. Meyer ⁴⁵⁷. Ähnlich heißt es ein Jahrhundert später: »Der Sinn des Lebens ist, das Leben zu erhalten« (mit der Einschränkung: »nur nicht für sich allein, sondern zugleich für andere, für alle«) (Schrempf 1895) ⁴⁵⁸, oder knapper: »Der Sinn des Lebens ist das Leben selbst« (Angermann 1922) ⁴⁵⁹. G. Simmel argumentiert in seiner Nietzsche-Interpretation von 1906: Wenn das Leben auf keinen ihm gegenüber jenseitigen Endzweck entworfen gedacht werde und in sich dynamische Momente der Entwicklung enthalte, dann »kann das Leben selbst zum Zweck des Lebens werden«. ⁴⁶⁰

Indem das Leben nach seinem Sinn und Wert befragt wird, wird es zum Mittel für den Zweck eines ihm gegenüber Jenseitigen gemacht. Das Leben wird entworfen als etwas, das eines Sinnes und Wertes bedarf; das Leben wird als Mittel für einen Zweck, der jenseits von ihm steht, verstanden (ein lange Zeit primär religiöser Topos; s.o.). Aber eine starke Intuition wehrt sich dagegen, das Leben als ein bloßes Mittel zu lebenstranszendenten Zwecken zu machen. Das Leben selbst ist doch immer wieder die Antwort auf die Frage nach dem Sinn des Lebens. Der Lebensbegriff hat also offenbar die Funktion, sowohl

ganzheitliche Fragen zu provozieren als auch sie zu beantworten. In dieser zirkulären Struktur liefert er einen Anfangs- und Endpunkt des inhaltlichen Argumentierens.

In der Tautologie der Gleichheit von Frage und Antwort nach dem Leben drückt sich auch die Offenheit und fehlende Teleologie des Lebens aus: Etwas ist lebend, sofern es nicht auf einen Zweck festgelegt ist. Seine Grundstruktur ist die Freiheit und Flexibilität seiner Organisation, die damit gerade der starren Funktionalität einer Maschine entgegengesetzt ist. Mit P. Valéry gesagt: »Wenn das Leben ein Ziel hätte, wäre es keines mehr« (»Si la vie avait un but, elle ne serait plus la vie«).⁴⁶¹

Dominanz des Naturwissenschaftlichen

Der lebensphilosophische Impuls, den Ausdruck »Leben« quasi im Sinne einer erkenntnistheoretischen Kategorie zur Bezeichnung des nicht vollständig Erkennbaren zu verwenden, findet mit den rasanten Fortschritten der Biologie im 20. Jahrhundert immer weniger Resonanz. Eine zunehmende Dominanz entwickelt das naturwissenschaftliche Verständnis des Begriffs, das einen kausal erklärbaren und in Komponenten zerlegbaren Gegenstand bezeichnet. Die meisten Enzyklopädien des 20. Jahrhunderts erklären den Begriff primär oder sogar ausschließlich im naturwissenschaftlichen Sinne. Bemerkenswert ist dies, weil kaum ein anderer Ausdruck so sehr geeignet ist, auch die einzigartig-individuelle, private und unmittelbare Erfahrung des eigenen Daseins auf den Begriff zu bringen.

Die Dominanz des Naturwissenschaftlichen im Lebensbegriff ist allerdings keine Errungenschaft des 20. Jahrhunderts. An dem Begriff schlägt sich seit langem der Wettstreit der Disziplinen und Einstellungen nieder. So wendet sich schon F.W.J. Schelling gegen das Verständnis des Lebens als des Unerkennbaren (bei Kant⁴⁶²) und plädiert für dessen naturwissenschaftliche Analyse: »Es ist ein alter Wahn, daß Organisation und Leben aus Naturprincipien unerklärbar seyen. – Soll damit so viel gesagt werden: der erste Ursprung der organischen Natur seye physikalisch unerforschlich, so dient diese unerwiesene Behauptung zu nichts, als den Muth des Untersuchers niederzuschlagen. Es ist wenigstens verstattet, einer dreisten Behauptung eine andre ebenso dreiste entgegen zu setzen, und so kommt die Wissenschaft nicht von der Stelle. Es wäre wenigstens Ein Schritt zu jener Erklärung gethan, wenn man zeigen könnte, daß die Stufenfolge aller organischen Wesen durch allmähliche Entwicklung Einer und derselben Organisation sich gebildet habec«.⁴⁶³

In wissenschaftstheoretischen Analysen wird versucht, die spezifischen Erkenntnisbedingungen des Lebendigen möglichst präzise zu explizieren. Dabei wird auch nach Erklärungen dafür gesucht, dass das Lebendige als das Unerkennbare, Selbstbezügliche, sich der objektiven Erkenntnis Entziehende erscheint. Viele Analysen führen dabei auf die Begriffe der ↑Ganzheit und der zweckmäßigen ↑Organisation (s.o.). Nach L. von Bertalanffy ergibt sich die Begrenztheit aller Analysen des Lebendigen daraus, dass »Leben« wesentlich ein »Systemzustand« ist, der nicht durch die Analyse von Einzelvorgängen erschlossen werden kann.⁴⁶⁴ Mathematisch können Lebewesen durch Größen beschrieben werden, die in einer nicht-linearen Abhängigkeit voneinander stehen und damit eine Unvorhersagbarkeit der Entwicklung bedingen. Thermodynamisch erscheinen sie als offene Systeme, die sich fern des thermodynamischen Gleichgewichts in einem Zustand geringer Entropie erhalten, indem sie durch ihren Stoff- und Energiedurchsatz Entropie in der Umwelt erzeugen und über Bifurkationspunkte Transformationen in eine unbestimmte Richtung durchlaufen (↑Bedürfnis; Selbstorganisation).

Sprachpolitik mit dem Lebensbegriff

Ein Grund für die Dominanz des Naturwissenschaftlichen im heutigen Verständnis des Lebensbegriffs sind vermutlich auch ökonomische Interessen, die mit der Begriffsverwendung verbunden sind. »Leben« bildet eines der im öffentlichen Sprachgebrauch attraktivsten Wörter, und so ist es kein Wunder, dass viele Wirtschaftsunternehmen es in einem fest mit dem Markennamen verbundenen Slogan benutzen – darunter nicht wenige Pharmaunternehmen (z.B. die Bayer AG seit 2004 mit dem Claim »Science for a better life«, entwickelt von der Werbeagentur BBDO). Aus der Perspektive der pharmazeutischen Industrie bildet »Leben« ein allseits beachtetes ökonomisches Gut, das notorisch gefährdet ist und in naturwissenschaftlich kontrollierten Verfahren mit chemischen Produkten geheilt oder stabilisiert werden kann. Aber auch der Biologie selbst, die für sich den Titel »Lebenswissenschaft« in Anspruch nimmt (↑Biologie), sichert der Bezug zu diesem schönen Wort öffentliche Aufmerksamkeit und Gelder. Und selbst zunächst lebensferne kostspielige Aktivitäten wie Raumfahrtmissionen werten sich vielfach dadurch auf, dass sie in Aussicht stellen, etwas zum Verständnis des Lebens (und sei es auf anderen Planeten) beizutragen.

Mit dieser fortschreitenden Integration des Lebensbegriffs in das technisch-instrumentelle Handeln

wird dieser zunehmend unbrauchbar zur Bezeichnung von Phänomenen, die jenseits der Erkenntnis oder gar Erkenntnismöglichkeit stehen. Der Lebensphilosophie hat die Biotechnologie ihr Verständnis ihres Titelbegriffs destruiert. Leben wird mehr und mehr zu der technisch beherrschbaren Funktionalität der Teilsysteme eines Organismus. Der Raum für das Geheimnisvolle, das prinzipiell dem Verstehen Entzogene, das die Lebensphilosophie mit dem Begriff verband, verschwindet zusehends. Die von M. Weber diagnostizierte Entzauberung der Welt zeigt sich daher in kaum einem Phänomen deutlicher als in dem schwindenden Wert des modernen Lebensbegriffs für eine Lebensphilosophie.

Der »reduzierte Lebensbegriff« der Biologie

Trotz seiner starken naturwissenschaftlichen Bezüge ist der Begriff des Lebens kein genuin und spezifisch naturwissenschaftlicher Begriff. In gewisser Weise ist das Lebendige in biologischen Untersuchungen immer schon vorausgesetzt und liegt vor jeder wissenschaftlichen Analyse bereits in sehr unterschiedlichen Beschreibungskontexten vor. Einige Wissenschaftstheoretiker schließen daraus, dass »das Leben« nicht der Gegenstand wissenschaftlicher, damit a fortiori biologischer Bemühung sein kann.⁴⁶⁵ Andere argumentieren, der ganze Ansatz der Definition »des Lebens« sei fragwürdig, weil ihm die Annahme einer besonderen Substanz oder Kraft des Lebens zugrunde liege, diese aber gerade durch die Fortschritte der Biologie widerlegt sei. Definiert werden könne zwar nicht »das Leben«, aber doch »der Prozess des Lebens«, meint etwa E. Mayr 1982.⁴⁶⁶ »Leben« ist für Mayr allein die »Reifikation« des Lebensprozesses.

Wegen der ausgeprägten außerwissenschaftlichen Bezüge ihres zentralen Konzepts ist die Biologie offenbar eine Wissenschaft, die ihren Gegenstand nicht ganz für sich hat: »Leben« wird seit der Antike so konzipiert, dass es nicht allein naturwissenschaftlich verstanden werden kann. Die Biologie als naturwissenschaftliche »Lebenswissenschaft« (↑Biologie) vermag es also nicht, ihren Gegenstand erschöpfend darzustellen und zu erklären. Im 20. Jahrhundert ist dieses methodisch beschränkte Potenzial der Biologie, d.h. die die Biologie überschreitende Semantik von »Leben«, fest in dem Selbstverständnis der meisten Biologen verankert. So heißt es 1930 bei L. von Bertalanffy, die Aufgabe einer »Lebenswissenschaft« sei nicht allein die Vermehrung der »Kenntnisse vom Lebensgeschehen«, sondern auch »die geistige Bearbeitung dieser Ergebnisse«.⁴⁶⁷ Das, was die Biologie an ihrem Gegenstand »Leben« behandelt, gilt nicht als das Ganze des Gegenstandes. Der Biologie wird

insofern ein »reduzierter Lebensbegriff« zugeschrieben (Markschies 2005).⁴⁶⁸

Ob es eine Wissenschaft geben kann, die sich dem Lebensbegriff in seiner unreduzierten Form annehmen kann, ist eine kaum gestellte Frage. Gegen eine Privilegierung der Biologie vertritt H. Böhme 2000 die These, »dass die Kulturwissenschaften völlig unverzichtbar sind, um den Horizont des menschlichen Lebens in seiner unreduzierten Weite offen, selbstreflexiv und entscheidbar zu halten«.⁴⁶⁹ Es ist offenbar in erster Linie der Begriff des *menschlichen* Lebens, der das Lebenskonzept insgesamt komplex macht, zu komplex für eine einzelne Wissenschaft. Ebenso wie von »Mensch« (und vielleicht noch von »Geist« und »Bewusstsein«) kann es also auch von »Leben« nur eine Pluralität von Wissenschaften geben, die erst zusammen dem Gegenstand gerecht werden. Anders gesagt: Der Biologie ist es in ihrer langen Geschichte nicht gelungen, ihren Gegenstand begrifflich so zu fassen und zu benennen, dass sie exklusiv für diesen zuständig wäre. Begriffspolitisch war es offenbar von Vorteil, den Grundbegriff so zu modellieren, dass er offen bleibt für fachexterne Semantiken.

Zugleich Irrelevanz und Zentralität

Das wohl Bezeichnendste an der aktuellen Stellung des Lebensbegriffs ist seine hohe Ambivalenz: »Das Wort »Leben« ist heute gleichzeitig nichtssagend und geladen, kaum der Analyse wert und doch eine Kampfansage«, wie es B. Duden 1991 formuliert.⁴⁷⁰ Den Charakter des Nichtssagenden hat das Wort, weil es sehr vielfältige Anwendungen hat und von Konnotationen strotzt, so dass es häufig nichts Spezifisches mehr bezeichnet, sondern lediglich eine positive Aura transportiert. Zentral ist es auf der anderen Seite aber doch, weil sich viele ethische Dilemmata um die Frage nach Anfang und Ende oder Wert und Würde des Lebens drehen.

Innerhalb der modernen Biologie ist das wohl Bemerkenswerteste des Lebensbegriffs die Irrelevanz der Frage nach seiner Definition. Selbst die Unmöglichkeit einer scharfen Abgrenzung von Lebendigem und Leblosem würde für die Biologie in ihrer wissenschaftlichen Praxis keine Schwierigkeiten aufwerfen. Die Frage nach der Definition des Lebens ist damit im Wesentlichen eine philosophische geworden, in ihrer Motivation ebenso wie in ihrer Antwort.

Überleben

Seitdem die Evolutionstheorie eine dominante Stellung in der Biologie einnimmt, ist es häufig weniger der Begriff des Lebens, der biologisch thema-

tisch ist, als vielmehr der des *Überlebens*. Das Wort (mhd., frühnhd. »überleben«⁴⁷¹; lat. »supervivere«⁴⁷²) bedeutet anfangs »länger leben als ein anderer« bevor es die heute herrschende Bedeutung »lebendig bleiben« erhält (Luther: »wolt got, ich ubirlebt den morgenn«⁴⁷³).

Im unmittelbaren Anschluss an Darwins Theorie schlägt H. Spencer 1864 die Formulierung *survival of the fittest* (»Überleben des Tüchtigsten«) vor, um damit den zentralen Mechanismus der Evolutionstheorie, den Darwin mit der Metapher der *Selektion* bezeichnet, auf den Begriff zu bringen (↑Anpassung/Fitness).⁴⁷⁴

Darwin akzeptiert die Vorzüge von Spencers Formulierung gegenüber seiner eigenen ursprünglichen Ausdrucksweise und verwendet sie später selbst.⁴⁷⁵ Der Vorzug der Rede vom Überleben im Rahmen einer Evolutionstheorie liegt in den stärker kompetitiven und damit komparativen Konnotationen des Begriffs: In der Evolutionstheorie werden die Eigenschaften der Organismen hinsichtlich ihres Beitrags zu einem relativen Vorteil eines Organismus gegenüber einem anderen herausgestellt. – Wegen seiner evolutionstheoretischen Einbindung bleibt das Konzept des Überlebens aber eingeschränkt und vermag es nicht, die Reichhaltigkeit des Lebensbegriffs wiederzugeben. E. Fromm bemerkt eine gewisse »Nekrophilie« in dem Ausdruck: Es komme darin in erster Linie die Angst um das Leben und die Gefahr seiner Verletzung zum Ausdruck.⁴⁷⁶

Erleben

Das von »Leben« abgeleitete Wort »Erleben« hat seine Ursprünge im Mittelhochdeutschen (in der Bedeutung »von etwas betroffen werden« um 1270 bei Konrad von Würzburg).⁴⁷⁷ Es wird anfangs allein in Bezug auf den Menschen verwendet und bezeichnet das Erfahren besonderer Ereignisse und Widerfahrnisse im Leben, die intensiv wahrgenommen und mit einer starken Gefühlsqualität und Wertung verbunden werden (Luther 1534: »Meine tage [...] haben nichts guts erlebt«⁴⁷⁸; Hans Sachs 1534: »Und ob du gleich lang lebest noch, Erlebest du viel Unglücks doch«⁴⁷⁹; Goethe 1777: »das herrlichste was ich erlebt habe«⁴⁸⁰; Jean Paul 1800: »Wie schön ist so etwas, gemalt – wie viel schöner, erlebt!«⁴⁸¹).

Als philosophischer Terminus erscheint »Erleben« seit Beginn des 19. Jahrhunderts.⁴⁸² J.G. Fichte verwendet ihn zur Bezeichnung eines reflexionslosen Zustandes der unmittelbaren Erfahrung, in dem es gelte, »das wirkliche Reelle, das, was die wahre Thatsache deines gegenwärtigen Erfahrens und Le-

bens ist – was du wirklich *lebst*, und *erlebst* – von dem nicht wirklichen, bloß eingebildeten, und vorgebildeten, zu unterscheiden«.⁴⁸³ Bei Fichte und den ihm folgenden Philosophen »trägt das Wort den Ton der Unmittelbarkeit, mit der etwas Wirkliches erfaßt wird, die keiner fremden Beglaubigung bedarf und aller vermittelnden Deutung vorhergeht. Das Erlebte ist stets das Selbsterlebte, dessen Gehalt sich keiner Konstruktion verdankt« (Cramer 1972).⁴⁸⁴ Eine explizite Definition des Begriffs »Erlebnis« findet sich in einem philosophiehistorischen Handbuch aus dem Jahr 1838: »Erlebnis heißt alles, was man selbst erlebt (empfunden, geschaut, gedacht, gewollt, gethan oder gelassen) hat«.⁴⁸⁵

Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck in der Regel allein auf den Menschen bezogen. Dass nur Menschen zu einem Erleben in der Lage sind, behauptet C. Daub 1838 ausdrücklich: »Indem nun das menschliche Leben die Bewegung als Wahrnehmung ist, welche sie als thierisches nicht seyn kann, ist es kein bloßes Leben, sondern zugleich ein Erleben«.⁴⁸⁶ Im folgenden Jahr heißt es bei Daub: »Das Thier lebt, aber erlebt nichts«⁴⁸⁷. Auch im 20. Jahrhundert ist der Begriff meist auf die menschliche Welterfahrung bezogen (Winkler 1929: »[es] gebiert die sprachlich-begriffliche Tätigkeit stetig seelisches Erleben (Erkenntnis, Vorstellen, Wollen, Fühlen)«⁴⁸⁸).

Erst im Rahmen der sich konstituierenden theoretischen Biologie wird auch nicht-menschlichen Lebewesen ein Erleben zugeschrieben. So analysiert R. Woltereck 1932 Organismen als »erlebende Subjekte«. Selbst in Bezug auf Zellen hält es Woltereck für nicht abwegig, ihnen ein Erleben, aber ausdrücklich noch keine Seele zuzugestehen: »Es ist zum mindesten geschmacklos, das Erleben einer Darmzelle oder einer Kartoffel als psychisch zu bezeichnen«.⁴⁸⁹ Auch bei L. Klages findet sich 1932 die Anwendung des Erlebensbegriffs auf bewusstseinsfreie Lebensformen, z.B. auf Pflanzen: »ihr Erleben der Ferne und ihr Erleben der Nähe tragen wesentlich denselben Charakter«.⁴⁹⁰ Programmatisch bezieht H. Jonas 1951 die Dimension des Erlebens auf alle Lebewesen (oder zumindest alle Tiere; ↑Bedürfnis). Konstitutiv für Lebendigkeit ist nach Jonas eine subjektive Bedürftigkeit, die sich aus dem Angewiesensein aller Lebewesen auf äußere Ressourcen ergibt. In dem Bedürfnis manifestiert sich eine »fundamentale Selbstbesorgtheit alles Lebens«, das sowohl die Teleologie des Organischen im Sinne seiner Bezogenheit auf seine Umwelt bedinge (»Selbsttranszendierung durch die Bedürftigkeit«⁴⁹¹) als auch die »Dimension der Innerlichkeit« der Lebewesen begründe (»das absolute Interesse des Organismus an seinem eigenen

Dasein«⁴⁹²). Jonas vertritt daher die These, dass »Innerlichkeit koextensiv mit dem Leben ist.«⁴⁹³

Von philosophischer Bedeutung wird die Zuschreibung von einem Erleben zu Tieren in der Qualiadebatte im Rahmen der analytischen Philosophie des Geistes. In seinem berühmten Aufsatz »What is it like to be a bat?« konstatiert T. Nagel 1974: »Wir alle glauben, daß Fledermäuse Erlebnisse haben« (»we all believe that bats have experience«).⁴⁹⁴ Nagel wählt hier das Beispiel eines Säugetiers, und nicht »Wespen oder Flundern«, »weil man das Vertrauen darauf, daß es da Erlebnisse gibt, schrittweise verliert, wenn man den phylogenetischen Baum zu weit nach unten klettert.«⁴⁹⁵ Nagel weist mit seinem Vergleich auf den subjektiven Charakter und die phänomenale Qualität von Erfahrungen hin und auf die Möglichkeit, »daß es Tatsachen jenseits der Reichweite menschlicher Begriffe gibt«⁴⁹⁶, nämlich die subjektiven Erlebnisinhalte, die aus einer Ersten-Person-Perspektive unmittelbar erfahren werden.

Im Anschluss an solche Auffassungen ist es gegenwärtig nicht unüblich, ein Erleben grundsätzlich allen Lebewesen zuzuschreiben. N. Hinterberger spricht 1996 von »biologisch materiellem »Gewahrwerden« plus subjektivem Erleben bei einzelligen Organismen (denn hier kann Information aus phylogenetischen Gründen wirklich selbstgerichtet, also subjektiv und objektiv genutzt und modifiziert werden)«⁴⁹⁷. Der Molekularbiologe J.A. Shapiro argumentiert 2007, die neueren Erkenntnisse über die komplizierten Mechanismen der Signalübermittlung und Kommunikation bei Bakterien berechtige dazu, ihnen ein ↑Empfinden zuzuschreiben: »even the smallest cells are sentient beings«.⁴⁹⁸ Andere Autoren nehmen dagegen eine Graduierung an, die vom vollen Erleben des Menschen bis zum fehlenden Erleben der Einzeller reicht (Görnitz & Görnitz 2008: »Da unser menschliches Erleben viele unbewusste Anteile hat, fällt es leicht, auch sehr vielen Tieren ein Erleben zuzusprechen. [...] Dass Einzeller noch kein Erleben haben, ist gewiss keine unzulässige Aussage«⁴⁹⁹).

Für eine ungewöhnlich direkte Verbindung von »Leben« und »Erleben« plädiert K. Akerma im Jahr 2000: Nur insofern ein Organismus über ein Erleben verfüge, solle ihm auch Leben und der Status eines Lebewesens zuerkannt werden. Erleben liegt nach Akerma aber nur bei einigen Tieren mit einem differenzierten Nervensystem und qualitativen mentalen Zuständen vor. Auch das menschliche »Leben« ende mit seinem »Erleben«, selbst wenn der Mensch als »Organismus«, nicht aber als »Lebewesen« über die Phase seines Erlebens hinaus Bestand haben kann.⁵⁰⁰ H.W. Ingensiep kritisiert dies als eine zozentrische

Verkürzung des Lebensbegriffs auf ein nicht allen Organismen eigenes »Erleben«.⁵⁰¹ Er wendet sich in seiner Kritik also nicht gegen das Absprechen eines Erlebens bei Pflanzen, Pilzen und Mikroorganismen, sondern gegen das Verständnis von »Leben als Erleben«, weil damit eine »Zwei-Klassen-Gesellschaft« von Organismen etabliert würde, von denen die einen leben und die anderen nicht.⁵⁰²

Unabhängig von diesen Zuschreibungsfragen transportiert der Begriff des Erlebens Aspekte des Lebensbegriffs, die beim Begriff des Überlebens gerade verloren gegangen sind: die subjektive und unmittelbare Erfahrungsdimension. »Erleben« und »Überleben« können damit als zwei komplementäre Aspekte des Lebensbegriffs gelten, von denen (bisher) allein der zweite einen zentralen Gegenstand der Biologie bildet.

Ob Lebewesen, mit denen wir nicht in einem differenzierten kommunikativen Zusammenhang stehen, ein Erleben haben und wie dieses aussieht, kann nur spekulativ beurteilt werden. Weil es für ein Lebewesen konstitutiv ist, sich als eine Einheit gegenüber der Umwelt zu behaupten und zwischen nützlichen und schädlichen Einflüssen qualitativ zu unterscheiden (und sich entsprechend zu verhalten), ist es zumindest nicht prinzipiell ausgeschlossen, jedem Lebewesen ein qualitatives Erleben zuzuschreiben, das von der Analyse des Organismus als kausales System unterschieden ist.

Nachweise

- 1 La Farge, B. (1991). ‚Leben‘ und ‚Seele‘ in den altgermanischen Sprachen. Studien zum Einfluß christlich-lateinischer Vorstellungen auf die Volkssprachen: 395.
- 2 Glossae Herradinae (Die Althochdeutschen Glossen, hg. v. E. Steinmeyer & E. Sievers, Bd. 3, Berlin 1895): 417 (Nr. 26); vgl. auch Lerchner, G. (Hg.) (2009). Althochdeutsches Wörterbuch. Auf Grund der von Elias von Steinmeyer hinterlassenen Sammlungen, Bd. 5 (K und L): 708f.
- 3 Notker Labeo, Der Psalter (Die Werke Notkers des Deutschen, Bd. 10, hg. v. P.W. Tax, Tübingen 1975/83): 543 (Canticum Ezechiae 17); vgl. La Farge (1991): 15; Lerchner (Hg.) (2009): 709.
- 4 La Farge (1991): 270f.
- 5 a.a.O.: 394f.
- 6 Homer, Odyssee 14, 96; 16, 429; auch Aristoteles, Hist. anim. 608b21.
- 7 Vgl. Ringgren, H. (1977). hājāh. In: Botterweck, G.J. & Ringgren, H. (Hg.). Theologisches Wörterbuch zum Alten Testament, Bd. II, 874-898: 884f.
- 8 Genesis 25, 7; 47, 28; Deuteronomium 32, 39; vgl. Piper, O.A. (1962). Life. In: The Interpreter's Dictionary of the Bible, vol. 3, 124-130; Link, H.-G. (1969). Leben. In: Coenen, L., Beyreuther, E. & Bietenhard, H. (Hg.). Theologisches Begriffslexikon zum Neuen Testament, Bd. II, 837-847: 840.
- 9 Vgl. Seebass, H. (1986). nāfās. In: Botterweck, G.J., Ringgren, H. & Fabry, H.-J. (Hg.). Theologisches Wörterbuch zum Alten Testament, Bd. V, 531-555; Tengström, S. (1993). rūah. In: Fabry, H.-J. & Ringgren, H. (Hg.). Theologisches Wörterbuch zum Alten Testament, Bd. VII, 385-418.
- 10 Genesis 6, 17; 7, 22; vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 92; 97.
- 11 Akerma, K. (2007). *Wir selbst*. Der Archimedische Punkt für eine willkürfreie Definition des Wortes »Lebewesen«. www.philosophieren.de (März 2007): 9f.
- 12 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte, Bd. I: 4.
- 13 a.a.O.: 16.
- 14 Bunge, M. & Mahner, M. (2004). Über die Natur der Dinge. Materialismus und Wissenschaft: 61.
- 15 Burdach, K.F. (1842). Blicke ins Leben, Bd. I. Comparative Psychologie, erster Theil: 27; vgl. ders. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 10 (§24).
- 16 Wiggins, D. (1980). Sameness and Substance: 80.
- 17 Scharck, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 290.
- 18 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 142.
- 19 W. (1811). [Rez. Hufeland, F. (1811). Ueber Sympathie, I. Teil]. Asklepieion. Allgemeines medicinisch-chirurgisches Wochenblatt 1 (Nr. 79), 1249-1264: 1255.
- 20 Burdach, K.F. (1819). Vom Baue und Leben des Gehirns, Bd. I: 8.
- 21 Bülow, K. von (1957). Der Weg des Lebens, I. Die Anfänge im Wasser; 2. Der Schritt aufs Land. Kosmos 53, 20-25, 74-81.
- 22 Robin, C. (1880). Recherches historiques sur l'origine et le sens des termes organisme et organisation. Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux 16, 1-55: 32f.
- 23 Vgl. Boette (1933). Leben. In: Bächtold-Stäubli, H. (Hg.). Handwörterbuch des deutschen Aberglaubens, Bd. 5, 952-956: 953.
- 24 Vgl. Meyer, M.F. (2008). Der Wandel des Psyche-Begriffs im frühgriechischen Denken von Homer bis Heraklit. Arch. Begriffsgesch. 50, 9-28: 9f.
- 25 Pythagoras (Diels/Kranz): 14, 8a; Heraklit B85; vgl. Meyer (2008): 18; 22f.
- 26 Heraklit: B62; vgl. Held, K. (1980). Heraklit, Parmenides und der Anfang von Philosophie und Wissenschaft: 278f.; Meyer (2008): 24.
- 27 Vgl. Hilt, A. (2005). Ousia, Psyche, Nous. Aristoteles' Philosophie der Lebendigkeit: 22; Schwabl, H. (2005). Frühgriechische Seelenvorstellungen. In: Klein, H.-D. (Hg.). Der Begriff der Seele in der Philosophiegeschichte, 29-99.
- 28 Platon, Phaidon 105d.
- 29 Platon, Phaidros 245c
- 30 Vgl. Schaepe, S. (2009). Grundlegungen I, Das Leben bei Platon und Aristoteles. In: Schaepe, S. & Bahr, P. (Hg.). Das Leben, I. Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs, 3-32: 6.
- 31 Platon, Timaios 77c
- 32 Platon, Timaios 38e-40a; 41ff.; Politikos 269c-270; vgl. Aristoteles, De caelo 285a; 292.
- 33 Platon, Timaios 31bff.
- 34 Vgl. Diogenes Laertius VII, 139.
- 35 Vgl. Grant, E. (1994). Planets, Stars, and Orbs: 473ff.
- 36 Aristoteles, De an. 412b.
- 37 a.a.O.: 412a.
- 38 a.a.O.: 402a.
- 39 a.a.O.: 412b.
- 40 Hilt, A. (2005). Ousia, Psyche, Nous: 20; Quarantotto, D. (2010). Aristotle on the soul as a principle of biological unity. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist „Leben“? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 35-53; Miller, M.G. & Miller, A.E. (2010). Aristotle's dynamic conception of the Psyche as being-alive. In: ebd., 55-88.
- 41 Vgl. Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation In: dies., Aristotle's *De motu animalium*, 59-106: 72f.; Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 275-285: 278f.; Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 300.
- 42 Vgl. Sorabji, R. (1980). Necessity, Cause, and Blame. Perspectives on Aristotle's Theory: 168.
- 43 Nachweise für Tab. 160: Aristoteles, De an. 412a; 413a; Alexander von Aphrodisias (um 200). De anima (Supplementum Aristotelicum, vol. II, pars I, Berlin 1887): 1, 118; Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae (Vollständige, ungekürzte deutsch-lateinische Ausgabe der Summa Theologica, hg. v. d. Katholischen Akademikerverband,

- Bd. 2, Salzburg 1934): 119f. (I, qu. 18, art. 1); Paracelsus (1526-27). *De vita longa* (Sämtliche Werke, I. Abt., Bd. 3, hg. v. K. Sudhoff, München 1930, 247-292): 249; Fernel, J. (1542/51). *De naturali parte medicinae*. In: *Universa medicina*: 414 (V, 16); Stahl, G.E. (1708). *Theoria medica vera* (dt. Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86; Boerhaave, H. (1708). *Institutiones medicae* (dt. Herman Boerhaavs Physiologie. Uebersetzt und mit Zusätzen vermehrt von J. P. Eberhard, Halle 1754): 43; Leibniz, G.W. (1714). *Les principes de la philosophie ou la monadologie* (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 468; Zedler, J.H. (1737). *Leben*. In: *Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste*, Bd. 16, Sp. 1261-1265: 1261; Boerhaave, H. (1739). *Praelectiones academicae*, Bd. 1: 72 (§32); Crusius, C.A. (1745). Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiefern sie den zufälligen entgegengesetzt werden: 896 (§458); Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (*Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 46; Menuret, J.J. (1765). *Maladie*. In: *Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences, des arts et des métiers*, Bd. 9, 929-940: 930; Bruckner, J. (1768). *A Philosophical Survey of the Animal Creation*: 4; Voltaire (1772). *Vie*. In: *Questions sur l'encyclopédie*, Bd. 9, 55-58: 55; Kant, I. (1786). *Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft* (AA, Bd. IV, 465-565): 544; Vicq-d'Azyr, F. (1786). *Traité d'anatomie et de physiologie*, Bd. 1: 122; Hunter, J. [1786-87]. *Lectures on the Principles of Surgery* (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 223; Girtanner, C. (1790). *Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée*. *Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts* 37, 139-154: 150; Roose, T.G.A. (1797). *Grundzüge der Lehre von der Lebenskraft*: 13; Humboldt, A. von (1797). *Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern*, 2 Bde.: II, 433f.; Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele* (AA, Bd. I, 6): 237; Bichat, X. (1800). *Recherches physiologiques sur la vie et la mort* (Genève 1962): 43; Burdach, K.F. (1800). *Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst*: 10 (§24); Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte* Bd. 1: 23; Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 403; Augustin, F.L. (1809). *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1. *Allgemeine Physiologie und Assimilation*: 59; Mayer, A.C. (1817). *Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens*. *Deutsch. Arch. Physiol.* 3, 84-104: 104; Cuvier, G. (1817). *Le règne animal distribué d'après son organisation*, 3 Bde.: I, 13; Carus, C.G. (1818). *Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens*. *Deutsches Archiv für die Physiologie* 4, 47-60: 50f.; Krause, K.C.F. (1828). *Das System der Rechtsphilosophie* (Leipzig 1874): 27; Comte, A. (1838). *Biologie. Cours de philosophie positive*, Bd. 3: 225; Schopenhauer, A. (1851). *Parerga und Paralipomena* (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 191; Broca, P. (1860). *Rapport sur la question soumise à la Société de Biologie au sujet de la réviviscence des animaux desséchés*. *Comp. Rend. Soc. Biol.* 3me sér. 2, 1-139: 12; Spencer, H. (1864/98). *The Principles of Biology*, vol. 1: 99; Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 141f.; Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 113; Engels, F. (1878). *Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft* (MEW, Bd. 20): 75; Littré, E. (1879). *L'hypothèse de la génération spontanée. La philosophie positive* 22, 165-180: 177; Robin, C. (1880). *Recherches historiques sur l'origine et le sens des termes organisme et organisation*. *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux* 16, 1-55: 32f.; Verworn, M. (1895). *Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben*: 130; Chamberlain, H.S. (1905). *Immanuel Kant. Die Persönlichkeit als Einführung in das Werk* (München 1921): 499; Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice* (Paris 1948): 128f.; Hartmann, E. von (1907). *Grundriß der Naturphilosophie*: 121; Driesch, H. (1909/28). *Philosophie des Organischen*: 7; Roux, W. (Hg.) (1912). *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*: 241; Henderson, L.J. (1913). *The Fitness of the Environment* (dt. *Die Umwelt des Lebens*, Wiesbaden 1914): 15; Goette, A. (1921). *Die Entwicklungsgeschichte der Tiere*: 358; Ungerer, E. (1922). *Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie*: 78; Pikler, J.J. (1926). *Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens*. *Zeitschrift für Konstitutionslehre* 12, 1-49: 43f.; Hartmann, M. (1927/53). *Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben*: 19; Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 89; Lehmann, F.M. (1935). *Logik und System der Lebenswissenschaften*: 52; Dingler, H. (1940). *Ist die Entwicklung der Lebewesen eine Idee oder eine Tatsache? Der Biologe* 9, 222-232: 229; Schrödinger, E. (1944). *What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell* (dt. *Was ist Leben?*, München 1989): 122; Alexander, J. (1948). *Life. Its Nature and Origin*: 88; Bertalanffy, L. von (1949). *Das biologische Weltbild*, Bd. 1. *Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft*: 124; Sommerhoff, G. (1950). *Analytical Biology*: 195; Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 517; Horowitz, N. (1959). *On defining 'life'*. In: Clark, F. & Syngé, R.L.M. (eds.). *Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth*, 106-107: 106; Muller, H.J. (1966). *The gene material as the initiator and the organizing basis of life*. *Amer. Nat.* 100, 493-517: 513; Shklovskii, I.S. & Sagan, C. (1966). *Intelligent Life in the Universe*: 197; Rensch, B. (1968). *Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage*: 54; Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). *De máquinas y seres vivos* (engl. *Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living*, Dordrecht 1980 = Boston Studies in the Philosophy of Science, vol. 42): 76f.; 82; Elsasser, W.M. (1975). *The Chief Abstractions of Biology*: 129; Maynard Smith, J. (1975). *The Theory of Evolution*: 96 (nicht in der 1. Aufl. 1958!; wahrscheinlich aber in der 2. Aufl. 1966); Dillon, L.S. (1978). *The Genetic Mechanism and the Origin of Life*: 408; Folsome, C.E. (1979). *The Origin of Life. A Warm Little Pond*: 73; Wicken, J.S. (1985). *Thermodynamics and the conceptual structure of evolutionary theory*. *J. theor. Bio.* 117, 363-383: 378; vgl. ders. (1987). *Evolution, Thermodynamics, and Information: Ex-*

- tending the Darwinian Paradigm: 68; Kauffman, S.A. (1991). The science of complexity and "origins of order". PSA 1990, vol. 2, 299-322: 309; Joyce, G. (1994). Foreword. In: Deamer, D.W. & Fleischaker, G.R. (eds.). *Origins of Life. The Central Concepts*, xi-xii: xi; Penzlin, H. (1994). „Leben“ – was heißt das? Biologen in unserer Zeit 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82; Nakamura, H. (1996). The definition of life. In: Rizzotti, M. (ed.). *Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology*, 167-186: 167; Omodeo, P. (1996). What is a living being? In: Rizzotti, M. (ed.). *Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology*, 187-198: 187; Brooks, D.R. (2000). The nature of the organism. Life has a life of its own. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). *Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics*, 257-265: 262; Korzeniewski, B. (2001). Cybernetic formulation of the definition of life. *J. theor. Biol.* 209, 275-286: 278; Ruiz-Mirazo, K., Peretó, J. & Moreno, A. (2004). A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 34, 323-346: 330f.; Muraca, B. (2007). Teleologie der Organismen – Grenzbegriff oder ontologische Notwendigkeit? In: Koutroufinis, S.A. (Hg.). *Prozesse des Lebendigen. Zur Aktualität der Naturphilosophie A. N. Whiteheads*, 63-95: 91; Damiano, L. & Luisi, P.L. (2010). Towards an autopoietic redefinition of life. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 40, 145-149: 149; Anonymus (2006). *Leben*. In: Brockhaus. *Enzyklopädie in 30 Bänden*, 21. Aufl. 2006, Bd. 16, 467-471: 467; Wikipedia 2010.
- 44 Aristoteles, *De gen. anim.* 762a18ff.; vgl. Kullmann, W. (2010). Übergänge zwischen Unbeseeltheit und Leben bei Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben*, 115-135: 134.
- 45 Platon, *Politeia* 436a.
- 46 Aristoteles, *De part. anim.* 681a12ff.; vgl. Kullmann (2010): 119.
- 47 Aristoteles, *De gen. anim.* 731b4; vgl. Hilt (2005): 173.
- 48 Aristoteles, *De an.* 412a13-15.
- 49 a.a.O.: 413a31-32.
- 50 Feldman, F. (1992). *Confrontations with the Reaper. A Philosophical Study of the Nature and Value of Death*: 26.
- 51 Vgl. Kullmann, W. (1979). Die Teleologie in der aristotelischen Biologie: 18; Scharck, M. (2005). *Lebewesen versus Dinge*: 245f.
- 52 Aristoteles, *Topik* (Übers. E. Rolfes, Hamburg 1995) 148a30-31; vgl. Voigt, U. (2010). Von Seelen, Figuren und Seeleuten. Zur Einheit und Vielfalt des Begriffs des Lebens (ζωή) bei Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben*, 17-33: 22f.
- 53 Aristoteles, *Topik* 148a.
- 54 Hilt (2005): 14.
- 55 Vgl. Hilt (2005): 20f.; Kloskowski, K. (1999). Is the essence of life a natural or philosophical problem? In: Tymieniecka, A.-T. (ed.). *Life. Scientific Philosophy, Phenomenology of Life and the Sciences of Life*, 265-275: 272.
- 56 Paulus, *Eph.* 2, 4/5.
- 57 Joh. 12,50; 17,2; 1 Tim 1,16; 6,12; Tit 1,1f.; vgl. Dautzenberg, G. (1990). *Leben, Neues Testament. Theologische Realenzyklopädie*, Bd. 20, 526-530.
- 58 1 Tim. 6,19.
- 59 1 Kor. 15,19.
- 60 Röm. 8,4; 8,13. Gal. 2,20; Phil. 1,22.
- 61 Plotin (253-270). [Die Tugenden] (Plotins Schriften, Bd. 1, hg. v. R. Harder, Hamburg 1956, 332-349): 348 (I, 2[19], 7, 24-27).
- 62 Origines (3. Jh.), *Commentarii in evangelium Joannis* (hg. v. E. Preuschen, Leipzig 1903): 74, Z. 30f. (II, 17, 123).
- 63 Kyrill von Jerusalem (4. Jh.). *Hiersolymorum archiepiscopi opera* (hg. v. J. Rupp, München 1860, Bd. 2): 332 (XVIII, 29).
- 64 Meister Eckhart, *Expositio Sancti Evangelii secundum Iohannem* (Lateinische Werke, Bd. 3, Stuttgart 1994): 51; vgl. Hübner, J. (1990). *Leben, historisch/systematisch*. In: *Theologische Realenzyklopädie*, Bd. 20, 530-561: 531f.
- 65 Marksches, C. (2005). Ist Theologie eine Lebenswissenschaft?: 15.
- 66 a.a.O.: 20.
- 67 Plotin (253-270). [Die Unsterblichkeit der Seele] (Plotins Schriften, Bd. 1, hg. v. R. Harder, Hamburg 1956, 26-69): 62 (IV, 7, 11 [69]).
- 68 Plutarch (1.-2. Jh.). *Moralia* [fac. an.] (hg. v. K. Ziegler, Bd. 6/3, Leipzig 1959): 53, Z. 27-30 (Nr. 5); vgl. Marksches (2005): 11f.
- 69 Augustinus (413-26). *De civitate Dei* (Patrologia Latina, Bd. 41): 378; 385f. (XIII, 2, 12).
- 70 Hugo von St. Viktor (ca. 1140). *De sacramentis Christianae fidei* (Patrologia Latina, Bd. 176, 173-618): 263 (VI, 1).
- 71 a.a.O.: 334 (X, 5).
- 72 Bernhard von Clairvaux (ca. 1150). *De brevitae vitae*. In: *Liber de modo bene vivendi* LXIX (Patrologia Latina, Bd. 184, Paris 1854, 1199-1306): 1301; vgl. *Sermo XVII* (Patrologia Latina, Bd. 183, 249-254): 250.
- 73 Johannes Scotus Eriugena, *De divisione naturae* (Hamburg 1984): III, 400.
- 74 Ingensiep, H.W. (2001). *Geschichte der Pflanzenseele*: 141.
- 75 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: I, q. 18, art. 1; vgl. Schröer, C. (2010). Von der antiken Seelenlehre zur empirischen Biologie. Die Rezeption des aristotelischen Lebensbegriffs bei Thomas von Aquin. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben*, 367-384.
- 76 Nikolaus von Kues (1463). *De ludo globi* (hg. von G. von Bredow, Hamburg 1999): 24 (I, 22f.).
- 77 a.a.O.: 24 (I, 24).
- 78 Paracelsus (1526-27). *De vita longa* (Sämtliche Werke, I. Abt., Bd. 3, hg. v. K. Sudhoff, München 1930, 247-292): 249.
- 79 Fernel, J. (1542/51). *De naturali parte medicinae*. In: *Universa medicina*: 414 (V, 16).
- 80 Descartes, R. (1632). *Traité de l'homme* (Œuvres, Bd. XI, 119-202): 202; vgl. ders. (1637). *Discours de la méthode* (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 45f.; 50.
- 81 Vgl. Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*:

388.

- 82** Vgl. Des Chene, D. (2005). Mechanisms of life in the seventeenth century: Borelli, Perrault, Régis. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 36, 245-260.
- 83** Perrault, C. (1683). Mécanique des animaux (in: *Essais de physique*, Bd. 2, in: *Oeuvres diverses de physique et de mécanique*, Leiden 1721, Bd. 1): 329.
- 84** Ray, J. (1691). *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*: 42.
- 85** Digby, K. (1644). Two Treatises in the one of which the Nature of Bodies, in the other, the Nature of Man's Soule is Looked into: 205; vgl. Cheung, T. (2008). *Res vivens*: 25.
- 86** Digby (1644): 208.
- 87** More, H. (1659). *The Immortality of the Soul* (Dordrecht 1987): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).
- 88** a.a.O.: 107 (Buch II, Kap. V, 1).
- 89** Glisson, F. (1672). *Tractatus de natura substantiae energetica, seu de vita naturae*: 226; vgl. Hartbecke, K. (2006). *Metaphysik und Naturphilosophie im 17. Jahrhundert*. Francis Glissons Substanztheorie in ihrem ideengeschichtlichen Kontext: 165; Cheung, T. (2008). *Res vivens*. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 140.
- 90** Leibniz, G.W. (1714/2). *Les principes de la philosophie ou la monadologie* (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 468.
- 91** Leibniz, G.W. (1705). *Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques* (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 330.
- 92** Zedler, J.H. (1737). *Leben*. In: *Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste*, Bd. 16, Sp. 1261-1265: 1261.
- 93** Boerhaave, H. (1708). *Institutiones medicae*: 11 (Nr. 35); ebenso 2. Aufl. 1710.
- 94** Boerhaave, H. (1708/27). *Institutiones medicae* (4. Aufl.): 15 (Nr. 47); vgl. Duchesneau, F. (1982). *La physiologie des lumières*. Empirisme, modèles et théorie: 111.
- 95** Boerhaave, H. (1708). *Institutiones medicae* (dt. Herman Boerhaavs Physiologie. Uebersetzt und mit Zusätzen vermehrt von J. P. Eberhard, Halle 1754); vgl. ders. (1708/10): 10 (Nr. 29); ders. (1708/27): 14 (Nr. 14).
- 96** Boerhaave, H. (1739). *Praelectiones academicae*, Bd. 1: 72 (§32).
- 97** Needham, J.T. (1750). *Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés*: 335; 375; vgl. Barsanti, G. (1994). Lamarck and the birth of biology 1740-1810. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). *Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840*, 47-74: 63.
- 98** Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 238.
- 99** Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 2: 340 (Kap. 10).
- 100** Buffon, G.L.L. (1775). *Histoire naturelle, générale et particulière*, Suppl. Bd. 4: 514; vgl. McLaughlin, P. (2005). Spontaneous versus equivocal generation in early modern science. *Ann. Hist. Philos. Biol.* 10, 79-88: 85.
- 101** Bonnet, C. de (1762/68). *Considérations sur les corps organisés* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5-6, Neuchâtel 1779): I, 191.
- 102** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 54; vgl. 354.
- 103** Bonnet, C. (1769). *Palingénésie philosophique* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 15, Neuchâtel 1783): 92; vgl. Schiller, J. (1978). *La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie*: 37.
- 104** Vicq-d'Azyr, F. (1786). *Traité d'anatomie et de physiologie*, Bd. 1: 6.
- 105** Bruckner, J. (1768). *A Philosophical Survey of the Animal Creation*: 4.
- 106** a.a.O.: 133.
- 107** Girtanner, C. (1790). *Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée*. *Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts* 37, 139-154: 150.
- 108** Broca, P. (1860). *Rapport sur la question soumise à la Société de Biologie au sujet de la réviviscence des animaux desséchés*. *Comp. Rend. Soc. Biol.* 3me sér. 2, 1-139: 12; auch: Bécclard nach Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 30.
- 109** Crusius, C.A. (1745). *Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiefern sie den zufälligen entgegengesetzt werden*: 901 (§458).
- 110** a.a.O.: 896 (§458).
- 111** Jakob, L.H. von (1791). *Grundriß der Erfahrungs-Seelenlehre*: 26 (§37).
- 112** Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte*, Bd. 1: 21.
- 113** a.a.O.: 98.
- 114** Kant, I. (1786). *Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft* (AA, Bd. IV, 465-565): 544.; vgl. ders. (1788). *Kritik der praktischen Vernunft* (AA, Bd. V, 1-163): 9.
- 115** Stadler, A. (1883). *Kants Theorie der Materie*: 153; Ingensiep, H.W. (2004). *Organismus und Leben bei Kant*. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). *Kant Reader*, 107-136: 119; ders. (2009). *Probleme in Kants Biophilosophie. Zum Verhältnis von Transzendentalphilosophie, Teleologiemetaphysik und empirischer Bioontologie bei Kant*. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). *Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung*, 79-114: 101f.
- 116** Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 394.
- 117** a.a.O.: 449; 466.
- 118** Kant, I., *Opus postumum* (AA, Bd. XXI-XXII): I, 66.
- 119** Kant (1790/93): 373.
- 120** a.a.O.: 373f.
- 121** Kant, I. (1788). *Kritik der praktischen Vernunft* (AA, Bd. V, 1-163): 162.
- 122** Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele* (AA, Bd. I, 6): 237.
- 123** Hegel, G.W.F. (1812-16/31). *Wissenschaft der Logik* (Werke, Bd. 5-6, Frankfurt/M. 1986): II, 472.
- 124** Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 435; vgl. I, 374ff.; ders. (1812-

- 16/31): II, 473.
- 125** Kant (1790/93): 371.
- 126** Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte: 13.
- 127** Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoffeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, Bd. II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95.
- 128** Hegel (1812-16/31): II, 484f.; vgl. Düsing, K. (1986). Die Idee des Lebens in Hegels Logik. In: Horstmann, R.-P. & Petry, M.J. (Hg.). Hegels Philosophie der Natur. Beziehungen zwischen empirischer und spekulativer Naturerkenntnis, 276-289: 286f.
- 129** Hegel (1812-16/31): II, 471.
- 130** Lamarck, J.B. (1797). Mémoires de physique et d'histoire naturelle: 255.
- 131** a.a.O.: 249f.
- 132** Lamarck, J.B. de (1801-03). Sur l'origine des êtres vivans (Inédits de Lamarck, 1795-1817, ms. 742-6, Paris 1972, 179-185): 181; vgl. ders. (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 403; Barsanti (1994): 55.
- 133** Lamarck, J.B. de (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivans: 70.
- 134** a.a.O.: 71.
- 135** Lamarck (1809): I, 91.
- 136** Lamarck, J.B. (1800). Discours d'ouverture du cours de zoologie, an VIII. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique 40 (1906), 459-482: 461; vgl. Lamarck (1809): I, 92.
- 137** Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, Bd. 1: 13.
- 138** Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. I: v.
- 139** Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 77.
- 140** Joh. 1, 1-4.
- 141** Helmont, J.B. van (1648). Vita. In: Ortus Medicinae.
- 142** Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 189.
- 143** Treviranus, G.R. (1805). Biologie, Bd. 3: 40.
- 144** Fichte, J.G. (1806). Ueber das Wesen des Gelehrten (AA, Bd. I, 8, 37-139): 71.
- 145** Bartels, E. (1808). Systematischer Entwurf einer allgemeinen Biologie: 14.
- 146** Hegel, G.W.F. (1805-30). Vorlesungen über die Geschichte der Philosophie (Werke, Bd. 18-20, Frankfurt/M. 1986): II, 174.
- 147** Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1. Allgemeine Physiologie und Assimilation: 59.
- 148** a.a.O.: 63.
- 149** Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 2: 17 (Nr. 860).
- 150** a.a.O.: 18 (Nr. 865).
- 151** Oken, L. (1809-11/31). Lehrbuch der Naturphilosophie: 21 (§ 78).
- 152** Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 2[172] (KSA, Bd. 12, 153).
- 153** Vgl. Heimsoeth, H. (1964). Die sechs großen Themen der abendländischen Metaphysik und des ausgehenden Mittelalters: 165.
- 154** Haeckel, E. (1876). Ueber die Wellenzugung der Lebenstheilen oder die Perigenesis der Plastidule (in: Gemeinverständliche Vorträge und Abhandlungen aus dem Gebiete der Entwicklungslehre, Bd. 2, Bonn 1902, 31-96): 60.
- 155** Haeckel, E. (1917). Kristallseelen. Studien über das anorganische Leben: VIII.
- 156** a.a.O.: 27ff.
- 157** Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (dt. Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86.
- 158** Stahl, G.E. (1708). Medicinae dogmatico-systematicae partis theoreticae sectio I. quam constituit physiologia. In: Theoria medica vera: 200 (I, v); wörtlich so auch in Theoria medica vera (3 Bde., Leipzig 1831-33, Bd. 1, 221-491): 229 (I, 1); vgl. Ceglia, F.P. de (2000). Introduzione alla fisiologia di Georg Ernst Stahl: 33.
- 159** Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 3, 84-104: 104.
- 160** Schopenhauer, A. (1851). Parerga und Paralipomena (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 191.
- 161** Paracelsus (1526-27). De vita longa (Sämtliche Werke, Abt. I., Bd. 3, München 1930, 247-292): 249; vgl. Aschner, B. (Übs.). Paracelsus. Sämtliche Werke, Bd. 3, Jena 1930, 120-168): 122.
- 162** Aschner (Übs.) (1930): 123; 167f.
- 163** a.a.O.: 167.
- 164** Paracelsus (1526-27): 250.
- 165** Paracelsus, Liber meteoror (Bücher und Schriften, hg. v. J. Huser, Basel 1589, Bd. 2): 80; vgl. Pagel, W. (1958). Paracelsus. An Introduction to Philosophical Medicine in the Era of the Renaissance: 106.
- 166** Adanson, M. (1763). Les familles naturelles des plantes, 2 Bde.: I, I, clxiv; vgl. Stafleu, F.A. (1963). Adanson and the "Familles des plantes". In: Lawrence, G.H.M. (ed.). Adanson 1, 123-264: 183.
- 167** Baker, H. (1764). Employment for the Microscope: 256.
- 168** Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 184.
- 169** Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 7.
- 170** Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 241.
- 171** Carus, C.G. (1818). Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 4, 47-60: 47.
- 172** Carus, C.G. (1838-40/47-49). System der Physiologie, 2 Bde.: I, 7.
- 173** a.a.O.: 47.
- 174** a.a.O.: 51.
- 175** Müller, J. (1833/37). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, Bd. 1: 33.
- 176** Baer, K.E. von (1866). Ueber den Zweck in den Vorgängen der Natur, Erste Abtheilung. Ueber Zweckmäßigkeit oder Zielstrebigkeit überhaupt (Reden gehalten in

- wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, St. Petersburg 1876, 49-105): 53.
- 177** Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
- 178** Scheler, M. (1913-16). Der Formalismus in der Ethik und die materiale Wertethik (Bern 1966): 285.
- 179** Jonas, H. (1966). The Phenomenon of Life. Toward a Philosophical Biology (dt. Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994): 94.
- 180** Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 275.
- 181** ebd.
- 182** Rolph, W.H. (1882). Biologische Probleme, zugleich als Versuch einer rationalen Ethik; vgl. Müller-Lauter, W. (1978). Der Organismus als innerer Kampf. Der Einfluss von Wilhelm Roux auf Friedrich Nietzsche. Nietzsche-Studien 7, 189-235: 222f.; Pfotenauer, H. (1985). Die Kunst als Physiologie. Nietzsches ästhetische Theorie und literarische Produktion: 73.
- 183** Nietzsche, F. (1888). Fragment 14[121] (KSA, Bd. 13, 301).
- 184** Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 2[68] (KSA, Bd. 12, 92).
- 185** Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 106.
- 186** a.a.O.: 266.
- 187** a.a.O.: 128f.
- 188** Vgl. Solies, D. (1998). Natur in der Distanz. Zur Bedeutung von Georg Simmels Kulturphilosophie für die Landschaftsästhetik: 35ff.
- 189** Simmel, G. (1913). Das individuelle Gesetz (in: Das individuelle Gesetz, hg. v. M. Landmann, Frankfurt/M. 1987, 174-230): 205.
- 190** Simmel, G. (1918). Lebensanschauung (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 220.
- 191** a.a.O. 224.
- 192** a.a.O. 223.
- 193** a.a.O.: 229.
- 194** a.a.O.: 225.
- 195** a.a.O.: 234f.
- 196** Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 297.
- 197** Simmel (1918): 225.
- 198** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 133f.
- 199** a.a.O.: 132.
- 200** Hengstenberg, H.E. (1968). Zur Ontologie des Lebendigen. In: Das Geheimnis des Lebens. Veröff. Kathol. Akad. Erzdiöz. Freiburg 13, 9-24: 11f.
- 201** Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 675.
- 202** Chamberlain, H.S. (1905). Immanuel Kant. Die Persönlichkeit als Einführung in das Werk (München 1921): 496; Plessner (1928): 139.
- 203** Mayr, E. (1959). Where are we? Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 1-14: 1.
- 204** Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 42.
- 205** Rehmann-Sutter, C. (1993-94). Was ist ein Lebewesen? Zur philosophischen Herausforderung durch die Molekularbiologie. Scheidewege 23, 142-159: 156.
- 206** a.a.O.: 159.
- 207** Markl, H. (1983). Wie unfrei ist der Mensch? In: ders. (Hg.). Natur und Geschichte, 11-50: 47.
- 208** Kuhn-Schwyder, E. (1964). Das Leben im Strom der Zeit. In: Meyer, R.W. (Hg.). Das Zeitproblem im 20. Jahrhundert, 213-246: 213.
- 209** Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 154.
- 210** Ruiz-Mirazo, K., Peretó, J. & Moreno, A. (2004). A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. Origins of Life and Evolution of Biospheres 34, 323-346: 330f.; vgl. Ruiz-Mirazo, K. & Moreno, A. (2004). Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life. Artificial Life 10, 235-259.
- 211** Ruiz-Mirazo, K., Peretó, J. & Moreno, A. (2010). Defining life or bringing biology to life. Origins of Life and Evolution of Biospheres 40, 203-213: 207.
- 212** Valéry, P. (1932-33). Ø. In: Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992): 269.
- 213** Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 243.
- 214** Lukrez, De rerum natura II, 79.
- 215** Vgl. Boden, M.A. (1999). Is metabolism necessary? Brit. J. Philos. Sci. 50, 231-248: 243.
- 216** Comte, A. (1838). Biologie. Cours de philosophie positive, Bd. 3: 225.
- 217** Spencer, H. (1864/98). The Principles of Biology, vol. 1: 99.
- 218** Bedau, M.A. (1996). The nature of life. In: Boden, M.A. (ed.). The Philosophy of Artificial Life, 332-357: 338.
- 219** a.a.O.: 341.
- 220** a.a.O.: 354.
- 221** Valéry (1900-45): 262.
- 222** a.a.O.: 271.
- 223** Valéry, P. (1900-45). Cahiers, Bd. XVI: 432.
- 224** Vgl. Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Principles of self-generation and self-maintenance. Acta Biotheor. 34, 125-138; dies. (1989). Organisation von Lebewesen – Selbsterstellung und Selbsterhaltung. In: Hesch, R.D. (Hg.). Endokrinologie. Teil A. Grundlagen, 203-221.
- 225** Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20): 75.
- 226** Verworm, M. (1895). Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben: 130.
- 227** Dillon, L.S. (1978). The Genetic Mechanism and the Origin of Life: 408; vgl. auch Fox, S.W. (1996). A definition of life derived from synthesis of protolife. In: Rizzotti, M. (ed.). Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology, 67-75: 67.
- 228** Brücke, E. von (1862). Die Elementarorganismen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Cl. (2. Abt.) 44, 381-406: 386.

- 229** Häberlin, P. (1957). *Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie*: 8.
- 230** Roux, W. (1915). *Das Wesen des Lebens*. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). *Die Kultur der Gegenwart*, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. *Allgemeine Biologie*, 173-187: 175.
- 231** Whewell, W. (1840/47). *The Philosophy of the Inductive Sciences*, 2 vols.: I, 574.
- 232** Nachweise für Tab. 164: Aristoteles, *De an.* 413a; Bourguet, L. (1729). *Lettres philosophiques sur la formation des sels et des cristaux et sur la génération & le mécanisme organique des plantes et des animaux*: 147; Kielmeyer, C.F. (1793). *Über die Verhältnisse der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse*: 9f.; Mayer, A.C. (1817). *Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens*. *Deutsch. Arch. Physiol.* 3, 84-104: 97ff.; Chaussier, F. & Adelon, N. (1819). *Organisation*. In: *Dictionnaire des Sciences Médicales* Tome 38, 205-235: 205f.; Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 112; Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 32; Engels, F. (1878). *Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft* (MEW Bd. 20): 77; Liebmann, O. (1899). *Organische Natur und Teleologie*. In: *Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien*. Zweites Heft, 230-275: 239f.; Ostwald, W. (1915). *Die allgemeinen Kennzeichen der organisierten Substanz*. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). *Die Kultur der Gegenwart* Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. *Allgemeine Biologie*, 150-172: 170f.; Roux, W. (1915). *Das Wesen des Lebens*. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). *Die Kultur der Gegenwart* Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. *Allgemeine Biologie*, 173-187: 175ff.; Petersen, H. (1919). *Über den Begriff des Lebens und die Stufen der biologischen Begriffsbildung*. *Arch. Entwicklungsmech. Org.* 45, 423-442: 425; Plate, L.H. (1922). *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre*: 17f.; Oparin, A.I. (1924). *Proiskhozdenie zhizny* (engl. *The Origin of Life*). In: Bernal, J.D. (1967). *The Origin of Life*, 199-234: 208; Woltereck, R. (1940). *Ontologie des Lebewesen*: 36ff.; Horowitz, N. (1959). *On defining 'life'*. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). *Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth*, 106-107: 106; Rothschild, K. (1959/63). *Theorie des Organismus*. *Bios. Psyche. Pathos*: 98 (vgl. 1. Aufl. 1959: 88); Oparin, A.I. (1960). *Das Leben. Seine Natur, Herkunft und Entwicklung*: 152; Kaplan, R.W. (1965). *Modelle der Lebensgrundfunktionen*. *Stud. Gen.* 18, 269-284: 271; Monod, J. (1970). *Le hasard et la nécessité* (dt. *Zufall und Notwendigkeit*, München 1975): 30; Maynard Smith, J. (1975). *The Theory of Evolution*: 96 (nicht in der 1. Aufl. 1958!; wahrscheinlich aber in der 2. Aufl. 1966); Crick, F. (1981). *Life Itself: Its Origin and Nature*; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 53ff.; Wolters, G. & Mittelstraß, J. (1984). *Leben*. In: Mittelstraß, J. (Hg.). *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Bd. 2, 549-552: 550; Küppers, B.-O. (1985). *Molecular Theory of Evolution*; Farmer, D. & Belin, A. (1992). *Artificial life: the coming revolution*. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). *Artificial Life II*, 815-840; Koutroufinis, S.A. (2008). *Leben – Lebewesen – Organismus*. In: Grüneberg, P. & Stache, A. (Hg.). *Fahrrad – Person – Organismus. Zur Konstruktion menschlicher Körperlichkeit*, 161-172: 167-169.
- 233** Aristoteles, *De an.* 413a.
- 234** Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1162a19ff.; *Hist. anim.* 589a2-5.
- 235** Aristoteles, *De an.* 410b.
- 236** Meyer, A. (1926). *Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie*: 40.
- 237** a.a.O.: 30.
- 238** Schaefer, G. (1990). *Die Entwicklung von Lehrplänen für den Biologieunterricht auf der Grundlage universeller Lebensprinzipien. Der mathematische und naturwissenschaftliche Unterricht* 43, 471-480: 472.
- 239** Wille, J. (1992). *Untersuchungen zum Lebensbegriff und Möglichkeiten der Anwendung, insbesondere im Biologieunterricht*. *Päd. Diss.*, Universität Hamburg: 337ff.
- 240** Maturana, H.R. (1970). *Biology of cognition* (dt. in: Maturana, H.R., *Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit*, Braunschweig 1982, 32-80): 32.
- 241** Vgl. Farmer & Belin (1992): 818.
- 242** Taylor, C. (1992). *"Fleshing out" artificial life II*. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). *Artificial Life II*, 25-38: 26.
- 243** Oparin, A.I. (1924). *Proiskhozdenie zhizny* (engl. *The Origin of Life*). In: Bernal, J.D. (1967). *The Origin of Life*, 199-234: 217.
- 244** Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, 3 Bde.: II, 68.
- 245** Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 107; ähnlich auch Meyer, A. (1926). *Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie*: 41.
- 246** Plessner (1928): 114.
- 247** Vgl. Bedau, M.A. (1996). *The nature of life*. In: Boden, M.A. (ed.). *The Philosophy of Artificial Life*, 332-357: 335.
- 248** Cleland, C.E. & Chyba, C.F. (2002). *Defining "life"*. *Orig. Life Evol. Biosph.* 32, 387-393: 391.
- 249** Feldman, F. (1995). *Life*. In: Kim, J. & Sosa, E. (eds.). *A Companion to Metaphysics*, 272-274.
- 250** Aristoteles, *Hist. anim.* 588b.
- 251** Clauberg, J. (1654). *Logica vetus et nova* (*Opera omnia philosophica*, Bd. II, Amsterdam 1691, 765-904): 877 (IV, 6, 47); vgl. Hammacher, K. (1975). *Claubergs „Kategorien des Lebens“ und Leibniz' Begriff der Spontaneität*. *Akten II. Int. Leibniz-Kongr. 1972*, Bd. III. *Metaphysik, Ethik, Ästhetik, Monadenlehre*, 255-277: 265.
- 252** Clauberg, J. (1656). *De cognitione Dei et nostri, Exercitationes centum* (*Opera omnia philosophica*, Bd. II, Amsterdam 1691, 585-764): 679 (LIII. *Exercitatio*, §14).
- 253** Emmeche, C. (1991). *Det Levende Spil: Biologisk form og Kunstigt Liv* (dt. *Das lebende Spiel. Wie die Natur Formen erzeugt*, Reinbek 1994): 43.
- 254** Morange, M. (2010). *The resurrection of life. Origins of Life and Evolution of Biospheres* 40, 179-182: 180.
- 255** Bruylants, G., Bartik, K. & Reisse, J. (2010). *Is it useful to have a clear-cut definition of life? On the use of fuzzy*

- logic in prebiotic chemistry. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 40, 137-143: 140.
- 256** Gayon, J. (2010). Defining life: synthesis and conclusions. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 40, 231-244: 243.
- 257** Aristoteles, *De part. anim.* 666a22; b16f.
- 258** Serveto, M. (1553). *Christianismi restitution*; vgl. Mason, S.F. (1953). *A History of the Sciences* (dt. *Geschichte der Naturwissenschaft*, Bassum 1997): 262.
- 259** Harvey, W. (1628). *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus* (London 1660): 59.
- 260** a.a.O.: 116.
- 261** a.a.O.: 117.
- 262** Locke, J. (1689). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 332 (II, XXVII, § 4).
- 263** Barthez, P.-J. (1778). *Nouveaux élémens de la science de l'homme*, Bd. 1 (Paris 1806): 326; vgl. Becker, T. (2005). Mann und Weib, schwarz und weiß. Die wissenschaftliche Konstruktion von Geschlecht und Rasse 1650-1900: 212ff.
- 264** Diderot, D. (1774). *Le manuscrit de Pétersbourg* (*Œuvres complètes*, Bd. 17, Paris 1987, 213-260): 226; vgl. ders. (1778). *Éléments de physiologie* (*Œuvres complètes*, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 310f.
- 265** Bordeu, T. (1775). *Recherches sur les maladies chroniques* (in: *Œuvres complètes*, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 829.
- 266** Hunter, J. (1794/1828). *A Treatise on the Blood, Inflammation, and Gun-Shot Wounds*: 97.
- 267** Blumenbach, J.F. (1787). *Institutiones physiologicae* (dt. *Anfangsgründe der Physiologie*, übers. J. Eyerel, Wien 1789/95): 28 (§47).
- 268** Blumenbach, J.F. (1795). *De vi vitali sanguini neganda, vita autem propria solidis quibusdem corporis humani partibus adferenda, curae iteratae*.
- 269** Blumenbach (1787): 28.
- 270** Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 115.
- 271** Schleiden, M.J. (1838). *Beiträge zur Phytogenesis*. *Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med.* 5, 137-176: 138.
- 272** Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 26.
- 273** Bünning, E. (1943). *Quantenmechanik und Biologie*. *Naturwiss.* 31, 194-197: 197.
- 274** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 288.
- 275** Vgl. Kamminga, H. (1986). The protoplasm and the gene. In: Cairns-Smith, G. & Hartman, H. (eds.). *Clay Minerals and the Origins of Life*, 1-10: 2ff.
- 276** Vgl. Podolsky, S. (1996). The role of the virus in origin-of-life theorizing. *J. Hist. Biol.* 29, 79-126: 81.
- 277** Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. *Proc. 1st Int. Congr. Plant Sci.*, Ithaca 1926, 897-921.
- 278** Oparin, A.I. (1938). *The Origin of Life*.
- 279** Alexander, J. (1948). *Life. Its Nature and Origin*: 88; vgl. Popa, R. (2004). *Between Necessity and Probability. Searching for the Definition and Origin of Life*: 198.
- 280** Dyson, F. (1985/99). *Origins of Life*: 9.
- 281** Dyson, F. (1985). *Origins of Life* (dt. *Die zwei Ursprünge des Lebens*, Hamburg 1988): 18.
- 282** a.a.O.: 24.
- 283** Alexander von Aphrodisias (um 200). *De anima* (*Supplementum Aristotelicum*, vol. II, pars I, Berlin 1887): 1, 118.
- 284** Herodot, *Historiae* III, 16; vgl. auch Bruckner, J. (1768). *A Philosophical Survey of the Animal Creation*: xiv; 6.
- 285** Mach, E. (1905/26). *Erkenntnis und Irrtum*: 50.
- 286** Ostwald, W. (1902). *Vorlesungen über Naturphilosophie*: 312f.
- 287** Engels, F. (1878). *Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft* (MEW, Bd. 20): 75.
- 288** Vgl. Maynard Smith, J. (1986). The Problems of Biology; Bagley, R.J. & Farmer, J.D. (1992). Spontaneous emergence of a metablism. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). *Artificial Life II*, 93-140.
- 289** Boden, M.A. (1999). Is metabolism necessary? *Brit. J. Philos. Sci.* 50, 231-248: 242.
- 290** a.a.O.: 246.
- 291** Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). *Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet*, Bd. 1: 4.
- 292** Schrödinger, E. (1944). What is Life? *The Physical Aspect of the Living Cell* (dt. München 1989): 123.
- 293** Penzlin, H. (1994). „Leben“ – was heißt das? *Biologen in unserer Zeit* 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82.
- 294** Vgl. Ray, T. (1992). An approach to the synthesis of life. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). *Artificial Life II*, 371-408.
- 295** Horowitz, N. (1959). On defining 'life'. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). *Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth*, 106-107: 106.
- 296** Heberer, G. (1960). Die Historizität als Wesenszug des Lebendigen. *Philos. nat.* 6, 145-152: 145.
- 297** Joyce, G. (1994). Foreword. In: Deamer, D.W. & Fleischaker, G.R. (eds.). *Origins of Life. The Central Concepts*, xi-xii: xi.
- 298** Bünning, E. (1947). Das Experiment als Quelle für Natur- und Geisteserkenntnisse, dargestellt an der Entwicklung der physiologischen Problemstellung. *Stud. Gen.* 1, 10-18: 16.
- 299** Pirie, N.W. (1959). Discussion statement. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). *Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth*, 117-118: 118.
- 300** Lehmann, F.M. (1935). *Logik und System der Lebenswissenschaften*: 52.
- 301** a.a.O.: 54.
- 302** Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). *De máquinas y seres vivos* (engl. *Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living*, Dordrecht 1980 = Boston Studies in the Philosophy of Science, vol. 42): 82; vgl. dies. (1975). Autopoietic systems. A characterization of the living organization (dt. in: Maturana, H.R., *Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit*, Braunschweig 1982, 170-236): 188.

- 303** Hunter, J. [1786-87]. *Lectures on the Principles of Surgery* (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 223; vgl. ders. (1794). *A Treatise on the Blood, Inflammation, and Gun-Shot Wounds* (Works Vol. 3, London 1837, 1-580): 120.
- 304** Hunter [1786-87]: 221.
- 305** Goette, A. (1921). *Die Entwicklungsgeschichte der Tiere*: 358.
- 306** Cube, F. von (1968). *Kybernetik als Technik des Lebendigen. Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft* 9, 89-91: 90.
- 307** Korzeniewski, B. (2001). *Cybernetic formulation of the definition of life*. *J. theor. Biol.* 209, 275-286: 278.
- 308** Aristoteles, *Politica* 1278b26.
- 309** Benjamin, W. (1921). *Zur Kritik der Gewalt* (Gesammelte Schriften, Bd. II, 1, Frankfurt/M. 1999, 179-204): 200-202.
- 310** Lodge, T. (1614) (Übers.). *The Workes of Lucius Annæus Seneca, Both Morrall and Naturall*: 58.
- 311** Seneca, *De beneficiis* III, 30.
- 312** Wieland, C.M. (1760). *Araspes und Panthea*: 239.
- 313** Agamben, G. (1995). *Homo Sacer. Il potere sovrano e la nuda vita* (dt. *Homo sacer. Die Souveränität der Macht und das nackte Leben*, Frankfurt/M. 2002): 18.
- 314** Morange, M. (2005). *Les secrets du vivant. Contre la pensée unique en biologie*: 187.
- 315** Gerhardt, V. (2010). *Kulturelle Evolution. Philosophische Anmerkungen zu einem nicht erst seit Darwin aktuellen Programm*. In: Gerhardt, V. & Nida-Rümelin, J. (Hg.). *Evolution in Natur und Kultur*, 185-204: 189.
- 316** La Farge, B. (1991). ‚Leben‘ und ‚Seele‘ in den altgermanischen Sprachen. *Studien zum Einfluß christlich-lateinischer Vorstellungen auf die Volkssprachen*: 14.
- 317** a.a.O.: 394f.
- 318** Paulus, *Röm.* 8, 13.
- 319** Matthäus 10, 39.
- 320** *Deuteronomium* 8, 3.
- 321** Frey, C. (1995). *Zum Verständnis des Lebens in der Ethik*. In: ders. (1998). *Konfliktfelder des Lebens. Theologische Studien zur Bioethik*, 77-100: 84.
- 322** Vgl. Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: II, II, q. 64, art. 5.
- 323** Frey (1995): 100.
- 324** Vgl. Kadish, S.H. (1977). *Respect for life and regard for rights in the criminal law*. In: Barker, S.R. (ed.). *Respect for Life in Medicine, Philosophy, and the Law*, 63-101: 72.
- 325** Vgl. Callahan, D. (1969). *The sanctity of life*. In: Cutler, D.R. (ed.). *Updating Life and Death*; Kohl, M. (1974). *The sanctity-of-life principle*. In: Kohl, M. (ed.). *The Morality of Killing: Sanctity-of-Life, Abortion and Euthanasia*, 3-23; Kuhse, H. (1987). *The Sanctity-of-Life Doctrine in Medicine. A Critique*.
- 326** Vgl. Kuhse (1987).
- 327** Vgl. Platon, *Politeia* 461c; Aristoteles, *Politica* 1335b20 ff.; Seneca, *Epistula* 58, 35f.
- 328** Oetinger, F.C. (1759). *Die güldene Zeit* (Sämtliche Schriften, hg. v. K.C.E. Ehmann, Bd. 6, Stuttgart 1864, 1-145): 11; vgl. Piepmeier, R. (1978). *Aporien des Lebensbegriffs seit Oetinger*: 99; 158.
- 329** Schiller, F. von (1795). *Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen* (NA, Bd. 20, 309-412): 355.
- 330** Hofmannsthal, H. von (1893). *Algernon Charles Swinburne* (Gesammelte Werke, Prosa, Bd. I, hg. v. H. Steiner, Frankfurt/M. 1950, 113-120): 114.
- 331** Rickert, H. (1921). *System der Philosophie, Erster Teil: Allgemeine Grundlegung der Philosophie*: 313.
- 332** a.a.O.: 316.
- 333** Lorenz, K. (1973). *Die Rückseite des Spiegels. Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens*: 229.
- 334** Kürnberger, F. (1855). *Der Amerika-Müde. Amerikanisches Kulturbild*: 372; vgl. Adorno, T.W. (1951). *Minima Moralia. Reflexionen aus dem beschädigten Leben* (Frankfurt/M. 1986): 13.
- 335** Aristoteles, *Metaphica* 1072b.
- 336** Marsilius von Padua (1324). *Defensor pacis* (dt. *Der Verteidiger des Friedens*, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 44 (I, v, §2).
- 337** Vgl. Fellmann, F. (1993). *Lebensphilosophie. Elemente einer Theorie der Selbsterfahrung*: 28.
- 338** Hennig, J. (1968). *Organisch. Sprache im technischen Zeitalter* 28, 376-383.
- 339** Nietzsche, F. (1873-76). *Unzeitgemäße Betrachtungen* (KSA, Bd. I, 1, 157-510): 330f.
- 340** Dilthey, W. (1890). *Beiträge zur Lösung der Frage vom Ursprung unseres Glaubens an der Realität der Außenwelt* (Gesammelte Schriften, Bd. 5, Stuttgart 1982, 90-138): 136.
- 341** Dilthey, W. (1894). *Ideen über eine beschreibende und zergliedernde Psychologie* (Gesammelte Schriften, Bd. 5, Stuttgart 1982, 139-240): 194.
- 342** Dilthey, W. (ca. 1910). *Plan der Fortsetzung zum Aufbau der geschichtlichen Welt in den Geisteswissenschaften* (Gesammelte Schriften, Bd. 7, Stuttgart 1926, 189-291): 228.
- 343** a.a.O.: 261.
- 344** a.a.O.: 218.
- 345** Nach Hennig, J. (1933). *Lebensbegriff und Lebenskategorien. Studien zur Geschichte und Theorie der geisteswissenschaftlichen Begriffsbildung mit besonderer Berücksichtigung Wilhelm Diltheys*. Diss. Universität Leipzig: 106.
- 346** Simmel, G. (1916-17). *Vorformen der Idee. Aus den Studien zu eine Metaphysik* (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 289.
- 347** a.a.O.: 253.
- 348** Simmel, G. (1921-22). *Fragment über die Liebe*. *Logos* 10, 1-54: 29.
- 349** a.a.O.: 39.
- 350** Platon, *Gorgias* 512d.
- 351** ebd.
- 352** Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1170a.
- 353** Augustinus, *De vera religione* (Patrologia Latina, Bd. 34): 145; Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae* (Vollständige, ungekürzte deutsch-lateinische Ausgabe der Summa Theologica, hg. v. d. Katholischen Akademikerverband, Bd. 2, Salzburg 1934): 131f. (I, qu. 18, ar. 2).
- 354** Benjamin, W. (1921). *Zur Kritik der Gewalt*. Archiv

- für Sozialwissenschaft und Sozialpolitik 47, 809-832: 830.
- 355** a.a.O.: 831.
- 356** Jünger, E. (1949). Strahlungen (München 1988, 2 Bde.): I, 275.
- 357** Nietzsche, F. (1885-87). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 12): 167.
- 358** Nietzsche, F. (1887). Zur Genealogie der Moral. Eine Streitschrift (KSA, Bd. 5, 245-412): 312.
- 359** Nietzsche, F. (1886). Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft (KSA, Bd. 5, 9-243): 207.
- 360** Nietzsche, F. (1872/86). Die Geburt der Tragödie (KSA, Bd. I, 9-156): 19.
- 361** Nietzsche, F. (1887-89). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 13): 321.
- 362** Nietzsche (1885-87): 274.
- 363** Nietzsche (1887-89): 319.
- 364** Nietzsche, F. (1889). Götzen-Dämmerung (KSA, Bd. 6, 55-160): 85.
- 365** Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 148.
- 366** Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 744.
- 367** Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 284.
- 368** Buffon, G.L.L. (1753). Le bœuf. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 358-359): 358.
- 369** Anonymus (fälschlich Thomas von Aquin zugeschrieben), De natura materiae (ed. J.M. Wyss, Fribourg 1953): C 1.
- 370** Aristoteles, De generatione et corruptione 318a.
- 371** Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. nach Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.) (1968). Um die Begriffswelt der Vorsokratiker, 49-87): 84.
- 372** Vgl. Rickert, H. (1921). System der Philosophie, Erster Teil: Allgemeine Grundlegung der Philosophie.
- 373** Rickert, H. (1920/22). Die Philosophie des Lebens: 129f.
- 374** a.a.O.: 126.
- 375** a.a.O.: 129.
- 376** a.a.O.: 188.
- 377** Rickert, H. (1911). Lebenswerte und Kulturwerte (Philosophische Aufsätze, hg. v. R.A. Bast, Tübingen 1999, 37-72): 60.
- 378** a.a.O.: 72.
- 379** Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 448f.
- 380** Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 640.
- 381** Scheler, M. (1913-16). Der Formalismus in der Ethik und die materiale Wertethik (Bern 1966): 124.
- 382** Vgl. Avé-Lallemant, E. (1997). Die Lebenswerte in der Rangordnung der Werte. In: Pfafflerott, G. (Hg.). Vom Umsturz der Werte in der modernen Gesellschaft. II. Internationales Kolloquium der Max-Scheler-Gesellschaft e.V., 81-99: 88.
- 383** Scheler (1913-16): 124.
- 384** Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 37.
- 385** a.a.O.: 55.
- 386** a.a.O.: 56.
- 387** a.a.O.: 62.
- 388** Scheler (1913-16): 106.
- 389** Vgl. Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 17.
- 390** Hartmann, N. (1926/49). Ethik: 254.
- 391** a.a.O.: 342.
- 392** a.a.O.: 340.
- 393** ebd.
- 394** Cassirer, E. (1930). »Geist« und »Leben« in der Philosophie der Gegenwart (Schriften zu den Lebensordnungen von Natur und Kunst, Geschichte und Sprache, hg. v. E.W. Orth, Leipzig 1993, 32-60): 52f.
- 395** Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus. Einführung in die Biologie unter besonderer Berücksichtigung der Erfahrungen am kranken Menschen: 300.
- 396** Schweitzer, A. (1923). Kultur und Ethik (München 1960): 331.
- 397** Paske, G. (1989). The life principle: a (metaethical) rejection. J. Appl. Philos. 6, 219-225.
- 398** Watson, R.A. (1983). A critique of anti-anthropocentric biocentrism. Envir. Eth. 5, 245-256; Ricken, F. (1987). Anthropozentrismus oder Biozentrismus? Theol. Philos. 62, 1-21.
- 399** Singer, P. (1979/93). Practical Ethics (dt. Praktische Ethik, Stuttgart 1994): 354; vgl. auch schon Sidgwick, H. (1902). Lectures on the Ethics of T.H. Green, H. Spencer, and J. Martineau: 144.
- 400** Merkel, R. (2001). Früheuthanasie. Rechtsethische und strafrechtliche Grundlagen ärztlicher Entscheidungen über Leben und Tod in der Neonatalmedizin.
- 401** Kleinig, J. (1991). Valuing Life: 179.
- 402** Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 90.
- 403** Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 242.
- 404** a.a.O.: 245.
- 405** a.a.O.: 244.
- 406** a.a.O.: 250.
- 407** Kambartel, F. (1996). Normative Bemerkungen zum Problem einer naturwissenschaftlichen Definition des Lebens. In: Barkhaus, A., Mayer, M., Roughley, N. & Thürnau, D. (Hg.). Identität, Leiblichkeit, Normativität. Neue Horizonte anthropologischen Denkens, 109-114: 114.
- 408** Krebs, A. (2000). Teleologie versus Funktionalität. Eine Kritik des teleologischen Argumentes in der Naturethik. Philos. Nat. 37, 45-58: 54.
- 409** Kambartel (1996): 110.
- 410** Krebs (2000): 54.
- 411** Kambartel (1996): 111.

- 412 Krebs (2000): 54f.
- 413 a.a.O.: 55.
- 414 Akerna, K. (2007). *Wir selbst*. Der Archimedische Punkt für eine willkürfreie Definition des Wortes »Lebewesen«. www.philosophieren.de (März 2007): 9f.; ders. (2009). Zur Definition des Begriffs „Lebewesen“. Peter, Singer, Grenzfälle und ein metalitischer Ansatz. In: Ingensiep, H.W. & Rehbock, T. (Hg.). »Die rechten Worte finden ...« Sprache und Sinn in Grenzsituationen des Lebens, 157-175: 170; vgl. auch Wright, G.H. von (1998). In the Shadow of Descartes: 100.
- 415 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 208.
- 416 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 503 (III, 10, 22).
- 417 Hafner (1996): 207.
- 418 Portmann, A. (1949/55). Probleme des Lebens: 9.
- 419 Müller, H. (1988). Philosophische Grundlagen der Anthropologie Adolf Portmanns: 9.
- 420 Häberlin, P. (1957). Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie: 49.
- 421 a.a.O.: 54.
- 422 Brenner, A. (2009). Leben: 45; vgl. auch Koutroufinis, S.A. (2008). Leben – Lebewesen – Organismus. In: Grüneberg, P. & Stache, A. (Hg.). Fahrrad – Person – Organismus. Zur Konstruktion menschlicher Körperlichkeit, 161-172: 162.
- 423 Brenner (2009): 97.
- 424 Türcke, C. (1992). Kassensturz. Zur Lage der Theologie: 100.
- 425 Nachweise für Tab. 166: Roose, T.G.A. (1977). Grundzüge der Lehre von der Lebenskraft: 13; Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 37 (§251); Virey, J.-J. (1821). Vie. In: Dictionnaire des sciences médicales, Bd. 57, 434-573: 434; Nietzsche, F. (1883-85). Als sprach Zarathustra (KSA, Bd. 4): 140; Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 166; Dilthey, W. (ca. 1910). Plan der Fortsetzung zum Aufbau der geschichtlichen Welt in den Geisteswissenschaften (Gesammelte Schriften, Bd. 7, Stuttgart 1926, 189-291): 218; Litt, T. (1923). Erkenntnis und Leben: 42f.; Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 48f.; Wittgenstein, L. (1929-48). Zettel (Schriften, Bd. 5, Frankfurt/M. 1970): 356 (Nr. 326); Heidegger, M. (1946). Über den Humanismus (Frankfurt/M. 1991): 17; Portmann, A. (1948). Die Tiergestalt: 244; Uexküll, T. von (1949). Der Begriff der „Funktion“ und seine Bedeutung für unsere Vorstellung von der Wirklichkeit des Lebensvorganges. Stud. Gen. 2, 13-21: 16; Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 24; Binswanger, L. (1956). Drei Formen missglückten Daseins: Verstiegenheit, Verschrobenheit, Manieriertheit (Ausgewählte Werke, Bd. 1, Heidelberg 1992, 233-418): 397; Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 243; Simon, J. (1973). Leben. In: Krings, H., Baumgartner, H.M. & Wild, C. (Hg.). Handbuch philosophischer Grundbegriffe (Studienausgabe, Bd. 3, 844-859): 844; Chargaif, E. (1993-94). Segen des Unerkklärlichen. Scheidewege 23, 3-15: 5; Agamben, G. (2002). L'aperto. L'uomo e l'animale (dt. Das Offene. Der Mensch und das Tier, Frankfurt/M. 2003): 23; Brenner, A. (2009). Leben: 72f.
- 426 Fichte, J.G. (1799). Brief an K.L. Reinhold in Kiel vom 22.4.1799 (AA, Briefe, Bd. 3, 325-333): 333.
- 427 a.a.O.: 327.
- 428 Fichte, J.G. (1800). Die Bestimmung des Menschen (AA, Werkebd. 6, 145-311): 253.
- 429 Platon, Phaidon 67e.
- 430 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5-6, Frankfurt/M. 1986): II, 486.
- 431 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 37 (§251).
- 432 Vgl. Bernard, C. (1875). Définition de la vie. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). La science expérimentale, 149-212: 179.
- 433 Müller, J. (1824). Von dem Bedürfnis der Physiologie nach einer philosophischen Naturbetrachtung (in: Holz, H.H. & Schickel, J. (Hg.) (1969). Vom Geist der Naturwissenschaft, 53-82): 55.
- 434 Du Bois-Reymond, E. (1872). Über die Grenzen des Naturerkennens (Vorträge über Philosophie und Gesellschaft, hg. v. S. Wollgast, Hamburg 1974, 54-77): 64f.
- 435 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): vi.
- 436 a.a.O.: 164.
- 437 a.a.O.: 31.
- 438 a.a.O.: 39ff.
- 439 a.a.O.: 45.
- 440 a.a.O.: 178.
- 441 Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 49.
- 442 Wittgenstein, L. (1922/33). Tractatus logico-philosophicus (Werkausgabe, Bd. 1, Frankfurt/M. 1984): 85 (6.52).
- 443 Wittgenstein, L. (1929-48). Zettel (Schriften, Bd. 5, Frankfurt/M. 1970): 356 (Nr. 326).
- 444 Gamm, G. (2000). Nicht nichts. Studien zu einer Semantik des Unbestimmten.
- 445 Simon, J. (1973). Leben. In: Krings, H., Baumgartner, H.M. & Wild, C. (Hg.). Handbuch philosophischer Grundbegriffe, Studienausgabe, Bd. 3, 844-859: 844.
- 446 Simon, J. (1991). Subjekt und Natur. Teleologie in der Sicht kritischer Philosophie. In: Marx, W. (Hg.). Die Struktur lebendiger Systeme, 105-132: 122.
- 447 a.a.O.: 128.
- 448 Rehmann-Sutter, C. (2000). Biological organicism and the ethics of the human-nature relationship. Theor. Biosci. 119, 334-354: 348.
- 449 Rehmann-Sutter, C. (1993-94). Was ist ein Lebewesen? Zur philosophischen Herausforderung durch die Molekularbiologie. Scheidewege 23, 142-159: 154.
- 450 Meister Eckhart, Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 5 (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 176.
- 451 a.a.O.: 180 (Predigt 6); vgl. Heimsoeth, H. (1964). Die sechs großen Themen der abendländischen Metaphysik und des ausgehenden Mittelalters: 146ff.
- 452 Goethe, J.W. von (Frag.). Aphorismen und Fragmen-

- te (Gedenkausgabe der Werke, Briefe und Gespräche, Bd. 17, Naturwissenschaftliche Schriften, Zweiter Teil, hg. v. E. Beutler, Zürich 1949, 687-781): 719f.
- 453** Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life. Science and Philosophy in the Age of Goethe: 11f.
- 454** Krause, K.C.F. [1828]. Das System der Rechtsphilosophie (Leipzig 1874): 27.
- 455** Portmann, A. (1948). Die Tiergestalt: 240.
- 456** Monod, J. (1970). Le hasard et la nécessité (dt. München 1975): 28.
- 457** Goethe, J.W. von [1796]. [Brief an H.J. Meyer vom 8. Februar 1796] (WA, IV. Abt., Bd. 11, Weimar 1892, 21-25): 22; der gleiche Satz 1906 bei E. Key, nach Hennig, J. (1933). Lebensbegriff und Lebenskategorien. Studien zur Geschichte und Theorie der geisteswissenschaftlichen Begriffsbildung mit besonderer Berücksichtigung Wilhelm Diltheys: 107.
- 458** Schrempf, C. (1895). Tolstoïs Christentum. Die Wahrheit 3, 345-358: 346.
- 459** Angermann, F. (1922). Religion und Volkshochschule. Die Tat 14, 271-284: 276; vgl. auch Wizenmann, K. (1923). Not und Wende. Der Türmer 25, 720-723: 720; Sauer, W. (1923). Philosophie der Zukunft. Eine Grundlegung der Kultur: 277; Hirt, E. (1923). Das Formgesetz der epischen, dramatischen und lyrischen Dichtung: 181; ähnlich lautend: Mutius, G. von (1922). Gedanke und Erlebnis. Umriss einer Philosophie des Wertes: 246; H. Königsdorf (ca. 1987) nach Fischbeck, H.-J. (2000). Zum Wesen des Lebens. Eine physikalische, aber nicht reduktionistische Betrachtung. In: Dürr, H.-P., Popp, F.-A. & Schommers, W. (Hg.). Elemente des Lebens. Naturwissenschaftliche Zugänge – philosophische Positionen, 255-278: 262.
- 460** Simmel, G. (1906). Schopenhauer und Nietzsche (Gesamtausgabe, Bd. 8, Frankfurt/M. 1993, 58-68): 61.
- 461** Valéry, P. [1910]. Cahier B 1910 (Paris 1926): 57; vgl. Canguilhem, G. (1952/80). Machine et organisme. In: La connaissance de la vie, 101-127: 117; Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen: 245.
- 462** Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 409f.
- 463** Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 68.
- 464** Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biologia generalis 5, 379-394: 391.
- 465** Gutmann, M., Hertler, C. & Weingarten, M. (1998). Ist das Leben überhaupt ein wissenschaftlicher Gegenstand? Fragen zu einem grundlegenden biologischen Selbst(miß)verständnis. In: Was wissen Biologen schon vom Leben? Loccumer Protokolle 14/97, 111-128: 122; vgl. Weingarten, M. (1997). Was ist der Gegenstand biologischer Forschung: das Leben oder der Organismus? In: Klenner, H., Losurdo, D., Lensink, J. & Bartels, J. (Hg.). Repräsentatio Mundi, 503-526.
- 466** Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 53; vgl. auch Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft, 149-180: 151.
- 467** Bertalanffy, L. von (1930). Lebenswissenschaft und Bildung: 8.
- 468** Marksches, C. (2005). Ist Theologie eine Lebenswissenschaft?: 8; Sanides-Kohlrausch, C. (2007). Zur Reichweite des von der Soziobiologie vertretenen Evolutionsmodells für die Sozialwissenschaften. In: Asmuth, C. & Poser, H. (Hg.). Evolution, 181-205: 204.
- 469** Böhme, H. (2000). Wer sagt, was Leben ist? Die Provokation der Biowissenschaften und die Aufgabe der Kulturwissenschaften. Die Zeit 49/2000.
- 470** Duden, B. (1991). Der Frauenleib als öffentlicher Ort. Vom Mißbrauch des Begriffs Leben: 125.
- 471** Steinhöwel, H. (1473). Bocaccios De claris mulieribus (hg. K. Drescher): 59; 219; Eyb, A. von (1474). Spiegel der Sitten (1511): 29b (nach DWB Arch.).
- 472** Plinius, Epistulae 2.1.2; Apuleius, Metamorphoses 4.11.
- 473** Luther, M. (1522). Eine treue Vermahnung zu allen Christen, sich zu hüten vor Aufruhr und Empörung (Werke, Kritische Gesamtausgabe, Bd. 8, Weimar 1889, 676-687): 677; vgl. Alberus, E. (1540). Novum dictionarii genus: Ich leb.
- 474** Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 444 (§164).
- 475** Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 108.
- 476** Vgl. Duden (1991): 131.
- 477** Konrad von Würzburg (ca. 1273-74). Engelhard; vgl. Deutsches Wörterbuch (Neubearb.) Bd. 8 (Stuttgart 1999): 1933.
- 478** Luther, M. (1534) (Übers.). Biblia, das ist, die gantze Heilige Schrift Deusch: Hiob 9, 25.
- 479** Hans Sachs [1534]. Kampfgespräch: Das Alter mit der Jugend (Hans Sachs, ernstliche Trauerspiele, liebliche Schauspiele, seltene Fastnachtsspiele, kurzweilige Gespräch', sehnliche Klagreden, wunderbarliche Fabeln, sammt andern lächerlichen Schwanken und Possen, hg. v. J.G. Büsching, Nürnberg 1816, 229-264): 257f. (Vers 813f.).
- 480** Goethe, J.W.G. von [1777]. [Brief an C. Stein vom 14. Sept. 1777] (Weimarer Ausgabe, Abt. 4, Bd. 3): 176.
- 481** Jean Paul (1800). Titan, Bd. 1: 18.
- 482** Vgl. Cramer, K. (1972). Erleben. Hist. Wb. Philos. 2. 702-711.
- 483** Fichte, J.G. (1801). Sonnenklarer Bericht an das größere Publikum über das eigentliche Wesen der neuesten Philosophie (AA, Bd. I, 7, 165-268): 196.
- 484** Cramer (1972): 703.
- 485** Krug, W.T. (1827/38). Encyclopädisches Lexikon in Bezug auf die neueste Literatur und Geschichte der Philosophie: 370; noch nicht in der 1. u. 2. Aufl.
- 486** Daub, C. (1838). Vorlesungen über die philosophische Anthropologie: 65.
- 487** Daub, C. (1839). Vorlesungen über die Prolegomena zur theologischen Moral und über die Principien der Ethik: 390.
- 488** Winkler, E. (1929). Grundlegung der Stilistik: 10.
- 489** Woltereck, R. (1932). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen

und als erlebende Subjekte: 532.

490 Klages, L. (1929-32). Der Geist als Widersacher der Seele (Leipzig 1954): 1104.

491 Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt. in Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 160.

492 Jonas (1951/66): 161.

493 Jonas, H. (1951/66). Materialism and the theory of organism (dt. in Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 73-108): 101.

494 Nagel, T. (1974). What is it like to be a bat? *Philos. Rev.* 83, 435-450: 438; dt. Wie ist es, eine Fledermaus zu sein? (Übers. U. Diehl). In: Bieri, P. (Hg.) (1981/93). Analytische Philosophie des Geistes, 261-275: 263.

495 ebd.

496 a.a.O.: 265.

497 Hinterberger, N. (1996). Der Kritische Rationalismus und seine antirealistischen Gegner: 184.

498 Shapiro, J.A. (2007). Bacteria are small but not stupid: cognition, natural genetic engineering and socio-bacteriology. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 38, 807-819: 807.

499 Görnitz, B. & Görnitz, T. (2008). Die Evolution des Geistigen. *Quantenphysik, Bewusstsein, Religion*: 231.

500 Akerma, K. (2000). Wann beginnt ein menschliches Leben? *Conceptus* 33, 133-146: 140.

501 Ingensiep, H.W. (2004). Organismus und Leben bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). *Kant Reader*, 107-136: 133; vgl. ders. (2009). „Vegetieren“? Anthropologische und bioethische Dimensionen der Sprache in Grenzsituationen des Lebens. In: Ingensiep, H.W. & Rehbock, T. (Hg.). »Die rechten Worte finden ...« *Sprache und Sinn in Grenzsituationen des Lebens*, 123-155: 151f.

502 Ingensiep (2004): 132.

Literatur

Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens.

Hesse, P.G. (1943). Der Lebensbegriff bei den Klassikern der Naturforschung. Seine Entwicklung bei 60 Denkern und Forschern bis zur Goethezeit.

Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie.

Rizzotti, M. (ed.) (1996). Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology.

Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life. Science and Philosophy in the Age of Goethe.

Pályi, G., Zucchi, C. & Caglioti, L. (eds.). (2002). Fundamentals of Life.

Popa, R. (2004). Between Necessity and Probability. Searching for the Definition and Origin of Life.

Bersini, H. & Reisse, J. (Hg.) (2007). Comment définir la vie? Les réponses de la biologie, de l'intelligence artificielle et de la philosophie des sciences.

Schaede, S. & Bahr, P. (Hg.) (2009). Das Leben, Bd. I. Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs.

Bedau, M.A. & Cleland, C.E. (eds.) (2010). The Nature of Life. Classical and Contemporary Perspectives from Philosophy and Science.

Gayon, J. et al. (eds.) (2010). Special Issue: Defining Life. Origin of Life and Evolution of Biospheres 40 (2), 119-244.

Lebensform

In terminologischer Bedeutung wird der Ausdruck ›Lebensform‹ 1895 von dem dänischen Pflanzenökologen E. Warming eingeführt (dän. 1895: »liv-former«; dt. 1896: »Lebensform«). Warming definiert eine Lebensform als die gemeinsame Gestalt von Pflanzen, die »im Einklange mit denselben Lebensbedingungen denselben Habitus angenommen« haben.¹ Wie Warming weiter erläutert, werden zu derselben Lebensform »alle die Arten gerechnet, die in Ausstattung und in Physiognomie gleich oder doch sehr übereinstimmend sind, mögen sie nahe verwandt oder systematisch weit voneinander entfernt sein«.² Als ein Beispiel für die Übereinstimmung in den »Formenverhältnissen« führt Warming die Lebensform der Kakteen an, die in unterschiedlichen Pflanzenfamilien entwickelt wurde.

Älterer nicht-terminologischer Gebrauch

Das Wort ›Lebensform‹ wird vereinzelt bereits seit dem späten 16. Jahrhundert verwendet, so z.B. 1580 als Übersetzung des lateinischen ›Vivendi‹ (»Viendi. Lebensform«³), in einer Predigt von 1679 (»einen rechten Lebens Form«⁴) oder 1784 von J.G. Herder.⁵ J.W. von Goethe gebraucht 1795 in analoger Weise den Ausdruck *Lebensweise*.⁶

Auch in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts erscheint ›Lebensform‹ vereinzelt in biologischen Schriften, allerdings nicht sehr häufig und in verschiedenen Zusammenhängen.⁷ Vielfach dient es im komparativen Sinn zur Angabe des Komplexitätsniveaus eines Organismus in einer Hierarchie von Organisationstypen (Roeschlaub 1804: »der niedersten oder der höhern Lebensform«⁸). Auch zur Unterscheidung von Gesundheitszuständen eines Organismus wird es gebraucht (Hecker 1805: »Die Heilung bestehet also in Verwandlung der abnormen Lebensform, die man Krankheit nennt, in die normale, die man unter der Gesundheit versteht«⁹; 1807: »eine scharfe Grenzlinie zwischen der gesunden und kranken Lebensform«¹⁰). W. Butte spricht 1829 allgemein von »niedrigeren Lebens-Formen«, »der Lebens-Form des Thieres«, »der Lebens-Form der Pflanze« und »der Lebens-Form des Menschen«.¹¹ Bei J. Müller heißt es 1837: »Die Art ist eine durch die Individuen [...] repräsentirte Lebensform, wel-

Eine Lebensform ist ein ökologisch-morphologischer Typ von Organismen, der als Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen entstanden ist. Grundlage für die Zuordnung von Organismen zu einer Lebensform ist somit nicht ihre genealogische Verwandtschaft, sondern ihre Ähnlichkeit in (äußerer) Gestalt und Lebensweise.

Lebensform (Warming 1895) 484
 Chamaephyten (Raunkiaer 1905) 489
 Hemikryptophyten (Raunkiaer 1905) 489
 Kryptophyten (Raunkiaer 1905) 489
 Phanerophyten (Raunkiaer 1905) 489
 Therophyten (Raunkiaer 1905) 489

che mit gewissen unveräußerlichen Charakteren in der Generation wiederkehrt und durch die Generation ähnlicher Individuen constant wieder erzeugt wird«.¹² Und R. Leuckart formuliert 1853, die über einen Generationswechsel miteinander verbundenen Organismen verkörpern »zwei verschiedene Lebensformen«.¹³

Eine allgemeine Verbreitung erfährt der Ausdruck durch C. Darwin: »forms of life« taucht in der sechsten Auflage des ›Origin of Species‹ von 1872 61mal auf. Besonders die organischen Anpassungen an einen bestimmten Lebensraum werden zu einer Lebensform zusammengefasst, z.B. der Komplex der Anpassungen höhlenbewohnender Tiere. E.D. Cope spricht 1872 in diesem Zusammenhang von der *Höhlenlebensform* (»cave life form«).¹⁴ Allgemein wird seit Ende des 19. Jahrhunderts unter einer Lebensform die Gestalt eines Organismus verstanden, in der sich sein Verhältnis zur Umwelt ausdrückt.

Antike

Schon in vorwissenschaftlichen Texten werden Organismen in Lebensformen eingeteilt, so z.B. von Hippokrates, Platon und im Alten Testament der Bibel, die im Schöpfungsmythos die Gruppe der Tiere nach dem Medium ihres hauptsächlichlichen Aufenthaltsortes in Wasser-, Luft- und Landtiere gliedert.¹⁵

Eine erste systematische Übersicht über die Lebensformen der Tiere gibt Aristoteles in seiner Tiergeschichte. Die Klassifizierung der Tiere nach ihren Lebensformen steht bei Aristoteles neben ihrer Einteilung nach ihrem inneren Bau (in z.B. Bluttiere und blutlose Tiere). Hinsichtlich der Lebensformen systematisiert Aristoteles die Tiere in verschiedenen Dimensionen. Zugrundegelegt werden die Fortbewegung, und zwar v.a. das bevorzugte Medium, in dem sie sich aufhalten (Land, Wasser oder Luft)¹⁶, die Fortpflanzung (z.B. eierlegende, lebendgebärende, larvengebärende Organismen; Zeitpunkt und Häufigkeit der Fortpflanzung)¹⁷, die Geselligkeit¹⁸, die Brutfürsorge¹⁹, die Ernährung²⁰ und das Verhalten gegenüber äußeren Störungen wie dem Wechsel der Jahreszeiten²¹ und Krankheiten²². In der ›Politik‹ führt Aristoteles die verschiedenen Lebensweisen der Tiere auf ihre verschiedenen Formen der Ernährung zurück.²³

Ausgehend von der Unterscheidung zwischen Land-, Wasser- und Lufttieren bemüht sich Aristoteles um die Formulierung von Gesetzen oder Verallgemeinerungen, z.B.: Kein Landtier verfügt nicht über die Fähigkeit zur Fortbewegung (aber manche Wassertiere); kein Tier bewegt sich nur in der Luft (aber manche nur im Wasser oder nur auf dem Land); viele Tiere bewegen sich sowohl auf dem Land als auch im Wasser fort.

Reimarus: die »Lebensart« der Tiere
Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts macht die Lebensformenkunde keine wesentlichen Fortschritte. Nach der unmittelbaren Anschauung werden die Lebewesen in wenige große Formentypen eingeteilt. Eine relativ differenzierte Einteilung der Insekten in ökologische Typen findet sich zu Beginn des 18. Jahrhunderts bei A. Vallisnieri.²⁴

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts beschreibt H.S. Reimarus die Vielfalt der Lebensformen in einer Lehre von der *Lebensart* der Tiere: Er stellt fest, es sei »die Art des Lebens, in so verschiedenen Thieren, ganz verschieden; ein jedes sein gewisses Element, Gegend, und Ort des Aufenthaltes, seine eigenthümliche Weise, ein Nest, Wohnung, oder Bau zu machen, seine besondere Art der Bewegung, seine bestimmte Art, die Speise zu erhalten, zu bereiten, zu bewahren, seine Lebensveränderungen zu überstehen, sich zu paaren, und die Jungen aufzubringen, seine Feinde abzuhalten.«²⁵ Die Verschiedenheit der »Lebensart«²⁶ der Tiere beruht nach Reimarus auf einer unterschiedlichen »Leibes- und Seelenbeschaffenheit« und hat jeweils spezifische Bedürfnisse und Triebe zur Befriedigung dieser Bedürfnisse zur Folge²⁷. Die Gruppierung der Lebewesen in verschiedene Arten führt Reimarus auf die Differenzierung der Lebensarten zurück: Es »macht die verschiedene Möglichkeit der Arten des Lebens den wesentlichen Unterschied der verschiedenen möglichen Thierarten aus. Demnach sind so viele Arten der Thiere wirklich in der Welt, als verschiedene Arten des Lebens möglich sind.«²⁸ Reimarus gelangt hier also noch nicht zu einer Klassifikation der Tiere in umfangreiche Typen von Lebensformen; jeder taxonomischen Art entspricht

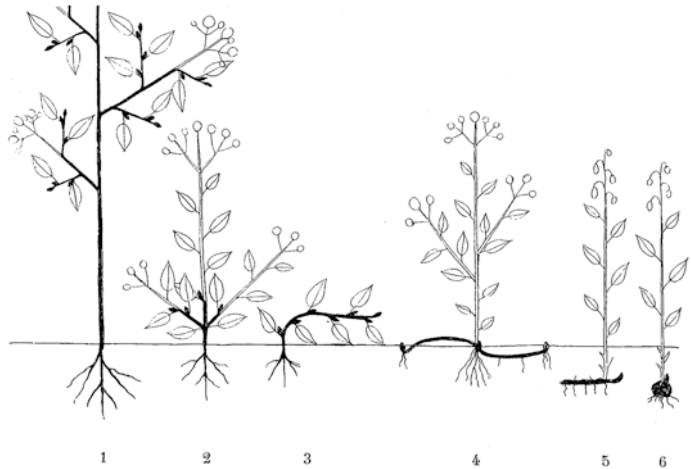


Abb. 271. Die Lebensformen von Pflanzen nach C. Raunkjær: Die schwarz ausgefüllten Pflanzenteile überdauern die ungünstige Jahreszeit (z.B. den Winter), die anderen sterben ab. 1 Phanerophyten: überdauernde Knospen an aufrechten Trieben; 2 und 3 Chamaephyten: Knospen nahe dem Erdboden (zwischen 10 und 50 cm); 4 Hemikryptophyten: Knospen am Boden, von Erde oder Pflanzenresten geschützt; 5 und 6 Kryptophyten: Überdauerungsknospen in der Erde; nicht abgebildet sind die Therophyten, die einjährigen Pflanzen, die die ungünstige Jahreszeit in Form der Samen überstehen (die Terminologie nach Raunkjær; C. (1905). *Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling*, 1905, 347-438: 353f.; die Zeichnung aus Raunkjær, C. (1907) *Planterigetis Livsformer og deres Betydning for Geografien: Forsatz, Ausschnitt*).

vielmehr eine »Lebensart«. In einem späteren Werk entwickelt Reimarus aber eine Systematik für die verschiedenen Fortbewegungsarten der Tiere, die auch als eine Gliederung von Lebensformen angesehen werden kann.²⁹

A. von Humboldt: »Hauptformen« von Pflanzen

In die moderne Biologie wird die Vorstellung umfangreicher Typen von Lebensformen ausgehend von der Vegetationskunde eingeführt. A. von Humboldt bemüht sich in den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts um eine »physiognomische« Klassifikation von Pflanzen. Er unterscheidet zuerst 16, später 17 »Pflanzenformen« (vgl. Tab. 167) (die Einteilung von 1806 enthält mit den zwei Formen der »Heidekräuter« und »Lianen« zwei Typen, die in der späteren Klassifikation nicht erscheinen, so dass sich zusammen 19 Pflanzenformen ergeben).³⁰ Humboldt benennt die von ihm unterschiedenen »Hauptformen« von Pflanzen meist nach einer charakteristischen Gattung, z.B. »Bananenform«, »Palmenform«, »Mimosenform« oder »Cactusform«. Aus einigen dieser Bezeichnungen entwickelt sich der Name für einen Lebensformtyp (z.B. »Palmen« und »Kakteen«), die meisten der Be-

1. Bananenform

Ein fleischiger, hoher, krautartiger Stamm, aus zarten, silberweißen, oft schwarzgeflamten Lamellen gebildet. Breite, zarte, seidenartig glänzende, quergestreifte, fast lilienartige Blätter, von denen die jüngeren, gelblichgrün, und eingerollt, senkrecht emporwachsen, indem die älteren, vom Winde zerrissen, mit den spitzen, wie die Krone der Palmen, abwärts gebeugt sind. Goldgelbe längliche Früchte, traubenartig zusammengehäuft.

2. Palmenform

Ein hoher, ungetheilter, geringelter und gegen die Mitte oft bauchiger und stacheliger Schaft, auf dem sich eine Krone von gefiederten oder fächerartigen Blättern majestätisch erhebt. Am Ende des Stammes meist zweyklappige Blumenscheiden, aus welchen die Rispe ausbricht.

3. Form der baumartigen Farrenkräuter

Den Palmen ähnlich, aber der Schaft minder hoch und schlank, schwarzrispig, mit zarten und schiefgestreiften, hellgrünen, am Rande ziemlich gekerbten, fast kohlartigen Blättern. Keine Blumenscheiden.

4. Aloe-Form

Steife, oft bläulichgrüne, glatte, stechend-spitzige Blätter. Hohe Blüten, Stängel, die aus der Mitte entspringen und sich bisweilen kandelaberartig theilen. Einige Arten erheben die strahlige Krone auf nackten, geringelten, oft schlangentartig gewundenen Stämmen.

5. Pothosform

Glänzende, große, oft spieß- und pfeilförmige, durchlöchernte Blätter. Lange, hellgrüne, saftige, meist rankende Stängel. Dicke, längliche Blumen. Kolben, aus weiblichen Scheiden ausbrechend.

6. Form der Nadelhölzer

Die Krone bald pyramidal, wie Lerchenbäume und Cypressen, bald schirm-, fast palmartig sich ausbreitende, wie *Pinus pinea*.

7. Form der Orchideen

Einfache, fleischige, hellgrüne Blätter, mit buntfarbigen, wunderbar gestalteten Blüten, oft parasitisch, die größte Zierde der Tropenvegetation.

8. Mimosenform

Alle fein gefiederte Blätter, zwischen welchen die Bläue des Himmels angenehm durchschimmert. Weitschattige Kronen, oft schirmartig gedrückt.

9. Malvenform

Dickstämmige Bäume mit großen, weichen, meist lappigen Blättern (*foliis lobatis*) und prachtvollen Säulenbäumen

10. Rebenform

Rankende Gewächse mit rissigen holzigen Stämmen und vielfach zusammengesetzten Blättern. Die Blüten meist in Doldentrauben und Rispen.

11. Lilienform

Stammlose Gewächse mit langen, einfachen, hellgrünen, zartgestreiften, oft schwertförmigen und zweizeiligen, nicht aufrecht stehenden Blättern, und mit zarten, prachtvollen Blüten, bald in Scheiden, bald ohne Scheiden.

12. Cactusform

Vielkantige, fleischige, blattlose, oft gestachelte, säulenförmig ansteigende, theils kronleuchterartig getheilte Gewächse, mit schöngefärbten aus der fast unbelebt scheinenden Masse ausbrechende Blumen.

13. Casuarinenform

Blattlose Gewächse, vom einfachsten äußern Baue, mit weichen, dünnen, gegliederten, in der Länge gestreiften Stängeln.

14. Gras- und Schilf-Form**15. Form der Laubmoose****16. Form der Blätterflechten****17. Form der Hutschwämme**

Tab. 167. Einteilung der Pflanzen nach ihrer Physiognomie in 17 »Pflanzenformen« (nach Humboldt, A. von (1807). *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen*, Leipzig 1960, 21-50: 45-47; vgl. ders. (1806). *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse*: 18-25).

nennungen Humboldts behalten jedoch ihre rein taxonomische Bedeutung.

Die von ihm gegebene Liste von »einigen wenigen Grundgestalten« der Pflanzen versteht Humboldt nicht als vollständig; es werden vielmehr nur solche aufgeführt, »deren Studium dem Landschaftsmaler besonders wichtig seyn muß«.³¹ Es komme darin »allein auf große Umrisse, auf das an, was den Character der Vegetation, und folglich den Eindruck

bestimmt, den der Anblick der Gewächse und ihre Gruppierung auf das Gemüth des Beobachters macht. Die eigentlich botanischen Klassifikationen gründen sich dagegen auf die kleinsten, dem gemeinen Sinne gar nicht auffallenden, aber beständigsten und wichtigsten Theile der Befruchtung«.³² Die Zuordnung von Pflanzen zu Lebensformen hat bei Humboldt also auch eine ausgesprochen ästhetische Dimension.

Analogie und Affinität

Von Seiten der vergleichenden Anatomie wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine Gliederung der Organismen nach Lebensformen auf der Grundlage des Begriffspaares *Analogie* und *Affinität* vorgenommen (↑Analogie; Homologie). Übereinstimmungen im Bauplan geben eine Einteilung der Organismen nach Affinitäten; ähnliche Anpassungen an die Umwelt werden dagegen als Ausdruck einer Analogie der Formen gedeutet. So gliedert H.E. Strickland 1840 die Klasse der Vögel nach den Ansprüchen an die Umwelt, genauer gemäß den vier möglichen Typen des Aufenthaltsmediums – Luft, Boden, flaches Wasser und tiefes Wasser – in vier Ordnungen, die »Insessores«, »Rasores«, »Grallatores« und »Natatores«. ³³ Die Bewohner des gleichen Lebensraums und die Konsumenten der gleichen Nahrungsart zeigen nach Strickland Ähnlichkeiten (»analogies«), die als Anpassungen an die Lebensweise (»adaptation of organic beings to their destined conditions of existence«) unabhängig von den wesentlichen Merkmalen des Bauplans (»quite independent of their natural or essential affinities«) zu erklären sind. ³⁴

19. Jh.: physiognomische Einteilungen

Der Ansatz Humboldts wird in der ersten Hälfte des

19. Jahrhunderts von Botanikern aufgegriffen und ausgearbeitet, ohne dabei aber der botanischen Lebensformenkunde wesentliche neue theoretische Impulse zu geben. ³⁵ Erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden Klassifikationen vorgeschlagen, die sich von den taxonomischen Gliederungen vollständig zu lösen versuchen. So gibt A. Kerner von Marilaun 1863 die Beschreibung einer »Pflanzenformation« nach einer Unterscheidung von zwölf »Grundformen des Pflanzenreiches«; diese sind: »Bäume, Sträucher, Stauden, Filzpflanzen, Kräuter, Blattpflanzen, Schlinggewächse, Fadenpflanzen, Rohre, Halmgewächse, Schwämme und Krustenpflanzen« (vgl. Tab. 168). ³⁶ Andere Autoren geben dagegen sehr viel umfangreichere Listen von physiognomischen Typen. So unterscheidet H. Grisebach in seiner »Vegetation der Erde« (1872) zwischen 54 »Vegetationsformen«. ³⁷ Die Systematik baut darauf auf, dass das Erscheinungsbild der Pflanzen sich mit den Umweltbedingungen (z.B. den Höhenstufen im Gebirge) in einer regelhaften Weise ändert. Später erhöht sich die Zahl der von Grisebach unterschiedenen Typen sogar auf 60, und er differenziert zwischen sieben Hauptgruppen: »Holzgewächse, Succulente Gewächse, Schlinggewächse, Epiphyten, Kräuter, Gräser und Zellenpflanzen« (vgl. Tab. 168). ³⁸ Eine

Kerner 1863	Grisebach 1872	Drude 1887
Bäume	Holzgewächse	I. Holzpflanzen mit Belaubung
Sträucher		Bäume und Sträucher
Schlinggewächse	Schlinggewächse	Lianen
Stauden	Epiphyten	Mangroven
		Holzparasiten
	Succulente Gewächse	II. Blattlose Holzpflanzen
		Stamm-Succulenten
		Blattlose Gesträuche
		III. Halbsträucher
Kräuter	Kräuter	IV. Den Holzgewächsen ähnliche, oberirdisch durch viele Vegetationsperioden ausdauernde Kräuter
Blattpflanzen	Gräser	V. Hepaxanthische oder reditive Gewächse, autotroph und durch Chlorophyll führende Laubblätter assimilierend
Fadenpflanzen	Zellenpflanzen	VI. Autotrophe, ohne Laubblätter assimilierend: Flechten
Rohre		VII. Parasitische und saprophytische Gewächse ohne Chlorophyll
Halmgewächse		
Krustenpflanzen		
Filzpflanzen		
Schwämme		

Tab. 168. Klassifikationen von Pflanzen auf physiognomischer Grundlage in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (nach Kerner von Marilaun, A. (1863). *Das Pflanzenleben der Donauländer*: 9; Grisebach, A. (1872). *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung*: 11-14; Drude, O. (1887). *Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen*. In: Schenk, A. (Hg.). *Handbuch der Botanik*, Bd. 3, 2, 175-496: 487-489).

- I. Hauptgruppe. Hapaxanthische Pflanzen (»monokarpische« nach De Candolle)
- A. Monocyklische (einjährige, annuelle)
 - B. Dicyklische (zweijährige, bienne)
 - C. Pleio-polycyklische (mehrjährige, aber nur einmal blühend)
- II. Hauptgruppe. Perenne Pflanzen (»polykarpische« nach De Candolle)
- A. Arten mit keinem oder äusserst geringem Wandervermögen
 1. Primwurzel durch das ganze Leben der Pflanze bleibend, oder eine bleibende Stamm-Knollenbildung. Einziges Vermehrungsmittel sind die Samen
 - a. verholzte, lange lebende Sprosse. Gewöhnliche ~~ikotyle~~ Bäume und Sträucher
 - b. Krautartige Pflanzen
 2. Die Primwurzel schnell, d.h. nach etwa 1-2-3 Jahren absterbend. Von hinten stetig fortschreitende Auflösung des Primsprosses und des folgenden Hauptsprosses. Vermehrung auf vegetativem Wege ist möglich
 - a. Senkrechte oder etwas schräg liegende unterirdische Sprossverbände (Rhizome), dadurch entstanden, dass die unteren Theile der Sprosse mehr als ein Jahr leben
 - b. Bleibende Sprossverbände kommen nicht zu Stande, weil jeder Spross monocyklisch ist, also nur ein Jahr lebt, dann aber völlig absterbt
 - B. Arten mit einem grösseren, oft bedeutenden Wandervermögen
 1. Oberirdische Wanderer
 - a. mit lange dauernder Primwurzel
 - b. mit schnell absterbender Primwurzel
 2. Unterirdische Wanderer. Primwurzel gewöhnlich schnell absterbend
 - a. Wanderung durch horizontal wachsende Sprosse, welche Sprossverbände (Grundachsen) bilden
 - b. Wanderung durch horizontal wachsende unterirdische Sprosse, die aber so schnell absterben, dass nur Sprossverbände von nur ganz kurzer Dauer gebildet werden können. Die oberirdischen Sprosstheile von monocyklischem Bau und Dauer
 - c. Wurzelwanderer, d.h. Pflanzen, welche durch sprossbildende Wurzeln überwintern, wandern und sich vermehren

ähnliche Einteilung findet sich 1887 bei O. Drude, der die älteren physiognomischen Entwürfe dafür kritisiert, dass in ihnen nicht klar zwischen »morphologischen« und »biologischen«, d.h. als Anpassungen an die Umwelt zu deutenden, Gliederungskriterien unterschieden wird (»jener physiognomische Wirrwarr«).³⁹ Allerdings liegt bei Drudes eigenem Einteilungsvorschlag auch nicht immer eine eindeutige Unterscheidung dieser beiden Aspekte vor.

Warmings System der pflanzlichen Lebensformen

Nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch C. Darwin und A.R. Wallace Ende der 1850er Jahre erfolgt eine Umorientierung in den Vorschlägen zur systematischen Gliederung der Vegetation nach Lebensformtypen. Die Klassifikationen orientieren sich immer weniger an rein physiognomisch-morphologischen Aspekten und legen stattdessen Gewicht auf die Bedeutung der Merkmale für Überleben und Fortpflanzung der Pflanzen. Die für die Identifikation und Einteilung der Lebensformen relevanten Merkmale werden dabei als ↑Anpassungen interpretiert. Besonders deutlich wird dieser Ansatz in den Arbeiten E. Warmings, der in diesem Zusammenhang 1895 den Begriff der »Lebensform« prägt (s.o.). Bereits zuvor, im Jahr 1884 macht Warming einen Vorschlag zur Unterscheidung verschiedener Lebensformen bei Pflanzen (vgl. Tab. 169).⁴⁰ In Warmings System werden die Pflanzen in erster Linie nach folgenden Kriterien klassifiziert: ihrer Lebensdauer, der Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung, der Lebensdauer der Sprosse und außerdem der Art der vegetativen Ausbreitung (oberirdisch oder unterirdisch).⁴¹ Ein Vorläufer Warmings in dieser Art der Klassifikation ist A.-P. de Candolle, der bereits 1818 vorschlägt, die Pflanzen nach ihrer Lebensdauer und der Höhe ihres verholzten Teils in Typen zu gliedern.⁴²

Auf evolutionstheoretischer Grundlage hält es auch H. Reiter 1885 für angemessen, »zur Unterscheidung der Vegetationsformen nur diejenigen Merkmale heranzuziehen, welche [...] als das Resultat nachheriger Anpassung erscheinen«.⁴³ Mit der Differenzierung C. von Nägelis beruhen die Lebensformen also auf »Anpassungsmerkmalen«, nicht auf den durch den Bauplan – oder nach Reiter durch die »ursprüngliche Vererbung«⁴⁴ – bedingten »Organisationsmerkmalen« (↑Analogie).⁴⁵ Reiter definiert eine »Vegetationsform« allgemein als »sämtliche Lebewesen [...], welche in Bezug auf ihre Lebensthätigkeit und die dazu gehörige Ausrüstung in allen wesentlichen Stücken untereinander übereinstimmen, mögen sie nun nahe verwandt sein oder nicht«.⁴⁶

Tab. 169. Lebensformen von Pflanzen nach ökologischen Kriterien (vereinfacht nach Warming, E. (1884). Ueber perenne Gewächse. Bot. Centralbl. 18, 184-188).

Um den typologischen Charakter der Einteilung zu betonen, spricht Remane meist von *Lebensformtypen*. Remane schließt unmittelbar an Warming an und führt aus: »Nur unter geringer Abänderung des Wesentlichen möchte ich als Lebensformtyp definieren: *Organismen, die in Zusammenhang mit gleicher Lebensweise einen Komplex gleichartiger Strukturen aufweisen*, so daß Rückschlüsse von der Struktur auf die Lebensweise möglich sind.«⁵¹ Remane stellt die Systematik des »Natürlichen Systems« derjenigen der Lebensformtypen gegenüber: Wie jene auf homologen Ähnlichkeiten beruhe, gründe diese sich auf analoge Ähnlichkeiten, die sich aus gleichgerichteten Anpassungen an die Lebensbedingungen ergeben würden. Er weist auch darauf hin, dass die Systematik der Lebensformtypen aus »nebeneinanderstehenden Klassifikationen nach Ernährung, Bewegung, Fortpflanzung, bei Pflanzen hierher auch Samenverbreitung usw.« bestehe.⁵² Ein Organismus nehme also nicht eine einzige Stelle in diesem System ein, sondern müsse in den verschiedenen Teilsystemen jeweils separat klassifiziert werden.

Auch hinsichtlich eines Teilsystems kann ein Organismus in verschiedenen Phasen seines Lebens unterschiedlichen Typen von Lebensformen zugeordnet werden – weil sich seine Lebensform wandelt, sei es irreversibel (*Metamorphose*) oder reversibel (*Poikilomorphose*; ↑*Metamorphose*). W. Kühnelt stellt 1953 fest: »Ein Individuum kann [...] Merkmale zweier recht verschiedener Lebensformen tragen, die je nach dem augenblicklichen Aufenthalt entsprechend zur Geltung kommen (z.B. Tetrax [eine Heuschrecke] fliegend, schwimmend und springend)«.⁵³

Koepcke: »Die Lebensformen« (1971-74)

In einer umfangreichen Monografie baut H.-W. Koepcke 1971-74 den Ansatz Remanes zu einem Versuch über eine »universell gültige biologische Theorie« aus.⁵⁴ Koepckes Ziel ist es, mit seiner Systematik der Lebensformtypen die Bezüge, in denen das Leben der Organismen sich entfaltet, erschöpfend zu erfassen. Die Vollständigkeit der Systematik versucht Koepcke dadurch sicherzustellen, dass er von einem einfachen Evolutionsmodell ausgeht: Organismen, die in einem zweidimensionalen Raum verteilt sind, können sich vor der Zerstörung durch lokal auftretende »Katastrophen« auf zwei Weisen schützen: durch Lokomotion und durch Resistenz. *Lokomotion* bezeichnet die Fähigkeit eines Organismus, den Ort einer lokalen Katastrophe aktiv zu verlassen und dadurch sein Leben zu erhalten (↑Selbstbewegung). Die Flucht kann in einem Ortswechsel innerhalb des Lebensraums

(Deviation) oder einem (periodischen) Verlassen des Lebensraums (Migration) bestehen. Unter *Resistenz* wird seine Fähigkeit verstanden, eine Katastrophe durch die Ausbildung von Schutzeinrichtungen zu überstehen. Die Resistenz kann in morphologischen Merkmalen (z.B. Panzerung, Tarntracht), physiologischen Eigenschaften (z.B. Thermoregulation, Dormanz) oder Bewegungsabläufen (z.B. Schlagen mit den Extremitäten, Stechen mit dem Wehrstachel) bestehen (↑Schutz). Weil ein Organismus außerdem ein konstitutionell offenes System ist, ist er für seine Selbsterhaltung auf die Zufuhr von Stoffen aus der Umwelt angewiesen. Koepcke bezeichnet dies als seine Leistung des *Substanzerwerbs* (↑Ernährung). Damit sind drei »Lebensweistypen der Selbstbehauptung« unterschieden: Substanzerwerb, Lokomotion und Resistenz (vgl. Tab. 170).

Aus der Fähigkeit zur Fortpflanzung eines Organismus – sie gehört für Koepcke zu den Definitionsmerkmalen eines Organismus und bildet eine »axiomatische Grundannahme der Biologie«⁵⁵ – ergibt sich ein weiterer Komplex von Lebensformtypen. Der Tradition gemäß, bezeichnet Koepcke diesen als ↑*Arterhaltung* und stellt ihn als obersten funktionalen Ordnungsbegriff gleichberechtigt neben die Selbstbehauptung. In Koepckes einfachem Evolutionsmodell stellt die Fortpflanzung eine Strategie des Organismus dar, sich, d.h. seinen Typus, in Form seiner Nachkommen zu erhalten. Die »ökologischen Grundfunktionen der Arterhaltung« gliedert Koepcke in die drei Bereiche der Soziabilität, der Brutfürsorge und der Sexualität (vgl. Tab. 170; ↑*Arterhaltung*: Abb. 29). Zur *Soziabilität* gehören alle Verhaltensweisen, die den Zusammenschluss eines Organismus mit anderen Organismen betreffen (↑Sozialverhalten). Dieser Zusammenschluss kann bis zur Spezialisierung der Individuen in Folge einer organisierten Arbeitsteilung gehen, so dass das einzelne Individuum seine selbständige Lebensfähigkeit verliert. Erst die Soziabilität ermöglicht den Aufstieg von mikroskopischen zu makroskopischen Dimensionen der Organisation, weil die elementaren Organisationsvorgänge sich auf der Ebene chemischer Wechselwirkungen vollziehen, die eine nur (elektronen-)mikroskopische Reichweite haben. Makroskopische Organisation setzt also einen Zusammenschluss (oder Zusammenhalt) der auf mikroskopischer Ebene gebildeten Einheiten (z.B. der Zellen) voraus. Die *Brutfürsorge* umfasst die Verhaltensweisen eines (meist verwandten) Organismus, die den in der Fortpflanzung neu gebildeten Organismen nützen (↑Brutpflege). Dazu gehört das Aufsuchen einer geeigneten Lebensstätte für den Nachwuchs, die Ernährung und Verteidigung der Brut etc. Die *Sexua-*

Die ökologischen Grundfunktionen der Selbstbehauptung

- 1 Die Lebensweisetypen des Substanzerwerbs
 - 1.1 Ohne Substanzerwerb (Betriebsenergie stammt aus Reservestoffen)
 - 1.2 Substanzerwerb durch Auswerten eines Mediums des Habitats, z.B. Strömungsfiltrieren
 - 1.3 Substanzerwerb durch Auswerten von Strukturteilen des Habitats, z.B. Jagen
- 2 Die Lebensweisetypen der Lokomotion
 - 2.1 Lokomotion in homogenen Medien, z.B. Schwimmen
 - 2.2 Lokomotion auf der Grenzfläche zweier Medien, z.B. Rudern
 - 2.3 Lokomotion in Mediengemischen, z.B. Klettern
- 3 Die Lebensweisetypen der Resistenz
 - 3.1 Resistenz gegenüber existenzerschwerenden Eigenschaften des Habitats, z.B. Kälteresistenz
 - 3.2 Resistenz gegenüber lebensfeindlichen Strukturteilen des Habitats, v.a. gegenüber Feinden, z.B. Bestachelung
 - 3.3 Resistenzformen, die sowohl gegenüber speziellen existenzerschwerenden Eigenschaften als auch Strukturteilen des Habitats wirksam sein können, z.B. Stielbildung
 - 3.4 Ökologisch bedeutsame allgemeine Funktionen, die auch der Resistenz förderlich sind, z.B. Fernwahrnehmung

Die ökologischen Grundfunktionen der Arterhaltung

- 4 Die Lebensweisetypen der Soziabilität
 - 4.1 Intraspezifische Massenbildung, z.B. Truppbildung
 - 4.2 Interspezifische Massenbildung, z.B. Freie Symbiose
 - 4.3 Altruismus, z.B. Soziale Verteidigungshilfe
 - 4.4 Soziale Kommunikationsformen (Sozialsignalismus), z.B. Chemischer Sozialsignalismus
 - 4.5 Elimination, z.B. Geschwistermord
 - 4.6 Reduktionsformen der Soziabilität, z.B. Seltenheit
- 5 Die Lebensweisetypen der Brutfürsorge
 - 5.1 Vorsorgliche Brutfürsorgehandlungen, z.B. Aufsuchen des Nachkommen-Habitats
 - 5.2 Ernähren der Brut (Nutrition), z.B. Füttern mit erworbenen Substanzen
 - 5.3 Schützen der Brut (Protektion), z.B. Bewachen und Verteidigen der Brut
 - 5.4 Sonderleistungen der Eltern, die der Brutumbildung förderlich sind, z.B. Brüten
 - 5.5 Soziale Brutfürsorge, z.B. Brutkoloniebildung
 - 5.6 Körpereigene Brutpflege (Kontakt-Brutpflege), z.B. Äußeres Bruttragen
 - 5.7 Reduktionsformen und Fehlen der Brutfürsorge, z.B. Direkte Selbsterzeugung
- 6 Die Lebensweisetypen der Sexualität
 - 6.1 Transport der Sexualprodukte durch ein Medium des Habitats (Mechanogamie), z.B. Anemogamie
 - 6.2 Transport der Sexualprodukte durch andere Organismen (Xenogamie oder Zoidiogamie)
 - 6.3 Formen des Aufsuchens des Sexualhabitats, z.B. Sexuell bedingte Wanderung
 - 6.4 Sexuallsignalismus (sexuelle Erkennungszeichen, die es erleichtern, vom Partner aufgefunden zu werden), z.B. Akustischer Sexuallsignalismus
 - 6.5 Balz und Begattung, z.B. Schaubalz
 - 6.6 Sexuelle Elimination, z.B. Revierverteidigung
 - 6.7 Eheformen, z.B. Polygamie
 - 6.8 Reduktionsformen und Fehlen der Sexualität, z.B. Ökologische Asexualität

Tab. 170. Typologie der Lebensformen (nach Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.).

lität schließlich betrifft alle Verhaltensweisen, die darauf gerichtet sind, eine Vermischung des genetischen Materials eines Organismus mit dem eines anderen herbeizuführen (↑Geschlecht). Wegen der Definition der Sexualität als einer Neukombination von Erbanlagen verschiedener Organismen ist sie im Gegensatz zur Fortpflanzung stets mit Sozialverhalten verbunden. Weil es Organismen gibt, die sich rein asexuell

fortpflanzen, muss der Lebensformtyp der Sexualität allerdings nicht notwendig verwirklicht sein.

Die gleichen sechs Funktionskreise, die Koepcke damit zur Klassifikation von Lebensformtypen anführt, finden sich in leichter Modifikation bereits zur Kapiteleinteilung von F. Dofleins Monografie »Das Tier als Glied des Naturganzen« (1914) für »Das Tier und die belebten Elemente seines Lebensraumes«.

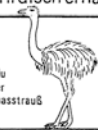
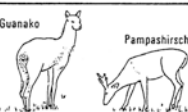
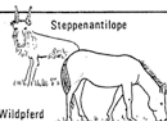
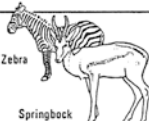
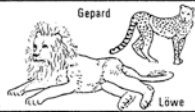
NORDAMERIKA	SÜDAMERIKA	ASIEN	AFRIKA	AUSTRALIEN
Eselhase 		Wüstenspringmaus Hase 	Springhase 	Känguruh 
Springende Pflanzenfresser				
Präriehund Bachhörnchen 	Viscacha Meerschweinchen 	Hamster 	Bachhörnchen 	Wombat 
Grabende Säuger, die draußen Futter suchen				
Taschenratte 	Tukotuko 	Maulwurf Maulwurfslatte 	Goldmull 	Beutelmull 
Grabende Säuger, die sich unterirdisch ernähren				
	Nandu oder Pampasstrauß 		Strauß 	Emu 
Nicht fliegende Laufvögel				
Gabelantilope Bison 	Guanako Pampashirsch 	Steppenantilope Wildpferd 	Zebra Springbock 	
Laufende Pflanzenfresser				
Kojote 	Mähenwolf 	Pallaskatze oder Manul 	Gepard Löwe 	Beutewolf 
Laufende Raubtiere				

Abb. 273. Lebensformen bei Tieren in konvergenter Entwicklung auf verschiedenen Kontinenten (aus Remmert, H. (1978). Ökologie: 7; nach einer Anregung von Farb, P. (1965/79). Die Ökologie: 134).

Dort heißen sie: »Ernährungsbiologie«, »Organismen als Feinde der Tiere (Das Tier im Kampfe gegen seine Verfolger)«, »Geschlechtsleben der Tiere«, »Tierwanderung«, »Versorgung der Nachkommenschaft«, »Gesellschaftsbildung im Tierreich« und (bei Koepcke im vorigen abgehandelt) »Die staatenbildenden Insekten«. ⁵⁶ Diese Abschnitte werden ebenfalls der Selbst- bzw. Arterhaltung zugeordnet, denn, so konstatiert bereits Doflein: »Selbsterhaltung und Arterhaltung, Nahrungserwerb und Fortpflanzungstrieb sind die wesentlichen Faktoren im aktiven Leben der Tiere«. ⁵⁷

Besondere Relevanz der Lokomotionsart

In den Systemen zur Klassifikation von Lebensfor-

men der Tiere kommt der Lokomotionsart eine ausgezeichnete Stellung zu, weil sie einen besonders weitreichenden Einfluss auf die äußere Gestalt eines Lebewesens hat. H. Böker widmet 1935 den gesamten ersten Band seiner (unvollendet gebliebenen) Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, die auf eine Lebensformenlehre zielt, der Fortbewegung. Er rechtfertigt dies damit, dass das äußere Erscheinungsbild eines Organismus in erster Linie durch die Art der Fortbewegung geprägt werde. Funktional steht die Fortbewegung allerdings nicht gleichrangig neben den von Böker genannten drei primären Funktionskreisen: »Alle Lebensäußerungen der Wirbeltiere richten sich nach drei Haupttrieben, denen jedes Tier unterworfen ist: dem Trieb sich zu ernähren,

sich fortzupflanzen, und sich zu schützen. Ernährung, Fortpflanzung und Umwelteinstellung sind infolgedessen die drei größten Funktionsgruppen, die es gibt«.⁵⁸

In Koepckes System der Lebensformen wird die Lokomotion direkt neben die organischen Grundfunktionen von Ernährung, Schutz, Fortpflanzung etc. geordnet. Sie hat allerdings insofern eine Sonderstellung, als sie vielfach als Mittel in Relation zu den anderen Funktionen fungiert: Sie dient der Ernährung (in Form des Jagens, des Sammels, des lokomotorischen Filtrierens etc.), dem Schutz (Flucht), der Brutfürsorge (durch Aufsuchen eines Habitats der Jungen) und der Soziabilität und Sexualität (durch Zusammengehen der Partner). Durch ihre vielfältige Mittelstellung in Bezug auf andere Funktionskreise erscheint es aber fraglich, ob die Lokomotion überhaupt als eine eigenständige Grundfunktion angesehen werden sollte. Die Lokomotion als solche (ohne Bezug zu den anderen Grundfunktionen) ist eine funktionale Strategie eines Organismus, gezielt oder opportunistisch Orte günstiger Lebensbedingungen aufzusuchen – sie stellt aber keine für das Leben des Organismus notwendige Funktion dar, wie dies etwa für Ernährung und Schutz gilt.

Uniformismus und Pluriformismus

In der Regel wechseln Organismen einer Art den Lebensformtyp im Laufe ihres Lebens. Dieses Phänomen bezeichnet Koepcke 1971 als *Pluriformismus*⁵⁹ (1952: *Pluriformie*⁶⁰). Bei Organismen, die im Laufe ihres Lebens nur einem Lebensformtyp angehören, spricht Koepcke von *Uniformismus*.⁶¹ Uniformismus kann bei Organismen auftreten, die sich durch gleichmäßige Teilung fortpflanzen (wie viele Bakterien und Einzeller). Unter den Wirbeltieren gelten manche Haie hinsichtlich der Lebensform als uniform, weil sie sich, wie alle Fische, Zeit ihres Lebens in dem einheitlichen Medium des Wassers aufhalten, weil sie im Gegensatz zu vielen Landwirbeltieren keine eigenen Ruhe- oder Schlafphasen und dementsprechende Lebensformen ausbilden und weil die jungen Haie bereits so weit entwickelt auf die Welt kommen, dass sie einem weitgehend dem der erwachsenen Tiere gleichenden räuberischen Leben nachgehen (↑Metamorphose: Abb. 306). Allerdings liegt die Einheitlichkeit der Lebensformen nur bei den frei lebenden Organismen vor, denn in ihrer frühen Individualentwicklung, die sich vollständig innerhalb des Körpers des Mutterorganismus abspielt, haben auch diese Organismen natürlich eine andere Lebensform als in ihrem späteren Leben.

Typen des Lebensformwechsels

Im Falle des Pluriformismus bildet ein biologisches Individuum (und eine biologische Art) eine spezifische Komposition von verschiedenen Lebensformen, die in regelhafter Weise auseinander hervorgehen. Es stellt, in einer Formulierung Koepckes, eine »hauptsächlich in zeitlicher Hinsicht organisierte Lebensformkomposition« oder einen *Lebensformenkomplex* dar.⁶² Wegen der komplexen Verkörperung der Lebensformen einer Art in den Organismen, kann weder ein Organismus noch eine Art – wie in der »natürlichen« (d.h. genealogischen) Ordnung ihrer Verwandtschaft – in einem einfachen hierarchischen System verortet werden, sondern jeder Organismus muss für jedes Entwicklungs- und eventuell für jedes Verhaltensstadium gesondert klassifiziert werden.

Nach Koepcke kann der Pluriformismus in fünf grundsätzliche Typen eingeteilt werden (↑Metamorphose: Abb. 302; Tab. 185)⁶³:

1. *Polyözie*. Der Organismus kann seine Lebensform den Umständen gemäß (reversibel) ändern. Hierzu zählen z.B. jahreszeitlich bedingte Änderungen, wie bei Bäumen das Abwerfen der Blätter im Herbst oder der Winterschlaf bei Tieren; tageszeitlich bedingte Änderungen, wie z.B. die ausschließliche Tages- oder Nachtaktivität von Organismen; abiotisch bedingte nicht periodische Änderungen, wie Starrezustände bei ungünstigen Wetterlagen oder schließlich die »Poikilotopie«, d.h. das Vorliegen von nebeneinander bestehenden Lebensformen eines Organismus, die mit dem (kurzfristigen) Wechsel eines Habitats (eines Biozönose-Typs) geändert werden, z.B. die sowohl terrestrische als auch aquatische Lebensweise der Amphibien oder die Lebensformen der zwischen Wasser, Land und Luft sich frei bewegenden Wasservögel (↑Metamorphose: Abb. 303). Auch der bereits von G.L.L. de Buffon beschriebene alternierende Wechsel der Daseinsweise der Tiere zwischen einer Ruhe- und einer Bewegungsform (»Zykloethose«; ↑Metamorphose: Abb. 310) kann als eine Form der Polyözie gelten: »L'animal a deux manières d'être, l'état de mouvement & l'état de repos, la veille & le sommeil, qui se succèdent alternativement pendant toute la vie«.⁶⁴ In der Poikilotopie ist mit dem Wechsel des Habitats oft auch ein Wechsel der aktuellen ethologischen Grundfunktion verbunden, z.B. der Wechsel von Ernährung zum Sexualverhalten bei einem Vogel, der sich von einem festen Untergrund zum Balzflug in die Luft erhebt, oder der Wechsel von Ernährung zum Schutzverhalten bei einem Frosch, der auf der Flucht vor einem Feind vom Land ins Wasser springt. Als Form der Polyözie kann schließlich auch das Nebeneinander von verschiedenen äußeren Erscheinungs-

formen eines Organismus gelten, das sich je nach den aktuell wahrgenommenen Funktionen ändert, z.B. der Wechsel von entfalteter und zusammengelegter Stellung des Rads eines Pfau.

2. *Metamorphose*. Der Organismus durchläuft irreversibel verschiedene Lebensformen in seinem Leben. Beispiele hierfür sind die Entwicklung der holometabolen Insekten mit den Stadien von *Ei*, *Larve*, *Puppe* und *Imago*; die Entwicklung vieler höherer Krebse über eine *Nauplius*- und eine *Zoëa*-Larve; die Entwicklung vieler Amphibien (z.B. Frösche) mit den Stadien von *Ei*, *Kaulquappe* und *Frosch*; die Entwicklung von vielen Vögeln vom *Ei* über das *Nesthockerstadium* und den *Jungvogel* zum *Erwachsenen* und der Wechsel vom (passiv) beweglichen *Samen* zu dem verwurzelten und wachsenden Individuum bei *Pflanzen* (↑Metamorphose: Abb. 300). Genaugenommen erfolgt die ontogenetische Entwicklung jedes differenzierten Organismus über die gleichförmige Abfolge charakteristischer Stadien. Im eigentlichen Sinne liegt eine Metamorphose aber nur dann vor, wenn ein Organismus im Laufe seiner Entwicklung selbständig lebende Stadien mit unterschiedlicher Lebensform durchläuft.

3. *Polymorphismus*. Verschiedene Lebensformen von Organismen treten innerhalb einer Art nebeneinander auf, wobei jedes Individuum seine Lebensform beibehält und die Individuen verschiedener Lebensformen in einem Geschwisterverhältnis zueinander stehen. Auch umweltabhängige Variationen in der Gestalt und Lebensweise von Organismen des gleichen Genotyps, die heute als *phänotypische Plastizität* oder *Polyphänismus* bekannt sind, können als Formen des Polymorphismus interpretiert werden. Das bekannteste Beispiel hierfür ist der Dimorphismus der ↑Geschlechter, ein anderes Beispiel ist mit den Kasten der sozialen Insekten gegeben (↑Polymorphismus: Abb. 417).

4. *Generationswechsel*. Organismen aufeinanderfolgender Generationen, also solche, die in einem Eltern-Kind-Verhältnis zueinander stehen, sind durch verschiedene Lebensformen, insbesondere eine verschiedene Art der Fortpflanzung, ausgezeichnet. Beispiele für diese Form des Pluriformismus sind der von C. de Bonnet 1745 beobachtete Wechsel zwischen parthenogenetischer und sexueller Fortpflanzung bei Blattläusen oder der von A. von Chamisso 1819 beschriebene Wechsel zwischen vegetativer und zweigeschlechtlicher Fortpflanzung (Metagenese) bei den im Meer lebenden Salpen (↑Generationswechsel).

5. *Ökonomie*. Die ethologischen Grundfunktionen sind auf verschiedene Körperteile eines Organismus verteilt, die über eine weitgehend autonome Umwelt-

beziehung ausgezeichnet sind. Oft ist die Verselbständigung des eine Grundfunktion tragenden Körperteils mit einer Vervielfältigung desselben verbunden, woraus sich der Titel *Ökonomie* rechtfertigt.⁶⁵ Das Wesentliche des mit dem Begriff bezeichneten Phänomens liegt allerdings nicht in der Vervielfältigung einer Struktur oder der Untergliederung eines Organismus in sich wiederholende autonome Unterheiten (*Modularität*), sondern in der räumlichen Trennung der Grundfunktionen an einem organischen Körper. Ein Beispiel für Ökonomie ist der Körperbau der höheren Pflanzen (Kormophyten), etwa der Bäume, bei denen die ethologischen Funktionen schwerpunktmäßig auf verschiedene Körperteile verteilt sind: Resistenz auf den Stamm, Substanzerwerb auf die Wurzeln und Blätter, Sexualität auf die Blüten, und Lokomotion auf die Früchte. Allgemein stellt in mehrzelligen Organismen schon jede Arbeitsteilung zwischen Zellen, Geweben und Organen eine Form der Ökonomie dar.

Lebensformwechsel ermöglicht Spezialisierung

Die in den Lebensformtypen enthaltenen verschiedenen Grundfunktionen stellen unterschiedliche Anforderungen an einen Organismus, die nicht alle gleichzeitig optimal erfüllt werden können. Hohe Resistenz ist in der Regel nicht in Verbindung mit intensivem Substanzerwerb möglich; intensive Brutfürsorge schließt hohe Mobilität und intensiven Substanzerwerb aus etc. Der Vorteil des Pluriformismus kann daher darin gesehen werden, dass innerhalb einer Art durch das Vorliegen verschiedener Lebensformen eine Spezialisierung auf jeweils eine Funktion möglich wird.

In einer typologischen Einteilung können Organismen danach klassifiziert werden, ob sie die Grundfunktionen auf verschiedene Formen verteilen, die dann auf diese Funktionen spezialisiert sind (z.B. Sporen für die Resistenz, Samen für die Lokomotion, Larven für den Substanzerwerb, Imagos für die Sexualität), oder ob sie die verschiedenen Grundfunktionen in einer oder wenigen generalistischen Lebensformen miteinander vereinen (z.B. viele höhere Wirbeltiere, bei denen v.a. der fakultative Lebensformwechsel in Form der Polyözie ausgeprägt ist).

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass die Typen der Übergänge zwischen den Lebensformen in stärkerem Maße innerhalb einer taxonomischen Verwandtschaftsgruppe konserviert sind als die Lebensformen selbst. So sind für einzelne Verwandtschaftskreise vor allem die Weisen der Lebensformumwandlung kennzeichnend, z.B. der Generationswechsel für die Farne und Moose, die Metamorphose für die Insekten oder die Polyözie für

die Vögel.⁶⁶ Bemerkenswert ist außerdem, dass die Vereinigung der Grundfunktionen in einem Organismus, der seine Lebensform fakultativ und reversibel ändern kann, (Poyözie) v.a. bei solchen Organismen vorkommt, die über einen hohen Organisationsgrad verfügen. Das Nebeneinander der verschiedenen Lebensformen erfordert eine Koordination und Integration, die die Ausbildung eines Verarbeitungs- und Koordinationszentrums (Gehirn) voraussetzt.

Lebensform und Verwandtschaft

Eine Gliederung nach Lebensformen begründet eine von der genealogischen Verwandtschaft unabhängige Klassifikation von Lebewesen. Weil das Konzept der Funktionsähnlichkeit grundlegend für die Systematik ist, ordnet Koepcke die Lebensformenlehre der *Analogienbiologie* zu und stellt sie der *Homologienbiologie* gegenüber (†Analogie; Homologie). Trotz dieser Unabhängigkeit besteht aber doch vielfach eine Korrelation von Lebensformtypen mit morphologischen Bauplänen, die über Hunderte von Jahrmlionen konstant sind. Daher liegt auch eine gewisse Korrelation der Lebensformen mit den großen taxonomischen Gruppen vor.

Die sechs häufigsten Tiergruppen, die zusammen über 97% aller Tierarten umfassen (aber nur ein 1/6 aller Tierstämme ausmachen), lassen sich grob als fünf morphologische Typen beschreiben: (1) mikroskopisch kleine, oft kugelförmige Organismen (Bakterien und Einzeller), (2) kleine oft parasitische langgestreckte Würmer (Plathelminthes und Nematoda), (3) meist flugfähige kleine Tiere mit segmentiertem Körper und Außenskelett (Arthropoda), (4) meist beschaltete Tiere mittlerer Größe mit unsegmentiertem asymmetrischem Körper und nur langsamer Lokomotion (Mollusca) und (5) große Tiere mit stark differenziertem Organsystem und Innenskelett (Wirbeltiere). Diese in einer sehr einfachen Klassifikation bestimmten morphologischen Typen verkörpern jeweils einen bestimmten Symmetriotyp (†Morphologie: Tab. 195) und können Größenklassen zugeordnet werden: Bakterien und Einzeller <0,1cm; Würmer: meist 0,1-1cm; Außenskelett-Tiere: meist 1-10cm; Weichtiere: meist 10cm-1m; Wirbeltiere: oft >1m. Auch wenn es Ausnahmen von dieser Zuordnung gibt, entfaltet jeder morphologische Typ sein Diversifizierungspotenzial offenbar v.a. in einer Körpergrößenordnung.

Grenzen der Lebensformenkunde

Anders als die phylogenetische, genealogisch begründete Systematik (†Taxonomie) hat sich die Lebensformenkunde nie zu einem Hauptstrom bio-

logischer Forschung entwickelt. Aktuell gibt es nur wenige Beiträge zu diesem Thema.⁶⁷ Als alternative Klassifikationsmöglichkeit ist sie in erster Linie in funktional orientierten und von der älteren Naturgeschichte abgeleiteten Disziplinen wie der Ökologie von Bedeutung. Ein grundsätzliches Problem der Lebensformenlehre besteht in der Schwierigkeit, ein kontextübergreifendes, eindeutiges System der Lebensformen zu entwickeln. Die Mannigfaltigkeit der Formen und die Optionen der Anpassung sind zu heterogen, als dass sie eine konsistente Klassifikation ermöglichen würden.

Nachweise

- 1 Warming, E. (1895). *Plantesamfund*. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896): 4.
- 2 ebd.
- 3 Petrus Apherdianus (1575/80). *Methodus discendi formulas latinae linguae*: 153.
- 4 Prokop (von Templin) (1671). *Encæniale*, das ist: Hundert Kirch-Tag-Predigen: 709 (64. Predigt).
- 5 Herder, J.G. (1784-91). *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit* (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 178.
- 6 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 124.
- 7 Müller, J. (1833/38-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen*, 2 Bde.: II, 768; Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1834, 551-561: 551.
- 8 Roeschlaub, A. (1804). Entwurf eines Lehrbuches der allgemeinen Jaterie und ihrer Propädeutik, Bd. 1: 180f (Nr. 666).
- 9 Hecker, A.F. (1805). Die Kunst unsere Kinder zu gesunden Staatsbürgern zu erziehen und ihre gewöhnlichen Krankheiten zu heilen: 138.
- 10 Anonymus (1807). [Rez. Hecker, A.F. (1806). *Kurzer Abriß der Pathologie und der Semiotik*]. *Medicinisich-chirurgische Zeitung* 4, 68-73: 69.
- 11 Butte, W. (1829). Die Biotomie des Menschen oder, Die Wissenschaft der Natur-Eintheilungen: 127; 239; 220; 209.
- 12 Müller, J. (1837). *Handbuch der Physiologie*, Bd. 2: 786.
- 13 Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. 4., 707-1000: 982.
- 14 Cope, E.D. (1872). On the Wyandotte cave and its fauna. *Amer. Nat.* 6, 406-422: 417.
- 15 Hippokrates, *De dieta* 2, 46-48; Platon, *Timaios* 40a; Genesis 1, 20-25.
- 16 Aristoteles, *Hist. anim.* Kap. I, 1 und VIII, 2.
- 17 a.a.O.: I, 1; V-VII.
- 18 a.a.O.: I, 1.

- 19 a.a.O.: VIII, 1.
- 20 a.a.O.: VIII, 2-11.
- 21 a.a.O.: VIII, 12-17.
- 22 a.a.O.: VIII, 18-27.
- 23 Aristoteles, *Politica* 1256a.
- 24 Vallisnieri, A. (1713). Esperienze, ed osservazioni intorno all'origine, sviluppi, e costumi di varj insetti, con altre spettanti alla naturale, e medica storia; vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 188.
- 25 Reimarus, H.S. (1760/62). *Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe*, 2 Bde.: I, 88 (§52); vgl. Cheung, T. (2006). Hermann Samuel Reimarus' Theorie der „Lebensarten“ und „Triebe“. *Sudhoffs Arch.* 90, 143-160.
- 26 a.a.O.: 107 (§64).
- 27 a.a.O.: 103 (§61).
- 28 a.a.O.: 363 (§145).
- 29 Reimarus, H.S. (1773). *Angefangene Betrachtungen über die besonderen Arten der thierischen Kunsttriebe*: 86-90.
- 30 Humboldt, A. von (1806). *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse*: 18-25; ders. (1807). *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen* (Leipzig 1960, 21-50): 45-47.
- 31 von Humboldt (1807): 45.
- 32 a.a.O.: 47.
- 33 Strickland, H.E. (1840). *Observations upon the affinities and analogies of organized beings*. *Mag. Nat. Hist.* 4, 219-226: 223; vgl. Vigors, N.A. (1823). *Observations on the natural affinities that connect the orders and families of birds*. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 14, 395-517: 509.
- 34 a.a.O.: 222f.
- 35 Vgl. z.B. Meyen, F.J.F. (1836). *Grundlagen der Pflanzengeographie*; Zollinger, H. (1855). *Über Pflanzenphysiognomik im Allgemeinen und diejenige der Insel Java insbesondere*.
- 36 Kerner von Marilaun, A. (1863). *Das Pflanzenleben der Donauländer*: 9.
- 37 Grisebach, A. (1872). *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung*.
- 38 a.a.O.: 11-14; vgl. ders. (1875). *Pflanzengeographie*. In: Neumayer, G. (Hg.) *Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen*, 333-358: 336-339.
- 39 Drude, O. (1887). *Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen*. In: Schenk, A. (Hg.) *Handbuch der Botanik*, Bd. 3, 2, 175-496: 487-489: 489.
- 40 Warming, E. (1884). *Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse*. *Naturhistorisk Forenings Festskrift* 1884, 3-105; ders. (1884). *Ueber perenne Gewächse*. *Bot. Centralbl.* 18, 184-188: 184; ders. (1884). *Über Sprossbau, Überwinterung und Verjüngung*. *Bot. Jahrb.* 5, 56-67.
- 41 Vgl. Du Rietz, G.E. (1931). *Life-forms of terrestrial flowering plants*. *Acta Phytogeogr. Suec.* 3, 1-95: 4.
- 42 Candolle, A.-P. de (1818). *Regni vegetabilis systema naturale*.
- 43 Reiter, H. (1885). *Die Consolidation der Physiognomik*: 181.
- 44 a.a.O.: 2.
- 45 Nägeli, C. von (1884). *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*: 327.
- 46 Reiter (1885): 5f.
- 47 Raunkjær, C. (1904). *Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarsider*. *Bot. Tidskr* 26, XIV; ders. (1905). *Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling*, 1905, 347-438; übersetzt in ders. (1934). *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*; vgl. ders. (1907). *Plantegrænsens Livsformer og deres Betydning for Geografien*; Du Rietz (1931); Adamson, R.S. (1939). *The classification of life-forms of plants*. *Bot. Rev.* 5, 546-561.
- 48 Raunkjær, C. (1908). *Livsformernes Statistik som Grundlag for biologisk Plantageografi*. *Bot. Tidsskrift* 29, 42-43 (dt. Übers.: *Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie*. Beiheft zum *Bot. Centralbl.*, 27 (2) (1910), 171-206): 172.
- 49 a.a.O.: 204.
- 50 Feldmann, J. (1967). *Les types biologiques d'algues marines benthiques*. *Mém. Soc. Bot. France* 1966 (Coll. de Morphologie), 45-60.
- 51 Remane, A. (1943). *Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie*. *Biologia Generalis* 17, 164-182: 167.
- 52 a.a.O.: 176.
- 53 Kühnelt, W. (1953). *Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen*. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 93, 57-71: 63.
- 54 Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen. Grundlagen zur einer universell gültigen biologischen Theorie*, 2 Bde.
- 55 a.a.O.: I, 21.
- 56 Doflein, F. (1914). *Das Tier als Glied des Naturganzen*. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.) *Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet*, Bd. 2.
- 57 a.a.O.: 21.
- 58 Böker, H. (1935-37). *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere*, 2 Bde.: I, 17f.
- 59 Koepcke (1971-74): I, 313.
- 60 Koepcke, H.-W. (1956). *Zur Analyse der Lebensformen*. *Bonn. Zool. Beitr.* 7, 151-185: 171.
- 61 Koepcke (1971-74): I, 309.
- 62 a.a.O.: II, 1375.
- 63 a.a.O.: I, 313ff.; ders. (1975). *Über die möglichen Formen des Lebens auf anderen Planeten*: 99f.
- 64 Buffon, G.L.L. (1753). *Discours sur la nature des animaux* (in: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 4, zit. nach: *Œuvres philosophiques de Buffon*, Paris 1954, 317-337): 318.
- 65 Koepcke (1971-74): II, 938.
- 66 a.a.O.: II, 1427.
- 67 Vgl. z.B. Bauer, T. (1998). *Lebensformtypen: Möglichkeiten der morphometrischen Nischenprognose bei Insekten*. *Verhandlungen. Westdeutscher Entomologentag* 1997, 1-23.

Literatur

- Du Rietz, G.E. (1931). *Life-forms of terrestrial flowering plants*. *Acta Phytogeogr. Suec.* 3, 1-95.
- Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.

Lebensgeschichte

Das Wort ›Lebensgeschichte‹ im Sinne der Geschichte des Lebens eines Menschen wird mindestens seit dem 17. Jahrhundert verwendet.¹ Auch im Französischen finden sich entsprechende Nachweise, so z.B. bei G.W. Leibniz, der 1704 von der ›histoire de la vie d'un homme‹ spricht². Der Gebrauch des Wortes ist angelehnt an das lateinische ›historia vitae‹, das sich vereinzelt bei klassischen Autoren findet.³

Im biologischen Zusammenhang erscheint der deutsche Ausdruck 1750 bei J.G. Sulzer (›Die kurze Lebensgeschichte dieses Insekts kann man bey Réaumur in dem VI. Theil s. Memoires sur les insectes lesen‹⁴; bei Réaumur 1734-36 nur ›histoire des insectes‹ oder ›histoire de cette [...] espece‹⁵; nicht aber ›histoire de la vie‹; Anonymus 1775: ›die Lebensgeschichte eines Insekts‹⁶). G. Forster verwendet den Ausdruck 1779, indem er die ›Ernährung, Ausbildung und Verrichtungen eines jeden Theils‹ eines Lebewesens als ›Lebensgeschichte des organischen Körpers‹ bezeichnet.⁷ Das Wort verbreitet sich in der Biologie des frühen 19. Jahrhunderts: A. Goldfuß verwendet 1826 die Formulierung ›Lebensgeschichte des Thieres‹⁸ und meint damit die Entwicklung vom Ei bis zum Tod unter Einschluss insbesondere seiner Fortpflanzung. C.T. von Siebold erörtert 1854 die ›Lebensgeschichte der Cestoden‹, die einen Generationswechsel einschließen kann.⁹ Im englischen Sprachraum kommt seit den 1860er Jahren der Ausdruck ›life-history‹ in Bezug auf die Lebensweise von Tieren und Pflanzen auf.¹⁰

Der Sache nach stellt G.L.L. Buffon in seiner umfangreichen Naturgeschichte aus der Mitte des 18. Jahrhunderts die Lebensgeschichte vieler Tierarten dar. Programmatisch formuliert er als Ziel seiner Ausführungen im ersten Band der ›Histoire naturelle‹, in seiner ›Geschichte der Tiere‹ gehe es nicht nur um die Geschichte der Individuen, sondern der Arten insgesamt; dazu rechnet er den Zeitpunkt der Empfängnisfähigkeit, die Geburten, Anzahl der Jungen, Brutpflege etc.: ›l'histoire d'un animal doit être non pas l'histoire de l'individu, mais celle de l'espece entière de ces animaux; elle doit comprendre leur génération, le temps de la pregnation, celui de l'accouchement, le nombre des petits, les soins des

Die Lebensgeschichte ist der für eine Art typische Verlauf des Lebens eines Organismus. Wichtige Merkmale der Lebensgeschichte betreffen Zeitpunkt und Häufigkeit der Fortpflanzung, die Anzahl der Nachkommen sowie andere den typischen Lebenszyklus betreffende Ereignisse wie Metamorphose, Generations- oder Wirtswechsel.

Lebensgeschichte (Sulzer 1750) 497
Phänologie (Morren 1853) 500
Diplophase (Vuillemin 1907) 500
Haplophase (Vuillemin 1907) 500
Diplont (Hartmann 1918) 499
Haplont (Hartmann 1918) 500
Iteroparie (Cole 1954) 501
Semelparie (Cole 1954) 501
Reproduktionskosten (Williams 1966) 499
r-/K-Strategie (MacArthur & Wilson 1967) 502
Lebensgeschichtsstrategie (Gadgil 1969) 499
Trade-off (Rapport 1971) 500

pères & des mères, leur espèce d'éducation, leur instinct, les lieux de leur habitation, leur nourriture, la manière dont ils se la procurent, leurs mœurs, leurs ruses, leur chasse«.¹¹

Grafische Repräsentationen der Lebensgeschichte finden sich anfangs besonders in Form der Lebenstreppe und Lebensräder zur typologischen Darstellung der menschlichen Lebensphasen (vgl. Abb. 274; ↑Kreislauf: Abb. 246).¹² Im wissenschaftlichen Kontext entwickelt sich die grafische Repräsentation der Entwicklung von Lebewesen v.a. ausgehend von mikroskopischen Beobachtungen zur Teilung von Mikroorganismen seit Mitte des 18. Jahrhunderts.¹³

Biologischer Terminus im 20. Jh.

Zu einem spezifischen biologischen Terminus entwickelt sich der Ausdruck ›Lebensgeschichte‹ erst Mitte des 20. Jahrhunderts. Als biologischer Begriff betrifft die Lebensgeschichte eines Organismus die Verteilung der wesentlichen Lebensfunktionen – insbesondere die mit der Fortpflanzung zusammenhängenden – über seine Lebensspanne. Als entscheidende Parameter der Lebensgeschichte gelten die Anzahl der Fortpflanzungsperioden im Leben des Organismus, die Anzahl der Nachkommen pro Fortpflanzungsereignis (›Brut‹), die Größe der Nachkommen bei der Geburt, das Alter bei der ersten Reproduktion und der Zusammenhang zwischen der Reproduktion mit der Mortalität der sich fortpflanzenden Organismen. Die Lebensgeschichtsforschung geht v.a. vergleichend vor und versucht es, allgemeine Muster der Lebensgeschichte von Organismen zu identifizieren.

Die biologische Lebensgeschichtsforschung, die diese Parameter im Zusammenhang diskutiert, beginnt in den 40er Jahren des 20. Jahrhunderts. D. Lack postuliert 1947 für die Lebensgeschichte vieler Vögel einen Konflikt zwischen der Produktion von möglichst vielen Eiern auf der einen Seite und der Maximierung der Überlebenswahrscheinlichkeit der



Abb. 274. Die typisierte Lebensgeschichte eines Menschen dargestellt als Aufstieg und Abstieg auf einer Stufenleiter. Im unteren Drittel zeigt dieses Bild eine Darstellung des Jüngsten Gerichts mit Christus als Weltenrichter auf einem Regenbogen über der Weltkugel thronend. In der darüber befindlichen symmetrischen Brückenbogenarchitektur sitzen auf neun von rechts nach links erst ansteigenden, dann absteigenden Stufen männliche Figuren zunehmenden Alters, mit dem Typus eines fünfzigjährigen, eine Schriftrolle lesenden Mannes in der Mitte. In den Nischen unter jeder Stufe befinden sich Tierdarstellungen zur Symbolisierung der Lebensalter: Darstellungen dieser Art tauchen in der ersten Hälfte des 16. Jahrhunderts auf, finden sich aber häufiger erst seit der Mitte des 17. Jahrhunderts. Vorbild für die Konstruktion war wahrscheinlich die Triumphbogenarchitektur (Jörg Breu d.J., *Die neun Lebensalter des Mannes*, Augsburg 1540; aus Joerissen, P. (1983). *Lebenstreppe und Lebensalterspiel im 16. Jahrhundert*. In: ders. & Will, C. (Hg.). *Die Lebenstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter*, 25-38: 26).

Jungen durch die Brutpflege der Eltern auf der anderen Seite.¹⁴ Nach der Argumentation Lacks erhöhen zu viele gelegte Eier die Fitness der Eltern nicht, weil aufgrund der damit einhergehenden verringerten Kapazität zur Brutpflege weniger Junge bis zum fortpflanzungsfähigen Alter überleben.

Neben dem Konflikt («Trade-off»; s.u.) zwischen der Anzahl und Qualität der produzierten Nachkommen besteht ein weiterer Antagonismus zwischen der Dauer des individuellen Lebens und der Anzahl der Nachkommen eines Organismus. In einer klassischen Arbeit zeigt L.C. Cole 1954, dass ein Organismus, der sich nur einmal fortpflanzt und nur einen Nachkommen pro Fortpflanzungsperiode mehr produziert als ein anderer, unsterblicher Organismus die gleiche Fitness aufweist wie letzterer.¹⁵ Im Allgemeinen wird die Selektion also eher in Richtung vermehrter Reproduktion als verlängertem Leben des Individuums wirken.

Coles Ergebnis wird allerdings kritisiert, weil er von der unrealistischen Annahme fehlender Mortalität des sich über mehrere Reproduktionsperioden fortpflanzenden Organismus ausgeht.¹⁶ Besonders angesichts der Unsicherheit des Überlebens der Nachkommen bewirkt der Trade-off von eigenem Überleben und Fekundität einen selektiven Druck in Richtung mehrfacher Reproduktion im Lauf eines individuellen Lebens (*Iteroparität*; s.u.).¹⁷ Für den Ausgang des Wettstreits mehrerer Strategien ist insgesamt das Verhältnis der Überlebenswahrscheinlichkeit der Eltern zu dem ihrer Nachkommen entscheidend.¹⁸ Es kann aber gezeigt werden, dass qualitativ gleiche Ergebnisse resultieren, wenn in dem Ansatz Coles die Mortalität berücksichtigt wird.¹⁹ Die Tatsache, dass es trotz der Argumentation Coles so viele langlebige Organismen gibt, die sich mehrmals in ihrem Leben fortpflanzen, wird von S.C. Stearns 1976 als *Coles Paradox* bezeichnet.²⁰

»Strategien« der Lebensgeschichte

Mit dem Ansatz, den Organismus als ein System zu beschreiben, das über verschiedene Optionen zur Allokation der ihm zur Verfügung stehenden Ressourcen verfügt, gilt Cole als Begründer des »strategischen Denkens« in den Theorien der Lebensgeschichte. Der Terminus **Lebensgeschichtsstrategie** (Gadgil 1969: »life history strategies«²¹), **Reproduktionsstrategie** (»reproductive strategy«²²) oder kurz **Strategie** (»strategy«²³) für ein besonderes Muster der Fortpflanzung im Lauf des Lebens eines Organismus setzt sich allerdings erst seit Beginn der 1970er Jahre durch. Eingeführt ist mit den Überlegungen Coles auch das wichtige Konzept des *Trade-off* (s.u.). In der Logik dieses Ansatzes ist es die Selektion, die die Organismen zu optimierten Systemen formt. Die Selektion führt zur Ausbildung einer (relativ) optimalen Strategie der Organismen im Hinblick auf ihre Fitness.

Zentrale Stellung der Reproduktion

Die zentrale Frage der Lebensgeschichtsforschung betrifft Zeitpunkt und Häufigkeit der Reproduktion im Leben eines Individuums. Der relative Beitrag einer Altersklasse oder eines Individuums zur Menge der Organismen der nächsten Generationen (also zum Populationswachstum insgesamt) wird von R.A. Fisher 1930 *reproduktiver Wert* (»reproductive value«) genannt (↑Selektion).²⁴ Normalerweise steigt der reproduktive Wert eines Organismus von der Geburt bis zum Zeitpunkt der Fortpflanzungsreife auf einen maximalen Wert und fällt dann wieder ab. Der reproduktive Wert zu Beginn der Fortpflanzungsreife ist höher als später, weil sich die früh gezeugten Nachkommen selbst früher als die später gezeugten fortpflanzen und damit zu einer weiteren Erhöhung des reproduktiven Wertes ihrer Eltern beitragen. Die Lage des Maximums des reproduktiven Wertes in der Lebensspanne eines durchschnittlichen Individuums ist ein Parameter der Lebensgeschichte. Weil jede Reproduktion mit *Kosten* für den sich reproduzierenden Organismus einhergeht²⁵, verringert sie die Überlebenswahrscheinlichkeit und damit den zu erwartenden zukünftigen Reproduktionswert (»residual reproductive value«). Die negativen Auswirkungen der Reproduktion auf das Überleben eines Organismus und/oder auf seine zukünftige Reproduktion ist inzwischen in vielen Experimenten bestätigt. Theoretisch zu erwarten ist die durch Selektion bedingte Einstellung einer solchen Balance zwischen momentaner und zukünftiger Reproduktion für jede Altersklasse, dass die Gesamtanzahl der Nachkommen eines Organismus, d.h. seine Fitness, maximal wird.

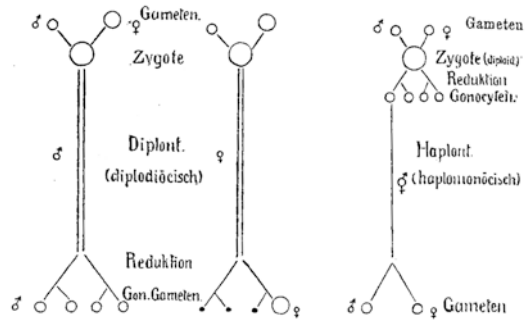


Abb. 275. Zwei verschiedene Typen des Lebenszyklus: links diplontischer (bei den höheren Tieren und Pflanzen), rechts haplontischer Lebenszyklus (bei einigen Algen, z.B. Chlamydomonas, Closterium). Im diplontischen Lebenszyklus erfolgt die Reduktionsteilung (Meiose) erst bei der Bildung der Gameten, der mehrzellige Organismus ist also diploid; im haplontischen Lebenszyklus erfolgt die Reduktionsteilung dagegen unmittelbar nach der Bildung der Zygote, der Organismus ist also die meiste Zeit seines Lebens haploid (aus Hartmann, M. (1918). Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Z. indukt. Abstamm.-Vererbungs. 20, 1-26: 5).

Weil jedes Reproduktionsereignis die Überlebens- und damit Reproduktionswahrscheinlichkeit eines Organismus in der Zukunft mindert, wird im Rahmen von Überlegungen zu Lebensgeschichtsstrategien seit Mitte der 1960er Jahren von den Kosten der Reproduktion oder kurz den **Reproduktionskosten** gesprochen (Williams 1966: »costs of reproduction«).²⁶ Gelegentlich werden diese Kosten auch als *Überlebenskosten* (»survival costs of reproduction«) bezeichnet.²⁷ Die Reproduktionskosten ergeben sich aus dem direkten Verlust an Körpersubstanz und Energie durch die Reproduktion, aber auch aus indirekten Effekten, wie einer verminderten Mobilität oder erhöhten Auffälligkeit für Feinde.

Lebensgeschichte und Kernphasenwechsel

Eine grundlegende Unterscheidung bei allen sexuell sich fortpflanzenden Arten betrifft den Zeitpunkt der Reduktionsteilung: Bei den allermeisten hoch differenzierten Organismen erfolgt die Reduktionsteilung erst bei der Bildung der Keimzellen, die Organismen weisen also einen doppelten Chromosomensatz auf, sie sind *diploid* (↑Zelle/Chromosomen) und stellen, nach einer Begrifflichkeit, die M. Hartmann 1918 einführt, **Diplonten** dar.²⁸ Im Unterschied dazu erfolgt die Reduktionsteilung bei einigen Algen (z.B. Chlamydomonas) und Pilzen (z.B. vielen Oomyceten) unmittelbar nach der Bildung der Zygote, die Or-

ganismen sind also in der längsten Zeit ihres Lebens *haploid* oder **Haplonten**.²⁹ Der Lebenszyklus dieser Organismen wird in einer späteren Terminologie als *haplontisch* (engl. »haplontic«) bezeichnet³⁰, der der Diplonten als *diplontisch* (»diplontic«)³¹.

Die Phase mit einfachem Chromosomensatz wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts **Haplophase** genannt (franz. Vuillemin 1907³²; dt. Goebel 1913³³; engl. Wilson 1925: »Haplophase, that phase of the life-history, particularly in the antithetic alternation of generations in plants, in which the nuclei are haploid.³⁴). Die andere Phase mit diploiden Zellen wird **Diplophase** genannt.³⁵ Um die Bindung der Terminologie an die Diploidie zu vermeiden, schlägt H. Winkler 1920 vor, den Ausdruck »Haplophase« durch *Gamophase* zu ersetzen und statt »Diplophase« das Wort *Zygophase* zu verwenden.³⁶ In der Gamophase liegt damit also die reduzierte Anzahl der Chromosomen vor, wie sie für die Gameten typisch ist; in der Zygophase dagegen die Chromosomenanzahl wie in der Zygote.

Regeln der komparativen Lebensgeschichtsforschung

Einige in empirischen Vergleichen und in theoretischen Simulationen bestätigten Verallgemeinerungen der Lebensgeschichtsforschung lauten³⁷: (1) Bei hoher Mortalität der Jungen im Vergleich zu den Erwachsenen reproduziert sich jeder Organismus mehrmals in seinem Leben. (2) Die Anzahl der Jungen pro Brut hat einen Wert, der die Anzahl der bis zur Fortpflanzungsfähigkeit sich entwickelnden Jungen maximiert. (3) In wachsenden Populationen sinkt das Alter bei der ersten Fortpflanzung im Vergleich zu stabilen oder abnehmenden Populationen. (4) Mit erhöhtem Räuberdruck nimmt die Größe der Jungen bei der Geburt zu. (5) In stabilen Umwelten erfolgt die Reproduktion in vergleichsweise hohem Alter, der einzelne Organismus reproduziert sich mehrmals und bringt wenige, große Junge hervor, denen er eine intensive Brutpflege zukommen lässt (»K-Selektion«; s.u.). (6) Bei stärkerer Fluktuation der Mortalität der Jungen gegenüber der der Alten liegt eine Tendenz der Organismen vor, sich mehrmals fortzupflanzen und weniger Junge pro Brut hervorzubringen (»bet-hedging«, d.h. Risikostreuung).

Trade-off der Lebensgeschichtsparameter

Die verschiedenen Lebensgeschichtsparameter stehen nicht unabhängig voneinander, sondern hängen z.T. voneinander ab. Oft sind sie stärker untereinander korreliert als mit Merkmalen der Umwelt. Hinsichtlich der Korrelation von Größen der Lebensgeschichte mit Umweltparametern ist in der Botanik seit Mitte

des 19. Jahrhunderts von der **Phänologie** die Rede (franz. Morren 1853³⁸; dt. Fritsch 1856³⁹). Verstanden wird darunter das Studium der periodisch wiederkehrenden Erscheinungen bei Pflanzen im Verhältnis zu Jahreszeit, Witterung, Standort und Geografie.

Untereinander stehen die Werte mancher der Größen der Lebensgeschichte im Verhältnis eines wechselseitigen Ausschlusses. Diese Größen können dann nicht gleichzeitig (im Hinblick auf die Fitness des Organismus) optimiert werden. Die Verbesserung der einen geht also notwendig mit der Verschlechterung der anderen einher. In der Lebensgeschichtsforschung wird ein solches Verhältnis als **Trade-off** bezeichnet. Der Ausdruck (manchmal übersetzt als *Abwägungsbeziehung* oder *Kompromiss*) stammt aus der Ökonomie und ist dort mit dem Konzept der Opportunitätskosten verknüpft: Die Investition in ein Gut ist mit Verlusten in Bezug auf ein anderes Gut verbunden. Zentrale ökonomische Trade-offs betreffen das Verhältnis zwischen Geschwindigkeit und Qualität in der Erzeugung von Gütern oder zwischen Inflation und Arbeitslosigkeit. Die Rede von *Trade-off* in diesem Sinne lässt sich seit den 1950er Jahren nachweisen.⁴⁰ In der Biologie taucht der Ausdruck erst zu Beginn der 70er Jahren auf.⁴¹

Der zentrale biologische Trade-off besteht in dem Konflikt zwischen dem Ausmaß der momentanen Reproduktion eines Organismus (bzw. dem Einsatz für Verwandte in der Brutpflege oder anderem helfenden Fortpflanzungsverhalten) und der Verlängerung des individuellen Überlebens (mit der damit verbundenen Möglichkeit späterer Fortpflanzung). Beschrieben werden diese Abhängigkeiten seit der Antike: Der Aristoteles-Schüler Theophrast beobachtet z.B. ein Trade-off zwischen dem Wachstum und der Fruchtbildung, also der Fortpflanzung bei Pflanzen.⁴²

Als ein allgemeines Gesetz behandelt H. Spencer 1867 das Verhältnis zwischen der Länge eines individuellen Lebens und der Reproduktionsfähigkeit von Organismen. Er spricht von der inversen Variation der Prinzipien der Individuation und Zeugung (»inverse variation between Individuation and Genesis«⁴³): »where the ability to maintain individual life is small, the ability to propagate must be great, and vice versa«⁴⁴. Die Höherentwicklung zu hoch integrierten Organismen, bestehend aus vielen differenzierten Organen, ist für Spencer nur durch das Überwiegen der Selbsterhaltungskräfte gegenüber denen der Reproduktion möglich. Denn die Perfektionierung der Arbeitsteilung der Teile in einem Organismus hänge davon ab, dass die Teile in einer Einheit verbunden bleiben; Trennung der Teile ei-

nes Organismus durch schnelle Vermehrung steht dem aber entgegen. Nur durch die wechselseitige Abhängigkeit der Teile voneinander kann nach Spencer daher eine evolutionäre Entwicklung zu hochorganisierten Systemen erfolgen: »progress towards mutual dependence of parts is prevented by the parts becoming independent«⁴⁵. Der allgemeine Fortschritt der Evolution hängt für Spencer daher an einem Zurückdrängen der Reproduktionsfähigkeit: »other things being equal, advancing evolution must be accompanied by declining fertility«⁴⁶ – eine Gedanke, der in vielen weiteren Varianten von Spencer formuliert wird.

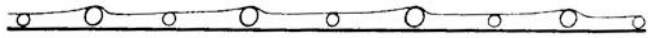
Andere Trade-offs betreffen die Größe und Anzahl der hervorgebrachten Nachkommen oder den Kompromiss zwischen der Maximierung der Fähigkeit zur Kolonisierung neuer Habitate durch Migration und der Maximierung der Fekundität⁴⁷. Seit Ende des 18. Jahrhunderts werden diese Trade-offs im Rahmen von Kompensations- und Korrelationsprinzipien diskutiert (↑Morphologie).

Morphologie als Teil der Lebensgeschichte

Neben den mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Merkmalen eines Organismus gehören auch noch andere zu seinen Lebensgeschichtsparametern, so z.B. sein Lebenszyklus (Metamorphose, Generationswechsel) und sein morphologischer Bau, z.B. die Körpergröße oder die Gliederung in sich wiederholende und weitgehend autonome Untereinheiten (»Modularität«⁴⁸; ↑Morphologie).

Die Bildung eines großen Körpers wird durch eine lange Entwicklungsphase, verbunden mit einer späten Reproduktion, ermöglicht. Ein großer Körper ist in der Regel mit einigen Vorteilen für den Organismus verbunden, z.B. einer Überlegenheit gegenüber Konkurrenten, einer geringeren Gefährdung durch Räuber und einer stärkeren Emanzipation von abiotischen Umweltfaktoren (wegen des geringeren Oberflächen-Volumen-Verhältnisses). Auf der anderen

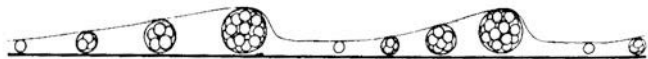
Unicellular Organism



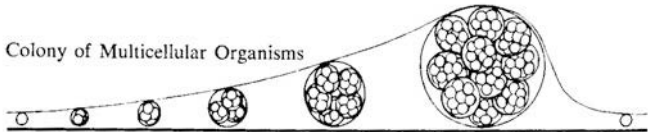
Aggregative Organism



Multicellular Organism



Colony of Multicellular Organisms



Insect Society

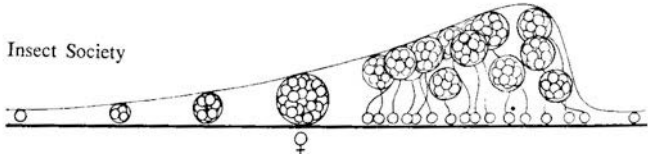


Abb. 276. Verschiedene Typen der Lebensgeschichte von Organismen (aus Bonner, J.T. (1965). *Size and Cycle*: 51).

Seite benötigen große Organismen mehr Nahrung als kleine und sind wegen ihrer langen Entwicklungszeit zu einer späten Reproduktion gezwungen, so dass sie gegenüber kleinen, sich schnell vermehrenden Organismen Nachteile haben können.

Semelparie und Iteroparie

Eine Klassifikation von Organismen nach dem Muster ihrer Lebensgeschichte findet v.a. in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts eine terminologische Fixierung. Als wichtige Dimensionen der Lebensgeschichte werden die Anzahl der Reproduktionsereignisse im Leben eines Organismus und die Anzahl der Nachkommen, die er produziert, identifiziert. Diese beiden Dimensionen finden in der Terminologie von *Semelparie* und *Iteroparie* bzw. *r*- und *K*-Strategie ihren Ausdruck.

Die Termini »Semelparie« (»semelparity«) und »Iteroparie« (»iteroparity«) werden von L.C. Cole 1954 eingeführt.⁴⁹ Semelpar sind Organismen, die nur eine Reproduktionsphase in ihrem Leben aufweisen; iteropar sind solche, die sich mehrmals in ihrem Leben fortpflanzen. Cole zeigt in einer einfachen Überlegung, dass semelpare Organismen dann gegenüber iteroparen (und als unsterblich angenommenen) Organismen einen Vorteil haben, wenn sie nur mehr als einen Nachkommen mehr pro Fortpflanzungsphase zeugen (s.o.). Semelpar sind v.a. solche Organismen, bei denen der Fortpflanzungsakt mit hohen Investitionen verbunden ist, so z.B. viele Fische, die zur Abgabe ihres Laichs weite Wanderungen unternehmen.

Die Ausdrücke »semelpar« und »iteropar« sind v.a. in der Zoologie verbreitet. In der Botanik besteht seit Beginn des 19. Jahrhunderts eine andere Terminologie: A.P. de Candolle bezeichnet 1805 solche Pflanzen, die in ihrem Leben nur einmal blühen und Früchte tragen als *monokarp* (»plantes monocarpennes«).⁵⁰ Den Gegenbegriff dazu bildet bei de Candolle *polykarp*.⁵¹ Die Pflanzen ersten Typs nennt

A. Braun 1854 *haplobiotisch*.⁵² E. Warming spricht 1884 von *hapaxanthischen* Pflanzen.⁵³ Von Bedeutung sind diese Unterscheidungen u.a. für die Klassifikation der Pflanzen nach ↑Lebensformen.

r- und K-Strategie

Die Parameter der logistischen Kurve (↑Population) werden von R.H. MacArthur und E.O. Wilson 1967 dazu genutzt, zwei verschiedene Strategien der Umweltnutzung von Ressourcen zu beschreiben.⁵⁴ Die beiden Strategien werden dabei Typen von Organismen zugeordnet und können somit als Lebensformtypen betrachtet werden. Die *r-Strategie* oder *r-Selektion* (MacArthur & Wilson 1967: »*r* selection«⁵⁵) (nach dem Wachstumsparameter *r*) besteht darin, durch schnelle Reproduktion die Populationsgröße über die Umweltkapazität hinaus zu treiben, so dass die Umweltressourcen schnell ausgenutzt werden, die Population danach aber wegen Übernutzung der Ressourcen zusammenbricht. Populationen die einer *K-Strategie* (MacArthur & Wilson 1967: »*K* selec-

SOME OF THE CORRELATES OF *r*-AND *K*-SELECTION

	<i>r</i> -Selection	<i>K</i> -Selection
Climate	Variable and/or unpredictable; uncertain	Fairly constant and/or predictable; more certain
Mortality	Often catastrophic, nondirected, density-independent	More directed, density-dependent
Survivorship	Often Type III (Deevey 1947)	Usually Type I and II (Deevey 1947)
Population size	Variable in time, nonequilibrium; usually well below carrying capacity of environment; unsaturated communities or portions thereof; ecologic vacuums; recolonization each year	Fairly constant in time, equilibrium; at or near carrying capacity of the environment; saturated communities; no recolonization necessary
Intra- and interspecific competition	Variable, often lax	Usually keen
Relative abundance	Often does not fit MacArthur's broken stick model (King 1964)	Frequently fits the MacArthur model (King 1964)
Selection favors	1. Rapid development 2. High r_{max} 3. Early reproduction 4. Small body size 5. Semelparity: single reproduction	1. Slower development, greater competitive ability 2. Lower resource thresholds 3. Delayed reproduction 4. Larger body size 5. Iteroparity: repeated reproductions
Length of life	Short, usually less than 1 year	Longer, usually more than 1 year
Leads to	Productivity	Efficiency

Abb. 277. Korrelationen der *r*- und *K*-Selektion mit verschiedenen Parametern der Umwelt, der Populationsstruktur und der Lebensgeschichte von Organismen (aus Pianka, E.R. (1970). On *r*- and *K*-selection. Amer. Nat. 104, 592-597: 593).

tion«⁵⁶) (nach dem Kapazitätsparameter K) folgen bzw. einer K -Selektion unterliegen, tasten sich dagegen langsam an die Kapazitätsgrenze heran und vermögen die Ressourcen langfristig optimal auszunutzen.

Eine qualitative Kontrastierung von zwei Formen der Selektion, die mit Umweltparametern korreliert sind, nimmt bereits T. Dobzhansky 1950 vor: Unter der Voraussetzung von relativ konstanten Umweltbedingungen in den Tropen nimmt Dobzhansky eine starke Dichteabhängigkeit der Mortalität von Organismen bei der »Evolution in den Tropen« an, so dass die Selektion in Richtung einer hohen individuellen Fitness und relativ niedrigen Reproduktionsraten wirkt. In gemäßigten Klimazonen würden die stark schwankenden Umweltbedingungen dagegen eine nur geringe Dichteabhängigkeit der Mortalität bewirken (weil die Organismen unabhängig von ihrem Genotyp und Phänotyp durch die Umweltereignisse getötet würden und auch die Populationsdichte eine nur geringe Rolle für die Mortalität spielt).⁵⁷ E.R. Pianka charakterisiert das Spektrum von r - zu K -Selektion aufbauend auf diesen Überlegungen 1970 allgemein durch die Dichteabhängigkeit der Mortalität: Bei r -Selektion liegt eine nur geringe Dichteabhängigkeit der Mortalität vor, so dass die Selektion in Richtung hoher Reproduktionsraten wirkt; bei K -Selektion hängt die Mortalität dagegen stark von der Populationsdichte ab, so dass die Selektion in die Richtung wirkt, die verfügbaren Energien und Ressourcen für die Stärkung der individuellen Überlebenswahrscheinlichkeit und Konkurrenzfähigkeit zu verwenden.⁵⁸

Vielen Populationen von Insekten und anderen Organismen, die in variablen Umwelten mit einem unvorhersehbar sich änderndem Ressourcenangebot leben und sich opportunistisch auf neuen Ressourcen schnell ausbreiten und so zu Gradationen neigen, wird eine r -Strategie zugeschrieben, während viele große Säugetiere und Vögel, die in konstanten Umwelten leben und sich selten fortpflanzen, als K -Strategen angesehen werden. Viele Eigenschaften von Organismen (die sogenannten Lebensgeschichtsparameter) lassen sich dem Sche-

ma der r - und K -Strategie zuordnen: K -Strategen tendieren dazu, über einen großen Körper zu verfügen, relativ lange zu leben, sich relativ spät im Leben fortzupflanzen und dabei nicht nur einmal, sondern mehrmals, aber jedes Mal nur wenige Nachkommen zu bekommen und dem Nachwuchs eine intensive Brutpflege zukommen zu lassen (vgl. Abb. 277). Zentrale morphologische und allgemein biologische Merkmale eines Organismus können somit als direktes Resultat eines (langfristig wirksamen) populationsbiologischen Prozesses interpretiert und letztlich auf die Umweltbedingungen zurückgeführt werden: Unstabile Lebensräume, in denen der einzelne Organismus eine nur geringe Überlebenswahrscheinlichkeit hat, begünstigen Organismen mit einer geringen Körpergröße und hohen Reproduktionsraten, die zu einem schnellen Populationswachstum führen.

Beobachtungen über die Korrelationen zwischen einzelnen Parametern der Lebensgeschichte, die auch durch die Konzepte der r - und K -Strategie zum Ausdruck gebracht werden, gibt es seit langem. Sie werden in den älteren Theorien allerdings nicht durch Selektion, sondern die harmonische Einrichtung der Welt durch einen weisen Schöpfergott interpretiert. So berichtet Platon im »Protagoras« von der »ausgleichenden« Verteilung der Fähigkeiten auf die verschiedenen Lebensformen: Die Starken werden mit geringer Schnelligkeit ausgestattet, und die Schnellen mit geringer Stärke; den Organismen, die sich von anderen ernähren, verliert der demiurgische Schöpfer eine »dürftige Zeugung, dagegen den von ihm verzehrten eine vielerzeugende Kraft, dem Geschlecht zur Erhaltung«.⁵⁹ Auch Aristoteles stellt fest, dass kleine Organismen häufig mehr Nachkommen haben als große; das geringe Wachstum werde bei

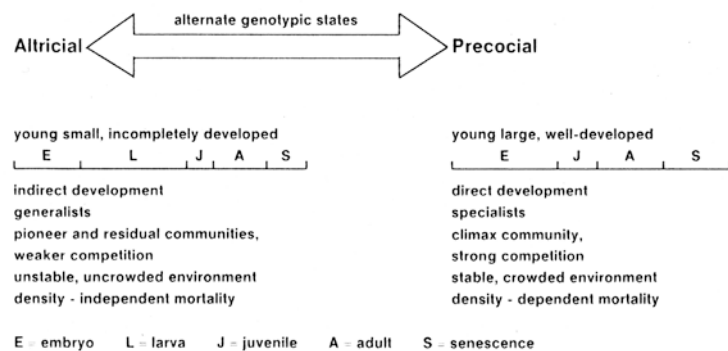


Abb. 278. Spektrum von altrizialer bis präkoxialer Lebensgeschichte und damit verbundener Eigenschaften der Organismen, entwickelt ausgehend von Vergleichen bei Fischen (aus Bruton, M.N. (1989). *The ecological significance of alternative life-history styles*. In: Bruton, M.N. (ed.). *Alternative Life-History Styles of Animals*, 503-553: 514).

ihnen kompensiert durch eine starke Vermehrung.⁶⁰ Mitte des 17. Jahrhunderts weist T. Browne darauf hin, dass bei bestimmten Arten von Organismen, z.B. großen Säugetieren, eine nur geringe Fortpflanzungsrate mit einem langen Leben verbunden ist (»Others there are which make good the paucity of their breed with the length and duration of their dayes«).⁶¹ Ähnliche Ausführungen finden sich später in physikotheologischem Gewand bei J. Ray und W. Derham. Nach Ray wird die Schwäche von Tieren entweder durch das gleichzeitige Hervorbringen zahlreicher Nachkommen (»multiparous«) oder eine wiederholte Fortpflanzung (»often breeding«) kompensiert.⁶² Derham erklärt die Korrelation zwischen dem Erreichen eines hohen Alters und der geringen Reproduktion als sinnvolle Einrichtung der Welt, die verhindert, dass es zu massenhafter Ausbreitung bestimmter Arten kommt.⁶³

Auch im 18. Jahrhundert finden sich Überlegungen, die auf die spätere Unterscheidung von *r*- und *K*-Strategie vorausweisen: C. von Linné schreibt 1749, die Natur habe »denjenigen Thieren, welche am kleinsten sind und vielen anderen Nutzen und Nahrung geben, die größte Fruchtbarkeit verliehen«.⁶⁴ H. Reimarus sieht 1760/62 in ähnlicher Weise eine Kompensationsbeziehung zwischen Selbsterhaltung und Fortpflanzung: »Denn da die Insekten an sich kurzes Leben haben, und durch die Witterung am leichtesten hingerafft werden, dennoch aber allen übrigen Raubthieren, zu Lande und zu Wasser, das erste Futter darreichen müssen: so mußte auch ihre Vermehrung desto stärker seyn, wenn es nicht allen übrigen Thierarten an Nahrung gebrechen sollte«.⁶⁵ Weniger physikotheologisch schreibt C.F. Kielmeyer 1793 solchen Organismen, die über eine geringe »Empfindungsfähigkeit« und damit Selbsterhaltungsfähigkeit verfügen, eine größere »Reproduktionskraft« zu.⁶⁶ Eine weitere Station in der Geschichte dieses komparativen Konzeptes bildet der von C. Bergmann und R. Leuckart 1852/55 konstatierte erhöhte Fortpflanzungsbedarf bei solchen Organismen, die durch eine geringe »Dauerhaftigkeit«⁶⁷ ausgezeichnet sind.

Statt der Angabe eines Musters der Lebensgeschichte, wie er in den Begriffen von *r*- und *K*-Strategie zum Ausdruck kommt, wurde auch vorgeschlagen, die kausalen Mechanismen, die hinter diesen Mustern jeweils stehen, auf Begriffe zu bringen. Hier hat sich besonders die typisierende Unterscheidung von einerseits *spätreifen* oder *pflgebedürftigen* Jungen (»altrizial«; von lat. »altrix« »Ernährerin, Amme«) und andererseits *frühreifen* Jungen (»präkozial«; von lat. »praecoquis« »frühreif«) etabliert (↑ Brutpflege).

Diese Differenzierung hat eine lange Tradition v.a. in Bezug auf die Entwicklung von Vögeln, bei denen seit Beginn des 19. Jahrhunderts zwischen »Nesthockern« und »Nestflüchtern« unterschieden wird. A. Portmann weitet die Unterscheidung 1939 auf andere Organismengruppen, insbesondere die Säugetiere, aus.⁶⁸ Später wird sie auch auf Fische angewandt.⁶⁹

Der Entwicklungsweg eines spätreifen Organismus entspricht dem Modell der *r*-Strategie: Es werden viele Nachkommen produziert, die bei ihrer Geburt unvollständig entwickelt sind, für die die Eltern wenig investieren und die auf eigene Ernährung (oder lange Versorgung durch Artgenossen) angewiesen sind. Im Gegensatz dazu kommen die frühreifen Organismen in einem weit entwickelten und mit hoher Überlebenswahrscheinlichkeit ausgestatteten Stadium auf die Welt; dies bedingt, dass ihre Eltern nur wenige von ihnen produzieren können – dieser Entwicklungsweg korrespondiert also dem Modell der *K*-Selektion. In die Rubrik der spätreifen Organismen fallen z.B. viele Insekten, bei denen die Nachkommen ein eigenes Ernährungsstadium (Larvenstadium der holometabolen Insekten) durchlaufen, das als reine Ernährungsform zu deuten ist und z.T. eine intensive Brutpflege erfährt (z.B. bei den sozialen Insekten).

Wie die Differenzierung von *r*- und *K*-Strategie kann auch die Unterscheidung von spät- und frühreifem Entwicklungsweg mit Umweltverhältnissen in Beziehung gesetzt werden. Spätreife Organismen leben tendenziell in instabilen, stark fluktuierenden Umwelten und sind einer dichteunabhängigen Mortalität ausgesetzt; es handelt sich bei ihnen meist um Generalisten mit starkem Ausbreitungsvermögen, aber geringer Konkurrenzfähigkeit. Im Gegensatz dazu leben frühreife Organismen eher in einer stabilen, dichtbesiedelten Umwelt; sie sind Spezialisten, mit starker Konkurrenzfähigkeit, die oft einer dichteabhängigen Mortalität unterworfen sind.⁷⁰

Nachweise

- 1 Vgl. Fortunatus (1667). Unglückselige Liebes- und Lebens-Geschichte des Don Franceso und Angelica; Péréfixe, H. von (1669). Lebens-Geschichte Heinrichs des großen Königes von Frankreich.
- 2 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaux essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): II, 668 (IV, 21).
- 3 Aelius Spartianus, Septimius Severus 3, 2.
- 4 [Sulzer, J.G.] (1750). Unterredungen über die Schönheit der Natur: 45; vgl. 2. Aufl. 1770: 44.
- 5 Réaumur, R.A.F. de (1734-36). Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, 2 Bde.: II, 488.
- 6 Anonymus (1775). Bremse. In: Krünitz, J.G. (Hg.). Oekonomische Encyclopädie, Bd. 6, 586-594: 591.
- 7 Forster, G. (1779). Ein Blick in das Ganze der Natur (Werke, Bd. 2. Frankfurt/M. 1969, 9-32): 12.
- 8 Goldfuß, A. (1826). Grundriß der Zoologie: 31.
- 9 Siebold, C.T. von (1854). Ueber die Band- und Blasenwürmer nebst einer Einteilung über die Entstehung der Eingeweidewürmer. Engelmann, Leipzig: 45.
- 10 Carpenter, W.B. (1860). Researches on Foraminifera. Fourth and concluding series. Philos. Trans. Roy. Soc. London 150, 535-594: 583.
- 11 Buffon, G.L.L. (1749). Premier discours. La manière d'étudier & de traiter l'Histoire Naturelle. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 1, 1-62: 30.
- 12 Vgl. Schenda, R. (1983). Die Alterstreppe – Geschichte einer Popularisierung. In: Joerißen, P. & Will, C. (Hg.). Die Lebensstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter, 11-24; Joerißen, P. (1983). Lebensstreppe und Lebensalterspiel im 16. Jahrhundert. In: ders. & Will, C. (Hg.). Die Lebensstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter, 25-38; Sears, E. (1986). The Ages of Man. Medieval Interpretations of the Life Cycle; Bringéus, N.-A. (1988). Pictures of the life cycle. Ethnologia Scandinavica, 5-33.
- 13 Vgl. Ratcliff, M.J. (1999). Temporality, sequential iconography and linearity in figures: the impact of the discovery of division in infusoria. Hist. Philos. Life Sci. 21, 255-292: 264.
- 14 Lack, D. (1947). The significance of clutch size. Ibis 89, 302-352.
- 15 Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137.
- 16 Gadgil, M. & Bossert, W.H. (1970). Life historical consequences of natural selection. Amer. Nat. 104, 1-24.
- 17 Murdoch, M.W. (1966). Population stability and life history phenomena. Amer. Nat. 100, 5-11.
- 18 Charnov, E.L. & Schaffer, W.M. (1973). Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. Amer. Nat. 107, 791-793.
- 19 Bryant, E. (1971). Life-history consequences of natural selection: Cole's result. Amer. Nat. 105, 75-76.
- 20 Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51, 3-47: 12.
- 21 Gadgil, M. (1969). Life History Strategies. A Theoretical Investigation (Ph. D., Harvard University); vgl. Gadgil & Bossert (1970): 1; Caswell, H. (1989). Life-history strategies. In: Cherrett, J.M. (ed.). Ecological Concepts, 285-307.
- 22 Harper, J.L. & Ogden, J. (1970). The reproductive strategy of higher plants, I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol. 58, 681-698.
- 23 Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. Nature 250, 26-31.
- 24 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 27.
- 25 Williams, G.C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. Evolution 11, 398-411; ders. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. Amer. Nat. 100, 687-690.
- 26 Williams (1966).
- 27 Shine, R. (1980). "Costs" of reproduction in reptiles. Oecologia 46, 92-100: 99.
- 28 Hartmann, M. (1918). Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungerscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Z. indukt. Abstammungs- Vererbungsl. 20, 1-26: 4.
- 29 ebd.
- 30 Priestley, J.H. & Scott, L.I. (1964). An Introduction to Botany: 499.
- 31 Zingmark, R.G. (1970). Sexual reproduction in the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* Suriray. J. Phycol. 6, 122-126: 122.
- 32 Vuillemin, P. (1907). Les bases actuelles de la systématique en mycology. Progr. Rei Bot. 2 (1), 1-170: 85.
- 33 Goebel, K. (1913). Organographie der Pflanzen, 1. Teil. Allgemeine Organographie, 2. Aufl.: 415.
- 34 Wilson, E.B. (1925) Cell (3. ed.): 1132.
- 35 Vuillemin (1907): 85; Goebel (1913): 415; Wilson (1925): 1130.
- 36 Winkler, H. (1920). Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche: 192.
- 37 Vgl. Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51, 3-47.
- 38 Morren, C. (1853). Souvenirs phénologiques de l'hiver 1852-2853. Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique 20, 160-186: 160.
- 39 Fritsch, C. (1856). Instruction für phaenologische Beobachtungen aus dem Pflanzenreiche an den Gestaden der Donau. Verh. zool.-bot. Vereins Wien 6, 709-716; vgl. Schnelle, F. (1955). Pflanzen-Phänologie.
- 40 Moore, F.T. (1955). Regional economic reaction paths. Amer. Econom. Rev. 45, 133-148: 135.
- 41 Rapport, D.J. (1971). An optimization model of food selection. Amer. Nat. 105, 575-587: 575; Stearns (1976): 15; Solbrig, O.T. (1976). On the relative advantages of cross- and self-fertilization. Ann. Missouri Bot. Garden 63, 262-276: 262; Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205, 581-598: 585; Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 175; Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 216.
- 42 Theophrast, De causis plantarum 1.20.5.
- 43 Spencer, H. (1867). The Principles of Biology, vol. 2:

473.

44 a.a.O.: 507f.

45 Spencer, H. (1867/99). The Principles of Biology, vol. 2: 427.

46 a.a.O.: 431.

47 Inglesfield, C. & Begon, M. (1983). The ontogeny and cost of migration in *Drosophila subobscura*. Biol. J. Linn. Soc. 19, 9-15.

48 Vgl. allgemein: Wilson, A.G. (1967). Morphology and modularity. In: Zwicky, F. & Wilson, A.G. (eds.). New Methods of Thought and Procedure, 298-313; speziell: Harper, J.L. & White, J. (1974). The demography of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5, 419-463: 421; Prévost, M.-F. (1978). Modular construction and its distribution in tropical woody plants. In: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems, 223-231.

49 Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137: 118.

50 Candolle, A.-P. de (1805). Principes élémentaires de botanique. In: Lamarck, J.-B. de & Candolle, A.-P. de (Hg.). Flore Française, 3. Aufl., Bd. 1, 61-224: 222.

51 ebd.

52 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Abh. Königl. Akad. Wissensch. Berlin 1853, 19-122: 58.

53 Warming, E. (1884). Ueber perenne Gewächse. Bot. Centralbl. 18, 184-188: 184.

54 Vgl. MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). The Theory of Island Biogeography: 149.

55 ebd.

56 ebd.

57 Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. Amer. Sci. 38, 209-221.

58 Pianka, E.R. (1970). On r- and K-selection. Amer. Nat. 104, 592-597; ders. (1972). r and K selection or b and d selection? Amer. Nat. 106, 581-588.

59 Platon, Protagoras 321b.

60 Aristoteles, De gen. anim. 718b.

61 Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica (Oxford 1981): 473 (Buch 6, Kap. 6).

62 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 102.

63 Derham, W. (1713). Physico-Theology. In: Schramm, E. (Hg.) (1984). Ökologie-Lesebuch, 29-31: 30.

64 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. Die Oeconomie der Natur, hg. v. E.J.T. Hoepfner, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 35.

65 Reimar, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 152.

66 Kiehmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältnisse der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 35.

67 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852/55). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie: 648.

68 Portmann, A. (1939). Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern. Rev. Suisse Zool. 46, 385-390; ders. (1951). Zoologie und das neue Bild vom Menschen (Hamburg 1956): 30f.

69 Vgl. Balon, E.K. (1979). The juvenilization process in phylogeny and the altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. Environmental Biology of Fishes 4, 193-198.

70 Vgl. Bruton, M.N. (1989). The ecological significance of alternative life-history styles. In: Bruton, M.N. (ed.). Alternative Life-History Styles of Animals, 503-553: 514.

Literatur

Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137.

Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51, 3-47.

Bruton, M.N. (1989). The ecological significance of alternative life-history styles. In: Bruton, M.N. (ed.). Alternative Life-History Styles of Animals, 503-553.

Stearns, S.C. (1992). The Evolution of Life Histories.

Roff, D.A. (1992). The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis.

Korfiatis, K.J. & Stamou, G.P. (1994). Emergence of new fields in ecology: the case of life history studies. History and Philosophy of the Life Sciences 16, 97-116.

Lernen

Das Wort »Lernen« (mhd. »lernen«, ahd. »lernēn«) ist mit »lehren« und »leisten« verwandt und hat die ursprüngliche Bedeutung »einer Spur nachgehen, etwas verfolgen«. Der individuelle Erwerb von Kenntnissen und Fähigkeiten wird auch im Griechischen mit einem besonderen Ausdruck benannt (μάθησις). Weder dieser griechische noch der lateinische Ausdruck (»discere«) werden aber in terminologischer Weise verwendet. Und auch die entsprechenden Wörter der modernen Sprachen entwickeln sich erst Ende des 19. Jahrhunderts zu Fachausdrücken der psychologischen¹ und ethologischen² Literatur. Lange vor der Etablierung spezifischer »Lerntheorien« erscheint das Wort »Lernen« seit dem frühen 16. Jahrhundert vielfach in Titeln von Werken über schulische und außerschulische Bildung und Erziehung.³ Besonders der Erwerb der elementaren Kulturtechniken, des Rechnens, Lesens, Schreibens und Sprechens von Fremdsprachen, werden als »Lernen« zusammengefasst.⁴ In Bezug auf Tiere wird »Lernen« nicht selten in einem Atemzug mit »Intelligenz« erwähnt, oder sogar als eine Form von ↑Intelligenz verstanden (Thorndike 1899: »the process of learning or intelligent activity«⁵). In älteren Werken werden Untersuchungen zum Lernen meist unter Titeln wie »Gedächtnis«, »Assoziation« oder »Übung« abgehandelt.⁶

Antike bis 19. Jh.

Die Gelehrigkeit der Tiere ist bekannt, seitdem der Mensch sie zu seinen Zwecken abzurichten versteht, also seit der Jungsteinzeit. Explizit beschreibt Platon das Lernen bei Hunden, die gegenüber den ihnen bekannten Menschen zahm sind und nur Unbekannte anbellern, also eine Form des Lernens, die später *Gewöhnung* oder *Habitation* genannt wird (s.u.).⁷ An anderer Stelle entwickelt Platon eine Theorie, nach der die Fähigkeit zur Erinnerung für alle Lebewesen notwendig sei, weil sie ohne diese ihre Bedürfnisse nicht befriedigen könnten. Denn ein Bedürfnis richte sich stets auf einen Zustand, der dem gegenwärtigen Körperzustand entgegengesetzt sei, und setze damit die Erinnerung des Entgegengesetzten voraus: Der Durst setze z.B. die Erinnerung an das Trinken voraus, um danach streben zu können.⁸ Das Lernen des Menschen betrachtet Platon als eine Form des Wiedererinnerns, »das Wiederaufnehmen einer uns schon

Lernen ist die nachhaltige Modifikation von Verhalten aufgrund individueller Erfahrung. Sie beruht auf dem Erwerb von Kenntnissen oder körperlichen Fertigkeiten.

angeboren/erlernt (Seneca 1. Jh.) 513
 Tradition (lat.) 515
 Habitation (mlat.) 512
 Lernen (ahd. 9. Jh.) 507
 Plastizität des Nervensystems (Beale 1870) 513
 Bahnung (Exner 1882) 510
 Versuch und Irrtum (Lloyd Morgan 1894) 511
 Engramm (Semon 1904) 508
 Mneme (Semon 1904) 508
 Konditionierung (Watson 1916) 509
 Trieb-Dressurverschränkung (Lorenz 1932) 514
 Verhaltensplastizität (Lloyd Morgan 1898) 513
 Prägung (Lorenz 1935) 516
 operantes Verhalten (Skinner 1937) 509
 negatives Lernen (Bindra 1973) 512

angehöriger Erkenntnis«, die lediglich bei der Geburt verlorengeht.⁹ Für Alkimos, einen jüngeren Zeitgenossen Platons, ermöglicht die Erinnerung überhaupt die Lebenserhaltung der Lebewesen, weil sie allein über ihre Erinnerungsfähigkeit eine konstante Einstellung zu ihrer Nahrung und ihren Artgenossen entwickeln könnten.¹⁰ Die Frage, ob das Erinnernte angeboren oder erlernt ist, bleibt hier allerdings offen. Aristoteles stellt fest, dass einige Tiere nicht allein aufgrund angeborener Anlagen (»τῇ φύσει«), sondern auch erworbener Gewohnheiten (»τοῖς ἔθουσιν«) leben.¹¹ Er sieht das Vermögen zur Erinnerung und zum Lernen in Verbindung mit der ↑Intelligenz.¹² Das Lernen bei Tieren stellt Aristoteles – geleitet vom Modell des Unterrichts beim Menschen – in einen engen Zusammenhang mit der Lehre: Die Tiere, die lernen können, lassen sich gleichzeitig belehren, sei es von anderen Tieren oder vom Menschen.¹³ Auch spätere Autoren der Antike weisen auf die Lernfähigkeit von Tieren hin.¹⁴

Im Mittelalter und der Frühen Neuzeit dominieren anekdotische Beschreibungen in der Feststellung des Lernens bei Tieren. Häufig wird diese Fähigkeit auf eine (letztlich göttliche) Intelligenz zurückgeführt. Seit langem ist bekannt, dass der Gesang der Vögel vielfältiger und schöner ausfällt, wenn die Tiere in ihrer Jugend den Gesang ihrer Eltern hören konnten. Ein Autor der Frühen Neuzeit, der dies feststellt, ist 1660 M. Cureau de la Chambre.¹⁵ Die Frage nach dem relativen Anteil von Erbe und Erfahrung in der Herausbildung der Kenntnisse und Fertigkeiten der Tiere erfährt bereits in der Frühen Neuzeit eine erhebliche Aufmerksamkeit. Dies zeigt sich etwa an Experimenten mit isoliert aufgezogenen Tieren oder Menschen, in denen versucht wird, den Beitrag von individueller Erfahrung und ererbter Konstitution zu ermitteln.

Spätes 19. Jh.: Lernen, Instinkt und Vererbung

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird das Lernen als eine neben den Instinkten stehende und durch Einflüsse der Umwelt bedingte Form der Verhaltenssteuerung aufgefasst. Vielfach wird eine Verschränkung von Erfahrungen durch Lernen und Instinkte angenommen. Der Psychologe W. Wundt geht 1874 davon aus, dass selbst die basalen Triebe der Tiere, die auf Ernährung und Fortpflanzung gerichtet sind, »von den individuellen Erlebnissen beeinflusst werden« und somit nicht allein ein »angeborenes Besitzthum« darstellen.¹⁶ Wundt erklärt auch die Entstehung der ↑Instinkte nach einem Modell der lamarckistischen Vererbung: Sie seien aus ursprünglichen »Willenshandlungen« hervorgegangen und durch ihre gewohnheitsmäßige Ausübung erblich geworden.

Insgesamt stehen die biologischen Theorien zum Lernen am Ende des 19. Jahrhunderts in engem Zusammenhang zu Theorien der ↑Vererbung. Der zentrale vermittelnde Begriff ist der des *Gedächtnisses*.

I Selbständiges Lernen

1. Übung

Lernen durch »instinktive Einübung angeborener Reflexmechanismen, welche durch die Muskelgefühle des Tieres ausgelöst wird«

2. Sinnliches Gedächtnis

Lernen durch »sinnliche Erfahrung, indem durch dieselbe neue Vorstellungs- und Empfindungsassoziationen unmittelbar gebildet werden«

3. Intelligenz: Schließen aus der Erfahrung

Lernen durch »sinnliche Erfahrung und intelligentes Schließen von früheren auf neue Verhältnisse«

II Lernen durch fremden Einfluss

4. Nachahmung

Lernen durch »Anregung des Nachahmungstriebes, welche von dem Beispiele Anderer ausgeht«

5. Dressur

Lernen durch »Dressur, durch welche der Mensch anderen sinnlichen Wesen neue Vorstellungs- und Empfindungsassoziationen nach seinem intelligenten Plane einprägt«

6. Belehrung zur Intelligenz

Lernen durch »intelligente Belehrung (Unterricht), durch welche ein intelligentes Wesen ein anderes lehrt, nicht bloss neue Vorstellungsassoziationen unmittelbar zu bilden, sondern auch neue Schlüsse zu ziehen aus früheren Erkenntnissen«

Für E. Haeckel besteht das Gedächtnis nicht nur in der Speicherung individueller Erfahrungen in einem Nervensystem, sondern er wird allgemein mit einer »Reproduktion« identifiziert. Das Gedächtnis ist damit, in Haeckels Worten, »bei jedem Entwicklungsvorgang und namentlich bei der Fortpflanzung der Organismen wirksam«.¹⁷ Das Gedächtnis wird als eine allgemeine Grundkraft der organischen Natur betrachtet, das die organischen Körper von den anorganischen unterscheidet. R. Semon führt in diesem Zusammenhang 1904 den Begriff *Mnem* als »erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens« ein.¹⁸ Auf lamarckistischer Grundlage erklären die Mneme für Semon sowohl das Gedächtnis als Funktion der Nerven als auch die Vererbung von einer Generation in die nächste. Die Vererbung erworbener Eigenschaften wird dabei über physiologische Eindrücke (»Veränderung der organischen Substanz«) vermittelt, die Semon *Engramme* nennt.¹⁹

Von den führenden Biologen der Zeit (z.B. A. Weismann) wird die These einer physiologisch gleichen Grundlage von Gedächtnis und Vererbung allerdings bestritten.²⁰ Wenn auch nicht die lamarckistische Theorie, so haben doch die zentralen von Semon geprägten Begriffe bis in die Gegenwart überlebt: Als »Engramme« werden später allgemein neurophysiologische Zustände bezeichnet, die Gedächtnisleistungen zugrunde liegen; und »Meme« (»memes«) nennt R. Dawkins 1976 die kleinsten Gedankenelemente, die als Selektionseinheiten auf der Ebene der Kultur sich vererben, variieren, miteinander konkurrieren und sich ausbreiten (↑Kultur/Kulturelle Evolution).²¹

An der Wende zum 20. Jahrhundert wird das Lernen als ein nahezu universales organisches Phänomen verstanden. Experimentell zeigt sich, dass selbst sehr einfach gebaute wirbellose Tiere zum Lernen in der Lage sind.²² Aufgrund des weiten Spektrums der Formen des Lernens werden verschiedene Lern-typen unterschieden. So differenziert E. Wasmann 1899 im Versuch der Abgrenzung der »psychischen Fähigkeiten« von höher organisierten Tieren (Säugetieren und Vögeln) gegenüber den niederen Tieren (Insekten) sechs verschiedene Formen des Lernens (vgl. Tab. 171). Lernen durch Übung, Gedächtnis, Nachahmung und Dressur findet Wasmann auch bei Ameisen. Allein solches Lernen, das ein Schließen beinhaltet, und das Wasmann ↑Intelligenz« nennt, fehlt bei diesen Tieren (es kommt nach Wasmann allein dem Menschen zu). Die Leistungen des Lernens sind nach Wasmann bei den Ameisen eng mit instinktiven Verhaltensweisen verbunden. Durch Versuche zum Lernen und durch die erfolgreiche Dressur von Ameisen erkennt Wasmann, dass »die Ameisen durch

Tab. 171. Formen des Lernens (nach Wasmann, E. (1899). *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*. Zoologica Heft 28: 110).

eigene sinnliche Erfahrung, durch Nachahmung und durch Dressur vieles wirklich zu lernen vermögen, wodurch sie die Ausübung ihrer erblichen Instinkte modifizieren«.²³

Als Grundlage einer Definition des Lernbegriffs etabliert sich die Vorstellung, Lernen sei eine relativ dauerhafte Verhaltensänderung, die sich aus einer besonderen Organismus-Umwelt-Beziehung ergibt und nicht auf innere Entwicklungsprozesse zurückzuführen ist.²⁴

Pawlow: »bedingte Reflexe«

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird versucht, der weiten Verbreitung des Lernens dadurch Rechnung zu tragen, dass es ausgehend von dem einfachsten Mechanismus der Verhaltensausslösung konzipiert wird: dem Reflex. Durch Lernen veränderte Reflexe sind variable Verbindungen zwischen einem Umweltreignis und einer Organismusreaktion, die erst im Laufe des Lebens eines Organismus ausgebildet (und wieder gelöst) werden, die also das Ergebnis einer Assoziation sind und insofern durch vorhergehende Erfahrung bedingt sind. I. Pawlow nennt sie daher 1903 die *bedingten Reflexe* (↑Verhalten).²⁵ In den bedingten Reflexen liegt häufig eine Verbindung eines Verhaltens mit einem nicht regelmäßigen und oft entfernten (distanten) Umweltreignis vor. Die bedingten Reflexe ermöglichen also eine Anpassung des Organismus an die spezifischen, zufälligen und variablen Eigenschaften seiner Umwelt. Diese flexible Anpassung stellt nach Pawlow eine notwendige Voraussetzung für das Überleben eines Organismus in einer sich wandelnden Umwelt dar.

In einer Kritik älterer Ansätze, die alles Verhalten durch angeborene ↑Instinkte erklären will, entwickeln sich in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts weitreichende Verhaltenstheorien, die so gut wie alle Verhaltensweisen von Menschen und Tieren als Ergebnisse eines Lernens interpretieren (»Anti-Instinkt-Revolution«). Die einfachste Form des Lernens wird dabei im Anschluss an Pawlows Begriff des »bedingten Reflexes« als **Konditionierung** bezeichnet (Watson 1916: »conditioning«).²⁶

Konditionierung

Beim bedingten Reflex der *klassischen Konditionierung* erfolgt eine individuelle Umwelthanpassung eines Organismus durch Herstellung einer zufälligen, aber regelmäßigen Verbindung zwischen einem neuen Reiz (z.B. einem Klingelton) und einem bekannten (unbedingten) Reizobjekt (z.B. der Präsentation von Futter). Im Unterschied dazu wird in der *operanten Konditionierung* ein zufällig ausgeführtes

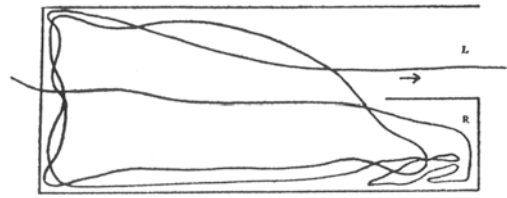


Abb. 279. Die Bewegungsbahn eines Krebses in einem Käfig. Der Krebs wurde darauf trainiert, den hier verschlossenen rechten (R; in der Abbildung den unteren) Ausgang ins Freie zu nehmen. Erst nach mehreren Anläufen findet er den offenen linken Ausgang (L) (aus Yerkes, R.M. & Huggins, G.E. (1903). *Habit formation in the crayfish Cambarus affinis*. *Harvard Psychol. Stud.* 1, 565-577: 574).

Verhalten über eine Belohnung in einer speziellen Umweltsituation verstärkt. Diese besondere Form des bedingten Verhaltens bezeichnet B.F. Skinner 1937 als **operantes Verhalten** (»operant behavior«²⁷); seit Ende der 30er Jahre wird v.a. von *operanter Konditionierung* (Brownell 1939: »operant conditioning«²⁸) gesprochen. Skinner verwendet diesen Ausdruck für spontan auftretendes Verhalten, das durch seine eigenen Konsequenzen verstärkt wird (»a kind of response which occurs spontaneously in the absence of any stimulation with which it may be specifically correlated«²⁹). Wegen seiner spontanen Ausführung ohne anfängliche Bindung an einen spezifischen Reiz grenzt er es von dem Fall der klassischen (pawlowischen) Konditionierung, also einem Reflex als Antwort auf einen bestimmten Reiz, ab (»respondent type«). Eine operante Konditionierung liegt z.B. bei einer Ratte in einem Versuchskäfig vor, bei der das anfänglich zufällig ausgeführte Verhalten des Drückens eines Hebels durch die Gabe von Futter verstärkt wird (»reinforcement«). Eingesetzt werden Käfige dieser Art zur Untersuchung von Lernverhalten (»associative processes«³⁰) seit Beginn des 20. Jahrhunderts (u.a. von Thorndike³¹). Verfeinert wird der Aufbau durch die Experimente Skinners, nach dem sie später meist benannt werden (»Skinner box«: Abb. 280).

Die beiden Formen des einfachen Lernens betreffen also entweder die Reflexauslösung (Assoziation eines neuen Umweltreizes mit dem bestehenden, so dass jener diesen in der Reflexauslösung ersetzen kann) oder die Reflexwirkung (Verstärkung des Reflexes durch seine positiven Konsequenzen für den Organismus). Neben diesen beiden einfachen Typen bestehen Lernformen, die komplexere Fähigkeiten eines Organismus einschließen, z.B. Lernen durch Imitation oder Lernen durch gedankliche Vorstellungen.³²

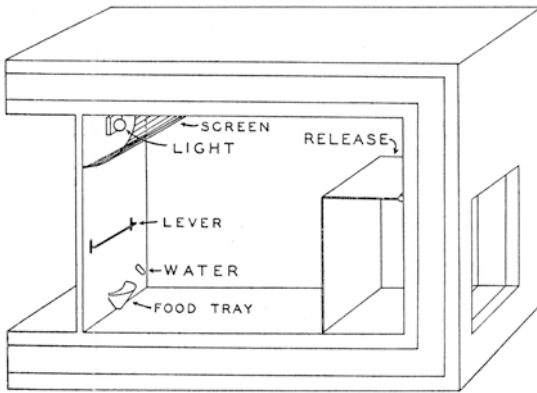


Abb. 280. Eine Experimentierbox (»Skinnerbox«) zur Untersuchung des Lernverhaltens bei Ratten. Durch Drücken des Hebels (»Lever«) kann eine Ratte die Gabe von Futter auslösen (aus Skinner, B.F. (1938). *The Behavior of Organisms*: 49).

Eine von W.H. Thorpe ins Leben gerufene Gruppe von Verhaltensforschern (u.a. K. Lorenz und N. Tinbergen), die sich um Klärung terminologischer Fragen in der Ethologie bemüht, definiert die Konditionierung 1951 als den Prozess des Erwerbs von Fähigkeiten zur Reaktion auf einen spezifischen Reiz mit einer Reflexantwort, die eigentlich einem anderen Reiz zugehört und sich als Folge des wiederholten gleichzeitigen Auftretens der beiden Reize einstellt (»Conditioning=The process of acquisition by an animal of the capacity to respond to a given stimulus with the reflex reaction proper to another stimulus (the reinforcement) when the two stimuli are applied concurrently for a number of times«).³³

In wissenschaftstheoretischer Hinsicht sehen einige Autoren einen grundlegenden Zusammenhang zwischen dem Prozess der operanten Konditionierung und dem biologischen Zweckbegriff: Die operante Konditionierung kann als ein grundlegendes Modell für zweckmäßig zu beurteilende organische Prozesse gelten, weil in der operanten Konditionierung (im Gegensatz zur klassischen) die Beziehung eines Verhaltens zu seinen *Konsequenzen* im Mittelpunkt steht. Die Konzipierung eines Prozesses ausgehend von seinen Konsequenzen macht die Konditionierung also zu einem elementaren Modellfall biologischer Zweckbeurteilungen. Diesen Standpunkt vertritt etwa Skinner 1953: »Statements which use such words as ›incentive‹ or ›purpose‹ are usually reducible to statements about operant conditioning«.³⁴ Von anderer Seite wird daran kritisiert, dass die operante Konditionierung nicht der funktionalen Variabilität des Verhaltens gerecht wird. Organismen

verhalten sich opportunistischer als das enge Modell der operanten Konditionierung vorhersagt.³⁵

Lernen bei Einzellern?

Die klassischen Experimente zum Lernen erfolgten mit Tieren, die über ein differenziertes Nervensystem verfügen. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird daneben auch ein Lernen bei Einzellern und Bakterien immer wieder diskutiert.³⁶ Aufgrund der Ergebnisse von »Dressurversuchen« mit Pantoffeltierchen (*Paramecium*) behauptet F. Bramstedt 1935 ein Lernvermögen bei diesen Einzellern nachgewiesen zu haben.³⁷ Die Untersuchungen Bramstedts sind aber umstritten und können von anderen Forschern der 1930er Jahre nicht bestätigt werden.³⁸ Von experimentellen Nachweisen einer Konditionierbarkeit von Pantoffeltieren und ihrem Lernvermögen wird aber seit den 1950er Jahren immer wieder berichtet.³⁹ Wegen methodischer Probleme der anderen Untersuchungen gilt aber nur eine Studie aus dem Jahr 1979 als gesichert, in der Pantoffeltierchen darauf trainiert wurden, über einen Vibrationsreiz als konditioniertem Signal einen elektrischen Schock zu vermeiden (Hennessey et al. 1979).⁴⁰ Der Sachverhalt bleibt also umstritten, und manche Forscher sind der Überzeugung, »daß Einzeller wahrscheinlich nicht konditionierbar sind« (Voß & Machemer 1987).⁴¹ Von anderer Seite werden allerdings molekulare Mechanismen vorgeschlagen, die beim assoziativen Lernen der Einzeller beteiligt sein könnten.⁴² Neben dem Lernen innerhalb der Lebensspanne eines Individuums wird auch ein assoziatives Lernen als Ergebnis von evolutionären Prozessen, die über mehrere Generationen laufen, diskutiert.⁴³

Neurophysiologie des Lernens

Neurophysiologische Modelle des Lernens werden seit Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt. S. Exner stellt 1894 zahlreiche neuronale Schaltkreise dar (↑Empfindung: Abb. 96) und betrachtet das Lernen als einen Prozess der Stärkung von neuronalen Kontakten innerhalb dieser Verknüpfungen. Durch eine Wiederholung der Reizabläufe soll es zu einer Erleichterung der Erregungsübertragung kommen – ein Prozess, den Exner seit 1882 **Bahnung** nennt.⁴⁴ Spekulationen über den physiologischen Zusammenhang von Gewohnheiten des Verhaltens und der Ausbildung von Leitungsbahnen gibt es seit Beginn des 19. Jahrhunderts. Ein Vorläufer in dieser Richtung ist J.B. de Lamarck, der sogar das Entstehen neuer Organe als Folge der Umleitung von inneren Flüssigkeiten aufgrund veränderter gewohnheitsmäßig ausgeführter Verhaltensweisen annimmt.⁴⁵

In der Mitte des 20. Jahrhunderts versucht D. Hebb die Ergebnisse der Versuche zur Konditionierung in einem neurophysiologischen Modell des Lernens zu erklären: Die Assoziation von zwei Vorstellungen beruht in Hebbs neuronalem Modell auf der Kopplung von zwei Erregungsleitungen in einer Synapse: Die häufig gemeinsame Erregung beider Leitungen führt zur Erleichterung der postsynaptischen Erregung bei der Erregung von nur einer Leitung.⁴⁶ Zusammengefasst wird diese Argumentation in der später so genannten *Hebbschen Regel*: »what fires together, wires together« (Löwel & Singer 1992: »neurons wire together if they fire together«⁴⁷). E. Kandel liefert seit den 1960er Jahren eine experimentelle Bestätigung für die Relevanz dieses Forms des Lernens bei der Meeresschnecke *Aplysia*.⁴⁸

Lernen durch »Versuch und Irrtum«

Meist unterschieden vom Lernen durch Konditionierung wird das Lernen durch **Versuch und Irrtum** (»trial and error«) (vgl. Tab. 172). Bezeichnung und Verfahren werden zunächst für die Lösung von Aufgaben, die der Mensch sich gestellt hat, z.B. in der Mathematik, angewandt.⁴⁹ Mitte des 19. Jahrhunderts beschreibt A. Bain die Form des originellen Denkens des Menschen, das revolutionären Entdeckungen zugrunde liegt, als die von Versuch und Irrtum (»trial and error«).⁵⁰ In den 1870er Jahren wird daneben in der Psychologie ein allgemeines Prinzip des Lernens in dieser Begrifflichkeit benannt.⁵¹ Verwendet wird der Ausdruck z.B. für den Spracherwerb bei Kindern (bei H. Taine 1876 ursprünglich »tâtonnement et selection«⁵²; englisch 1877 übersetzt als »trial and error«⁵³).

C. Lloyd Morgan führt dann Ende des 19. Jahrhunderts die Terminologie in die Biologie zur Beschreibung des Problemlöseverhaltens von Tieren ein: Er spricht von der *Methode des variierten Versuchs und Irrtums mit der Ausnützung des zufälligen Erfolgs* (»the method of varied trial and error with the utilization of chance success«⁵⁴), die später wiederum knapp als *Versuch und Irrtum* (»trial and error«) zusammengefasst wird.

E.L. Thorndike formuliert diese Form des Lernens nach dem Modell von *Versuch und zufälligem Erfolg* (»learning by trial and accidental success«⁵⁵) 1911 als ein Gesetz, das *Effektgesetz*. Es lautet: »Of several responses made to the same situation, those which are accompanied or closely followed by satisfaction to the animal will, other things being equal, be more firmly connected with the situation, so that, when it recurs, they will be more likely to recur«.⁵⁶

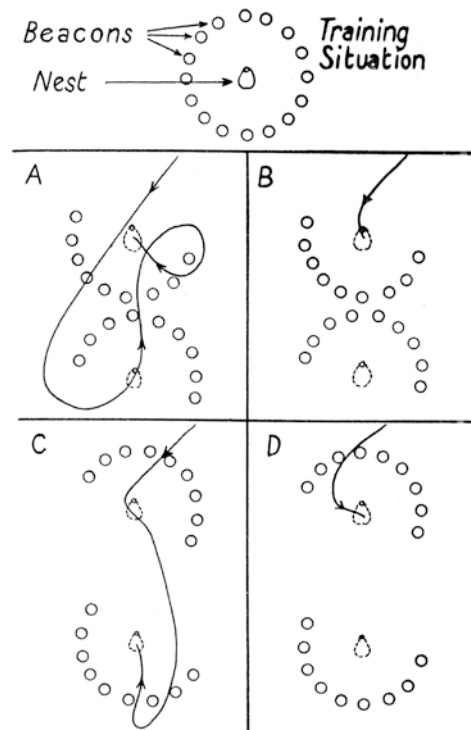


Abb. 281. Vier Flugbahnen einer Grabwespe beim Anflug ihres Neststandortes, nachdem das Nest anfangs durch einen Kreis von Tannenzapfen markiert war und dieser in verschiedener Weise verändert wurde (aus Tinbergen, N. (1938). *On the orientation of the digger wasp Philanthus triangulum* Fabr. III. *Selective learning of landmarks*. In: ders. (1972). *The Animal in its World*, vol. I, 146-196: 194).

Das Lernen durch Versuch und Irrtum zur Lösung eines definierten Problems ist charakterisiert durch die zwei Phasen des ungezielten Ausprobierens oder der blinden Variation und des Verwerfens der nicht erfolgreichen Ansätze oder Varianten, d.h. die Selektion der erfolgreichen Ansätze. Die erste Phase ist dabei »blind« oder »zufällig«, insofern die Variationen nicht in Abhängigkeit von ihren Erfolgsaussichten auftreten. Das Muster des Lernens nach diesen zwei Phasen wird nicht nur als grundlegend für viele Lernvorgänge – angefangen von den Einzellern bis zum »kreativen Denken« des Menschen – gesehen, es wird darüber hinaus mit dem Mechanismus der Evolution, wie er von Darwin durch das Zusammenspiel von Mutation und Selektion beschrieben wird, identifiziert. D.T. Campbell charakterisiert den übereinstimmenden Mechanismus 1960 als *blinde Variation und selektive Beibehaltung* (»blind variation and selective retention«).⁵⁷

		Innovation der Mittel	
		nein	ja
symbolische Repräsentation	nein	<i>Konditionierung/ Habituation</i>	<i>Versuch und Irrtum</i>
	ja	<i>Nachahmung/ Verstehen</i>	<i>Einsicht</i>

Tab. 172. Kreuzklassifikation von Typen des Lernens.

Auch einfachen Maschinen wird seit den 1950er Jahren ein Lernen nach der Methode von Versuch und Irrtum zugeschrieben. Die Konstruktion dieser Maschinen geht von dem Prinzip zellulärer Automaten und J. von Neumanns Analysen selbstreproduzierender Maschinen aus (↑Künstliches Leben).⁵⁸ Auch in diesem Zusammenhang wird die Ähnlichkeit des Prinzips der Algorithmen dieser Maschinen mit dem Prinzip der Natürlichen Selektion betont.

Habituation

Eine weitere Form des Lernens stellt die **Habituation** dar. Das Wort leitet sich von dem mittellateinischen ›habitatio‹ ›Gewöhnung‹⁵⁹ ab (von dem älteren Verb ›habituare‹ ›sich gewöhnen‹) und entwickelt sich allmählich zu einem Fachterminus, der v.a. auf physiologische Prozesse bezogen wird. Der paradigmatische Fall einer Habituation liegt in der nachlassenden Wirkung von Drogen bei beständigem Konsum. Allgemein definiert werden kann die Habituation als das Schwinden einer Reaktion als Ergebnis der wiederholten Stimulation ohne folgende Belohnung (Thorpe 1951: ›Habituation=The waning of a response as a result of repeated stimulation which is not followed by any kind of reinforcement. It is of relatively enduring nature and is thus regarded as distinct from fatigue and sensory adaptation‹⁶⁰). Das erste systematisch untersuchte Beispiel für Habituation bildet das Nachlassen der Rückzugsbewegung der Fühler von Schnecken nach einer mechanischen Erschütterung, wenn dieser Reiz wiederholt erfolgt.⁶¹

Negatives Lernen

Im Unterschied zur Herstellung einer Verknüpfung von Vorstellungen wird die aktive Entfernung einer solchen Verknüpfung als **negatives Lernen** (oder ›reverses Lernen‹, ›unlearning‹) bezeichnet. Der Ausdruck erscheint zunächst in der Pädagogik im Sinne eines nicht sinnvollen, die Entwicklung hemmenden Lernens durch Bestrafung statt durch Belohnung (Borgeson 1926: ›Not negative learning, but

positive learning through inspiration, information, and participation in the normal process of life, is a sound, reasonable, and logical process of attaining development‹⁶²). Später wird der Begriff zur Analyse von Entwicklungsprozessen verwendet, in denen sensible Phasen des Lernens und solche des Nicht-Lernens aufeinander folgen; es zeigt sich dabei, dass auch die (erworbene) Unfähigkeit zu lernen (›learn not to learn‹) in bestimmten Phasen der Entwicklung eine wichtige Rolle spielen kann.⁶³ Als technischer Begriff im Sinne des Aufhebens einer bestehenden Verknüpfung auf mentaler oder neuronaler Ebene wird der Ausdruck ›negatives Lernen‹ 1973 von D. Bindra eingeführt.⁶⁴ In dieser Bedeutung wird das negative Lernen als eine Funktion des Träumens im Schlaf vorgeschlagen, weil dadurch schädliche Assoziationen abtrainiert werden können (↑Schlaf).⁶⁵ In Simulationen kann gezeigt werden, dass das negative Lernen einen stabilisierenden Effekt auf das Gedächtnis von neuronalen Netzen hat.⁶⁶

Definitionsbemühungen

Mitte des 20. Jahrhunderts setzen verstärkt Bemühungen ein, das Konzept des Lernens umfassend und doch spezifisch zu definieren. Eine bekannte Definition stammt von W.H. Thorpe, der zufolge Lernen der Prozess ist, der sich als adaptive Veränderung von individuellem Verhalten als Ergebnis von Erfahrung manifestiert (1951: ›Learning=The process which produces adaptive change in individual behaviour as the result of experience. It is regarded as distinct from fatigue, sensory adaptation, maturation and the results of surgical or other injury‹⁶⁷; 1956: ›that process which manifests itself by adaptive changes in individual behaviour as a result of individual experience‹⁶⁸). Gleichbedeutend damit beschreibt Thorpe Lernen als die Organisation von Verhalten als Ergebnis individueller Erfahrung (›the organisation of behaviour as a result of individual experience‹⁶⁹).

Einige Autoren schließen einfache bedingte Reflexe und auf monotone Weise trainierte Verhaltensänderungen aus der Kategorie des Lernens aus. So bezeichnet Skinner letztere nicht als Lernen, sondern als ›Konditionierung‹ (s.o.). Hintergrund dieses Ausschlusses ist es, dass mit der Kategorisierung eines Verhaltens als Lernen eine besondere Betonung der eigenen Aktivität des Organismus vorgenommen wird; passive Reaktionen auf Reize der Umwelt gelten demgegenüber nicht als Lernen.⁷⁰

Das Lernen tritt dabei häufig als Ergebnis wiederholter Erfahrungen auf; aber auch Verhaltensänderungen aufgrund einmaliger Wahrnehmungen können als ›Lernen‹ bestimmt werden (z.B. die ›Prägung‹;

s.u.). Nicht immer eindeutig ist die Abgrenzung von Lernen gegenüber der Reifung von Verhaltensweisen. Ausgehend von solchen Definitionen, die die Übung (»practice«) als zentrales Bestimmungsmoment von Lernen nehmen – vgl. z.B. Dewsbury 1978: »We shall define learning in a very broad sense as a change in behavior that occurs as the result of practice«⁷¹ – ist eine Differenzierung zwischen Lernen und Reifung fast unmöglich. Üblich ist es aber, das Vorliegen von Lernen an äußere Einflussfaktoren zu binden und so von Entwicklungsprozessen abzugrenzen. Zur Unterscheidung von kurzfristigen Verhaltensänderungen wird außerdem die langfristige oder sogar permanente Modifikation des Verhaltens als ein Kriterium für das Vorliegen von Lernen vorgeschlagen.⁷² Welche Zeitskala aber jeweils anzuwenden ist, kann für verschiedene Organismen sehr unterschiedlich sein. Einige Autoren plädieren daher dafür, die Kategorie des Lernens ganz aufzugeben und stattdessen andere Termini zu verwenden, z.B. **Plastizität des Nervensystems** (Beale 1870: »plasticity of the nervous system«⁷³; Pikler 1900: »Plastizität des Nervensystems«)⁷⁴ oder **Verhaltensplastizität** (Lloyd Morgan 1898: »the growth of individual plasticity of behaviour, in race-development, would seem to be accompanied by a disintegration of the definiteness of instinctive response, natural selection favouring rather the plastic animal capable of indefinitely varied accommodation than the more rigid type whose adaptations are congenitally defined«⁷⁵; Clark 1934: »behavioural plasticity«⁷⁶; Cade 1952: »behavioral plasticity«⁷⁷; »plastic changes«⁷⁸).⁷⁹

Angeboren/erlernt

Die Unterscheidung von angeborenem und erlerntem Verhalten wird bereits in der Antike gemacht. Wie erwähnt, berichtet Aristoteles, dass einige Tiere nicht allein aufgrund angeborener Anlagen (»τῇ φύσει«), sondern erworbener Gewohnheiten (»τοῖς ἔθουσιν«) leben.⁸⁰ Seneca schreibt – unter Verweis auf einen Gedanken von Poseidonios⁸¹ –, dass der Selbsterhaltungstrieb und die Sorge um sich selbst jedem Lebewesen angeboren (»innascitur«) und nicht eingepflanzt (»inseritur«) sei.⁸² Dass die Tiere ein nicht aus der Erfahrung gewonnenes Wissen besitzen (»scientiam non experimento collectam«), schließt Seneca daraus, dass dieses Wissen seit der Geburt vorliegt, d.h. bevor die Erfahrung gesammelt werden konnte, so z.B. die Furcht vor bestimmten Feinden (↑Intelligenz).⁸³ Auch an der Stereotypie bestimmter Verhaltensweisen, die von allen Mitgliedern einer Art immer gleich ausgeführt werden, wie z.B. dem Netzbau der Spinnen, zeigt sich nach Seneca, dass

diese angeboren (»nascitur«) und nicht erlernt (»discitur«) seien⁸⁴: »Nur langsam entwickelt sich und ist vielfältig, was die Erfahrung lehrt; was immer die Natur weitergibt, ist bei allen gleich und steht sofort zur Verfügung«⁸⁵. Dass das Wissen und Können der Tiere als »angeboren« bezeichnet wird, hindert einige antike Autoren, etwa Plutarch, nicht daran, den Tieren eine Vernunft zuzuschreiben; sie verstehen sogar ausdrücklich das Angeborene als Beleg der Tierversunft (↑Intelligenz).⁸⁶

Auch in der Gründungsphase der Ethologie als experimentelle Wissenschaft am Ende des 19. Jahrhunderts wird mit dem Begriffspaar *angeboren-erworben* (bzw. *ererbte-erlernt*) operiert. C. Lloyd Morgan betrachtet 1896 die Instinkte als »erblich und von der individuellen Erfahrung unabhängig«.⁸⁷ Sie seien durch eine »bestimmte Regelmäßigkeit des Verlaufs«

Genetisch bedingt

Ein Merkmal ist angeboren, wenn seine Ausbildung auf bestimmte Gene zurückgeht.

Kritik: An der Entwicklung aller Merkmale eines Organismus sind nicht nur Gene, sondern immer auch Faktoren der Umwelt beteiligt.

Genetisch bedingte Variation

Ein Merkmal ist angeboren, wenn seine Variation zwischen Individuen erblich aufgrund von genetischen Unterschieden ist.

Kritik: Das Kriterium ist allein für den Vergleich zwischen Individuen anwendbar.

Ererbte Information

Ein Merkmal ist angeboren, wenn seine Information nicht in dem individuellen Leben durch besondere Erfahrungen erworben ist, sondern wenn die Information aus seinem genetischen Programm stammt (z.B. die Kenntnis des Stichlingmännchens, dass seine Rivalen rot gefärbt sind).

Kritik: Die Definition ist nicht scharf, weil die Begriffe »Information« und »genetisches Programm« nicht klar sind.

Tiefe Verankerung in der Entwicklung

Ein Merkmal ist angeboren, wenn es tief in der Entwicklung verankert ist, d.h. wenn es früh in der Entwicklung entsteht und viele andere Merkmale in späteren Entwicklungsphasen von ihm abhängen.

Kritik: Mit dieser Definition ist die Bindung des Begriffs »angeboren« an »genetisch bedingt« aufgehoben, auch Umweltfaktoren, die früh in der Entwicklung wirksam werden, können nach dieser Definition angeboren sein.

Tab. 173. Verschiedene Bedeutungen von »angeboren« im Gegensatz zu »erlernt« (angelehnt und erweitert nach Dawkins, M.S. (1986/95). *Unravelling Animal Behaviour*: 62-66).

charakterisiert. Aber auch auf die enge Verbindung von Instinktivem und Erlerntem, die sich manchmal, z.B. im Vogelflug, nicht voneinander trennen lassen, weist Lloyd Morgan hin.

Die Ethologie als vergleichende Lehre legt in ihrer Gründungsphase in den 1930er Jahren den Schwerpunkt ihrer Untersuchung auf das angeborene Verhalten. K. Lorenz schreibt 1935: »Nach unserem Dafürhalten sollte das Schwergewicht der Bedeutung der gesamten Tierseelenkunde vorläufig mehr auf die Erforschung des triebmäßig Angeborenen als auf diejenige der variablen Handlungsweisen, des Erlernten und des Verstandesmäßigen, gelegt werden, vor allem [...] deshalb, weil man in Unkenntnis des triebmäßigen Verhaltens eines Tieres nie weiß, wie weit seine Lernleistung und seine Intelligenzleistung gehen.«⁸⁸ Bereits zuvor weist Lorenz aber darauf hin, dass eine enge Verbindung zwischen angeborenen und erlernten Komponenten im Verhalten vorliegen kann. Er spricht 1932 von einer *Trieb-Dressurverschränkung* (1961: »Instinkt-Dressur-Verschränkung«⁸⁹) und analog von einer *Trieb-Intellektverschränkung*, wenn »in einer längeren Kette von Triebhandlungen erworbene Automatismen oder Verstandeshandlungen als eingeschaltete Glieder auftreten«⁹⁰.

Ausgehend von dem behavioristischen Ansatz, alles Verhalten als Ergebnis eines Lernens zu deuten, gerät der Begriff des Angeborenen bei Lorenz und anderen Pionieren der Ethologie in die Kritik. D.O. Hebb ist 1953 der Meinung, die Unterscheidung von »angeboren« und »erlernt« habe überhaupt keinen analytischen Wert und sei deshalb am besten aufzugeben.⁹¹ In seiner bekannten Kritik an Lorenz' Lehre aus dem gleichen Jahr hält ebenso D.S. Lehrman den Begriff des Angeborenen für heuristisch wertlos, weil es immer möglich sei, dass ein als angeboren angenommenes Verhalten doch tatsächlich in der frühen Individualentwicklung eines Organismus (z.B. im Ei oder im Uterus) gelernt worden sei.⁹² Lorenz gesteht als Erwiderung auf diese Kritik zu, dass der Begriff des Angeborenen ungenau ist, er will aber trotzdem an ihm festhalten und wiederholt seine Auffassung, dass eine Verschränkung zwischen Angeborenem und Erlerntem häufig vorliege.⁹³

In Aufarbeitung dieser Auseinandersetzungen um die begriffliche Differenzierung zwischen »angeboren« und »erlernt« werden verschiedene Weisen des Verständnisses der Begriffe unterschieden (vgl. Tab. 173). Der Kern der Aussage, das Verhalten eines Organismus sei nicht »erlernt«, sondern »angeboren«, bezieht sich offensichtlich darauf, dass die Information für die Bildung dieses Merkmals nicht aus der im Laufe des Lebens erworbenen Erfahrung stammt,

sondern seit dem Beginn der Existenz des Organismus (in seinen ↑Genen) enthalten ist.⁹⁴ Neben dieser Kernbedeutung existieren aber weitere Aspekte des Begriffs. P. Bateson unterscheidet 1991 insgesamt sieben Bedeutungen des Ausdrucks »angeboren«: (1) seit der Geburt vorhanden, (2) ein durch genetische Unterschiede bedingter Verhaltensunterschied, (3) im Verlauf der Evolution angepasst, (4) unverändert während der Entwicklung, (5) allen Mitgliedern einer Art gemeinsam, (6) nicht erlernt und (7) ein besonders organisiertes und von innen getriebenes Verhaltenssystem.⁹⁵ Manche dieser Bedeutungen gelten allerdings eher als Indikatoren des Angeborenseins, die außerdem keinen zwingenden Charakter haben, so insbesondere die fünfte Bedeutung: Dass ein Merkmal bei allen Vertretern einer Art vorhanden ist, muss nicht zwingend auf seinen angeborenen Status im Sinne der ersten Bedeutungen hinweisen.

Operationalisierbar wird v.a. das erste Kriterium durch den Vergleich von Individuen mit gleicher Lernumgebung, aber unterschiedlicher körperlicher (z.B. genetischer) Konstitution. Experimentelle Untersuchungen zu Art und Umfang des Lernens bei Tieren erfolgen seit Ende des 19. Jahrhunderts (vgl. Abb. 279). N. Tinbergen veröffentlicht 1938 seine Versuche mit Grabwespen zur Bedeutung des Lernens für die Orientierung von Insekten: Nach experimenteller Verlagerung der Landmarken am Nesteingang suchen Grabwespen ihr Nest an dem neuen Ort (vgl. Abb. 281).⁹⁶ Die einzige zuverlässige Methode zur Beantwortung der Frage, ob ein Merkmal angeboren oder erlernt ist, stellt nach Tinbergen das Verfahren der isolierten Aufzucht von Individuen unter verschiedenen Bedingungen dar.⁹⁷ Die Ähnlichkeit aller Individuen einer Population in Bezug auf ein Merkmal könne zwar ein klarer Hinweis auf die erbliche Fixierung dieses Merkmals sein⁹⁸; weil ein Lernen unter gleichen Umweltbedingungen aber nicht ausgeschlossen werden könne, bilde die Ähnlichkeit nicht die Grundlage für einen zwingenden Schluss auf den angeborenen Charakter des Merkmals. Mit den von Tinbergen geforderten Methoden weist W.H. Thorpe 1958 nach, dass der Gesang des Buchfinken in kritischen Phasen der individuellen Entwicklung von den Jungen tatsächlich erlernt werden muss.⁹⁹

Eine Definition von »angeboren«, die die Bindung an genetische Determination aufhebt, schlägt W. Wimsatt 1986 vor. Für Wimsatt bildet die tiefe *generative Verankerung* (»generative entrenchment«) eines Merkmals in der Entwicklung die Basis für seine Auszeichnung als »angeboren«.¹⁰⁰ Ein Merkmal ist tief verankert, wenn es früh in der Entwicklung entsteht und viele in späteren Entwicklungsphasen

gebildete Merkmale von ihm abhängen. Wimsatt betrachtet es als einen Vorzug dieser Definition, dass sie keine scharfe Unterscheidung zwischen den Anteilen an der Merkmalsbildung, die genetisch und durch Umwelteinflüsse bedingt sind, vornimmt.

Insgesamt bildet die Diskussion um den Anteil von angeborenen und erlernten Komponenten in bestimmten Verhaltensweisen einen Sonderfall der allgemeinen Auseinandersetzung um das Verhältnis von Erbe und Umwelt (»nature versus nurture«) in der Ausbildung eines Merkmals (↑Vererbung/Erbllichkeit).

In philosophischen Auseinandersetzungen um den Begriff des Angeborenen wird diskutiert, wie das Konzept klar definiert werden kann. Ein Vorschlag lautet dabei, das Angeborene im Sinne von C.H. Waddingtons entwicklungsbiologischer Theorie der Kanalisation zu verstehen: Ein Merkmal ist danach in dem Maße »angeboren«, wie seine Entwicklung durch organismuseigene Faktoren kanalisiert ist, d.h. insbesondere durch Strukturen des Genotyps determiniert und daher von wechselnden Umweltbedingungen wenig oder nicht beeinflusst wird.¹⁰¹

P.E. Griffiths weist 2002 darauf hin, dass im Begriff des Angeborenen mehrere Aspekte miteinander verbunden sind, die konzeptionell getrennt werden sollten. Zu trennen seien insbesondere (1) die fehlende Beeinflussbarkeit des betreffenden Merkmals durch Umweltbedingungen (»Developmental fixity«), (2) die Einordnung des Merkmals als (essenzielles) Element der spezifischen Natur eines Organismus (»species nature«) und (3) die Wertung der Eigenschaft als Anpassung, d.h. als Produkt einer Selektion in der Vergangenheit (»Intended outcome«).¹⁰² Die weite Anerkennung der Kategorie des Angeborenen in der frühen Ethologie erklärt Griffiths als Folge eines im Alltagsdenken fest verankerten Essenzialismus (»folk essentialism«): Im Alltagsdenken wird angenommen, dass jeder Organismus einen nicht beobachtbaren Kern hat, der seine spezifischen sichtbaren Merkmale erklärt und seine Artidentität erhält.¹⁰³

Tradition

Das Wort »Tradition« ist abgeleitet von dem lateinischen »traditio« »Übergabe, Überlieferung, Bericht«. Die Grundbedeutung bezieht sich also auf die individuelle Übergabe von etwas von einer Person zu einer anderen und auf die soziale Institutionalisierung dieser Interaktionen. Nach sophistischen Lehren hängt die Möglichkeit von Tradition mit der Sprache des Menschen zusammen und kommt daher bei Tieren nicht vor.¹⁰⁴ Aristoteles weist dagegen auf die große

stimmliche Variation bei Vögeln hin und nimmt für sie ein Lernen und sogar eine gegenseitige Belehrung durch lautliche Verständigung an.¹⁰⁵

Von einer Tradition bei Tieren spricht auch I. Kant, und zwar in Bezug auf den Vogelgesang.¹⁰⁶ Bekannt werden in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts die Untersuchungen D. Barringtons zum Lernen und zur Weitergabe des Gesangs bei Vögeln.¹⁰⁷

Ende des 19. Jahrhunderts ist es der frühe Ethologe C. Lloyd Morgan, der sich für eine Anwendung des Traditionsbegriffs in der Biologie ausspricht. Er übernimmt den Ausdruck aus W.H. Hudsons Werk »The Naturalist in La Plata« (1892). Hudson erklärt darin insbesondere die Furcht vor bestimmten Feinden bei Vögeln als Ergebnis von Tradition (»fear of particular enemies is in nearly all cases – for I will not say all – the result of experience and tradition«).¹⁰⁸ Lloyd Morgan hält das Phänomen besonders bei Tieren, die in Gruppen leben, für sehr bedeutend. Er erklärt das Vorhandensein von Traditionen durch imitatives Lernen: »By tradition I mean this: that the animal is born into a group of animals which perform a number of activities in certain ways, and that through the imitative tendency it falls into these ways, which are thus handed on or carried down through tradition«.¹⁰⁹ Im Anschluss an D.G. Ritchie¹¹⁰ differenziert Lloyd Morgan zwischen Tradition als »sozialer Vererbung« und Instinkt als Ausdruck einer genetischen Vererbung (↑Vererbung/soziale Vererbung). Wo in konkreten Fällen die Grenze zwischen beiden zu ziehen ist, hält Lloyd Morgan aber für offen (»What we are apt to regard as hereditary instincts may in some cases be shown to be traditional habits«¹¹¹).

Im deutschsprachigen Raum bestehen am Ende des 19. Jahrhunderts allerdings erhebliche Bedenken, den Traditionsbegriff auf nichtmenschliche Lebewesen zu beziehen. So macht A. Weismann in einem Vortrag über »Musik bei Thieren und beim Menschen« von 1889 »den tiefen Unterschied zwischen Mensch und Thier« in seiner »Wurzel« daran fest, dass der Mensch eine »Tradition« besitze, die Tiere aber nicht.¹¹² Die kulturelle Entwicklung besteht für Weismann in einer »Steigerung der geistigen Errungenschaften der Menschheit als eines Ganzen«; sie könne nicht innerhalb eines »Einzellebens« erworben werden, sondern bestehe ihrem Wesen nach darin, dass sie »gesammelt«, »erworben« und »überliefert« werde.¹¹³ Kulturelle Leistungen beruhen nach Weismann also nicht auf der Steigerung individueller Fähigkeiten, sondern »auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesprodukte einer Generation auf die andere [...]«; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat.¹¹⁴

In der Ethologie des 20. Jahrhunderts ist aber auch im Deutschen die Anerkennung von Traditionen bei Tieren verbreitet. O. Heinroth bemerkt 1911, dass Gänse viele Verhaltensweisen nicht durch den Instinkt, sondern durch Tradition erwerben.¹¹⁵ Am Ende des Jahrhunderts wird ein ganzes Spektrum von Verhaltensmustern bei Säugetieren und Vögeln als Tradition verstanden, z.B. das Ernährungsverhalten der Darwinfinken oder das Verhalten zur Nahrungswahl bei Affen.¹¹⁶ Im ethologischen Kontext wird nicht jede Form des für eine lokale Population typischen und spezifischen Verhaltens (»lokal spezifisches Verhalten«) *Tradition* genannt; für die Zuschreibung der Tradition ist vielmehr der individuelle Erwerb des Verhaltens durch *soziales Lernen* Voraussetzung.¹¹⁷ Als ein Indiz für das Vorliegen einer Tradition gilt insbesondere die fehlende Korrelation des Verhaltensmusters mit ökologischen Bedingungen (↑Kultur).

In der biologischen Zuschreibung von ↑Kultur zu Tieren stellt die Tradition das zentrale Element dar. Von biologischer Seite wird Kultur nicht selten identifiziert mit dem Vorhandensein von Tradition, und die Veränderung dieser Traditionen bildet dann die Grundlage einer »kulturellen Evolution«.

Auch ein erweiterter Begriff der Tradition hat in der Theorie der Biologie eine gewisse Verbreitung. So kann der Mechanismus der Evolution, wie er durch Darwins Theorie beschreibbar ist, durch das Zusammenspiel der drei Momente von *Tradition*, *Variation* und *Selektion* bestimmt werden.¹¹⁸ In diesem Kontext meint »Tradition« nicht allein die Weitergabe von Erlerntem, sondern von allen Merkmalen, seien sie vererbt oder erworben, und bezieht sich damit allgemein auf das konservierende Element in der Evolution.

Prägung

Die Bezeichnung »Prägung« geht zurück auf K. Lorenz, der den Begriff im Anschluss an O. Heinroths¹¹⁹ Beobachtungen des Phänomens bei Gänsen im Berliner Zoologischen Garten prägt.¹²⁰ Die Prägung stellt in Lorenz' Beschreibung eine Form des Lernens im weiteren Sinne dar. Sie ist ein Vorgang, bei dem die Auslösung eines Verhaltensmusters an einen bestimmten Reiz gebunden wird. In der Prägung erfolgt also die Konstruktion eines individuell wirksamen Auslösers, auf den eine bestimmte Verhaltensweise im Anschluss daran fixiert ist. Die bekannteste Form der Prägung bildet die Nachfolgeprägung einer neugeborenen Gans auf das Bild ihrer Mutter oder eines Menschen, dem sie dementsprechend folgt. Das

Phänomen der Nachfolgeprägung bei Gänsen ist seit der Antike bekannt und wird z.B. von Plinius beschrieben und als Liebe (»amor«) erklärt¹²¹; die erste wissenschaftliche Darstellung erfolgt 1873 durch P. Spalding¹²².

Lorenz nennt drei typische Merkmale der Prägung: Sie erfolge ohne Übung innerhalb kurzer Zeit; sie sei an ein ganz bestimmtes Entwicklungsstadium eines jungen, sich entwickelnden Organismus gebunden; und sie verlaufe irreversibel; das einmal Geprägte könne nicht durch andere Ereignisse revidiert werden und werde auch nicht wieder vergessen.¹²³ Durch diese drei Merkmale sieht Lorenz die Prägung grundsätzlich vom Lernen unterschieden. Im Gegensatz zum Lernen ist die Prägung nach Lorenz nicht durch eine Einübung im Sinne der Methode des Versuch und Irrtums entstanden und nicht durch Dressur mittels Belohnung zu verändern.

Gegen Lorenz' Ablehnung der Lerntheorie zur Deutung der Prägung hat sich entschiedener Widerstand formiert. Die Kritik bewegt sich entweder in der Richtung, die Charakteristika der Prägung, insbesondere ihre Irreversibilität und die Bindung an eine sensible Phase zu bestreiten, oder lerntheoretische Erklärungen dafür anzubieten.¹²⁴ Die Irreversibilität etwa wird damit zu erklären versucht, dass die Prägung in einer frühen Phase der Bildung des Diskriminierungsvermögens eines Organismus erfolgt und alle weiteren Schritte des Unterscheidungsvermögens auf dieser ersten Differenzierung aufbauen.

Von Lorenz und den von ihm beeinflussten Ethologen wird dagegen vorgebracht, eine Lerntheorie könne den adaptiven Wert der Prägung nicht erkennen und betrachte den Organismus losgelöst von seinen phylogenetischen und ökologischen Bezügen.¹²⁵

Verbreitet ist seit den 1970er Jahren ein weiter Begriff der Prägung, dem zufolge dieser sich auf viele Aspekte des Lernens in frühen Entwicklungsstadien eines Individuums bezieht. Erworbene Bindungen an Artgenossen oder Wirtstypen gehören ebenso dazu wie erlernte Präferenzen für ein Habitat oder einen Nahrungstyp.¹²⁶

Die Terminologiegruppe um Thorpe bietet 1951 als Definition von »Prägung« an: eine schnelle und meist sehr stabile Form des Lernens, die in der frühen Lebensphase von sozialen Organismen vorkommt und die, häufig ohne unmittelbare Verstärkung, allgemeine überindividuelle Merkmale als das Muster der Art erkennen und dies in der Folge als Verhaltensauslöser verwenden (»Imprinting=A rapid and usually very stable form of learning taking place in the early life of social species, whereby, often apparently without any immediate reinforcement, broad supra-

individual characteristics of the species come to be recognized as the species pattern and subsequently used as releasers«).¹²⁷

Nachweise

- 1 Steffens, L. (1900). Experimenteller Beitrag zur Lehre vom ökonomischen Lernen. *Z. Psychol.* 22, 321-382.
- 2 Thorndike, E.L. (1899). A note on the psychology of fishes. *Amer. Nat.* 33, 923-925; 923; ders. (1911). *Animal Intelligence*: 173; noch nicht in: ders. (1898). *Animal Intelligence. An Experimental Study of the Associative Processes in Animals* (in: ders. (1911), 1-155)!
- 3 Cuppener, C. (1508). Ein schons buchlein czu deutsch. doraus ein itzlicher mensche, was standes er sey. lerne[n] mag. was wucher und wucherische he[n]del sein.
- 4 Köbel, J. (1514). Eynn Neue geordent Rechēbüchlein vf den linien mit Rechēpfennigen, den Jungen angenden zu heülichem gebrauch vnd hendeln leichtlich zu lernen; Ickelsamer, V. (1534). Die rechte weis auffß kürztist lesen zu lernen; Crudelius, M. (1541). *Institvtiones grammaticae lationogermanicae* [...] *Latinisch vnd Deutsch Grammatica* daraus ein jeder fleissiger den bericht der Grammatica von yhm selbst leitlich lernen mag.
- 5 Thorndike (1899): 923.
- 6 Ebbinghaus, H. (1885). Über das Gedächtnis; Jost, H. (1897). Die Associationsfertigkeit in ihrer Abhängigkeit von der Verteilung der Wiederholungen. *Z. Psychol.* 14, 436-472; Thorndike (1898); vgl. Foppa, A. (1980). *Lernen. Hist. Wb. Philos.* 5, 245-247.
- 7 Platon, *Politeia* 375d-376b.
- 8 Platon, *Philebos* 34c-35d.
- 9 Platon, *Phaidon* 75e.
- 10 Vgl. Diogenes Laertios 3, 15; vgl. Dierauer, U. (1977). *Tier und Mensch im Denken der Antike*: 94f.
- 11 Aristoteles, *Politica* 1332b3-5.
- 12 Aristoteles, *Metaphysica* 980a27-b28; *Hist. anim.* 589a1f.
- 13 Aristoteles, *Hist. anim.* 608a17-18; vgl. *De part. anim.* 660b1f.
- 14 Vgl. Seneca, *Epistulae morales* 124, 16f.; Augustinus, *Confessiones* 10, 26.
- 15 Cureau de la Chambre, M. (1660). *Les caractères des passions*; vgl. Chevroton, D. (1976). L'instinct, objet d'une controverse, à l'époque de Descartes: Pierre Chanet et Marin Cureau de la Chambre. *Hist. Nat.* 3, 3-20: 17.
- 16 Wundt, W. (1873-74). *Grundzüge der physiologischen Psychologie*: 809.
- 17 Haeckel, E. (1875). Ueber die Wellenzugung der Lebensteilchen oder die Perigenesis der Plastidule (in: *Gemeinverständliche Vorträge und Abhandlungen aus dem Gebiete der Entwicklungslehre*, Bd. 2, Bonn 1902, 31-96): 62.
- 18 Semon, R. (1904/08). Die Meneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens: 379.
- 19 a.a.O.: 22.
- 20 Weismann, A. (1906). Semons „Mneme“ und die „Vererbung erworbener Eigenschaften“. *Arch. Rassen- Gesellschaftsbiol.* 3, 1-27; Haecker, V. (1914). Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz; Ziegler, H.E. (1918). Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie.
- 21 Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene* (dt.: *Das egoistische Gen*, Berlin 1978): 227.
- 22 Jennings, H.S. (1906). *The Behavior of the Lower Organisms*; vgl. Corning, W.C., Dyal, J.A. & Willows, A.O.D. (eds.) (1973). *Invertebrate Learning*, 3 vols.
- 23 Wasmann, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. *Zoologica* Heft 28: 113.
- 24 Vgl. Foppa, A. (1980). *Lernen. Hist. Wb. Philos.* 5, 245-247: 246.
- 25 Pawlow, I.P. (1903). *Experimentelle Psychologie und Psychopathologie bei Tieren* (Sämtliche Werke, Bd. III/1, Berlin 1953, 9-21): 14.
- 26 Watson, J.B. (1916). Behavior and the concept of mental disease. *J. Philos. Psychol. Scientif. Methods* 13, 589-597: 593.
- 27 Skinner, B.F. (1937). Two types of conditioned reflex: a reply to Konorski and Miller. *J. Gen. Psychol.* 16, 272-279: 274.
- 28 Brownell, W.A. (1939). Theoretical aspects of learning and transfer of training. *Rev. Educat. Res.* 9, 255-273: 261; Skinner, B.F. (1953). *Science and Human Behavior* (New York 1956): 66.
- 29 Skinner (1937): 274; ders. (1938). *The Behavior of Organisms*: 20f.
- 30 Thorndike, E.L. (1911). *Animal Intelligence. Experimental Studies* (New York 1965): 20.
- 31 a.a.O.: 30: Abb.
- 32 a.a.O.: 174.
- 33 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40: 39.
- 34 Skinner (1953): 87; vgl. Ringen, J. (1976). *Explanation, teleology, and operant behaviorism: a study of the experimental analysis of purposive behavior. Philos. Sci.* 43, 223-253.
- 35 Porpora, D.V. (1980). Operant conditioning and teleology. *Philos. Sci.* 47, 568-582: 577.
- 36 Smith, S. (1908). The limits of educability of *Paramaecium*. *J. Comp. Neurol. Psychol.* 18, 499-510.
- 37 Bramstedt, H. (1935). Dressurversuche mit *Paramaecium caudatum* und *Stylonychia mytilux*. *Z. vergl. Physiol.* 22, 490-516.
- 38 Grabowski, U. (1939). Experimentelle Untersuchungen über das angebliche Lernvermögen von *Paramaecium*. *Z. Tierpsychol.* 2, 265-282; vgl. Alverdes, F. (1939). Zur Psychologie der niederen Tiere. *Z. Tierpsychol.* 2, 258-264.
- 39 Gelber, B. (1952). Investigations of the behavior of *Paramaecium Aurelia*. *J. comp. Physiol.* 45, 58-65; ders. (1965). Studies on the behavior of the *Paramaecium Aurelia*. *Animal Behav.* 13, Suppl. 1, 21-29; Bergström, S. (1969). Amount of induced avoidance behaviour to light in the protozoan *Etrahymena* as a function of time after training and cell fission. *Scand. J. Psychol.* 10, 16-20; ders. (1970). *Lernen bei Einzellern. Bild der Wissenschaft* 7, 687-692.

- 40 Hennessey, T., Rucker, W.B. & McDiamid, C.G. (1979). Classical conditioning in paramecia. *Anim. Learn. Behav.* 7, 419-423; vgl. Fernando, C.T. et al. (2009). Molecular circuits for associative learning in single-celled organisms. *J. Roy. Soc. Interface* 6, 463-469: 463.
- 41 Voß, H.-J. & Machemer, H. (1987). Das Experiment: Können Einzeller lernen? Prüfung am klassischen Konditionierungsexperiment. *Biologie in unserer Zeit* 17, 122-127: 126.
- 42 Fernando et al. (2009).
- 43 Tagkopoulos, I., Liu, Y.-C. & Tavazoie, S. (2008). Predictive behavior within microbial genetic networks. *Science* 320, 1313-1317.
- 44 Exner, S. (1882). Zur Kenntnis von der Wechselwirkung der Erregungen im Centralnervensystem. *Pflügers Arch. Physiol.* 28, 487-506: 487; vgl. ders. (1894). Entwurf zu einer physiologischen Erklärung psychischer Erscheinungen.
- 45 Lamarck, J.B. de (1815-22). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*: I, 246ff.
- 46 Hebb, D. (1949). *The Organisation of Behaviour*: 62.
- 47 Löwel, S. & Singer, W. (1992) Selection of intrinsic horizontal connections in the visual cortex by correlated neuronal activity. *Science* 255, 209-212: 211.
- 48 Kandel, E.R. & Tauc, L. (1965). Mechanism of heterosynaptic facilitation in the giant cell of the abdominal ganglion of *Aplysia depilans*. *J. Physiol.* 181, 28-47; Antonov, I., Antonova, I., Kandel, E.R. & Hawkins, R.D. (2003). Activity-dependent presynaptic facilitation and hebbian LTP are both required and interact during classical conditioning in *Aplysia*. *Neuron* 37, 135-147.
- 49 Hutton, C. (1806). *A Course of Mathematics*, 3 vols.: I, 256.
- 50 Bain, A. (1855/74). *The Senses and the Intellect*: 593.
- 51 Bain, A. (1877). Education as a science. *Mind* 2, 294-309: 298.
- 52 Taine, H. (1876). Note sur l'acquisition du langage. *Revue Philosophique* 1, 5-23: 13.
- 53 Anonymus (1877). M. Taine on the acquisition of language by children. *Mind* 2, 252-259: 257.
- 54 Lloyd Morgan, C. (1900). *Animal Behaviour*: 139; vgl. ders. (1894). *Introduction to Comparative Psychology*: 241.
- 55 Thorndike, E.L. (1911). *Animal Intelligence. Experimental Studies* (New York 1965): 174.
- 56 a.a.O.: 244.
- 57 Campbell, D.T. (1960). Blind variation and selective retention in creative thought as in other knowledge processes. *Psychol. Rev.* 67, 380-400.
- 58 Vgl. Walter, W.G. (1951). A machine that learns. *Sci. Amer.* 51, 60-63; Samuel, A.L. (1959). Some studies in machine learning using the game of checkers. *IBM J. Res. Dev.* 3, 210-229.
- 59 Vgl. z.B. Middleton, R.M. (ca. 1249-1308). *Quaestiones in sententias*, 4 Bde. (Brescia 1591): II, 95.
- 60 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40: 39; vgl. ders. (1956). *Learning and Instinct in Animals*: 54.
- 61 Humphrey, G. (1933). *The Nature of Learning and its Relation to the Living System*.
- 62 Borgeon, F.C. (1926). Social science in the last year of secondary education. *Peabody J. Educ.* 3, 205-213: 208f.
- 63 Scott, J.P. (1962). Critical periods in behavioral development. *Science* 138, 949-958: 955.
- 64 Bindra, D. (1973). Memory mechanisms in instrumental responding. *Science* 181, 684-685: 684.
- 65 Crick, F. & Mitchison, G. (1983). The function of dream sleep. *Nature* 304, 111-114.
- 66 Hopfield, J.J., Feinstein, D.I. & Palmer, R.G. (1983). 'Unlearning' has a stabilizing effect in collective memories. *Nature* 304, 158-159.
- 67 Thorpe (1951): 38.
- 68 Thorpe (1956): 49.
- 69 ebd.
- 70 a.a.O.: 50.
- 71 Dewsbury, D. (1978) *Comparative Animal Behavior*: 320.
- 72 Miller, N.E. (1967). Certain facts of learning relevant to the search for its physical basis. In: Quarten, G.C., Melnechuk, T. & Schmitt, F.O. (eds.). *The Neurosciences*, vol. 2, 643-652; vgl. Eisenstein, E.M. (1967). The use of invertebrate systems for studies on the basis of learning and memory. In: ebd., 653-665.
- 73 Beale, L.S. (1870). The mystery of life. *The Fortnightly Review* 45, 249-261: 259.
- 74 Pikler, J. (1900). *Das Grundgesetz alles neuro-psychischen Lebens*: 136; Walde, J.G. (1907). *Psychologische Skizzen zur Einführung in die Psychologie*: 49; Meumann, E. (1907/13). *Vorlesungen zur Einführung in die experimentelle Pädagogik und ihre psychologischen Grundlagen*, Bd. 2: 467; Bethe, A. (1926). *Altes und Neues über die Plastizität des Nervensystems. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten* 76, 81; ders. (1933). *Die Plastizität (Anpassungsfähigkeit) des Nervensystems. Naturwiss.* 21, 214-221.
- 75 Lloyd Morgan, C.L. (1898). Instinct and intelligence in animals. *Nature* 57, 326-330: 330.
- 76 Clark, W.E. Le Gros (1934). *Early Forerunners of Man. A Morphological Study of the Evolutionary Origin of the Primates*: 169.
- 77 Cade, T.J. (1952). Sub-nival feeding of the Redpoll in interior Alaska: a possible adaptation to the northern winter. *The Condor* 55, 43-44: 44.
- 78 Konorski, J. (1948) *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*: 80.
- 79 Corning, W.C., Dyal, J.A. & Willows, A.O.D. (1973). *Invertebrate Learning*, 2 vols.: I, 5.
- 80 Aristoteles, *Politica* 1332b3-5.
- 81 Vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 360f.; Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. *Hermes* 76, 1-13.
- 82 Seneca, *Ad Lucilium epistulae morales* 121, 17.
- 83 a.a.O. 121, 19; vgl. Platon, *Leg.* 710a.
- 84 a.a.O. 121, 23.
- 85 a.a.O. 121, 20.
- 86 Plutarch, *Bruta ratione uti* 991E f.
- 87 Lloyd Morgan, C. (1896). *Habit and Instinct* (dt. *Instinkt und Gewohnheit*, Leipzig 1909): 19.

- 88** Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 129.
- 89** Lorenz, K. (1961). Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 301-358): 305.
- 90** Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 79.
- 91** Hebb, D.O. (1953). Heredity and environment in mammalian behaviour. *Br. J. Anim. Behav.* 1, 43-47.
- 92** Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. *Quart. Rev. Biol.* 28, 337-363.
- 93** Lorenz (1961): 340.
- 94** Vgl. Dawkins, M.S. (1986/95). *Unravelling Animal Behaviour*: 69.
- 95** Bateson, P.P.G. (1991). Are there principles of behavioural development? In: ders. (ed.). *The Development and Integration of Behaviour*, 19-39: 21.
- 96** Tinbergen, N. (1938). On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum* Fabr., III. Selective learning of landmarks. In: ders. (1972). *The Animal in its World*, vol. I, 146-196.
- 97** Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct*: 52.
- 98** a.a.O.: 144.
- 99** Thorpe, W.H. (1958). The learning of song patterns by birds with especial reference to the song of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis* 100, 535-570.
- 100** Wimsatt, W.C. (1986). Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction. In: Bechtel, W. (ed.). *Integrating Scientific Disciplines*, 185-208.
- 101** Ariew, A. (1996). Innateness and canalization. *Philos. Sci., Suppl.* 63, S19-S27: S25; Griffiths, P.E. & Machery, E. (2008). Innateness, canalization, and 'biologizing the mind'. *Philos. Psychol.* 21, 397-414.
- 102** Griffiths, P.E. (2002). What is innateness? *The Monist* 85, 70-85; vgl. ders. (1997). What Emotions Really Are. *The Problem of Psychological Categories*.
- 103** Griffiths (2002): 76f.
- 104** Vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 127.
- 105** Aristoteles, *De part. anim.* 660a35-b2; vgl. *Metaphysica* 980b21-25.
- 106** Kant, I. (1798). *Anthropologie in pragmatischer Hinsicht* (AA, Bd. VII, 117-333): 323; ders. (1803). *Vorlesung über Pädagogik* (AA, Bd. IX, 437-499): 443.
- 107** Barrington, D. (1773). Experiments and observations on the singing of birds. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 63, 249-291; vgl. Haldane, J.B.S. (1956). The argument from animals to men: an examination of its validity for anthropology. *J. Roy. Anthropol. Inst. Great. Brit. Irel.* 86, 1-14: 9.
- 108** Hudson, W.H. (1892/1903). *The Naturalist in La Plata*: 93.
- 109** Lloyd Morgan, C. (1896.1). *An Introduction to Comparative Psychology*: 210; vgl. ders. (1896.2). *Habit and Instinct*: 184.
- 110** Ritchie, D.G. (1895). Free-will and responsibility. *Int. J. Ethics* 5, 409-431: 426.
- 111** Lloyd Morgan (1896.2): 184.
- 112** Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637): 611.
- 113** a.a.O.: 613.
- 114** a.a.O.: 636.
- 115** Heinroth, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verh. V. Int. Ornithol.-Kongr.* 1910, 589-702: 616.
- 116** Vgl. Galef, B.G. Jr. (1990). Tradition in animals: field observations and laboratory analysis. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior*, vol. 1, 74-95.
- 117** a.a.O.: 75.
- 118** Schnädelbach, H. (2003). Geschichte als kulturelle Evolution (in: *Analytische und postanalytische Philosophie*, Frankfurt/M. 2004, 282-307): 292.
- 119** Heinroth (1911): 633f.
- 120** Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 141.
- 121** Plinius, *Naturalis historia* X, 51; vgl. Hildebrandt, H. (1989). *Prägung*. *Hist. Wb. Philos.* 7, 1250-1252.
- 122** Spalding, P. (1873). *Instinct, with original observations on young animals*. Neudruck in: *Brit. J. Anim. Behav.* 2 (1954), 2-11.
- 123** Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinktbezuges (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 283-342): 305f.
- 124** Vgl. Moltz, H. (1960). Imprinting. Empirical basis and theoretical significance. *Psychol. Bull.* 57, 291-314; Salzen, E.A. (1962). Imprinting and fear. *Zool. Soc. London Symp.* 8, 193-198.
- 125** Vgl. Hess, E.H. (1975). *Prägung*; Hess, E.H. & Petrovich, S.B. (eds.) (1977). *Imprinting*.
- 126** Vgl. Immelmann, K. (1975). The evolutionary significance of early experience. In: Baerends, G., Beer, C. & Manning, A. (eds.). *Function and Evolution in Behaviour*, 243-253.
- 127** Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40: 40.

Literatur

- Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40.
- Marler, P. & Terrace, H.S. (eds.) (1984). *The Biology of Learning*.

Mensch

Das Wort ›Mensch‹ (mhd. ›mensch[e]‹, ahd. ›men-nisco‹) stellt eine Ableitung von ›Mann‹ (mhd., ahd. ›man‹) dar. Dieses Wort geht möglicherweise auf die indogermanische Verbalwurzel *men[e]‹ »überlegen, denken« zurück. Das lateinische ›homo‹ »Mensch, Mann« ist mit lat. ›humus‹ »Erde, Erdboden« verwandt und bedeutet daher ursprünglich so viel wie »Irdischer« (der gleiche etymologische Zusammenhang besteht im Hebräischen zwischen den Worten ›ādām‹ »Mensch« und ›adāmā‹ »Ackererde«). Für das griechische ἄνθρωπος sind verschiedene Herleitungen vorgeschlagen worden: Es kann eine Bedeutungsentwicklung über »mannähnlich« und »Mann« genommen haben oder von Wörtern abgeleitet werden, die die ursprüngliche Bedeutung »mit stacheligem Gesicht«, »blühendes Aussehen«, »gescheit«, »der Zögling«, »der Aufgerichtete« oder »die unten Lokalisierten« haben.¹ In anderen Sprachen verläuft die Grenzziehung des Begriffs ›Mensch‹ z.T. anders als in den indoeuropäischen. So können auch einige Tiere oder Gestirne mit dem gleichen Ausdruck wie der Mensch belegt werden.²

Mensch und Tier

Der Mensch wird in vielen Kulturen als eine besondere Form eines ↑Tiers gesehen. Die Nähe des Menschen zum Tier wird vor allem in solchen Gesellschaften betont, deren Existenzbasis die Jagd bildet. Dort ist die Vorstellung eines Tierahren oder

Ein Mensch ist ein Lebewesen, das der biologischen Spezies *Homo sapiens* angehört. Aus vergleichend-biologischer Perspektive ist diese Spezies einzigartig, weil viele ihrer Mitglieder ein Verhalten zeigen, das nicht auf die Maximierung ihrer biologischen Fitness gerichtet ist. In außerbiologischer Begrifflichkeit beschrieben, ist die Spezies dadurch ausgezeichnet, dass nur sie überlegende, sprechende und handelnde *Personen* einschließt. Ein Mensch ist also ein Lebewesen, das entweder selbst in einigen seiner Lebensphasen über die Fähigkeit der Sprache und Reflexion und in deren Folge des zwecksetzenden Handelns verfügt oder das mit einem derart befähigten Lebewesen artverwandt ist. Ihre kognitiven und insbesondere sprachlichen Kompetenzen ermöglichen den menschlichen Personen im Gegensatz zu den Tieren ein Handeln durch das Setzen von Zielen, die jenseits der universalen biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehen. Ausgezeichnet sind die menschlichen Personen somit dadurch, dass sie sich nicht nur (zweckrational) im Hinblick auf (biologisch) gegebene Zwecke *verhalten*, sondern sich selbst Ziele setzen und diese in einer (kollektiv entstandenen) normativen Ordnung bewerten, begründen und rechtfertigen, d.h. (rational) *handeln* können.

anthropomorph (griech.) 557
 animal rationale (Seneca 64-65) 523
 Homo duplex (Corpus Hermeticum 3. Jh.) 524
 animal rationabile (Chalcidius 4. Jh.) 529
 Homo loquens (Augustinus 4.-5. Jh.) 552
 Mensch (ahd. 8. Jh.) 520
 Anthropologie (Hundt 1501) 551
 Anthropomorpha (Ray 1693) 557
 Homo sapiens (Linné 1758) 552
 geräteherstellendes Tier (Boswell 1785) 538
 Menschenaffen (Cuhn 1790) 558
 Anthropomorphismus (Lewes 1858) 557
 Sonderstellung (Rokitansky 1858) 533
 Homo neanderthalensis (King 1863) 554
 Homo erectus (Cope 1895) 554
 Körperrauschaltung (Alsberg 1922) 543
 Naturbefreiung (Alsberg 1922) 543
 Australopithecus (Dart 1925) 555
 Weltoffenheit (Scheler 1928) 532
 Exzentrität (Plessner 1928) 532
 Homo sapiens sapiens (Lyon 1936) 552
 Mängelwesen (Gehlen 1940) 536
 animal symbolicum (Cassirer 1944) 541
 Instinktreduktion (Gehlen 1950) 537
 Psychozoa (Huyley 1955) 535
 Transhumanismus (Huxley 1957) 561
 Tier-Mensch-Übergangsfeld (Heberer 1958) 555
 Homo habilis (Leakey, Tobias & Napier 1964) 554
 anthropothym (Lorenz 1990) 558

die Erscheinung des Totemismus besonders verbreitet. Nicht die Übermacht des Menschen über das Tier, sondern gerade seine Abhängigkeit von ihm beherrscht die Vorstellungswelt. So fühlt sich der Jäger nicht selten schuldig gegenüber dem Tier, das er getötet hat und fürchtet dessen Rache.³

In der reichen paläolithischen Kunst sind Darstellungen des Menschen relativ selten. Die ältesten bekannten Zeugnisse des *Homo sapiens* zur Abbildung seines Körpers bestehen in Venus-Statuetten mit einem Alter von knapp 40.000 Jahren (vgl. Abb. 282).

Auch im Alten Testament der Bibel wird die Nähe von Mensch und Tier betont. Dies kommt u.a. dadurch zum Ausdruck, dass Mensch und Tier zugeschrieben wird, aus dem gleichen Material, der roten Ackererde (hebr. ›ādāmā‹), geschaffen worden zu sein, außerdem gleichermaßen aus Fleisch (›kōl bāsār‹) zu bestehen und die gleiche Nahrung zu sich zu nehmen und schließlich gleichermaßen zur Vermehrung auf der Erde ermächtigt worden zu sein. Unterschieden sind Mensch und Tier dadurch, dass Gott die Tiere durch Befehl an die Erde schafft (›Wortschöpfung‹); der Mensch dagegen durch Gottes Hand aus Ackererde geformt wird (›Tatschöpfung‹).⁴

Wie sich schon in der Etymologie vieler Wörter für den Menschen widerspiegelt, wird er häufig im Vergleich zum Tier definiert. In diesem Vergleich weist der Mensch sowohl Vorzüge als auch Nachteile auf. Plinius kann sich daher nicht entscheiden, ob die Natur sich zum Menschen wie eine bessere Mutter (»parens melior«) oder eine schlechtere Stiefmutter (»tristior noverca«) verhalten hat.⁵ Der Mensch wird einerseits als den anderen Organismen ähnlich, andererseits als von ihnen verschieden verstanden: er hat eine doppelte Natur (s.u.). Die Verschiedenheit von den Tieren liegt nach Meinung vieler antiker Autoren in Gefühlen und Einstellungen, die eine spontane Leidenschaft überwinden, z.B. in Mäßigung, Zurückhaltung und Mitleid. Hesiod drückt zum ersten Mal die Auffassung aus, dass die Welt des Menschen durch Prinzipien geleitet sei, die dem gegenseitigen Verhältnis der Tiere genau entgegengesetzt ist: Nicht Gewalt, sondern Rechtlichkeit bestimme das Miteinander unter den Menschen.⁶ Diese Rechtlichkeit ist nach Hesiod aber nicht selbstverständlich, sondern gefährdet und muss also durch rechtsgemäßes Handeln erhalten werden.

Der Vergleich mit den Tieren bezieht sich oft nur auf einen Teil eines Menschen (vgl. das »bellende Herz« bei Homer⁷), der von anderen Teilen der Person beherrscht werden kann. In den homerischen Epen wird der Mensch in erster Linie nicht gegenüber den Tieren, sondern gegenüber den Göttern abgegrenzt. Erst in der Sophistik des 5. vorchristlichen Jahrhunderts entwickelt sich ein neues menschliches Selbstbewusstsein, das die Kulturleistungen als menschliche Errungenschaft versteht und nicht mehr als Gabe der Götter interpretiert. Die Theorien zur Entwicklung der ↑Kultur des Menschen gehen einher mit einer Distanzierung von der Kulturlosigkeit der Tiere. Als erster, der eine naturalistische Entwicklungslehre des Menschen aufstellt, gilt der Anaxagoras-Schüler Archelaos. Nach Archelaos haben sich die Menschen zunächst wie die Tiere von Schlamm ernährt, bevor sie sich von den übrigen

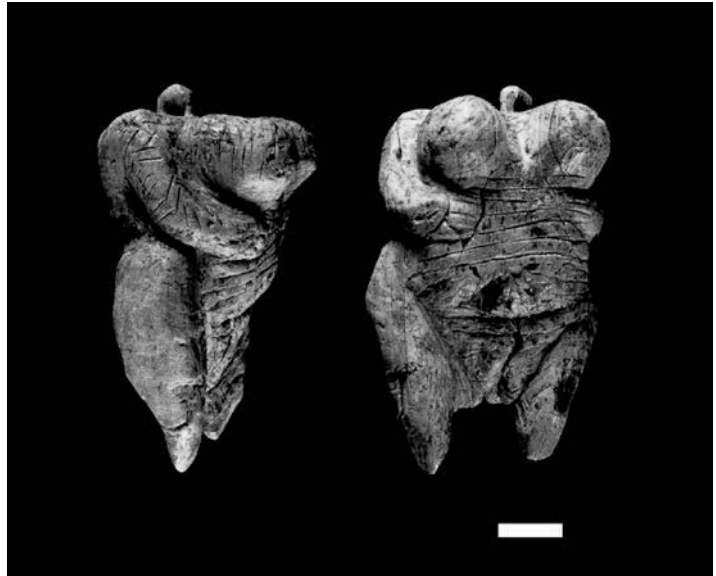


Abb. 282. Die Venus von Hohle Fels – die älteste bekannte figürliche Darstellung des Menschen und die älteste bekannte figürliche Kunst überhaupt. Die etwa 6 cm hohe Figur ist aus Mammut-Elfenbein geschnitzt und hat ein Alter von 35.000 bis 40.000 Jahren (frühes Aurignacien). Sie wurde im September 2008 in der Höhle Hohle Fels bei Schelklingen in der Schwäbischen Alb gefunden, etwa 20 m vom Höhleneingang entfernt in einer Tiefe von ca. 3 m unter der Erdoberfläche. Auffallend sind die markant dargestellten Brüste und Genitalien – also die mit der Reproduktion in Zusammenhang stehenden Körperteile. Der Kopf der Figur fehlt; an seiner Stelle befindet sich eine Öse, die einen Gebrauch der Figur als Anhänger nahelegt. Das Zusammenpressen der Brüste mit den Armen wird als eine Abwehrgeste und im Sinne einer Körperhaltung der »Kraft und Aggression« (J. Hahn 1986) gedeutet. Es wird vermutet, dass die Figur von den ersten modernen Menschen angefertigt wurde, die vor etwa 40.000 Jahren über die Flusstäler Mitteleuropa besiedelten (Foto von H. Jensen, Universität Tübingen; der weiße Balken entspricht einer Länge von 1 cm; aus Conard, N.J. (2009). A female figurine from the basal Aurignacian of Hohle Fels Cave in southwestern Germany. *Nature* 459, 248-252: 248).

Lebewesen trennten (»διεκρίθησαν«) und Gesetze aufstellten, handwerkliche Fähigkeiten entwickelten und Städte gründeten.⁸ Die Trennung des Menschen von den Tieren wird aber durchaus nicht immer positiv beurteilt; schon Empedokles verweist auf ein goldenes Zeitalter, in dem der Mensch harmonisch und in Liebe verbunden mit den anderen Tieren eine Einheit bildete.⁹ Die Monopolstellung des Menschen in Bezug auf Sprache, Technik und staatliche Organisation wird von vielen antiken Autoren in Frage gestellt: Auch die Vögel verfügen demnach über eine Sprache, die Spinnen über die Kunst des Webens und die Ameisen und Bienen über eine staatliche Organisation (↑Kultur). Als das Vermögen, das die Sonderstellung des Menschen am besten zu begründen vermag, gilt in sophistischer Zeit der Verstand (↑Intelligenz).¹⁰ Im Zusammenhang damit werden die

Hände des Menschen gesehen¹¹ und sein aufrechter Gang¹².

Antike Klassik: »animal rationale«

Seit der Antike erfolgt also die Beschreibung des Menschen als integraler Bestandteil einer Beschreibung der Tiere. In der Darstellung Platons verbinden die unteren beiden Seelenteile – die für Wachstum und Fortpflanzung sowie für den Mut verantwortlich sind – den Menschen mit den Tieren.¹³ Herausgehoben ist der Mensch aus der Natur, insofern er die Ideen schauen kann – es sind aber doch die Ideen, auf die es dabei ankommt, nicht der Mensch. Der Inhalt der Erkenntnis steht im Mittelpunkt, nicht das Subjekt der Erkenntnis. Im Gegensatz zu den Tieren ist der Mensch nach Platon zur Zusammenschau seiner Sinneseindrücke fähig.¹⁴ Die Gesprächspartner in Platons Dialogen argumentieren zwar an einigen Stellen streng im Sinne einer ethischen Anthropozentrik, nämlich mittels des Rechts des Stärkeren¹⁵, die höchste Stellung in der Ideenhierarchie Platons nimmt aber doch nicht die Idee des Menschen ein, sondern die des Guten¹⁶. Zunächst allein erkenntnistheoretisch, aber auch ethisch lässt sich der berühmte *Homo-mensura-Satz* des Protagoras deuten, nach dem der Mensch das Maß aller Dinge ist.¹⁷

Insbesondere die Fähigkeit zur Vernunft ist es, die den Menschen (und die Götter) in der antiken Auffassung zu einer Spitzenstellung verhelfen und ihn als das Ziel der Ordnung der Natur erscheinen lassen.¹⁸ Verstand und Vernunft sind die am meisten diskutierten Spezifika des Menschen, die ihn von den Tieren unterscheiden. Als erster, der den Verstand als das Charakteristikum des Menschen nimmt, gilt Alkmaion von Kroton. Nach Alkmaion kann allein der Mensch verstehen (»ζυνήσις«), die anderen Lebewesen könnten nur wahrnehmen, aber nicht verstehen (vgl. Tab. 178).¹⁹ Der Mensch gilt im Anschluss an Alkmaion als das mit dem »Logos«, d.h. als das zugleich mit Vernunft und Sprache begabte Lebewesen (»ζῷον λόγον ἔχον«).²⁰ Ähnlich heißt es bei Platon, die anderen Lebewesen würden nicht reflektieren und nicht bedenken, was sie gesehen haben; dies tue allein der Mensch.²¹

Aristoteles behandelt den Menschen sowohl in seinen politischen Schriften als auch im Rahmen seiner Tierkunde.²² Das Charakteristikum des Menschen ist nach Aristoteles einerseits seine natürliche Befähigung zu einem Leben in einem nach Recht und Gesetz geordneten Gemeinwesen (»φύσει πολιτικὸν ζῷον«) und andererseits – im Anschluss an Alkmaion und Platon – sein Vermögen der Bildung einer Sprache und des Besitzes von Vernunft.²³ Ein soziales Leben

führt nach Aristoteles nicht nur der Mensch, sondern auch manch anderes beseeltes Wesen; das unterscheidende Merkmal liege darin, dass allein der Mensch einen Sinn habe für Gut und Böse, für Gerech und Ungerecht.²⁴ Der Mensch wird also primär als ein Lebewesen oder Tier (»ζῷον«) bestimmt, wenn auch eines mit besonderen Eigenschaften, nämlich in erster Linie *Sprache* (↑Kommunikation) und *Vernunft* (↑Intelligenz; Bewusstsein). Durch seine Teilhabe am unvergänglichen und göttlichen Geist wird der Mensch aus dem Reich der Tiere herausgehoben, ihm wird eine Mittelstellung zwischen Tieren und Göttern zugewiesen; auch die aufrechte Körperhaltung des Menschen stellt Aristoteles in diesen Zusammenhang.²⁵ Die eigentlich charakteristischen Merkmale des Menschen bestimmt Aristoteles aber nicht über den Körperbau, sondern die besonderen Geistesvermögen, nämlich die Fähigkeit zur Bildung von Allgemeinurteilen²⁶ und Schlussfolgerungen²⁷, die Überlegung, d.h. die Fähigkeit, sich bewusst etwas ins Gedächtnis zurückrufen zu können²⁸, die damit zusammenhängende Begabung zur Entscheidung²⁹ und Zukunftsplanung³⁰, und schließlich die Fähigkeit zur systematischen Erfahrung³¹ und deren Ausbau in Kunst und Wissenschaft^{32, 33}.

In vielen Passagen beschreibt Aristoteles den Menschen im Vergleich zu den Tieren: Der aufrechte Gang, der Gebrauch der Hände, das meiste und wärmste Blut, seine Tapferkeit und Klugheit zeichnen ihn im Vergleich zu den Tieren aus.³⁴ Auch der Superlativ in der Rede vom Menschen als das »vernünftigste aller Tiere« stellt ihn noch in eine Reihe mit den Tieren.³⁵ Der definitionslogische *genus proximum* und damit das Wesen des Menschen³⁶ ist für Aristoteles seine Tierheit.

Weil allein der Mensch in seinem Handeln eine Wahlfreiheit hat, kann nach Aristoteles auch nur er Tugenden und Laster haben.³⁷ Unterschieden von den Tieren ist der Mensch nach Aristoteles durch einen dritten Seelenteil, die »Vernunftseele«, die ihm neben Sprache und Vernunft das Leben in einer nach Gesetz und Recht geordneten Gemeinschaft ermöglicht.³⁸ Die Allgemeinheit und Abstraktheit der Prinzipien der Vernunft rechtfertigt es für Aristoteles auch, den Menschen zumindest zum Teil außerhalb seiner Naturlehre zu stellen, denn ihre Abstraktheit bedingt, dass sie sich nicht ändern – Gegenstand einer Naturlehre seien aber nur die veränderlichen Dinge.³⁹

Weil der Mensch durch seine Vernunft in der Lage ist, sich von den Eindrücken des Augenblicks zu lösen und neben einem Bewusstsein von Vergangenheit und Zukunft auch abstrakte Begriffe zu bilden, die sein Handeln leiten, wird ihm im Gegensatz zu den

Tieren eine Verantwortung für sein Handeln und seine Lebensführung zugeschrieben. Die intellektuellen Fähigkeiten des Menschen begründen also auch das Reich der Verantwortung und der Sittlichkeit; durch seine Fähigkeit der Beherrschung der Triebe wird das Handeln des Menschen zu seiner eigenen Leistung und verliert den Status eines natürlichen Prozesses.⁴⁰

Trotz dieser Betonung von Unterschieden weist Aristoteles auf viele Gemeinsamkeiten von Mensch und Tier hin und gesteht auch ihnen Gedächtnis, Verstand und eine praktische Intelligenz zu. Die Grenze bleibt daher fragil und an vielen Stellen durchlässig. An einer Stelle der »*Historia animalium*« heißt es von den Tieren: »Nur im Grade unterscheiden sie sich vom Menschen und der Mensch von den andern Geschöpfen – manches ist beim Menschen, manches bei den Tieren besser entwickelt –, während für anderes wenigstens Entsprechungen vorliegen. Was nämlich dem Menschen Kunst, Weisheit und Verstand bedeutet, ersetzt manchen Tieren eine Naturanlage ähnlicher Art.«⁴¹

Bei Platon und Aristoteles wird der Mensch demnach auf der einen Seite von den Tieren unterschieden, beide haben auf der anderen Seite aber Gemeinsamkeiten, die sich in gemeinsamen Lebensfunktionen bzw. der Teilhabe an derselben geistigen Natur oder gemeinsamen Seelenteilen (↑Leben) manifestieren⁴². Im Gegensatz zu späteren Auffassungen, wie sie etwa in der Stoa vertreten werden, hat also der Mensch selbst auch Elemente von Tierischem in sich. Oder, wie es A. Schmitt 1997 formuliert: »Für die Stoa verläuft die Grenze zwischen Tier und Mensch eben zwischen Tier und Mensch. Der Mensch ist in allem, was er ist, in seinen Wahrnehmungen, Emotionen und seinem Denken etwas anderes als das Tier, für Platon und Aristoteles und ihre Schulen verläuft die Grenze mitten durch den Menschen selbst«.⁴³

Später verbreitet sich die Formel vom Menschen als dem sprechenden bzw. denkenden Tier v.a. in der lateinischen Übersetzung als *animal rationale*, die wohl zuerst bei Seneca in der Mitte des ersten Jahrhunderts erscheint: (Seneca 64–65: »Rationale animal es«⁴⁴; »Rationale enim animal est homo«⁴⁵; Quintilian um 95: »falsa est, si dicas »animal rationale«: nam est equus animal, sed irrationale«⁴⁶; Tertullian 3. Jh.: »hominem facis animal rationale, sensus et scientiae capacissimum«⁴⁷). Später wird sie viel gebraucht und findet sich u.a. bei Augustinus (»homo est animal rationale mortale«⁴⁸) und Thomas von Aquin⁴⁹.⁵⁰ (W. Coward und I. Kant sprechen später vorsichtiger von dem Menschen als dem vernunftfähigen Tier: *animal rationabile*; s.u.)

Neben Sprache und Verstand sieht Aristoteles auch die sinnliche Wahrnehmung allein um des Schönen willen und nicht im Dienste der Lebenserhaltung als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen.⁵¹ Thomas von Aquin schließt hieran später an: Er sieht die Wahrnehmung einer »*convenientia sensibilium*«, d.h. der Stimmigkeit des Angeschauten in sich, als eine spezifisch menschliche Fähigkeit: Das Tier integriert nach Thomas die Sinnlichkeit in sein Begehren und stellt wahrgenommene Objekte stets in weitere funktionale Dienste, z.B. als Beute oder als Paarungspartner, letztlich sind sie damit entweder auf die ↑Selbsterhaltung oder die Arterhaltung (↑Fortpflanzung) bezogen. Im Gegensatz dazu könne der Mensch etwas als Wert für sich betrachten; er empfinde seine Lust nicht nur mittelbar (»*per accidens*«) (als Mittel zum Überleben), sondern seine Lust kann ihm vielmehr zum Selbstzweck werden, wenn sie keinem anderen Zweck dient und insbesondere »nicht zur Erhaltung der Natur« gehört.⁵²

Die Sonder- und Spitzenstellung des Menschen gegenüber den Tieren wird seit der Antike auch naturteleologisch begründet, z.B. an einer (aber auch tatsächlich nur einer) Stelle bei Aristoteles, in der er behauptet, »daß die Pflanzen der Tiere wegen, und dann, dass die anderen animalischen Wesen der Menschen wegen da sind«.⁵³ Diese Aussage muss allerdings nicht im Sinne einer universalen Naturteleologie interpretiert werden. Es geht Aristoteles in diesem Zusammenhang nämlich um die Vielfalt der Lebensformen, und es erscheint ihm zunächst allein als eine bloß empirische Tatsache, dass die Tiere für ihre Erhaltung auf die Ernährung durch andere angewiesen sind und dass der Mensch darüber hinaus noch Kleidung, Gerätschaften und Dienstleistungen von anderen Lebewesen beziehen muss.⁵⁴ Erst in späterer antiker (stoischer und v.a. christlicher) Deutung gelten die Pflanzen und Tiere in einer allgemeinen teleologischen Ordnung als etwas, das um des Menschen willen geschaffen worden sei.⁵⁵

Rein sprachlich ist es bemerkenswert, dass die Formel vom Mensch als dem vernünftigen Tier in den germanischen Sprachen einen anderen Klang hat als in den romanischen. Denn im Lateinischen, Französischen und auch im Englischen stehen mehrere Ausdrücke zur Bezeichnung von Tieren zur Verfügung: das neutrale (und übergeordnete) »*animal*« und die abwertenden »*brutum*« und »*bestia*«.⁵⁶ In den germanischen Sprachen ist die Rede vom Menschen als einer Art von Tieren daher problematischer als in den romanischen und im Englischen (s.u.: »Diffusion des Humanen«).

Christliche Anthropozentrik

Christlich interpretiert wird die antike Begründung der Anthropozentrik mit dem biblischen Herrschaftsauftrag an den Menschen, sich die Natur untertan zu machen (der Schöpfungsbericht von Genesis 1 gehört zu der so genannten Priesterschrift, die um 500 v. Chr. entstand).⁵⁷ Zu einer Lehrmeinung entwickelt sie sich in der christlichen Scholastik, so heißt es bei Thomas von Aquin, es seien die Geschöpfe, die unter dem Menschen stehen, um des Menschen willen da (»creaturae quae sunt infra hominem, sunt propter hominem«).⁵⁸ Auch im Tierbuch Alberts des Großen erscheint eine Darstellung des Menschen, und zwar am Anfang der Beschreibung der vierfüßigen Tiere.⁵⁹ Albert hebt den Menschen sowohl hinsichtlich seiner intellektuellen Fähigkeiten und seiner gesellschaftlichen Einrichtungen als auch hinsichtlich seiner Anatomie, v.a. durch seine aufrechte Stellung (»corpus erectus«) von den Tieren ab.⁶⁰ Hinsichtlich der Ursachen der Bewegungen unterscheidet sich der Mensch nach scholastischer Lehre kaum von den Tieren, allein seine Ziele seien von denen der Tiere radikal unterschieden. Gemeinsam sei den Tieren und Menschen noch das Streben nach Vollkommenheit und Ewigkeit. Die Tiere würden diese aber allein durch die Erhaltung ihrer Art in der Fortpflanzung zu erreichen vermögen; der Mensch könne sich dagegen von der Ausrichtung alles Organischen auf die körperliche Selbst- und Arterhaltung lösen und nach der unkörperlichen Ewigkeit streben.⁶¹

In der Frühen Neuzeit vertritt selbst der spätere Kritiker einer naturteleologischen Weltbetrachtung, F. Bacon, 1609 eine teleologische Weltansicht mit dem Menschen als Ziel der Natur: »Man, if we look to final causes, may be regarded as the centre of the world; insomuch that if man were taken away from the world, the rest would be seen to be all astray, without aim or purpose«.⁶² Auch wenn sich diese Ansicht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts, v.a. in theologischen Kreisen hält⁶³, wird sie doch seit der Mitte des 17. Jahrhunderts meist abgelehnt⁶⁴: »non omnia hominum causa fieri« – wie es G.W. Leibniz ca. 1678 formuliert⁶⁵. Allein in regulativer Hinsicht und mit Blick auf eine Moralbegründung verstehen einige Autoren bis zum 18. Jahrhundert (und z.T. bis in die Gegenwart) den Menschen als Ziel oder als »den letzten Zweck der Natur, in Beziehung auf welchen alle übrigen Naturdinge ein System von Zwecken ausmachen« (Kant 1790).⁶⁶

»Homo duplex«: Natur und Geist

Seit der Antike wird dem Menschen eine doppelte Natur zugeschrieben. Platon drückt diese Ambiva-

lenz des Menschen aus, indem er einen sinnlich-begehrenden und einen vernünftig-denkenden Teil der Seele einander gegenüberstellt.⁶⁷ Die paulinische Anthropologie unterscheidet in ähnlicher Weise einen äußeren (materiellen) und einen inneren (geistigen) Menschen; die Prinzipien von Fleisch und Geist stehen sich im Menschen gegenüber.⁶⁸ In den ersten nachchristlichen Jahrhunderten findet die Konzipierung des Menschen in einer doppelten Verfasstheit, einerseits als natural-materielles und andererseits als geistig-spirituell Wesen, ihren Ausdruck in der Formel des *Homo duplex*.⁶⁹ Neben dem platonischen und christlichen Einfluss prägen gnostische Gedanken die dualistische Vorstellung des Menschen. Seit der Zeitenwende ist sie allgemein verbreitet (so bei Antiochos von Askalon, Philo von Alexandrien und Nemesios von Emesa).⁷⁰ Der Mensch ist dabei nicht nur das Wesen, in dem die zwei Seiten des Körperlichen und des Geistigen gemeinsam vorliegen, in ihm sind sie vielmehr auch zusammengebunden und zu einer Einheit geformt: Der Mensch wird zum »Brennpunkt der Natur«, zur »Fessel zwischen Irdischem und Himmlischem«, wie es K. Reinhardt 1921 formuliert.⁷¹

Im zweiten bis dritten Jahrhundert ist es die Gegenüberstellung von sterblichem und unsterblichem Teil, die nach dem »Corpus Hermeticum« die doppelte Natur des Menschen ausmacht (»Homo duplex«).⁷² Der Mensch gilt in seinem sterblichen Teil den Tieren gleich, in seinem unsterblichen Teil aber als gottgleich. Der heilige Bernhard unterscheidet im 11. Jahrhundert zwischen dem körperlichen *toten Leben* (»vita mortalis«) und dem ewigen *lebendigen Leben* (»vita vitalis«)⁷³ (†Leben). Und bei Thomas von Aquin heißt es, der Mensch habe »gewissermaßen die Grenze der beiden Naturen inne«.⁷⁴ Der Mensch wird damit also nicht aus sich heraus definiert, sondern durch die beiden Sphären, in die er nach oben und unten hineinragt.⁷⁵

Auch von frühen medizinisch-biologischen Schriftstellern wird dieser Dualismus übernommen. Paracelsus schreibt dem Menschen zwei Körper zu, einen sichtbaren und einen unsichtbaren.⁷⁶ Geradezu sprichwörtlich wird das dualistische Bild von Natur und Mensch bei R. Descartes, mit der Unterscheidung von der allen Gegenständen der Natur eigenen *res extensa* und der dem Menschen vorbehaltenen *res cogitans*. Viele Autoren des 17. Jahrhunderts vertreten eine dualistische Position in Bezug auf den Menschen. So heißt es 1688 bei N. Malebranche: »L'homme est composé de deux substances, esprit & corp«⁷⁷ oder bei B. Pascal: »Nous sommes composés de deux natures opposées et de divers genre, d'âme et de corps«⁷⁸.

Die Doppelnatur des Menschen kann dabei als eine Auszeichnung gewertet, sie kann aber auch als seine Ortlosigkeit thematisiert werden. Als Teilnehmer zweier Welten sitzt der Mensch gleichsam zwischen den Stühlen oder, wie A. Pope 1733 dichtet: »He hangs between; in doubt to act or rest;/ In doubt to deem himself a good or beast;/ In doubt his Mind or Body to prefer; Born but to die, and reas'ning but to err; [...] Created half to rise and half to fall;/ Great lord of all things, yet a prey to all.«⁷⁹

In der Mitte des 18. Jahrhunderts wird der *Homo duplex* von G.L.L. Buffon im Rahmen seiner Tierkunde behandelt: »L'homme intérieur est double; il est composé de deux principes différents par leur nature, & contraires par leur action.«⁸⁰ Buffon unterscheidet das materielle animalische Prinzip (»principe animal«) von dem nicht materiellen, durch Erziehung gebildeten geistigen Prinzip (»principe spirituel«). Die innere Zerrissenheit des Menschen kommt nach Buffon in der beständigen Diskrepanz zwischen Tun und Wollen im Menschen zum Ausdruck. Die Doppelnatur des Menschen manifestiert sich nach Buffon auch im Auftreten einer normativen Ebene und damit dem möglichen Auseinandertreten von Wollen und Tun (Normativität und Faktizität).⁸¹ Zu einem zentralen philosophischen Motiv wird die Doppelnatur des Menschen bei I. Kant. Nach Kant ist das Leben des Menschen einer doppelten Determination unterworfen: als Naturwesen unterliegt er den ihm von Natur mitgegebenen Antrieben und Affekten (die »Tierheit« im Menschen); als Vernunftwesen ist er auf der anderen Seite dazu in der Lage, sich von der Naturdetermination zu befreien und sein Handeln nach der Vorstellung von selbstgegebenen Gesetzen zu bestimmen. Bemerkenswert ist, dass Kant beide Formen des menschlichen Daseins als ein $\uparrow$ Leben bestimmt. Neben dem organischen Leben kennt Kant ein Leben als intelligentes Wesen, »ein von der Tierheit und selbst von der ganzen Sinnenwelt unabhängiges Leben.«⁸²

16. Jh.: Beginn der Anthropologie

In der sich etablierenden Anthropologie des 16. Jahrhunderts manifestiert sich zunehmend das Bestreben, den Menschen als eigenständigen Gegenstand unabhängig von der Theologie zu bestimmen. Der Titel »Anthropologie« dient dabei geradezu als Mittel zur Emanzipation der Schulphilosophie von der metaphysischen Tradition.⁸³ Für Pico della Mirandola ist es die freie Wahl in der Entwicklung seiner Anlagen, die den Menschen im Gegensatz zu dem an seine Triebe gefesselten Tier kennzeichnet: Der Mensch sei derjenige, dem gar nichts Eigenes (»nihil proprium«)

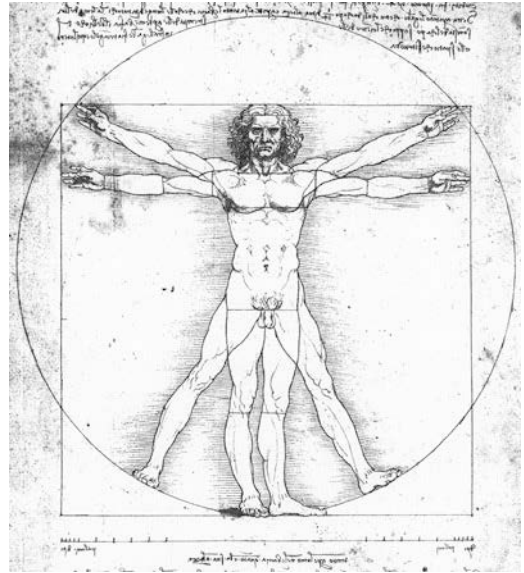


Abb. 283. Der Mensch als eine in sich zentrierte, harmonische Gestalt nach Leonardo da Vinci. Die Darstellung schließt an eine Beschreibung der vollkommenen Harmonie des menschlichen Körpers bei dem römischen Architekten Vitruv an. Im dritten Buch seines Architekturtrakts behauptet Vitruv, ein Mann mit gespreizten Armen und Beinen könne gleichermaßen in die geometrischen Figuren von Kreis und Quadrat eingepasst werden, wobei in beiden Fällen der Bauchnabel im Mittelpunkt der Figuren stünde. Leonardo fertigt seine Darstellung nach monatelangen systematischen Vermessungen mehrerer junger Männer an. Der Idee nach folgt Leonardo zwar Vitruv, in der konkreten Darstellung folgt er aber seinen Messergebnissen und verschiebt das Quadrat gegenüber dem Kreis, so dass nur noch der Mittelpunkt des »homo ad circulum« im Nabel liegt. Die Zeichnung gilt damit als bildgewordener Triumph der neuzeitlichen Empirie über die antike Überlieferung (»Der Vitruvianer«, um 1490, Venedig, Galleria dell' Accademia, Inv. 228).

gegeben werden konnte.⁸⁴ Den Menschen beschreibt Pico zwar als ein Geschöpf Gottes, Gott habe es aber als von allen Einschränkungen frei geschaffen und ihm gegenüber den Imperativ formuliert, er möge sich nach seinem freien Willen (»pro tuo arbitrio«) selbst bestimmen und seine Natur selbst festlegen (»tibi illam praeфинies«).⁸⁵

Nur geringes Interesse findet in der Renaissance die Frage nach den prinzipiellen Grenzen zwischen Mensch und Tier. Aufmerksamkeit besteht eher für die Ähnlichkeiten statt für die Unterschiede⁸⁶, wie etwa die Darstellung von Tiernmenschen in den Kunst- und Wunderkammern belegen. Ausdrücklich gegen eine Hervorhebung des Menschen gegenüber den Tieren

plädiert M. de Montaigne in seinen »Essais« (1580): Bloße »leere Einbildung« führe den Menschen dazu, sich von dem Haufen der übrigen Geschöpfe abzuheben und eine Sonderstellung anzumaßen (»qu'il se trie soi-même et sépare de la presse des autres créatures«).⁸⁷ Es sei für den Menschen willkürlich zu bestimmen, was den Tieren, seinen Mitbrüdern und Gefährten, an Fähigkeiten und Kräften zugebilligt werden sollte (↑Bioethik).

17. Jh.: Sprache und Vernunft

Ein verstärktes Interesse an der begrifflichen Abgrenzung von »Mensch« und »Tier« entsteht im 17. Jahrhundert. Im Anschluss an antike Lehrmeinungen stehen dabei die menschlichen Vermögen der Sprache (↑Kommunikation) und Vernunft (↑Intelligenz; Bewusstsein) im Mittelpunkt. Bei Descartes heißt es 1637, der Mensch verfüge im Gegensatz zu den Tieren über die Fähigkeit des vernünftigen Sprechens; die durch Vernunft ermöglichte Sprache sei daher ein sicheres Mittel, um Menschen von Tieren zu unterscheiden.⁸⁸ Allerdings kann sich eine klare begriffliche Differenzierung nicht durchsetzen, die begrifflichen Grenzen des Humanen verlaufen nicht konstant und sind unscharf. Gerade das Kriterium der Sprache bedingt immer wieder Unsicherheiten, denn auch den Tieren wird nicht selten eine Sprache zugeschrieben. Noch J. Locke berichtet Ende des 17. Jahrhunderts von einem Papageien, der in der Lage sei, eine Konversation aufrechtzuerhalten und wie ein vernünftiges (»reasonable«) Wesen auf Fragen zu antworten.⁸⁹ Locke argumentiert daher, dass im Allgemeinen nicht allein die Vorstellung eines denkenden oder rationalen Wesens (»a thinking or rational Being alone«) die Idee des Menschen (»the Idea of a Man«) liefere, sondern ebenso wichtig eine bestimmte Gestalt des Körpers (»a body so and so shaped«) sei.⁹⁰

Die Ähnlichkeit im Körperbau zwischen Menschenaffen (s.u.), insbesondere Schimpansen, und Menschen veranlasst E. Tyson Ende des 17. Jahrhunderts dazu, Schimpansen – die er als *Homo silvestris*, also als Waldmenschen versteht – eine vermittelnde Stellung zwischen Tieren und Menschen zuzuschreiben.⁹¹ Nach Tyson hat der Schimpanse 34 Merkmale gemeinsam mit den anderen Affen und 48 gemeinsam mit dem Menschen⁹², so dass er schließt, er sei weder eigentlich Mensch noch Affe, sondern ein Tier dazwischen: »our Pygmie is no Man, nor yet the Common Ape; but a sort of Animal between both; and tho' a Biped, yet of the Quadrumanus-kind«.⁹³ Allerdings wird zu gleicher Zeit auch umgekehrt argumentiert: Die Ähnlichkeit im Körperbau von Men-

schen und Menschaffen, v.a. im Bau der für das Sprechen notwendigen Organe, sei in Verbindung mit der Beobachtung, dass allein der Mensch eine Sprache entwickelt habe, gerade ein Beleg für die herausgehobene Stellung des Menschen und die Diskontinuität zwischen Affe und Mensch.⁹⁴ Wenn selbst solche Tiere, die dem Menschen physisch stark ähneln, sich im Verhalten vom Menschen unterscheiden und offensichtlich nicht wie der Mensch über Vernunft und Sprache verfügen, dann bestehe doch eine tiefe Kluft zwischen dem Menschen und den Affen (»l'intervalle qui les sépare est immense«), räsontiert Buffon Mitte des 18. Jahrhunderts.⁹⁵ Auch Buffons Mitarbeiter Daubenton schließt sich dieser Auffassung an und spricht sich gegen eine Einordnung des Menschen in eine der Klassen des Tierreichs aus.⁹⁶ Nach Daubenton ist der Mensch das einzige Wesen mit einer Seele; neben den Unterschieden in intellektueller Hinsicht betont Daubenton aber auch die physischen Differenzen.⁹⁷

Es ist allgemein verbreitet im Zeitalter der Aufklärung, Vernunft und Sprache als die beiden Fähigkeiten des Menschen anzusehen, die ihn von den Tieren unterscheiden. Allerdings gibt es auch immer wieder Zweifler an dieser Auffassung, die auf die Unschärfe der Begriffe oder die Verbreitung der Phänomene auch bei Tieren hinweisen. J.O. de La Mettrie meint etwa, die Sprache solle nicht als Zeichen der immateriellen Seele des Menschen angesehen werden, weil die Idee der Seele eine Einbildung sei und außerdem Personen, die nicht sprechen können, immer noch Menschen seien.⁹⁸ Gleichzeitig etabliert sich im 18. Jahrhundert eine Einschätzung von Tieren, die sich von der älteren Beurteilung der Tiere als Maschinen klar abhebt und auch das Verhalten der Tiere durch Vorstellungen und Gedanken geleitet interpretiert (↑Bedürfnis): Nach E.B. de Condillac können die Laute der Tiere analog zur Sprache des Menschen als Ausdruck dieser Gedanken gedeutet werden⁹⁹; und auch die ältesten Sprachen des Menschen hält Condillac für natürliche Schreie, die allein durch Instinkte ausgelöst seien¹⁰⁰.

18. Jh.: Materialistische Theorien des Menschen

Die dualistische Differenzierung zwischen Mensch und Tier parallel zur Gegenüberstellung von Geist und Materie gerät im 18. Jahrhundert unter Druck, zunächst durch materialistische Theorien des Menschen, später auch durch die Zuschreibung von Geist zu Tieren (↑Bewusstsein). Die am meisten diskutierte materialistische Theorie des Menschen im 18. Jahrhundert formuliert La Mettrie in seinem »L'homme machine« von 1747. Alle Vermögen des Menschen

werden bei La Mettrie konsequent ausgehend von körperlichen Funktionen gedeutet und auf diese reduziert. Der Körper des Menschen erscheint auf diese Weise als eine Maschine, die ihre Triebfeder selbst aufzieht (»Le corps humain est une Machine qui monte elle-même ses ressorts«).¹⁰¹ Selbst die bisher so flüchtige Seele wird damit zu nichts als einem Bewegungsprinzip, einem materiellen Teil des Gehirns, einer zentralen Feder, die alle Zahnräder am Laufen hält (»l'Ame n'est qu'un principe de mouvement, ou une Partie matérielle sensible du Cerveau, [...] un ressort principal de toute la Machine, qui a une influence visible sur tous les autres«).¹⁰² Ein Mensch ist in den Augen La Mettries damit im Grunde nichts als ein Tier (»l'Homme n'est qu'un Animal, ou un Assemblage de ressorts, qui tous se montent les uns par les autres«)¹⁰³, wenn auch ein sehr komplexes. Kennzeichnend für die Position La Mettries ist es allerdings, dass er das Maschinenhafte nicht mit einem zufälligen Mechanismus gleichsetzt, sondern das geordnete Miteinander, d.h. die ↑Wechselseitigkeit und ↑Organisation des Ganzen des Körpers betont – und insofern durchaus einen Unterschied zwischen physikalischen und biologischen Gegenständen macht.

Im Anschluss an diesen Materialismus können auch die kognitiven Leistungen des Menschen mit Gehirnfunktionen gleichgesetzt werden. Diese Auffassung findet sich explizit bei P.-H.T. d'Holbach in seinem »Système de la nature« von 1770. Die menschlichen Denkleistungen beschreibt d'Holbach hier als Eigenschaften und Modifikationen der Materie (»l'intelligence ou la pensée puissent être des propriétés et des modifications de la matière«).¹⁰⁴ Sie würden sich direkt aus der Organisation des Körpers ergeben (»les facultés que l'on nomme *intellectuelle* ne sont que des modes ou des façons d'être et d'agir, résultantes de l'organisation de notre corps«).¹⁰⁵ Die Seele ist damit nichts vom Körper Unterschiedenes, sondern vielmehr der Körper selbst, betrachtet relativ zu einiger seiner Funktionen (»l'âme, bien loin de devoir être distinguée du corps, n'est que ce corps lui-même, envisagé relativement à quelques-unes de ses fonctions«).¹⁰⁶ Aus dieser Betrachtung folgt bei d'Holbach eine Absage an jede Privilegierung des Menschen gegenüber den anderen Lebewesen. Wie jedes andere Seiende sei auch der Mensch in die Kette der notwendigen Verknüpfungen der Natur integriert: »un instrument passif entre les mains de la nécessité«.¹⁰⁷

Nicht nur die strukturell-materialistische, sondern auch die genealogische Integration des Menschen in die Natur beginnt sich Mitte des 18. Jahrhunderts abzuzeichnen. Bei C. von Linné wird die Bindung des

Menschen an das Reich der Tiere durch die Annahme einer Zwischenform bekräftigt. Linné verweist auf Reisende, die Menschen mit Schwänzen gesehen haben und stellt diese vermeintlich existierenden Wesen in die Art *Homo troglodytes*. Auch die menschenähnlichen Affen stellt Linné in die Gattung *Homo*; er bezeichnet den Orang-Utan 1758 – in Anlehnung an N. Tulp, der diese Bezeichnung 1641 für den Bonobo einführt (s.u.: Menschenaffen)¹⁰⁸ – als *Homo sylvestris*.¹⁰⁹ Der mit dem Menschen näher verwandte (und Linné vermutlich besser bekannte) Schimpanse erscheint bei Linné allerdings in der Gattung *Satyrus*.¹¹⁰ Insgesamt ist Linné aber offensichtlich der Überzeugung, dass es kein morphologisches und auch kein anderes Merkmal gibt, das den Menschen eindeutig von den Tieren unterscheidet.¹¹¹

Auch bei Buffon kommt die Integration des Menschen in die Natur bereits dadurch zum Ausdruck, dass er ihn als Element seiner Naturgeschichte beschreibt. In Bezug auf die körperlichen Funktionen sieht Buffon keinen großen Unterschied zwischen den Tieren und den Menschen. Allein in psychischer Hinsicht bestehe ein erheblicher Unterschied; so schreibt er den Tieren allgemein die Fähigkeit des Überlegens ab (↑Bewusstsein).¹¹² 1753 formuliert Buffon ausdrücklich die Möglichkeit eines genealogischen Zusammenhangs von Menschen und Affen, zumindest als eine diskussionswürdige Vorstellung (vgl. Tab. 174; ↑Phylogenese).

J.J. Rousseau behauptet 1755 sogar, dass der Mensch und die höheren Affen (Orang-Utan und Schimpansen) zur gleichen Art gehören: »Toutes ses observations sur les variétés [...] dans l'Espèce humaine, me font douter si divers animaux semblables aux hommes pris par les voyageurs pour des Bêtes [...], ne seroient point en effet de véritables hommes Sauvages, dont la race dispersée anciennement dans les bois n'avoit eu occasion de développer aucune de ses facultés virtuelles, n'avoit acquis aucun degré de perfection, et se trouvoit encore dans l'état primitif de Nature«.¹¹³ Er knüpft an diese Vermutung auch die Überlegung einer genealogischen Verwandtschaft und Abstammung des Menschen vom Orang-Utan.¹¹⁴

Bezüglich der artlichen Trennung von Mensch und Menschenaffen hat 1764 auch C. de Bonnet Zweifel, und er hält es für möglich, dass die Verschiedenheiten weniger Artunterschiede als vielmehr einfache Abweichungen seien (»moins des caracteres spécifiques, que des simple variétés«) – und er sieht darin das Prinzip der Kontinuität der Formen in der Natur bestätigt.¹¹⁵ Aufgrund der starken anatomischen Ähnlichkeiten von Mensch und Orang-Utan plädiert

»[O]n pourra dire également que le singe est de la famille de l'homme, que c'est un homme dégénéré, que l'homme & le singe ont eu une origine commune comme le cheval & l'âne, que chaque famille, tant dans les animaux que dans les végétaux, n'a eu qu'une seule souche, & même que tous les animaux sont venus d'un seul animal, qui, dans la succession des temps, a produit, en se perfectionnant & en dégénérant, toutes les races des autres animaux« (Buffon 1753, 355).

»Was uns Menschen selbst betrifft, so hätten wir also consequenter Weise [...] unsere uralten gemeinsamen Vorfahren in affenähnlichen Säugethieren, weiterhin in kanguruhartigen Beuteltieren, noch weiter hinauf [...] in eidechsenartigen Reptilien, und endlich in noch früherer Zeit [...] in niedrig organisirten Fischen zu suchen« (Haeckel 1863, 17).

Tab. 174. Der Mensch als Teil der Natur in genealogischer Perspektive (aus Buffon, G.L.L. (1753). *L'âne*. In: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 4 (Euvres philosophiques, Paris 1954, 353-358); Haeckel, E. (1863). *Ueber die Entwicklungstheorie Darwin's*. Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 38, 17-30: 17).

Lord Monbodo, ebenso wie zuvor Rousseau, für die Menschennatur des Organ-Utans. Gegen Perrault und Buffon argumentiert Monbodo, dass die Ähnlichkeit der Lauterzeugungsorgane von Menschen und Menschenaffen nur Sinn mache vor der Annahme, dass beide Wesen auf ähnliche Weise Gebrauch davon machen können: Auch der Orang-Utan sei also ein Mensch.¹¹⁶

Auf Kritik stößt diese Zuordnung bei deutschen Anatomen, allen voran bei J.F. Blumenbach: Für Blumenbach besteht eine erhebliche anatomische Differenz zwischen Affen und Menschen, insofern erstere vierhändig (»quadruman«), und nicht wie der Mensch zweibeinig (»biped«) seien.¹¹⁷ Unterstützung erhält Blumenbach von P. Camper und dessen vergleichenden Untersuchungen des Skelettbaus mit dem Nachweis der Unmöglichkeit des aufrechten Gangs bei Affen.¹¹⁸ Nicht mehr die Unterschiede im Hinblick auf Verhalten und Denkvermögen, sondern allein die physische Konstitution gilt diesen vergleichenden Anatomen als Grundlage für die klare Unterscheidung des Menschen von den Affen.

Trotz dieser Absetzung des Menschen von den Affen, d.h. den Tieren, wird der Mensch aber in den verbreiteten naturhistorischen Enzyklopädien des frühen 19. Jahrhunderts weiterhin mit abgehandelt. In diesen Wörterbucheinträgen verstärkt sich auch die Hypothese der Deszendenz des Menschen von den Affen, deutlich z.B. im Eintrag »Homme« von Lacépède in einem Wörterbuch aus dem Jahr

1821: Der Mensch sei zwar anders als das, von dem er komme, aber auch die Menschenaffen (»homme sauvage«) könnten allmählich ein Niveau der Wissenschaften und Künste erreichen, wie es für den Menschen typisch sei. Lacépède legt nahe, dass dies allein eine Frage der Zeit sei, und diese spiele in der Natur keine Rolle.¹¹⁹ In dem anschließenden Artikel über den fossilen Menschen findet sich die Feststellung, der Mensch habe offenbar noch nicht zur Zeit der naturhistorischen Revolutionen existiert, von der so viele Fossilien überliefert sind: »Il paroît que l'espèce humaine n'existoit pas encore à l'époque des révolutions qui nous ont laissé les restes de tant d'espèces d'êtres organisés«.¹²⁰ Lange vor Darwin wird der Mensch damit in die naturhistorische Überlieferung integriert.

»Menschenrassen«

Die Debatte am Ende des 18. Jahrhunderts dreht sich zunehmend weniger um die Abgrenzung des Menschen von den Affen als vielmehr um die interne Differenzierung der Formen des Menschen in Untergruppen, die *Gattungen* (»genera«), *Varietäten* (»varietates«) oder *Rassen* genannt werden (↑Art).¹²¹ Den Ausdruck *Menschenrassen* führt I. Kant 1785 ein. Im Anschluss an Linné und Blumenbach unterscheidet Kant nach geografischen Regionen und der Hautfarbe vier Rassen: »Wir kennen mit Gewißheit nicht mehr erbliche Unterschiede der Hautfarbe, als die: der Weißen, der gelben Indianer, der Neger und der kupferfarbig-rothen Amerikaner«.¹²²

Schon vor Kant hatte Blumenbach festgestellt, dass alle Menschen zur gleichen Art gehören, und allein verschiedene Varietäten unterschieden werden können.¹²³ Die Variationen innerhalb der menschlichen Art können nach Blumenbach erklärt werden wie die Variationen der Rassen der Haustiere (z.B. des Schweins): Die »Menschenrassen« bilden für ihn »bloße Spielarten« und nicht »verschiedene Gattungen (Species)«.¹²⁴ Ausdrücklich stellt Blumenbach 1790 die Menschen in die Gruppe der »vollkommensten aller Haustiere«.¹²⁵ Ebenso wie den anderen Haustieren ermögliche die hohe Variationsbreite die Anpassung des Menschen an unterschiedliche klimatische Verhältnisse, so dass der biblische Auftrag zur Besiedlung der gesamten Erde erfüllt werden könne. Als die wesentlichen Kennzeichen des Menschen werden seine Vernunft, die Sprache, der aufrechte Gang und die Zweihändigkeit angeführt. In der lateinischen Kurzcharakteristik heißt es 1779 bei Blumenbach: »Animal rationale, loquens, erectum, bimanum«.¹²⁶ Der Mensch gehört in der Taxonomie Blumenbachs in die Ordnung der Unbewaffneten

(»Inermis«). Ebenso wie vierzig Jahre zuvor Linné unterscheidet Blumenbach 1775 vier Rassen (»varietates«) innerhalb der Gattung (»genus«) des Menschen und ordnet diese verschiedenen geografischen Regionen zu: »1. orbis borealis &c. [boreale Regionen Eurasiens und Amerikas] 2. Asia transgange[anae]. et infra Amur fl. sita 3. Africa. 4. Americae reliquum«. ¹²⁷ 1779 nimmt Blumenbach dagegen eine Einteilung in fünf Varietäten vor: (1) »Die Europäer [...]; sodann die Asiaten, die diesseits des Obi, des Caspischen Meeres, des Gebürges Imaus und des Ganges, wohnen; ferner die Nordafrikaner; und endlich die Grönländer und Eskimos«, (2) »Die übrigen Asiaten«, (3) »Die übrigen Afrikaner«, (4) »Die übrigen Amerikaner« und (5) »Die Australasiaten und Polynesen«. ¹²⁸ Diese Einteilung in fünf Varietäten übernimmt Blumenbach auch in der zweiten Auflage seines Werks über die Variationen des Menschen von 1781, indem er die Bewohner der südlichen Welt von Australien und Polynesien als eine eigene Varietät bestimmt (»nouus orbis australis«). ¹²⁹ In der dritten Auflage dieses Werks von 1795 führt Blumenbach dann die Bezeichnungen ein, die später einschlägig werden: »Kaukasier« (»Caucasiae«), »Mongolen« (»Mongolicae«), »Äthiopier« (»Aethiopicae«), »Amerikaner« (»Americanae«), »Malayen« (»Malaicae«). ¹³⁰ Die Bezeichnung »Kaukasier« für die Europäer erfolgt bei Blumenbach ausgehend von einem gut proportionierten Schädel aus dem Kaukasus, den er für typisch europäisch hält.

Anatomische Untersuchungen der Menschenrassen am Ende des 18. Jahrhunderts sind von dem Versuch des Nachweises des höheren Entwicklungsstandes der hellhäutigen Menschen gegenüber den dunkelhäutigen geprägt. So führen anatomische Sektionen des Gehirns S.T. Soemmerring 1784 zu der Auffassung, der durchschnittliche »Mohre« stehe in seiner Gehirnanatomie den Affen näher als der »Europäer«. ¹³¹ (Affengehirne hat Soemmerring allerdings nie untersucht.) Auch im 19. Jahrhundert hat diese Auffassung viele Anhänger. ¹³² Dagegen wendet sich 1836 F. Tiedemann mit einer detaillierten neuroanatomischen Untersuchung, die diese Unterschiede zwischen den »Rassen« nicht bestätigen kann. ¹³³



Abb. 284. Typen von menschenähnlichen Wesen nach C. von Linné. Von links nach rechts: Troglydyt, Luzifer, Satyr und Pygmäe. Die Darstellungen des Troglydyten und Luzifers (Homo caudatus) folgen Reisebeschreibungen; Vorbild für die Darstellung des Satyr war zunächst Tulpas Beschreibung des Schimpansen, später Edwards Darstellung eines Orang-Utan; die Abbildung des Pygmäen hat Ähnlichkeiten zu Beschreibungen von Hottentotten (aus Linné, C. von (1760). *Anthropomorpha*; auch in ders. *Amoenitates academicae*, Bd. 6).

Der Gedanke der Analogie der menschlichen Rassen zu denen der Haustiere wird später von W.C. Wells aufgenommen; er formuliert darauf aufbauend eine der ersten Selektionstheorien des 19. Jahrhunderts, die auch Darwin später als einen Vorläufer seiner Theorien wahrnimmt (↑Selektion). ¹³⁴ Nach der Darstellung von Wells aus dem Jahr 1813 haben sich in der Entwicklung des Menschen diejenigen Rassen in einer Region durchgesetzt, für die sie am besten angepasst sind (»fitted for the country which they inhabit«). ¹³⁵

Pathos der Selbstgesetzgebung – und Spott darüber
Kant bestimmt den Menschen philosophisch durch seine Autonomie gegenüber der Natur, d.h. durch sein Vermögen, sich selbst Gesetze zu geben und nach diesen zu leben. Von dem Menschen gelte, »daß er einen Charakter hat, den er sich selbst schafft, indem er vermögend ist, sich nach seinen von ihm selbst genommenen Zwecken zu perfectioniren; wodurch er als mit Vernunftfähigkeit begabtes Thier (*animal rationabile*) aus sich selbst ein vernünftiges Thier (*animal rationale*) machen kann«. ¹³⁶ Der Mensch ist für Kant daher »das einzige Wesen auf Erden, welches Verstand, mithin ein Vermögen hat, sich selbst willkürlich Zwecke zu setzen«. ¹³⁷ Die Formulierung *animal rationabile* findet sich vor Kant bereits seit der Spätantike in Kommentaren zu Aristoteles; zuerst erscheint sie offenbar im vierten Jahrhundert bei Chalcidius (insbesondere in Bezug auf Teufel: »Daemon est animal rationabile« ¹³⁸). Danach taucht

sie u.a. im sechsten Jahrhundert bei Cassiodor¹³⁹ und im frühen 16. Jahrhundert bei J.L. Vives auf (»homo est animal rationabile«¹⁴⁰). Auch in lateinischen Übersetzungen der Renaissance zu den griechischen Texten von Alexander von Aphrodisias und Themistios erscheint die Formulierung (Alexander: »Cum animal rationabile mortale de sensibilibus etiā hominibus dicatur«¹⁴¹; Themistios: »omnem hominem esse animal rationabile«¹⁴²). W. Coward argumentiert 1702 in einer Schrift über die menschliche Seele, der Mensch könne nur *animal rationabile* genannt werden, weil er in den Anfangsphasen seiner Existenz als Embryo und kleines Kind noch nicht über Vernunft verfüge: »if no signs of Rationality, no Acts of Reason seem to be exerted, as in Embryo's it's demonstratively plain, and in Infants, all their Operations at first are but meer Mechanism, what Grounds has any one to define such a Creature *Animal Rationale*. He may be indeed term'd *Animal Rationabile*, because by the Act of Generation, such a Body, or *Compositum* seems to be produce'd, which in process of time will become Rational, and exert all or most Acts of Reason.«¹⁴³

Die Fähigkeit zur Selbstgesetzgebung ergibt sich für Kant und die Philosophen des Deutschen Idealismus aus der menschlichen *Freiheit*, d.h. seiner Fähigkeit zur Emanzipation von natürlichen Determinationen (insbesondere auch organisch-funktionalen Zwängen) und seinem Vermögen zu ideengeleiteter Überlegung und zu einem Handeln nach vernunftbegründeten Normen (vgl. Tab. 175).¹⁴⁴ Bei J.G. Fichte heißt es 1796, im Gegensatz zum Tier verfüge der Mensch über keinen »bestimmten Umkreis der willkürlichen Bewegung«; »Die Natur hat alle ihre Werke vollendet, nur von dem Menschen zog sie die Hand ab, und übergab ihn gerade dadurch an sich selbst«.¹⁴⁵

Die Selbstauszeichnung des Menschen als des einzigen Wesens, das zu Vernunft, Sprache und Selbstreflexion in der Lage ist, findet in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts auch manchen Kritiker. So spöttelt G.C. Lichtenberg 1774 in seinen »Sudelbüchern«: »Daß der Mensch das edelste Geschöpf sei läßt sich auch schon daraus abnehmen, daß es ihm noch kein anderes Geschöpf widersprochen hat«.¹⁴⁶

Disziplinäre Differenzierung

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts zerfällt die Anthropologie in Einzelwissenschaften, die den Menschen mittels ihrer jeweiligen Methodik unterschiedlich bestimmen. Eine zunehmende Dominanz entwickelt dabei die naturwissenschaftliche Bestimmung des Menschen als biologische Art, die in vergleichender

Perspektive erforscht wird. Die diachrone Veränderung des Anthropologie-Begriffs lässt sich durch einen Vergleich von Enzyklopädie-Einträgen untersuchen und zeigt einen steilen Anstieg des Anteils der naturwissenschaftlichen Anthropologie in der Mitte des 19. Jahrhunderts.¹⁴⁷

Darwin: genealogische Verbundenheit mit den Tieren

Einen wesentlichen Einfluss auf die Veränderung des wissenschaftlichen Bildes des Menschen hat die Evolutionstheorie. Nach C. Darwin ist der Mensch als ein Teil des Tierreichs anzusehen und in seinen geistigen Fähigkeiten von den höheren Tieren nicht durch einen prinzipiellen, sondern einen bloß graduellen Unterschied getrennt: »the difference in mind between man and the higher animals, great as it is, certainly is one of degree and not of kind«.¹⁴⁸ Nicht nur in körperlicher, sondern auch in mentaler Hinsicht liege eine kontinuierliche Stufung zwischen allen Lebewesen vor: »we may trace a perfect gradation from the mind of an utter idiot, lower than that of an animal low in the scale, to the mind of a Newton«.¹⁴⁹ Als das wesentliche Kennzeichen des Menschen in physischer Hinsicht erscheint Darwin der aufrechte Gang, die Bipedie, die es ihm ermöglichte, die Hände für den Gebrauch von Steinen und anderen Waffen zur Verteidigung zu verwenden.¹⁵⁰ Als ein anderes zentrales Merkmal des Menschen diskutiert Darwin die Haarlosigkeit. Er interpretiert sie als Ergebnis nicht der natürlichen Selektion, weil sie seiner Meinung nach für das Individuum dysfunktional ist, sondern der sexuellen Selektion durch die Wahl der Sexualpartner. In der Präferenz für die nackte Haut manifestiere sich eine Absetzung von den haarigen Vorfahren: »The absence of hair on the body is to a certain extent a secondary sexual character; for in all parts of the world women are less hairy than men. Therefore we may reasonably suspect that this is a character which has been gained through sexual selection«.¹⁵¹ W. Menninghaus wertet aufgrund dieser Erklärung die Haarlosigkeit als »das erste und basale Modephänomen des menschlichen und vorrangig des weiblichen Körpers« und interpretiert sie als »ästhetische Souveränität gegen andere Rücksichten der »fitness««.¹⁵²

Auch andere Biologen betonen die Ähnlichkeiten des Menschen mit den Affen in morphologischer und auch in psychologischer Hinsicht.¹⁵³ Schon Buffon bemerkt, der Orang-Utan unterscheide sich körperlich weniger vom Menschen als von den anderen Affen; er könne daher, wenn nur die »figure« betrachtet werde, gleichermaßen als letzter Affe oder als erster Mensch bezeichnet werden.¹⁵⁴ (Huxley behauptet

»[Es] ist speziell der Mensch [...] Ursprung von bestimmten Handlungen, er allein unter den Lebewesen, insofern von keinem anderen gesagt werden könnte, es handle. [...] [Es] ist klar, daß sowohl Tugend wie Minderwertigkeit sich auf jenen Bereich beziehen, wo der Mensch selbst Ursprung und Ursache der Handlungen ist. Daher muß man begrifflich fassen, was das für Handlungen sind, deren Urheber und Ursprung der Mensch selber ist. Nun, da stimmen wir alle überein: was willentlich und gemäß der Entscheidung des einzelnen geschieht, davon ist er der Urheber, während er von dem was unwillentlich geschieht, nicht selber Urheber ist. [...] [Es] ist bei den Tieren das Erzwungene (nur) einfach – wie beim Unbelebten –, denn bei ihnen gibt es den Gegensatz von Überlegung und Strebung nicht, sondern sie folgen der Strebung. Im Menschen aber ist beides, das heißt in einem bestimmten Alter, dem wir das Handeln wirklich zuerkennen. Wir sprechen ja nicht vom »Handeln« beim Kinde, und auch nicht beim Tier, sondern erst dann wenn schon auf Grund von Überlegung gehandelt wird« (Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1222b18-21 (II, 6); 1223a13-17; 1224a28-30; vgl. *Ethica Nicomachea* 1111b7-13).

»So traf der beste Bildner schließlich die Entscheidung, daß der, dem gar nichts Eigenes gegeben werden konnte, zugleich an allem Anteil habe, was jedem einzelnen Geschöpf nur für sich selbst zuteil geworden war. Also nahm er den Menschen hin als Schöpfung eines Gebildes ohne besondere Eigenart, stellte ihn in den Mittelpunkt der Welt und redete ihn so an: »Keinen bestimmten Platz habe ich dir zugewiesen, auch keine bestimmte äußere Erscheinung und auch nicht irgendeine besondere Gabe habe ich dir verliehen, Adam, damit du den Platz, das Aussehen und alle die Gaben, die du dir selber wünschst, nach deinem eigenen Willen und Entschluß erhalten und besitzen kannst. Die fest umrissene Natur der übrigen Geschöpfe entfaltet sich nur innerhalb der von mir vorgeschriebenen Gesetze. Du wirst von allen Einschränkungen frei nach deinem eigenen freien Willen, dem ich dich überlassen habe, dir selbst deine Natur bestimmen [...]« (Pico della Mirandola 1496, 7f.).

»Der Mensch ist der erste Freigelassene der Schöpfung« (Herder 1784, 146).

»[Der Mensch ist] das einzige Wesen auf Erden, welches Verstand, mithin ein Vermögen hat, sich selbst willkürlich Zwecke zu setzen« (Kant 1790/93, 431).

»[A]lle Tiere sind vollendet, und fertig, der Mensch ist nur angedeutet, und entworfen. [...] Die Natur hat alle

ihre Werke vollendet, nur von dem Menschen zog sie die Hand ab, und übergab ihn gerade dadurch an sich selbst. Bildsamkeit, als solche, ist der Charakter der Menschheit« (Fichte 1796, 379).

»Der Mensch kann [...] mittels seines Denkvermögens die Motive, deren Einfluß auf seinen Willen er spürt, in beliebiger Ordnung abwechselnd und wiederholt sich vergegenwärtigen, um sie seinem Willen vorzuhalten, welches *überlegen* heißt: er ist deliberationsfähig und hat vermöge dieser Fähigkeit eine weit größere *Wahl*, als dem Tiere möglich ist. Hiedurch ist er allerdings *relativ frei*, nämlich frei vom unmittelbaren Zwange der *anschaulich gegenwärtigen*, auf seinen Willen als Motive wirkenden Objekte, welchem das Tier schlechthin unterworfen ist: er hingegen bestimmt sich unabhängig von den gegenwärtigen Objekten nach Gedanken, welche *seine* Motive sind« (Schopenhauer 1841, 554).

»Das Tier ist unmittelbar eins mit seiner Lebenstätigkeit. Es unterscheidet sich nicht von ihr. Es ist sie. Der Mensch macht seine Lebenstätigkeit selbst zum Gegenstand seines Wollens und seines Bewußtseins. Er hat bewußte Lebenstätigkeit« (Marx 1844, 516).

»[D]er Mensch [ist] das noch nicht festgestellte Thier« (Nietzsche 1886, 81).

»Der Mensch, weil er den größten Aktionsradius hat, weil seine Zwecksetzung sich am weitesten und unabhängigsten von dem vitalen Automatismus seines Leibes stellt, ist seiner Teleologie am wenigsten gewiß. Das ist, was man seine Freiheit nennen kann« (Simmel 1916-17, 256).

»Der Mensch ist das X, das sich in unbegrenztem Maße »welttoffen« verhalten kann. Menschwerdung ist Erhebung zur Welttoffenheit kraft des Geistes« (Scheler 1928, 40).

»Weil dem Menschen durch seinen Existenztyp aufgewungen ist, das Leben zu führen, welches er lebt, d.h. zu machen, was er ist – eben weil er nur ist, wenn er vollzieht – braucht er ein Komplement nichtnatürlicher, nichtgewachsener Art. Darum ist er von Natur, aus Gründen seiner Existenzform künstlich. Als exzentrisches Wesen nicht im Gleichgewicht, ortlos, zeitlos im Nichts stehend, konstitutiv heimatlos, muß er »etwas werden« und sich das Gleichgewicht – schaffen« (Plessner 1928, 310).

»Der humanen Natur zugeordnet, für uns einzig natürlich ist die Notwendigkeit zur regelnden Entscheidung, zur konventionellen Satzung. Human ist die Freiheit zur Wahl« (Portmann 1950, 270).

Tab. 175. Die Freiheit als Wesensbestimmung des Menschen.

später das Gleiche vom Gorilla.¹⁵⁵) R. Owen sieht zwar auch eine starke Ähnlichkeit der Affen mit dem Menschen; er will die taxonomische Eigenständigkeit des Menschen aber über einen besonderen Teil des menschlichen Gehirns begründen (den *Hippo-*

campus minor), den die Affen seiner Meinung nach nicht haben, und ordnet den Menschen daher in eine eigene Unterklasse der Säugetiere, die *Archencephala*.¹⁵⁶ Huxley, der Owen später widerlegt, wertet die Ähnlichkeit selbst der Hirnstrukturen von Affe und

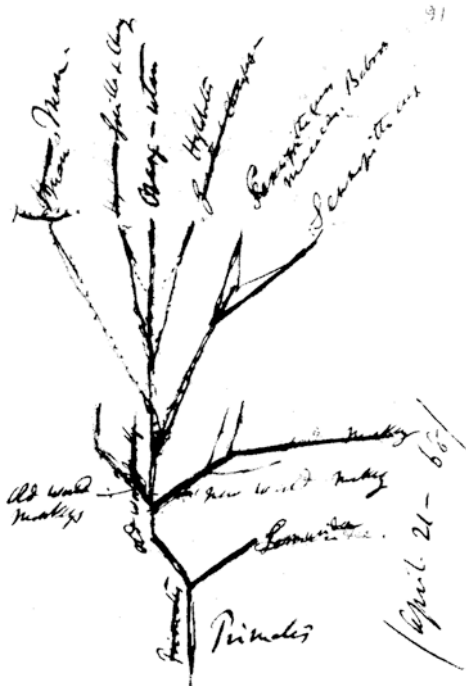


Abb. 285. Darstellung der Verwandtschaft des Menschen mit den Menschenaffen in Form eines Stammbaums (aus einem Brief Darwins an T.H. Huxley vom 21. April 1868; von Darwin selbst nicht veröffentlicht; aus Gruber, H.E. (1974). *Darwin on Man*: 197).

Mensch als einen Triumph der darwinistischen Evolutionstheorie.¹⁵⁷

E. Haeckel betrachtet die Anthropologie 1866 als »einzelnen Special-Zweig der Zoologie« und schreibt, »die Methoden ihrer Behandlung müssen dieselben sein, wie in der übrigen Zoologie und wie in der Biologie überhaupt«. ¹⁵⁸ Explizit ordnet Haeckel den Menschen in die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere ein, so dass der Mensch seine Vorfahren in »affenähnlichen Säugethieren«, »känguruhartigen Beuteltieren«, »eidechsenartigen Reptilien« und schließlich »niedrig organisierten Fischen« zu sehen habe (vgl. Tab. 174).¹⁵⁹

Insgesamt befördert die Evolutionstheorie zwar einerseits die naturalistische Perspektive auf den Menschen, andererseits enthält der v.a. in den frühen Evolutionstheorien enthaltene Fortschrittsgedanke aber das Potenzial für die Lösung des Menschen aus der Natur. Mit der Ideologie des (evolutionären) Fortschritts wird der theologischen Doktrin von der göttlichen Vorsehung eine Absage erteilt und dem Menschen sein Schicksal quasi selbst in die Hand gegeben. Die Evolutionstheorie verbindet sich hier mit

dem aufklärerischen Impetus des 18. Jahrhunderts: Wird die organische Natur mit der Evolutionsvorstellung als ein Prozess gedacht, der eine offene Zukunft hat, dann wird es möglich, die Entstehung des Menschen als ein besonderes Stadium in diesem Prozess zu deuten: das Stadium, in dem die Entwicklung reflexiv geworden ist und Lebewesen entstanden sind, die ihre (biologische) Zukunft bewusst selbst gestalten können. Die in der Evolutionsvorstellung verbundenen Aspekte der Kontinuität und Innovation (Emergenz) in der Entwicklung ermöglichen es also, den Menschen biologisch zugleich als ein Produkt der natürlichen Evolution und als etwas in der Geschichte des Lebens Besonderes zu konzipieren, das von allen anderen Lebensformen unterschieden ist.

Philosophische Anthropologie

Mit dem Kolonialismus des 19. Jahrhunderts gehen ausführliche Beschreibungen und Vermessungen von Menschen fremder Völker einher, die dem haeckelschen Programm der Integration der Anthropologie in die Zoologie entsprechen. Es bewahrt sich dabei aber immer auch die Vorstellung einer nicht-biologischen Komponente der menschlichen Kulturen. Explizit herausgestellt wird diese Komponente in der Philosophischen Anthropologie der ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts (vgl. Tab. 176).¹⁶⁰ Diese bemüht sich um eine Verortung der menschlichen Seinsweise ausgehend von der Seinsweise der Pflanzen und Tiere; es geht also um die »Stellung des Menschen im Kosmos« (Scheler)¹⁶¹, denn: »Ohne Philosophie der Natur keine Philosophie des Menschen« (Plessner)¹⁶². Die spezifische Existenzweise des Menschen wird mit Begriffen wie *Weltoffenheit* (Scheler 1928¹⁶³; vorher im theologischen Kontext zur Kennzeichnung einer religiösen Haltung¹⁶⁴) oder seiner *exzentrischen Positionalität* oder knapp *Exzentrizität* (Plessner 1928)¹⁶⁵ zu bestimmen versucht (vgl. Tab. 176). Aufgrund seiner nur unvollständigen natürlichen Determination ist der Mensch für Plessner nach dem »Gesetz der natürlichen Künstlichkeit« auf seine Selbstgestaltung angewiesen: »Der Mensch lebt nur, indem er ein Leben führt. Mensch sein ist die »Abhebung« des Lebendigs vom Sein und der Vollzug dieser Abhebung, kraft dessen die Schicht der Lebendigkeit als quasi selbstständige Sphäre erscheint, die bei Pflanze und Tier unselbstständiges Moment des Seins, seine Eigenschaft bleibt«. ¹⁶⁶ Die besondere Lebendigkeit des Menschen begründet damit also eine eigene (kulturelle) Seins-sphäre, die von dem bloßen Leben der Pflanzen und Tiere unterschieden ist (†Leben). Scheler drückt dies durch die Zuschreibung von »Welt« für den Menschen im Gegensatz zu den Tieren aus. Die Tiere

haben nach Scheler allein eine »Umwelt«, aber keine »Welt«, denn: »Das Tier hat keine »Gegenstände«: es lebt in seine Umwelt ekstatisch hinein, die es gleichsam wie eine Schnecke ihr Haus als Struktur überall hinträgt, wohin es geht – es vermag diese Umwelt nicht zum Gegenstand zu machen.«¹⁶⁷ Die »eigenartige Fernstellung, diese Distanzierung der »Umwelt« zur »Welt« bilde dagegen ein Spezifikum des Menschen.¹⁶⁸ Mit der Zuweisung einer ↑Umwelt zu den nicht-menschlichen Lebewesen schließt Scheler an die Umweltlehre J. von Uexkülls an. Dieser unterscheidet in den 1920er Jahren zwar zwischen einer »objektiven Wirklichkeit«, die er »Welt« nennt und einer »subjektiven Wirklichkeit«, die die »Umwelt« bildet¹⁶⁹; er nutzt diese Unterscheidung aber nicht für die Bestimmung der Stellung des Menschen. Bei von Uexküll wird auch der Mensch als Organismus wie die anderen Lebewesen wesentlich durch seine jeweils subjektiv erfahrene Umwelt charakterisiert.¹⁷⁰

Interpretiert werden kann die Unterscheidung zwischen einem Leben in einer »Welt« und einer »Umwelt« auch in der Weise, dass ein Wesen, das in einer Welt lebt, von seinen momentan wirksamen Bedürfnissen und Sinneseindrücken abstrahieren kann, um eine Situation in ihrer Komplexität zu überblicken. Dieses Vermögen des Überblicks enthält die Lösung aus einer egozentrischen Betrachtung und erfolgt stattdessen in einer »ökozentrischen« Sicht, die die Vergegenwärtigung zukünftiger Bedürfnislagen und Umweltsituationen einschließt und somit eine vorausschauende Planung ermöglicht.¹⁷¹ Insofern bei einem Leben in einer Welt eine parallele Verarbeitung von verschiedenen Sinneseindrücken und Empfindungen erfolgt und damit auch eigene Fehlrepräsentationen aufgedeckt werden können, kann hier von einem ↑Bewusstsein gesprochen werden.¹⁷²

Die »Sonderstellung« des Menschen

Gegen die Eingliederung des Menschen in das biologisch bestimmte Reich der Tiere wird von philosophischer und theologischer Seite immer wieder auf die **Sonderstellung** des Menschen hingewiesen. Die Kennzeichnung des Menschen mittels dieses Begriffs kommt Mitte des 19. Jahrhunderts auf. Sie ist

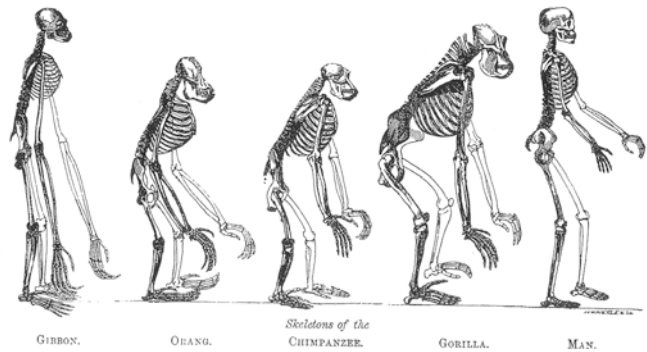


Abb. 286. Das Skelett des Menschen am Ende einer Reihe von Affenskeletten. Von links nach rechts die Skelette von Gibbon, Orang-Utan, Schimpanse, Gorilla und Mensch, alle in aufrechter Position (aus Huxley, T.H. (1863). *Man's Place in Nature* (Collected Essays, vol. VII, London 1894, 1-208: 76).

offenbar aus der politischen Sprache der Zeit entlehnt (Anonymus 1852: »weder Ungarn noch Kroaten werden je mehr die vormärzliche Sonderstellung erlangen«¹⁷³). Der Wiener Arzt C. Rokitansky konstatiert 1858 eine »Sonderstellung« des Menschen im Bereich der Lebewesen, weil er durch »Verstand«, »Reflexion«, »Begriffswelt« und »Sprache« von den Tieren unterschieden sei.¹⁷⁴ Wenig später wird jedoch die evolutionäre Verbundenheit des Menschen mit den Tieren gegen die Sonderstellung des Menschen angeführt. So argumentiert M.L. Stern 1885, die Tatsache, dass »der Mensch sich sogar aus dem Tiere entwickelt hat« spreche »gegen die Sonderstellung des Menschen«.¹⁷⁵ K. Snell ist in seinen »Vorlesungen über die Abstammung des Menschen« der Ansicht, dem Menschen könne zwar eine »Sonderstellung« zukommen, weil er sich genealogisch auf bestimmte »Urwesen« zurückführen lasse, »aber freilich alle übrigen Geschöpfe in ihrer Art nicht weniger«.¹⁷⁶

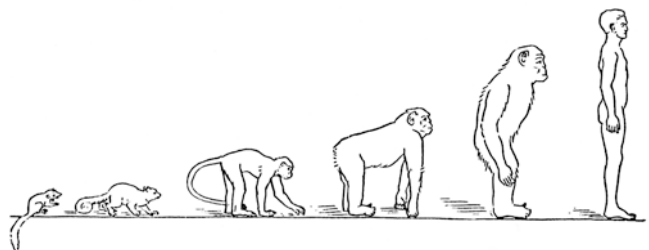


Abb. 287. Das biologische Bild des Menschen als Glied einer Kette von in der Evolution aufeinanderfolgenden Arten. Von links nach rechts sind dargestellt: Spitzhörnchen, Lemur, Meerkatze, Gorilla, aufgerichteter Gorilla und Mensch (aus Schwidetzky, I. (1959/71). *Das Menschenbild der Biologie. Ergebnisse und Probleme der naturwissenschaftlichen Anthropologie*: 4).

»Der Mensch als das lebendige Ding, das in die Mitte seiner Existenz gestellt ist, weiß diese Mitte, erlebt sie und ist darum über sie hinaus. Er erlebt die Bindung im absoluten Hier-Jetzt, die Totalkonvergenz des Umfeldes und des eigenen Leibes gegen das Zentrum seiner Position und ist darum nicht mehr von ihr gebunden. Er erlebt das unmittelbare Anheben seiner Aktionen, die Impulsivität seiner Regungen und Bewegungen, das radikale Urhebertum seines lebendigen Daseins, das Stehen zwischen Aktion und Aktion, die Wahl ebenso wie Hingerissenheit in Affekt und Trieb, er weiß sich frei und trotz dieser Freiheit in eine Existenz gebannt, die ihn hemmt und mit der er kämpfen muß. Ist das Leben der Tiere zentrisch, so ist das Leben des Menschen, ohne die Zentrierung durchbrechen zu können, zugleich aus ihr heraus, exzentrisch. Exzentrizität ist die für den Menschen charakteristische Form seiner frontalen Gestelltheit gegen das Umfeld« (Plessner 1928, 291f.).

»Der Mensch ist, um existenzfähig zu sein, auf Um-schaffung und Bewältigung der Natur hin gebaut, und deswegen auch auf die Möglichkeit der Erfahrung der Welt hin: er ist handelndes Wesen, weil er unspezialisiert ist, und also der natürlich angepaßten Umwelt, entbehrt. Der Inbegriff der von ihm ins Lebensdienliche umgearbeiteten Natur heißt Kultur, und die Kulturwelt ist die menschliche Welt. Es gibt für ihn keine Existenzmöglichkeit in der unveränderten, in der nicht »entgifteten« Natur, und es gibt keinen »Naturmenschen« im strengen Sinne: d.h. keine menschliche Gesellschaft ohne Waffen, ohne Feuer, ohne präparierte und künstliche Nahrung, ohne Obdach und ohne Formen der hergestellten Kooperation. Die Kultur ist also die »zweite Natur« – will sagen: die menschliche, die selbsttätig bearbeitete, innerhalb deren er allein leben kann« (Gehlen (1940/62, 38).

»Der Mensch nimmt seiner lebensgeschichtlichen Determination ungeachtet dieser gegenüber eine gewisse Distanz ein. Er hat neben dem Lebensdienlichen auch anderes im Auge. Er ist dazu jedenfalls imstande. Er vermag sich den Ansprüchen des Lebens gegenüber souverän zu verhalten. Die Souveränität seines souveränen Verhaltens besteht darin, daß er Interessen hat, die er selbst erst entwickeln muß, die nicht auf Lebensdienlichkeit eingeschränkt sind, anders und besser gesagt, die auch, wenn sie lebensdienlich sind, doch nicht stammesgeschichtlich vorgezeichnete, sondern eben spontan entwickelte Interessen sind, Interessen, die es nur gibt, weil sie vom Menschen unter Absehung von seinem oder gegen sein pures Lebensinteresse herausgebildet und festgehalten, durchgesetzt werden. Der Mensch löst sich mit ihnen aus dem reinen Stoffwechselprozeß mit der ihm vorgegebenen (Um)welt. Er schafft sich mit ihnen seine eigene (je eigene) Welt. Und dieses Schaffen ist seine spezifische, seine einzigartige Aktivität« (Flach 1997, 62).

Eine Konjunktur erfährt der Begriff der Sonderstellung in den 1920er Jahren¹⁷⁷ – wenn er auch anfangs eher polemisch verwendet wird (Klaatsch 1920)¹⁷⁸. Die menschliche Sonderstellung wird u.a. mit der *Instinktarmut* des Menschen begründet, mit der Gegenüberstellung des Instinkts der Tiere und der Freiheit des Menschen, also mit der menschlichen Befreiung vom »Gängelwagen des Instincts«, wie es bei Kant heißt¹⁷⁹. Auch von anthropologischer Seite wird am Ende des 19. Jahrhunderts auf die Instinktarmut des Menschen hingewiesen. J.G. Vogt schreibt 1892: »Der erste Mensch war das erste vom Instinkt befreite Tier.«¹⁸⁰ Als »Ersatz« für die »Ausmerzung des Instinktes« ist nach Vogt beim Menschen die »sociale Emotionssphäre« entstanden, die ihm ein geselliges Leben ermöglicht, das seine individuelle Hilflosigkeit kompensiere.¹⁸¹

Eine scharfe Absetzung des Menschen von der organischen Natur, für einen Biologen ungewöhnlich, vollzieht A. Portmann Mitte des 20. Jahrhunderts. Beeinflusst von der philosophischen Anthropologie und dem Existenzialismus der ersten Jahrhunderthälfte ist für ihn die »Weltoffenheit« und »Freiheit« des Menschen das ihn aus der Natur heraushebende Merkmal: »Der humanen Natur zugeordnet, für uns einzig natürlich ist die Notwendigkeit zur regelnden Entscheidung, zur konventionellen Satzung. Human ist die Freiheit zur Wahl.«¹⁸² Das Organ für die freie Entscheidung ist bei Portmann das ↑Bewusstsein; er bezeichnet es als »das uns naturgegebene Instrument für Einsicht und Entscheidung«.¹⁸³ Eine solche zurückhaltende Einschätzung der Rolle der Biologie für ein Verständnis des Menschen – auch im Sinne von J. Illies: »Der Mensch ist *mehr* als seine Biologie, dem Menschen wird Naturwissenschaft allein nicht gerecht«¹⁸⁴ – findet sich seit den 1980er Jahren von biologischer Seite immer seltener. Die allgemeine Tendenz der Auffassungen geht in die Richtung, eine Sonderstellung des Menschen grundsätzlich zu bezweifeln und auch seine Kultur unter biologisch-evolutionären Gesichtspunkten zu erklären.

Wenn dem Menschen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts überhaupt noch eine Sonderstellung eingeräumt wird, dann in der Regel auf der Grundlage bestimmter kognitiver Fähigkeiten (wie schnelles Lernen durch Lehre) oder manueller Fertigkeiten (wie Werkzeugherstellung), die selbst wiederum als evolutionäre Anpassungen erklärbar sind (vgl. Tab. 178).¹⁸⁵ Der Mensch unterscheidet sich von den Tieren insofern also nur hinsichtlich der *Mittel*, mit denen er seine Anpassungen vollzieht. Der Universalität der ↑Selektion unterliegt aber auch er, selbst in seiner kulturellen Entwicklung, wenn diese als

Tab. 176. Einige zentrale Aspekte des Menschen aus der Anthropologie des 20. Jahrhunderts.

Evolution beschrieben wird (↑Evolution/Kulturelle Evolution).

Psychozoa und die Kategorie ›Mensch‹

Die angenommene grundsätzliche Verschiedenheit von Mensch und Tier veranlasst J. Huxley 1955, für den Menschen ein eigenes Taxon zu schaffen, das er **Psychozoa** nennt. Dieses Taxon stellt für Huxley allerdings keine Einheit dar, die in phylogenetischer Hinsicht den anderen »Reichen« der Natur nebeneinander ordnen ist, sondern es soll allein die isolierte Stellung des Menschen in einer Ordnung von Organisationsstufen (»grades«; ↑Typus) zum Ausdruck bringen.¹⁸⁶ Das Adjektiv *psychozoisch* (»psychozoic«) wird in der Geologie bereits Ende des 19. Jahrhunderts verwendet, um die geologische Epoche zu bezeichnen, in der der Mensch aufgetreten ist.¹⁸⁷ Sprachlich angemessener als die Bezeichnung »Psychozoa« wären allerdings die Termini **Logozoa** (von griech. »λόγος« »Rede, Denken« und in Anlehnung an »λογιστικόν« für den rationalen Seelenteil nach Platon¹⁸⁸) oder **No-etikozoa** (von griech. »νοῦς« »Vernunft, Geist« und in Anlehnung an »νοῦς νοητικῆς« für die Vernunftseele nach Aristoteles¹⁸⁹). Denn nach klassischer Auffassung haben die Tiere zwar eine Seele (griech. »ψυχή«), aber im Gegensatz zum Menschen keinen Geist (↑Bewusstsein).

Eine verbreitete Äquivokation liegt in dem Begriff »Mensch«, weil er einerseits als *biologische* Artbezeichnung, andererseits als Bezeichnung für eine *natürliche Art* im logischen Sinne verstanden werden kann.¹⁹⁰ Menschsein heißt nach der zweiten Bedeutung also nicht, Mitglied einer biologischen Fortpflanzungsgemeinschaft zu sein, sondern in besonderer Weise sein Leben zu führen. Die spezifische Weise des menschlichen Lebens wird dabei (bis zum Ende des 20. Jahrhunderts) vielfach über den Begriff der ↑Kultur bestimmt. Die biologische und die kulturelle Bestimmung als Mensch – der Mensch als biologisches Taxon und als kulturelle Lebensform – müssen nicht parallel verlaufen: Andere Lebewesen als der biologische Mensch können den kulturellen Zustand des Menschseins (die *conditio humana* oder die *Humanität*) erreichen; und nicht alle biologischen Menschen müssen sich in diesem Zustand befinden. Es kann also ebenso eine *animale Humanität* wie eine *humane Animalität* geben.¹⁹¹ Das Menschsein ruht also in gewisser Weise einer biologischen Struktur auf. Mit G. Agamben lässt sich die biologische Spezies *Homo sapiens* als das *anthropophore Tier* bezeichnen.¹⁹²

Weil der Begriff des Menschen ein so starker Wertbegriff ist, tendiert der öffentliche Sprachgebrauch

dazu, ihn als ein maximal inkludierendes Konzept zu verstehen: Manchen Tieren werden also ohne Bedenken die lange Zeit als exklusiv menschlich angesehenen Eigenschaften und Vermögen zugeschrieben, keinem biologisch zur Art *Homo sapiens* zählenden Organismus werden sie aber abgesprochen. Allein die Rede von einer animalen Humanität ist also politisch korrekt, nicht dagegen die von einer humanen Animalität. Vor dem Hintergrund der historischen Erfahrung von katastrophalen Ausgrenzungspraktiken, die sich mit der Kategorie »Mensch« verbinden, ist diese Begriffspolitik verständlich. Sie hat zur Konsequenz, dass die kulturelle Bedeutung weitgehend an die biologische angelehnt bleibt, und damit also nicht mentale Fähigkeiten oder Dispositionen, sondern reproduktive Kapazitäten (wie für jede andere biologische Art) die Zugehörigkeit zur kulturellen Kategorie definieren.

Dynamik wird in diese Kategorisierung wohl spätestens dann kommen, wenn durch Fortschritte der Technik oder Kontakte zu außerirdischen Zivilisationen Wesen mit menschenähnlichen psychischen Kapazitäten in unserer Welt erscheinen, die mit dem *Homo sapiens* nicht in genealogischer Verbundenheit stehen. Dann wird sich die Frage stellen, ob »Mensch« primär als ein genealogisches Konzept im Sinne des biologischen Artbegriffs verstanden werden soll oder als ein strukturalistischer Begriff, der die Organisationsform von Organismen mit komplexen mentalen Fähigkeiten wie der reflektierenden Selbstbewertung und des werteorientierten Handelns bezeichnet, unabhängig davon, auf welcher verwandtschaftlichen und materiellen Grundlage diese Vermögen realisiert sind.

Kultur- oder Mängelwesen?

Von Seiten der philosophischen Anthropologie ist es immer wieder die ↑Kultur, die als das spezifisch Menschliche gesehen wird; der Mensch gilt als das Kulturwesen von Natur. Seit der Antike wird dabei die These diskutiert, dass die Kultur des Menschen als Kompensation eines Mangels in der natürlichen Ausstattung zu interpretieren ist. Schon Anaximander bemerkt, dass allein der Mensch eine lange Pflege braucht, weil er hilflos auf die Welt kommt.¹⁹³ Auch Anaxagoras entwirft sein Bild des Menschen ausgehend von einem Vergleich mit den Tieren und ist der Ansicht, das dabei festgestellte Defizit des Menschen müsse durch Erfahrung, Gedächtnis, Klugheit und Geschicklichkeit ausgeglichen werden.¹⁹⁴ Besonders prominent wird die Mängeltheorie in der Antike durch Platons Dialog »Protagoras«. Dort wird berichtet, wie Prometheus den Menschen dadurch das Leben er-

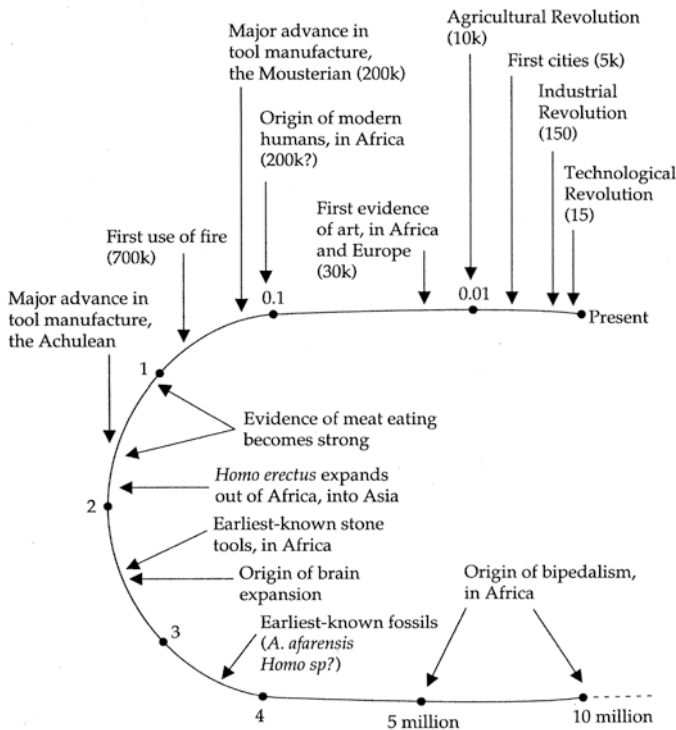


Abb. 288. Schlüsselinnovationen in der Evolution des Menschen (aus Leakey, R. (1994). *The Origin of Humankind*: Frontispiz).

möglichte, dass er den Göttern das technische Wissen und die Fähigkeit des Feuermachens stahl und den Menschen überbrachte. Erst die durch dieses Wissen ermöglichte Herstellung von Häusern, Kleidung und Nahrungsmitteln schaffte nach dem Mythos für den Menschen die Voraussetzung des Überlebens, indem es die natürlichen Schwächen des Menschen gegenüber den Tieren kompensierte.¹⁹⁵ Die Mängeltheorie findet in der Antike viele Anhänger, kritisch wird sie u. a. in der Stoa vor einem theologischen Hintergrund gesehen, insofern mit ihr die Unvollkommenheit von Gottes Vorsehung und zudem eine Leugnung der Spitzenstellung des Menschen impliziert sein könnte.¹⁹⁶ Als Gegenbewegung gegen die Stoa erfreut sich die Mängeltheorie aber wiederum großer Beliebtheit bei römischen Autoren.¹⁹⁷

Der Grundgedanke der Mängeltheorie zeigt sich in verschiedenen Varianten innerhalb der Geistesgeschichte: H. Reimarus stellt 1760 beim Menschen einen »Mangel angeborener Künste, Wissenschaften und Tugenden«¹⁹⁸ fest, so dass »der Mensch, durch seinen Mangel, zur Geselligkeit und Sprache, von der Natur selbst, obwohl nur überhaupt und von ferne,

bestimmt« sei¹⁹⁹. In seinen »Leibes- und Gemüthskräften« sei der Mensch im Gegensatz zu den Tieren »von Natur undeterminirt«: Die Menschen »können und müssen alle übrige Kräfte und Handlungen selbst determiniren, und sich alle besondere Vollkommenheit und Geschicklichkeit durch Nachdenken, Fleiß und Uebung erwerben.«²⁰⁰ Vor diesem Hintergrund erscheint es geradezu notwendig, dass Reimarus die »Kraft zu reflectiren« als ein Kennzeichen des Menschen ansieht; er versteht darunter das Vermögen, »außer einander vorgestellte Dinge mit einander in seiner Vorstellung zu vergleichen«.²⁰¹

In analoger Weise konstatiert J.G. Herder 1772 »Lücken und Mängel« beim Menschen, die aber »in der Mitte dieser Mängel« mit der Sprachfähigkeit »den Keim zum Ersatz« enthalten würden.²⁰² Psychologisch gewendet bildet für A. Adler der Geist ein Surrogat der konstitutionellen Organminderwertigkeit des Menschen.²⁰³

In der Philosophischen Anthropologie des 20. Jahrhunderts wird es geradezu zu einem Allgemeinplatz, die Entwicklung der Kultur als Kompensation eines organischen Defizits zu beurteilen. A. Gehlen bringt diese Kompensationsauffassung von Kultur 1940 mit seinem Begriff des Menschen als *Mängelwesen* auf den Punkt.²⁰⁴ Gehlen erläutert: »Morphologisch ist [...] der Mensch im Gegensatz zu allen höheren Säugern hauptsächlich durch Mängel bestimmt, die jeweils im exakt biologischen Sinne als Unangepasstheiten, Unspezialisiertheiten, als Primitivismen, d.h. als Unentwickeltes zu bezeichnen sind.«²⁰⁵ Diese Mängel werden nach Gehlen kompensiert durch die höheren (symbolischen) Bewusstseinsleistungen, die immer wieder zurückbezogen sind auf das Überleben, auf den »Funktionsablauf« des Lebens und die »vitalen Prozesse«.²⁰⁶ Die Aufgabe des Bewusstseins konzentriert sich nach dieser Auffassung darauf, die Störungen zu kompensieren, die sich dem Lebewesen Mensch entgegenstellen. Die Erhaltung des Daseins, im Hinblick auf die ein Mangel und eine Kompensation konstatiert werden kann, stellt für Gehlen dabei überhaupt die einzige Aufgabe für den Menschen als

Einzelnen und in der Gemeinschaft dar: »Die Aufgabe des Menschen besteht in erster Linie darin, überhaupt am Leben zu bleiben – es wird dies darin deutlich, daß wir z.B. für eine menschliche Gemeinschaft, ein Volk, gar keine andere Aufgabe als die setzen können, sich im Dasein zu erhalten.«²⁰⁷

Unter Kultur versteht Gehlen die Welt, in der der Mensch allein leben kann: »An genau der Stelle, wo beim Tier die »Umwelt« steht, steht [...] beim Menschen die Kulturwelt.«²⁰⁸ In der Konsequenz gibt es für ihn daher keinen »Naturmenschen«: Der Mensch ist das natürlicherweise unnatürliche Wesen, er sei »von Natur ein Kulturwesen«²⁰⁹.

Für das Leben in der Kultur ist nach Gehlen ein Abbau der instinktiven Verhaltensanteile und eine Zunahme des plastischen, durch Lernen geformten Verhaltens kennzeichnend. Zur Bezeichnung dieses Sachverhalts spricht Gehlen im sachlichen Anschluss an Überlegungen von K. Lorenz seit 1950 von der **Instinktreduktion** beim Menschen.²¹⁰ Für Gehlen ist der Mensch gerade aufgrund seiner Instinktverbundenheit der Stabilisierung bedürftig. Er entwickelt seine Theorie der Techniken zur Kompensation der Instinktarmut in seiner Institutionenlehre. Die Frage nach der Anzahl der Instinkte des Menschen ist allerdings umstritten. Der Psychologe W. James ist 1890 der Auffassung, der Mensch habe eher mehr Instinkte als die Tiere²¹¹, und diese These hat auch unter aktuellen Vertretern der Evolutionären Psychologie manche Anhänger²¹² – sofern der Begriff des ↑Instinkts überhaupt noch Verwendung findet.

»Spezialist auf Nichtspezialisiertsein«

Als ein weiteres Spezifikum des Menschen gilt das Vorhandensein universell einsetzbarer Organe in seiner körperlichen Organisation. Aristoteles weist in Abweisung der Mängeltheorie des Protagoras darauf hin, dass jede Spezialisierung eine Beschränkung bedeute und der unspezialisierte menschliche Körper eine Anpassung an die unterschiedlichsten Situationen ermögliche; so sei die Hand nicht nur *ein* Instrument, sondern verkörpere viele.²¹³ Der Mensch habe seine Hände und seine Vernunft erhalten, um die Nacktheit seines Körpers und die Abwesenheit von Fertigkeiten (d.h. Instinkten) in seiner Seele zu kompensieren. In ähnlichem Kontext werden diese Gedanken und Formulierungen später von Thomas von Aquin aufgenommen.²¹⁴ In Anlehnung daran heißt es bei Galen, der Mensch habe mit der Vernunft »eine Fertigkeit für Fertigkeiten«, und: »Weil der Mensch allein unter allen Lebewesen eine Fertigkeit für Fertigkeiten in seiner Seele hat, hat er sinnvollerweise am Körper ein Werkzeug für Werkzeuge erhalten.«²¹⁵

4,4 Mio.	Erste zweibeinige Primaten
2,5 Mio.	Erste Steinwerkzeuge zur Gewinnung von Knochenmark (<i>Homo habilis</i>)
1,8 Mio.	Erste Migrationswelle von Afrika nach Asien (<i>Homo erectus</i>)
1,6 Mio.	Nutzung von Feuer (<i>Homo erectus</i>)
1,5 Mio.	Handaxt (<i>Homo ergaster</i>)
1,2 Mio.	Beginn der Erweiterung des Hirnvolumens in der <i>Homo</i> -Linie
1,0 Mio.	Wanderung der Hominiden nach Europa
600-400.000	Holzspeere und Feuerstellen (<i>Homo heidelbergensis</i>)
150-120.000	Gemeinsamer Vorfahre aller u. nur der modernen Menschen (<i>Homo sapiens</i>)
100-50.000	Zweite Auswanderungswelle aus Afrika
100.000	Begräbnisstätten (Todesbewusstsein)
50-35.000	Vielfältige Werkzeuge aus Steinen und Knochen, dekorative Kunst
40-35.000	<i>Homo sapiens</i> in Europa, erste figürliche Kunst (»Venus von Hohle Fels«)
20.000	Textilien aus Pflanzenfasern (Europa)
18.000	Keramikgefäße (China)
15.000	<i>Homo sapiens</i> auf allen Kontinenten (zuletzt Amerika), alle anderen Hominiden ausgestorben (seit ca. 30.000)
15.600	Pfeil und Bogen (Mitteleuropa)
13.000	Hund als erstes Haustier
11.000	Sesshaftigkeit: Ackerbau, Viehzucht, Hausbau (Mesopotamien)
8.000	Kulturpflanzen und Haustiere: Erbse, Linse, Gerste, Weizen, Ziege, Schaf, Schwein, Rind
6.000	Wolltextilien (Catal Hüyük)
5.500	Pflug (anfangs aus Holz, Osteuropa)
5.000	Brennofen, Kupferguss
3.700	Rad und Wagen (Mitteleuropa, Kaukasus, Mesopotamien, Indus)
3.500	Piktografische Schrift (Sumer)
3.000	Staatlichkeit, Eisenwaffen
2.300	Phonografische Schrift (Akkad)
1.750	Rechtsstaatlichkeit (Codex Hammurabi)
1.700	Lunisolarjahr (Altbabylon)
1.700	Buchstabenschrift (proto-semitisches Alphabet von der Sinai-Halbinsel)
1.370	Monotheismus (Sonnenkult in Ägypten, Echnaton)
650	Geldmünzen (Lydien)
580	Beginn der abendländischen Philosophie (Thales von Milet)

Tab. 177. Einschneidende Ereignisse und Innovationen in der Evolution und Kulturgeschichte des Menschen. Die Zahlen in der linken Spalte geben den Zeitpunkt in Jahren vor der christlichen Zeitrechnung an (zusammengestellt nach verschiedenen Autoren).

Im Kontext der Ethologie des 20. Jahrhunderts bringt K. Lorenz die Plastizität im Verhalten des Menschen auf die Formel, der Mensch gehöre mit

anderen Säugetieren zu den »unspezialisierten Neugierwesen« oder, noch allgemeiner, den »Spezialisten auf Nichtspezialisiertsein«, die durch ausgeprägte Neugier und keine starren Instinkte, sondern eine Tendenz zum »Durchprobieren« vieler Verhaltensweisen gekennzeichnet sind.²¹⁶ Nach Lorenz' Meinung ist besonders die Vergleichende Verhaltensforschung dazu geeignet, die Sonderstellung des Menschen, d.h. seine spezifischen Eigenschaften zu identifizieren. Zu diesen zählt er die Leistungen, die »durch Vernunft und verantwortliche Moral gesteuert sind« und allgemein die über Tradition weitergegebene »Welt des Geistes, der Kultur, der echten Menschlichkeit«.²¹⁷ Worin diese Welt sich aber genau von dem ethologisch erforschten Verhalten der Tiere unterscheidet, diskutiert Lorenz nicht weiter. Als ein Charakteristikum der Kultur stellt er lediglich heraus, dass sich ihre Entwicklung, im Gegensatz zur biologischen Evolution, nach dem lamarckistischen Muster der Vererbung erworbener Eigenschaften vollziehe (↑Lamarckismus).²¹⁸

Das geräteherstellende Tier?

Eine Definition des Menschen als das werkzeug- oder **geräteherstellende Tier** erfolgt bereits Ende des 18. Jahrhunderts. J. Boswell schreibt diesen Ausdruck 1785 B. Franklin zu (»Dr. Franklin said, Man was »a tool-making animal«) und begründet diese seiner Meinung nach gute Definition damit, dass allein der Mensch in der Lage sei, Dinge herzustellen, die zum Herstellen anderer Dinge dienen (»no animal but man makes a thing, by means of which he can make another thing«).²¹⁹ Ende des 19. Jahrhunderts wird der Mensch in diesem Sinne als zwar nicht der einzige Werkzeugnutzer (»tool-user«), aber doch der einzige *Gerätehersteller* (»tool-maker«) unter den Primaten bezeichnet (Clodd 1888).²²⁰ Auch im 20. Jahrhundert wird der Unterschied zwischen der *Geräteherstellung* des Menschen und dem *Werkzeuggebrauch* der Tiere (z.B. der Seeotter, der Galapagosfinken oder der Affen) wiederholt betont. K.P. Oakley macht es 1949 im sachlichen Anschluss an die älteren Auffassungen zum Definitionsmerkmal des Menschen, ein *Gerätehersteller* (»tool-maker«) zu sein.²²¹ Ein Gerät wird von Oakley dabei als ein für einen bestimmten Zweck angefertigtes Artefakt definiert. Das Herstellen von Geräten setzt nach Oakley weitergehende mentale Fähigkeiten als deren bloßer Gebrauch voraus. Bei Affen sei allein zu beobachten, dass sie ein bereits zweckmäßig geformtes Ding als Werkzeug verwenden könnten; allein der Mensch besitze aber die Fähigkeit, aus einem Gegenstand, der dem beabsichtigten Werkzeug äußerlich nicht ähnele, ein sol-

ches Werkzeug herzustellen. Der Mensch sei also in der Lage, einen Bearbeitungsprozess ausgehend von der rein mentalen Vorstellung des Produkts zu beginnen: So vermag er es z.B., sich ein Steinwerkzeug in einem noch unbearbeiteten Stein vorzustellen und diesen zielorientiert umzugestalten. In diesem Vermögen der »mentalen Isolation« eines in einen Kontext bis zur Unkenntlichkeit eingebetteten Gegenstandes sieht Oakley den Ursprung des begrifflichen Denkens (»the dawn of conceptual thought«).²²²

Vorteile bieten alle an der materiellen Kultur des Menschen ansetzenden Definitionen aus praktischen Gesichtspunkten: Sie ermöglichen eine Datierung des Beginns der Menschheit auf der Grundlage des archäologischen Befunds.²²³ G. Heberer, der im deutschsprachigen Raum die Überlegungen Oakleys aufgreift, bestimmt ein Gerät im Gegensatz zu einem Werkzeug als »ein auf einer abstrakten Idee beruhendes, zukunftsbezogenes, absichtlich zu einem bestimmten Zweck hergerichtetes Artefakt«²²⁴; kennzeichnend für ein Gerät sei außerdem, dass es meist wiederholt benutzt wird²²⁵.

Die Fähigkeit zur feinen Bearbeitung von Gegenständen steht in Verbindung mit der offensichtlichsten morphologischen Differenz des Menschen gegenüber seinen nächsten Verwandten: dem *aufrechten Gang* und der dadurch bedingten Entlastung der Vorderextremitäten von Lokomotionsaufgaben. Von vielen Autoren des 20. Jahrhunderts wird dem aufrechten Gang eine entscheidende Rolle in der Menschwerdung zugeschrieben. 1949 schreibt der Anthropologe E. Straus in einer Abhandlung über »Die aufrechte Haltung«: »Mit der aufrechten Haltung hat der Mensch die Freiheit gewonnen, die Arme seitwärts zu richten, zu heben, zu strecken, zu greifen, zu weisen«.²²⁶ Meist wird der aufrechte Gang vor dem Hintergrund des dadurch ermöglichten intensiven Werkzeug- und Gerätegebrauchs diskutiert, der als ein wichtiges Spezifikum des Menschen gilt.²²⁷ E. Mayr betrachtet die zweibeinige Fortbewegung des Menschen daher 1963 als den *Schlüsselfaktor* der menschlichen Evolution (»The acquisition of upright posture and bipedal locomotion was the key element in evolution of the hominid line«²²⁸). Neben der Bedeutung für die Werkzeugentwicklung wird auch ein Zusammenhang zwischen dem aufrechten Gang des Menschen und seiner Sprachentwicklung diskutiert: Durch den aufrechten Gang wird der Thorax von den mechanischen Erfordernissen des vierbeinigen Gangs befreit, und es kann eine Lösung der Lautäußerungen vom Atem- und Schrittrhythmus erfolgen.²²⁹

Koalitionsverstärkung als Lösung des Einmaligkeitsproblems?

Wenn in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts überhaupt noch Grenzziehungen für die Kategorie ›Mensch‹ vorgenommen werden, dann meist nicht mehr auf der Grundlage einer Begrifflichkeit, die das spezifisch Menschliche mit einem exklusiven Begriff markiert (wie ›Kultur‹, ›Bewusstsein‹ oder ›Sprache‹) – denn das mit diesen Ausdrücken Bezeichnete wird auch manchen Tieren zugeschrieben. Stattdessen werden Eigenschaften angegeben und Terminologien verwendet, die auch in der Beschreibung des Verhaltens der Tiere Verwendung finden. Ein Beispiel für diesen Weg ist P.M. Bingham's allgemeine Theorie der *menschlichen Einmaligkeit* (›human uniqueness‹) aus dem Jahr 1999. Nach Bingham ist es die Kooperation unter den Mitgliedern einer Gruppe, die den Ansatzpunkt zur Lösung des *Einmaligkeitsproblems* (›human uniqueness problem‹) liefert: Der wesentliche Schritt in der Etablierung dauerhafter Kooperation besteht in der Ausbildung höchst effektiver Mittel der *Koalitionsverstärkung* (›coalitional enforcement‹), v.a. der Entwicklung von Fernwirkungswaffen (wie Steinen oder Speeren als Wurfgeschossen), die ursprünglich im Kontext der Jagd entstanden sind, später aber eingesetzt werden, um nicht-kooperierende Gruppenmitglieder zu bedrohen und sie zur Kooperation zu zwingen, ohne die Gefahr der eigenen Verletzung eingehen zu müssen: ›the ability for remote killing/injury permitted a collection of self-interested individuals to effectively and simultaneously attack another conspecific individual. This capability, in turn, supported the emergence of cooperative punishment‹.²³⁰ Der Selektionsmechanismus der Bestrafung von kooperationsunwilligen, ›parasitären‹ Individuen kann sich bei allen in Gruppen lebenden und miteinander kooperierenden Lebewesen ausbilden; in den evolutionär frühen Kleinverbänden des Menschen ist er nach Bingham aber ein besonders nachhaltig wirksamer Mechanismus gewesen. Verbunden mit der Möglichkeit der effizienten Bestrafung hätten sich auch die kognitiven Fähigkeiten zur Wahrnehmung von Betrugsversuchen in der Gruppe herausgebildet: Die soziale Überwachung stand demnach also am Anfang der nachhaltigen Kooperation in den Gruppen von nicht miteinander verwandten Individuen – und hat zugleich die Evolution der auf das Soziale gerichteten kognitiven Fähigkeiten (›soziales Gespür‹) befördert (↑Intelligenz: Abb. 227). Eine Reihe von biologischen Eigenheiten des Menschen lässt sich durch die Annahme von Mechanismen der Koalitionsverstärkung in den Kleingruppen erklären. So

kann die für Säugetiere ungewöhnlich fest etablierte Struktur der Monogamie des Menschen, die zu einer geringen Varianz in dem Reproduktionserfolg der Weibchen führt, als ein Ergebnis von Männerkoalitionen gedeutet werden, die die sexuelle Monopolisierung der Weibchen in einer Gruppe durch ein Männchen verhindert hat. Und die versteckte Ovulation bei Frauen kann interpretiert werden als ein Produkt der Bedrohung von Weibchen durch andere Weibchen, ihre Empfängnisbereitschaft nicht offen zur Schau zu stellen, um dadurch in den bevorzugten Genuss der von den Männchen bereitgestellten Ressourcen zu gelangen.²³¹ Auch die Entstehung der Sprache im Sinne eines verlässlichen, auf den Austausch ehrlicher Signale beruhenden Kommunikationssystems wird durch die Hypothese der Koalitionsverstärkung zu erklären versucht: Mit nur geringen Kosten für den Strafenden kann eine unehrliche Kommunikation, die individuelle Vorteile ermöglicht und bei Tieren daher sehr verbreitet ist (↑Mimikry; Schutz: Tab. 240), von den anderen Gruppenmitgliedern effektiv bestraft werden.²³² Mit diesem Erklärungsansatz wird also versucht, die spezifisch menschlichen Eigenschaften aus allgemein-biologischen Mechanismen der Selektion zu erklären. Der Mensch wird damit gerade durch seine Besonderheiten in die biologische Evolution integriert.

Das sich mit dem Gegenüber identifizierende Tier?

Neben diesem Versuch zur Lösung des Einmaligkeitsproblems werden viele andere diskutiert, die aus der Perspektive unterschiedlicher Disziplinen vorgeschlagen werden. Aus Sicht der vergleichenden Psychologie stellt es ein charakteristisches Merkmal des Menschen dar, sich mit anderen intentional handelnden Menschen identifizieren zu können.²³³ Menschen lernen nicht nur *von* anderen, sondern *durch* andere. Dieser Fähigkeit wird besonders für die individuelle Entwicklung und die kulturelle Evolution insgesamt eine zentrale Rolle zugeschrieben. M. Tomasello, einer der Hauptvertreter dieser Sicht, argumentiert 1999: Indem ein Mensch über die Fähigkeit verfügt, sich mit einem anderen zu identifizieren und diesen als ein mentales und intentional handelndes Wesen zu verstehen, wird die Form des imitierenden Lernens ermöglicht, die an der Basis der rasanten kumulativen kulturellen Evolution des Menschen steht (vgl. Tab. 178). Tomasello vermutet, dass die »Fähigkeit zum Verstehen der Artgenossen als intentionale und geistbegabte Akteure [...] das kognitive Hauptmerkmal ist, das moderne von prämodernen Menschen unterscheidet«.²³⁴ Der sehr effektive sich mit dem Gegenüber identifizierende Lernmechanismus des

Begreifen (Vernunft)

»Der Mensch unterscheidet sich von den übrigen Geschöpfen dadurch, daß er allein begreift (»ξυνίησι«), während die übrigen zwar wahrnehmen, aber nicht begreifen« (Alkmaion B1a).

Kunst: das Schöne als Selbstzweck

»[O]ffenbar macht das bloße Sehen des Schönen oder das Hören des Harmonischen keinerlei nennenswerten Eindruck auf sie [die Tiere ...] bei den Gerüchen ist es so, daß sie (nur) Lust an denen haben, die in beiläufiger Weise, nicht dagegen an sich angenehm sind. »An sich« – damit meine ich solche, an denen wir Lust haben nicht in Folge der Erwartung oder der Erinnerung, wie das z.B. bei Speisen und Getränken der Fall ist – [..., sondern] z.B. den Duft der Blumen« (Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1231a3-11).

Sprache

»Der Mensch ist nur Mensch durch Sprache« (W. von Humboldt 1820, 12).

Autonomie durch freie Zwecksetzung

»[Der Mensch ist] das einzige Wesen auf Erden, welches Verstand, mithin ein Vermögen hat, sich selbst willkürlich Zwecke zu setzen« (Kant 1790/93, 431).

Geräteherstellung

»no animal but man makes a thing, by means of which he can make another thing« (Boswell 1785, 25).

Lernen durch Identifizieren mit dem Anderen

»Wenn ein Mensch etwas »durch« einen anderen lernt, identifiziert er sich mit diesem anderen und seinen intentionalen und geistigen Zuständen. [...] Es spricht die überwältigende Mehrzahl empirischer Befunde dafür, daß nur Menschen ihre Artgenossen als intentionale Akteure wie sich selbst verstehen, und somit nur Menschen kulturelle Lernprozesse vollziehen« (Tomasello 1999, 17f.).

Tab. 178. Alleinstellungsmerkmale des Menschen: kognitive Fähigkeiten und manuelle Fertigkeiten des Menschen, die ihn von den Tieren unterscheiden sollen.

Menschen ermöglichte die kumulative Anreicherung von kulturellen Traditionen – die sich damit vom Prozess der biologischen Evolution lösen und zur kulturellen »Geschichte« werden.²³⁵

Sprache als Schlüssel?

Eine der ältesten Traditionen sieht das Alleinstellungsmerkmal des Menschen in seiner Sprache (↑Kommunikation). Einmalig ist die Sprachverwendung des Menschen insbesondere insofern, als er sie nicht allein zur Kommunikation mit seinen Artgenossen gebraucht, sondern auch zur monologischen Orientierung und Organisation seines Handelns. Von Bedeutung ist dabei die Möglichkeit, mittels der

Sprache ein von der aktuellen Situation losgelöstes Denken zu praktizieren (Bickerton 1995: »offline-Denken«; ↑Kommunikation).²³⁶ In diesem Denken können Wege und Ziele des Handelns sowie Relationen zwischen abstrakten Gegenständen symbolisch dargestellt und vergegenständlicht werden. Die Sprache hat sich in dieser Hinsicht von einem ursprünglichen biologischen Werkzeug zu einem Selbstzweck entwickelt, der in biologisch nicht sinnvoller Weise, d.h. fitnessmindernd, angestrebt werden kann.

Die seit der Antike übliche Charakterisierung des Menschen über seine Sprache drückt sich seit der Renaissance in der Formel des *animal loquens* oder *Homo loquens* aus.²³⁷ Die Humanisten, besonders prominent Erasmus von Rotterdam, sehen in der Sprache die Fähigkeit, die es dem Menschen ermöglicht, sich verschiedene Handlungsoptionen vorzustellen und zwischen diesen wählen zu können, d.h. einen freien Willen zu entfalten – und damit auch für sein Handeln verantwortlich zu sein.²³⁸ J.F. Blumenbach verwendet den Ausdruck »loquens« 1779 in seiner plurinominalen Beschreibung der biologischen Art des Menschen (»Animal rationale, loquens«).²³⁹ Die Sprache des Menschen stellt für Blumenbach im Gegensatz zur »Stimme« der Tiere eine »directe Folge der Vernunft« dar.²⁴⁰ J.G. Hamann behauptet 1784, »das ganze Vermögen zu denken beruht auf Sprache«.²⁴¹ In einem viel zitierten Satz beurteilt W. von Humboldt 1820 das Vermögen zur Sprache als wesentliches Merkmal des Menschen: »Der Mensch ist nur Mensch durch Sprache; um aber die Sprache zu erfinden, müßte er schon Mensch sein«.²⁴²

Ratiozentrische Bestimmungen – und deren Kritik

Eng verbunden mit der Sprache als dem Charakteristikum des Menschen wird seit der Antike seine Vernunft diskutiert (s.o.). Beide werden nicht selten unter Bezug aufeinander definiert: Echte Sprache besteht in der Ermöglichung der Vernunft, und Vernunft kann es nur geben im Medium der Sprache. Das Gemeinsame von Sprache und Vernunft ist ihre Operation in einer Welt aus Symbolen in Form von abstrakten Begriffen und Relationen. L. von Bertalanffy ist 1956 der Auffassung, die Erschaffung einer solchen symbolischen Welt sei ein Monopol des Menschen (»The monopoly of man [...] is the creation of a universe of symbols in thought and language«).²⁴³ Möglich wird durch die Symbolverwendung die Fixierung und der wiederholte konstante Bezug auf komplexe Sachverhalte. Oder, wie es G. Siegmund 1958 in seinem »Beitrag zur Wesensbestimmung des Menschen« beschreibt: Durch Sprache und Intelligenz kann der Mensch »Dauerstrukturen« in einer nicht durch sei-

ne primären Bedürfnisse gestalteten »Objektwelt« schaffen, so dass eine »aktive Befreiung von der Gebundenheit an Raum und Zeit, der Überschritt zu echter Allgemeinheit und Abstraktheit« erfolgen kann.²⁴⁴ Bis in die Gegenwart wird vor dem Hintergrund solcher Überlegungen diskutiert, inwiefern der Mensch als Teil der Natur oder als ihre Überschreitung und eigentlicher Bewohner einer geistigen Welt zu bestimmen ist.²⁴⁵

Gegen die ratiozentrische Bestimmung des Menschen gibt es Einwände aus mehreren Richtungen. E. Cassirer ist 1944 der Auffassung, die Charakterisierung des Menschen als »sprechendes Tier« oder als *animal rationale* sei zu eng, um die ganze Vielfalt des Spezifischen der menschlichen Kultur auf den Begriff zu bringen. Das Konzept der Vernunft und mit ihm das der Sprache seien ungeeignet, »die Formen der Kultur in ihrer Fülle und Manigfaltigkeit zu erfassen«. Cassirer prägt daher die seiner Meinung nach angemessenere Formel vom *animal symbolicum*.²⁴⁶

Von anderer Seite wird die Ratiozentrik kritisiert, weil sie eine Vernachlässigung der Dimension des subjektiven Erlebens und Empfindens impliziere. F. Fukuyama versucht in diesem Sinne 2002, die »menschliche Natur« ausgehend von emotionalen, und das heißt für ihn im Wesentlichen biologisch näher zu charakterisierenden Bestimmungen zu klären: »Während viele die menschliche Vernunft und die Fähigkeit, sittliche Entscheidungen zu fällen, als die wichtigsten, nur beim Menschen zu findenden Eigenschaften auflisten würden, die unserer Gattung ihre Würde verleihen, möchte ich dem entgegenhalten, daß die volle Skala der Emotionen mindestens genauso wichtig, wenn nicht wichtiger ist.«²⁴⁷ Unter der besonderen menschlichen Skala von Emotionen versteht Fukuyama die menschlichen »Zwecke, Ziele, Bestrebungen, Wünsche, Notwendigkeiten, Sehnsüchte, Ängste, Abneigungen und dergleichen.«²⁴⁸ Nicht unbeabsichtigt scheint es dabei zu sein, dass eine ähnlich spezifische (wenn auch vielleicht nicht so reichhaltige) Skala von Emotionen auch bei Tieren denkbar ist. Die spezifische Würde anderer Wesen steht damit gleichberechtigt neben der spezifischen Würde des Menschen.

Aus ganz anderer Richtung kommt die Kritik M. Heideggers an der Formel des *animal rationale*. Er kritisiert 1946, »daß der Mensch dadurch endgültig in den Wesensbereich der Animalitas verstoßen bleibt, auch dann, wenn man ihn nicht dem Tier gleichsetzt, sondern ihm eine spezifische Differenz zuschreibt«.²⁴⁹ In der Bestimmung von der *animalitas* her sieht Heidegger einen Biologismus, den es zu

überwinden gelte: »Die Verirrung des Biologismus ist dadurch noch nicht überwunden, daß man dem Leiblichen des Menschen die Seele und der Seele den Geist und dem Geist das Existentielle aufstockt und lauter als bisher die Hochschätzung des Geistes predigt, um dann doch alles in das Erleben des Lebens zurückfallen zu lassen, mit der warnenden Versicherung, das Denken zerstöre durch seine starren Begriffe den Lebensstrom und das Denken des Seins verunstatte die Existenz. [...] So wenig das Wesen des Menschen darin besteht, ein animalischer Organismus zu sein, so wenig läßt sich diese unzureichende Wesensbestimmung des Menschen dadurch beseitigen und ausgleichen, daß der Mensch mit einer unsterblichen Seele oder mit dem Vernunftvermögen oder mit dem Personcharakter ausgestattet wird.«²⁵⁰ Statt den Menschen von der Nähe zum Tier her zu bestimmen, plädiert Heidegger dafür, ihn ausgehend von »dem Göttlichen« zu denken. Denn, es möchte scheinen, wie er schreibt, »als sei das Wesen des Göttlichen uns näher als das Befremdende der Lebewesen.«²⁵¹ Fremd seien uns »Gewächs und Getier«, weil sie »je in ihre Umgebung verspannt, aber niemals in die Lichtung des Seins, und nur sie ist ›Welt‹, frei gestellt sind, deshalb fehlt ihnen die Sprache.«²⁵²

Menschliches Leben im »Raum der Gründe«

Im Anschluss an eine Formulierung W. Sellars' aus dem Jahr 1956 kann die spezifische Welt des Menschen als der *Raum der Gründe* bezeichnet werden. Sellars sieht die Eigenart des Menschen in seiner Fähigkeit zu einem *Wissen* und *Handeln*, das sich in dem logischen Raum von *Gründen* bewegt (»in characterizing an episode or a state as that of knowing, we are not giving an empirical description of that episode or state; we are placing it in the logical space of reasons, of justifying and being able to justify what one says«).²⁵³

Seit den 1990er Jahren wird diese Formulierung von vielen Philosophen aufgenommen. J. McDowell betont dabei 1994 die Vorgängigkeit der kollektiv erzeugten geistigen Welt der Gründe vor jedem individuellen Leben. Jeder Mensch wird in eine bereits bestehende symbolische und in sich inferenziell geordnete Welt geboren: »In being initiated into a language, a human being is introduced into something that already embodies putatively rational linkages between concepts, putatively constitutive of the layout of the space of reasons, before she comes on the scene. [...] Human beings mature into being home in the space of reasons or, what comes to the same thing, living their lives in the world; we can make sense of that by noting that the language into which a

human being is first initiated stands over against her as a priori embodiment of mindedness, of the possibility of an orientation to the world«.²⁵⁴

Die individuelle Menschwerdung vollzieht sich damit durch die sukzessive eigene Integration in den Raum der Gründe, durch die Entwicklung der Fähigkeit zur Begründung eigener Handlungen und zum Handeln aus Gründen. Nach D. Sturma manifestiert sich darin die »menschliche Grundbefähigung zum personalen Leben«.²⁵⁵ Teil dieses Lebens in einem Raum von Gründen ist es auch, dass der Mensch, im Gegensatz zum Tier, ein legitimer Adressat von Vorwürfen und Anklagen ist. Aufgrund seines Selbstbewusstseins und seiner »Überlegungsfähigkeit« ist der Mensch, in den Worten E. Tugendhats, im Gegensatz zu »anderen Tieren«, »sich als Denkender in einem Spielraum von Stellungnahmen bewußt«.²⁵⁶ Dieses Bewusstsein eines Spielraums mache den Menschen zu einem »Ich-Sager«; die Menschen seien damit »die Tiere, die sich selbst und gegenseitig Vorhaltungen machen können«.²⁵⁷

Befreiung von der Teleologie des Organischen

Eine Konsequenz des Lebens in dem sprachlich verfassten Raum der Gründe ist die damit verbundene Möglichkeit der Lösung des Handelns von den unmittelbaren vitalen Bedürfnissen. Möglich ist damit auch eine Distanzierung oder sogar Befreiung von der funktionalen Ordnung der Biologie, die auf eine Maximierung der Reproduktion ausgerichtet ist. Seit der Antike wird diese Möglichkeit für den Menschen bestimmt und seit der Neuzeit mit den Begriffen der *Freiheit* und *Autonomie* benannt (vgl. Tab. 175). Der Mensch gilt als das sich selbst gestaltende Lebewesen, sein Wesen wird in seiner Fähigkeit zur Distanzierung von dem Vorgegebenen, dem Vermögen, sich selbst Gesetze geben zu können, gesehen. Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese Fähigkeit in scharfer Entgegensetzung zum Leben der Tiere beschrieben. So stellt E. Rothacker 1941 polarisierend einander gegenüber: die »animalisch-eschafte Drangnähe« des Tieres und die »ichhafte objektivierende Distanz« des Menschen; er formuliert die Gleichung »Mensch : Tier = Distanz : Drang«.²⁵⁸

Herausgearbeitet wird die Befreiung des Menschen von der Teleologie des Organischen in sehr unterschiedlichen argumentativen Kontexten. Ende des 18. Jahrhunderts ist es etwa I. Kant, der in dem bewussten Setzen von Zwecken ein spezifisch menschliches Vermögen sieht (vgl. Tab. 175). In diesem Sinne bemerkt auch H.F. Autenrieth 1802, der Mensch sei dadurch bestimmt, dass seine Handlungen im Gegensatz zu den Bewegungen der Tiere nicht allein auf

»körperliches Wohlseyn und Entfernung von körperlichem Uebelbefinden« gerichtet seien, sondern dass der »Zweck« menschlicher Handlungen vielfach »nichts mehr mit einem Streben nach körperlichem Wohlbefinden, seiner Natur nach, gemein hat; oft diesem Streben widerspricht«.²⁵⁹

Vor ganz anderem theoretischen Hintergrund argumentiert in den 1860er Jahren A.R. Wallace, der Mitbegründer der Evolutionstheorie, wenn er behauptet, sowohl bestimmte körperliche Merkmale des Menschen (z.B. seine Stimme und seine Hände) als auch seine mentalen Fähigkeiten (z.B. das abstrakte Denken und die Moral) hätten nicht durch Natürliche Selektion entstehen können. Wallace ist dieser Auffassung, weil er diese Merkmale des Menschen für nicht nützlich im Sinne einer biologischen Funktionalität hält – weder für das Individuum, noch für die Gruppe, in der er lebt: »The utilitarian hypothesis (which is the theory of natural selection applied to the mind) seems inadequate to account for the development of the moral sense«.²⁶⁰ Nicht nur hinsichtlich der Entstehung einzelner Merkmale, auch im Hinblick auf die Mechanismen, die in der Kulturentwicklung des Menschen wirksam sind, hält Wallace die biologische Selektion für nicht ausschlaggebend. Denn er stellt fest, dass Moralität und auch Intelligenz nicht unbedingt diejenigen Menschen auszeichnet, die im Leben am besten fortkommen und sich am schnellsten fortpflanzen – und doch sei die Kulturentwicklung auf eine Erhöhung der Moralität und Intelligenz gerichtet: »it is indisputably the mediocre, if not the low, both as regards morality and intelligence, who succeed best in life and multiply fastest. Yet there is undoubtedly an advance – on the whole a steady and a permanent one – both in the influence on public opinion of a high morality, and in the general desire for intellectual elevation«.²⁶¹ Diese mentalen Fähigkeiten und sozialen Institutionen haben es nach Wallace dem Menschen ermöglicht, dem Mechanismus der natürlichen Selektion zu entkommen (»Man has [...] escaped ›natural selection‹«²⁶²). L. Büchner spricht im Anschluss daran deutlich von einer *Befreiung des Menschen von der Selektion*: Es »befreit sich der Mensch nach und nach [...] selbst von der die ganze übrige Natur beherrschenden natürlichen Zuchtwahl«.²⁶³ Wallace sieht in der Befreiung des Menschen von der die übrige organische Natur beherrschenden Selektion eine Art Beweis für die Existenz höherer Wesen, von denen die intellektuelle und moralische Ausrichtung des Menschen herrührt (»the surest proof that there are other and higher existences than ourselves«²⁶⁴). Bereits Wallaces Zeitgenossen stellen aber auch die Selektionsbefreiung des Men-

schen in einen natürlichen Entwicklungskontext. Ohne spiritistischen Spekulationen zuzuneigen, propagiert T. H. Huxley am Ende des 19. Jahrhunderts eine scharfe Opposition zwischen der Natur auf der einen und dem Menschen auf der anderen Seite. Vor allem die Prinzipien des ethischen Handelns, die für den Menschen kennzeichnend seien, lassen sich nach Huxley in keiner Weise aus der Natur ableiten.²⁶⁵

P. Alsberg spricht 1922 in diesem Zusammenhang von dem Prinzip der **Körperrausschaltung**²⁶⁶ und der **Naturbefreiung**²⁶⁷, die die *Sonderstellung*²⁶⁸ des Menschen im Bereich des Organischen begründen. Während die Tiere nach Alsberg dem »Körperprinzip« unterliegen, sei es dem Menschen v.a. durch seinen Einsatz von Werkzeugen – z.B. seiner »außerkörperlichen Abwehrmethoden«²⁶⁹ mittels des Werfens von Steinen – gelungen, seine biologischen Funktionen von seiner körperlichen Verfassung unabhängig zu machen: »Das Entwicklungsprinzip des Tieres ist das Prinzip der Körperanpassung (Körperfortbildung), das Entwicklungsprinzip des Menschen ist das Prinzip der Körperrausschaltung vermittels künstlicher Werkzeuge«²⁷⁰.

E.A. Hooton bringt einen ähnlichen Gedanken 1937 auf den Begriff, indem er es für ein Charakteristikum des Menschen hält, sich von der *Umwelt-determination* (↑Umwelt) befreit zu haben, die die Evolution der nichtmenschlichen Lebewesen beherrscht: »Infra-primate evolution is characterized by passivity of the organism, which evolves through a sort of environmental determinism. In man, on the contrary, evolution has become autodirective. The balance of power has shifted from the environment to the organism. [...] Natural selection has been tossed out of the saddle and is prostrate somewhere back in the muck«²⁷¹. In Bezug auf die Entwicklung des Menschen spricht Hooton von der *selbstgerichteten Evolution* (»autodirective evolution«).²⁷²

Für H. Miller ist es 1964 die durch das Leben in der Gruppe erzeugte Isolation gegenüber dem Selektionsdruck, die eine Entwicklung nach anderen Prinzipien in Gang gesetzt hat als denen der natürlichen Selektion: »Through their efficient nurture of progeny, human populations secure their repeated regeneration not by fitting individuals to meet external conditions but by removing them from these; for here the effective environment of the group has come to be nothing else than the group itself«²⁷³. Nach Miller hat das Sozialleben des Menschen um den Einzelnen eine schützende Hülle oder einen Muff erzeugt, der ihn gegenüber dem Druck der Selektion isoliert. Die schützende Isolation kommt dabei v.a. den jungen, in der Entwicklung befindlichen Individuen zu

Gute (»insulating the growing generations from all selective pressures«²⁷⁴). Der Prozess der Menschwerdung besteht demnach also in einer Befreiung vom Selektionsdruck (einer *Selektionsausschaltung*), die Miller als eine Domestikation beschreibt und daher statt vom *Homo sapiens* vom *Homo ultradomesticus* spricht. Durch die Veränderung seiner Umwelt schaffe der Mensch sich seine eigene Nische, der er sich anpasse. Die Selektion, der er unterliegt, kann daher als eine *Selbstselektion* (↑Selektion) beschrieben werden. (Vollständig ausgeschaltet ist die biologische Selektion auch beim Menschen nicht. Sie ist bei ihm v.a. pränatal wirksam.) Weil aber auch andere Organismen als der Mensch sich gegenüber dem direkten Einfluss der Umwelt zu isolieren versuchen – wie Miller selbst bemerkt²⁷⁵ –, kann die Isolation als solche noch nicht als ein spezifisches Humanum gelten.

Homo fines-delicens?

Die Isolation gegenüber Selektionsdrücken macht allerdings eine Entwicklung möglich, an deren Ende andere Zweckorientierungen des Handelns stehen als die in der organischen Natur durchgängig angestrebten: Sie ermöglicht die Emanzipation von dem universalen biologischen Zweck der Fitnessmaximierung durch Reproduktion. Diese Emanzipation ist ein für das Leben des Menschen im Vergleich zu dem der Tiere zentrales Moment. In Bezug auf den Menschen ist die Evolution der Lebewesen damit als ein Prozess zu verstehen, der in der sukzessiven komparativen Steigerung eines Merkmals von Lebewesen – ihrer Fitness – bestand, bis diese Perfektionierung dazu führte, dass es sich selbst aufhob. Der Grund für diese Selbstaufhebung der Fitnessmaximierung besteht offenbar darin, dass der biologische Zweck der (komparativen) Fitnesssteigerung durch ein Mittel erfolgte, das sich so weit verselbständigte, bis es sich dem biologischen Zweck, dem es diente, nicht mehr unterordnen ließ. Dieses ursprüngliche biologische Mittel, das kulturelle Zweck geworden ist, ist die Fähigkeit zur Flexibilität und zur Distanzierung von den unmittelbaren biologischen Bedürfnissen. Sie kulminiert in der kulturellen Selbstgestaltung, wie sie dem Menschen möglich ist. Die Flexibilität in Bezug auf die Erreichung der biologischen Zwecke, die als Mittel der Fitnessmaximierung eine fortschreitende Emanzipation von den Widrigkeiten der Umwelt bedeutete, mündete in eine *Emanzipation von der funktionalen Ordnung des Lebens selbst*, d.h. von der Universalität der Fitnessmaximierung.

Die nicht-menschlichen Lebewesen unterscheiden sich voneinander in den Mitteln, mit denen sie die

immer gleichen Ziele verfolgen; der Mensch unterscheidet sich von ihnen in der Variation nicht nur der Mittel, sondern auch der Ziele. Auf den Begriff gebracht werden diese Entwicklungsverhältnisse zu Beginn des 20. Jahrhunderts durch G. Simmel mit seiner These, in der Kulturentwicklung des Menschen liege eine »große Axendrehung des Lebens« vor.²⁷⁶ Mit Simmel lässt sich daher sagen, der Mensch sei sich »seiner Teleologie am wenigsten gewiß« oder »das unzweckmäßige Wesen«: »Der Mensch hat eine Existenzstufe erlangt, die über dem Zweck steht. Es ist sein eigentlicher Wert, daß er zwecklos handeln kann« (vgl. Tab. 175).²⁷⁷

Die Achsendrehung betrifft die teleologische Orientierung des menschlichen Handelns: Worauf die Tiere funktional durchgängig als Ziele ihres Verhaltens ausgerichtet sind, ihre Selbsterhaltung und Fortpflanzung, kann für den Menschen den Status eines bloßen Mittels erhalten; und was umgekehrt den Tieren Mittel für ihre biologischen Ziele ist, kann für den Menschen zum Zweck werden. In biologischer, d.h. funktionaler Hinsicht ist der Mensch also ein umgedrehtes Tier: *Homo fines-invertens*, das sich seine Zwecke frei setzen kann: *Homo fines-deligens*.

Verbunden mit dieser Bestimmung ist auch die Beschränkung echter Kreativität auf den Bereich des Menschen. Für M. Bunge gehört es zu den Definitionsmerkmalen einer Gemeinschaft als »menschlich«, dass diese Mitglieder habe, die *absolut kreativ* (»absolutely creative (original)«) sind.²⁷⁸ Wird auch Tieren eine Kreativität zugesprochen, so ist diese doch eine

bloße Kreativität der Mittel und bleibt bezogen auf die für die Definition von »Tier« essenzielle funktionale Ausrichtung auf Überleben und Fortpflanzung. Es kann vor diesem Hintergrund als ein zentrales Merkmal des Menschen gelten, eine Zweckkreativität zu entfalten, die darin besteht, neben den biologischen Zwecken des Überlebens und Fortpflanzens andere Zwecke zu setzen und systematisch zu verfolgen.²⁷⁹ Der Mensch ist also insofern einzigartig, als die sozial und kulturell etablierten Zwecke für die Determination seines Verhaltens einflussreicher werden können als die biologischen (Goldschmidt 1993: »A major point of difference between mankind and other animals is the human capacity to draw its behavioural motivation from the community to supplement or even over-ride biologically driven behaviour«²⁸⁰; vgl. auch Irons 1997: »I take it as abundantly clear that, in modern societies, cultural success either lowers reproduction or has no effect on reproduction«²⁸¹).

»das Tier auf Umwegen schlechthin«

Ihren Ausdruck findet die menschliche Zweckkreativität, d.h. seine Freiheit vom biologischen Imperativ zur Fitnessmaximierung, nicht zuletzt in der Pluralität der menschlichen Kulturen und der Individualität des Menschseins. Mit E.M. Cioran lässt sich vom Menschen sagen: »Inmitten der Unzahl seiner Attribute erscheint er als das denkbar unbestimmteste aller Wesen. Gehen die Tiere geradewegs auf ihr Ziel zu, so verliert er sich auf Umwegen: er ist das Tier auf Umwegen schlechthin.«²⁸²

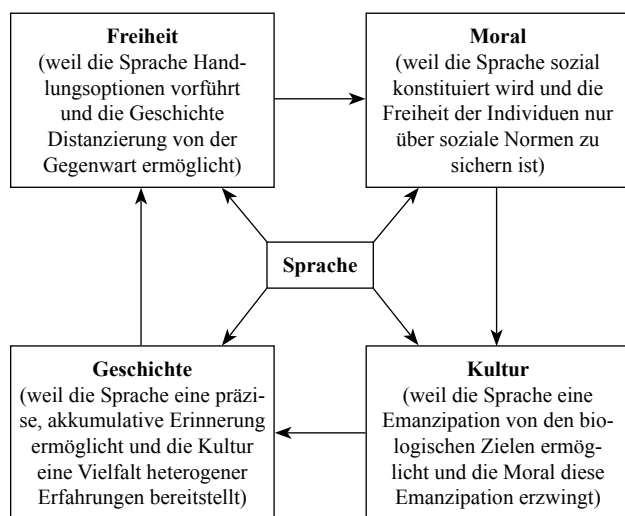


Abb. 289. Ein Bündel charakteristischer Merkmale des Menschen und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen.

Ende und Aktualität der Frage nach dem Wesen

Antworten auf die Frage nach dem Wesen des Menschen, die auf eine definitive Bestimmung zielen, sind in der Gegenwart allerdings selten geworden. Wie in vielen anderen Bereichen tritt auch in der wissenschaftlichen Anthropologie die Frage nach dem »Was ist?« zugunsten der Frage nach dem »Wie?« zurück (die von K.R. Popper 1957 diagnostizierte Ablösung des »methodologischen Essentialismus« durch den »methodologischen Nominalismus«²⁸³). In Publikationen, die an eine weitere Öffentlichkeit gerichtet sind, hält sich die Frage »Was ist der Mensch?« aber zumindest als beliebte Titelfrage.²⁸⁴ Die Antworten, die etwa im »Humanprojekt« der »Berlin-Brandenburgischen Akademie der Wissenschaften« im Jahr 2008 auf diese Frage gegeben werden, zielen aber vielfach bewusst ge-

rade an der Frage vorbei: »Hinter Fragen dieser Art wittere ich mangelndes Interesse für die konkrete Vielfalt der jeweils ›lebendigen Individuen‹« (F. Cerutti); »It is widely agreed nowadays that we should not expect to find an absolute difference between humans and other animals« (J. Dupré); »Die Frage danach, was der Mensch ist, weist die Psychologie als unbeantwortbar zurück« (A. Freund).²⁸⁵ Die Frage erscheint manchen bereits in ihrer knappen Form als eine Provokation; es zeige sich darin ein »herrisch auftretendes Definitionsbegehren« (J. Mittelstraß).²⁸⁶ H. Schnädelbach ist 1989 der Auffassung, die Frage ›Was ist der Mensch?‹ sei keine wissenschaftliche Frage, weil sie keinen einheitlichen Forschungsgegenstand konstituiere. Weil der Mensch eine Kategorie zwischen den Disziplinen ist, konstatiert Schnädelbach, dass die wissenschaftlichen Antworten auf die Frage »bloße Anwendungen dessen sind, was die jeweiligen Leitwissenschaften (Biologie, Evolutionstheorie, Ökologie, Geschichte, Sozialwissenschaften) in ihrem jeweiligen Kernbereich viel genauer wissen«. ²⁸⁷ In der wissenschaftlichen Darstellung bilde der Mensch daher ein »bloßes Epiphänomen des anderweitig viel zuverlässiger Erforschten«. ²⁸⁸

Es ist also offenbar nicht zeitgemäß, nach den Wesensdifferenzen zwischen Menschen und Tieren oder Menschen und Maschinen zu suchen. Dies gilt, weil die Grenzen begrifflich und sachlich unscharf werden: begrifflich v.a. hinsichtlich der Mensch-Tier-Differenz durch den Verlust der traditionsreichen Konzepte wie ›Kultur‹, ›Geist‹ und ›Sprache‹ in ihrer Rolle als Grenzbegriffe (s.u.) sowie sachlich hinsichtlich der Mensch-Maschinen-Differenz durch die zunehmende körperliche Verschmelzung dieser ehemals getrennten Welten (durch Prothesen, Schrittmacher, Neuroenhancer etc.).

Zeitgemäß ist es folglich, Visionen über »Anthropotechnik« (P. Sloterdijk 1999²⁸⁹) und eine zukünftige selbst gesteuerte Evolution des Menschen zu entwickeln. Das Zeitalter des »Posthumanismus«, in dem der Schritt vom *Homo sapiens* zum »Homo s@apiens« (R. Kurzweil 1999²⁹⁰) vollzogen sein wird, soll den Abschied von der labilen, verderblichen »Wetware« der biologischen Systeme bringen. An ihre Stelle sollen alterslose und aus Sicherheitskopien jederzeit wieder belebbare digitale Menschen treten, die über eine vielfach höhere kognitive und damit auch soziale, ethische und ästhetische Kompetenz als der biologische Mensch verfügen. Vorgeschlagen wird eine solche Vision des ewigen Lebens als Ergebnis der Verschmelzung von Computer- und Biotechnologie bereits 1981 durch R. Jastrow.²⁹¹

Bewusster Definitionsverzicht

Die diagnostizierte undefinierbarkeit des Menschen ergibt sich damit aus der Dynamik seiner Selbstgestaltung: Weil der Mensch seine Welt beständig verändert, seine Identität aber erst in dieser Welt entsteht, verändert er auch beständig sich selbst.²⁹² Als Resümee aus den vielfältigen Definitionsversuchen des Menschen wird daher der Schluss gezogen, dass die Tatsache der undefinierbarkeit des Menschen sein zentrales Definitionsmerkmal ausmacht.²⁹³ Zu diesem Schluss gelangt M. Scheler in seiner Philosophischen Anthropologie bereits 1915: »gerade die Undefinierbarkeit gehört zum Wesen des Menschen. Er ist [...] ein ewiges ›Hinaus‹ des Lebens über sich selbst«. ²⁹⁴ Diese Definitionslosigkeit hält Scheler für ein Kennzeichen der Moderne; 1929 schrieb er: »Wir sind in der ungefähr zehntausendjährigen Geschichte das erste Zeitalter, in dem sich der Mensch völlig und restlos ›problematisch‹ geworden ist; in dem er *nicht* mehr weiß, was er ist; zugleich aber auch *weiß*, daß er es nicht weiß«. ²⁹⁵ Als Reaktion auf die Bestimmungsversuche des Menschenbegriffs in der Philosophischen Anthropologie der 1920er Jahre zieht auch G. Anders die Konsequenz: »Das Wesen des Menschen besteht darin, daß er kein Wesen hat«²⁹⁶ (1937: »l'artificialité est la nature de l'homme et son essence est l'instabilité«; »l'essence de l'homme consiste effectivement en sa non-fixité«²⁹⁷). Bis in die Gegenwart findet sich diese Auffassung in vielen Variationen formuliert. So heißt es 1940 bei J. Ortega y Gasset: »Der Mensch hat keine Natur [naturaleza]. Was er hat, ist Geschichte [historia], denn Geschichtlichkeit ist die Seinsweise eines Wesens, das ganz grundlegend und radikal Beweglichkeit und Veränderung ist«. ²⁹⁸ J. Habermas schreibt 1958: »den Menschen gibt es so wenig wie ›die‹ Sprache. Weil Menschen sich erst zu dem machen, was sie sind, und das, den Umständen nach, je auf eine andere Weise, gibt es sehr wohl Gesellschaften oder Kulturen, über die sich, wie über Pflanzenarten oder Tiergattungen, allgemeine Aussagen machen lassen; aber nicht über ›den Menschen‹«. ²⁹⁹ Und T.W. Adorno behauptet 1966: »Was der Mensch sei, läßt sich nicht angeben«. ³⁰⁰ In diesem Verdikt sieht Adorno keine »besonders erhabene Anthropologie sondern ein Veto gegen jegliche«. ³⁰¹

Seit den 1960er Jahren wird die Suche nach einer Essenz des Menschen grundsätzlich kritisiert und in seiner historischen Bedingtheit als ein »Diskurs« relativiert. Nach M. Foucault besteht eine Inkompatibilität zwischen dem klassischen Diskurs, der sich um »Repräsentationen« bemüht, und der Existenzweise des Menschen.³⁰² »Der Mensch« bildet für Foucault

Anatomie	
Anzahl der Zelltypen	210
Anzahl der Knochen	212
Anzahl der Haare	10 ⁵
Anzahl der Zellen	10 ¹³
Anzahl der endosymbiotischen Organismen (Bakterien im Darm)	10 ¹⁴
addierte Länge der DNA-Fäden in einer diploiden Zelle	1,8 m
Länge der Blutgefäße	1.500 km
Anzahl Nervenzellen im Gehirn	10 ¹⁰
Anzahl Synapsen im Gehirn	10 ¹²
Länge aller Nervenfasern	10 ⁶ km
Hautoberfläche	1,5-1,8m ²
Gewichtsanteil der Elemente	O: 63%, C: 20% H: 10%, N: 3%
Physiologie	
täglicher Energiebedarf	10.000 kJ
täglich geatmete Luftmenge	10.000 l
Anzahl der pro Sekunde auf- und abgebauten Zellen	10 ⁷
Zeitraum, in dem alle Zellmembranen des Körpers ersetzt sind	20 Tage
Anzahl unterscheidbarer Farbtöne	200
Anzahl unterscheidbarer Düfte	10.000
Anzahl der Stellen der Zahl Pi, die Akira Haraguchi aufsagen konnte	100.000
Genetik	
Anzahl der Basenpaare der DNA	3x10 ⁹
Anzahl proteinkodierender Gene	23.000
Anteil proteinkodierender Gene an DNA (Exons)	3%
Anzahl kodierter Proteine	500.000
Anteil viraler DNA im Genom	9%
genetische Übereinstimmung zweier beliebiger Menschen	99,9%
Anzahl Mutationen Eltern-Kind	60
Population	
Summe aller Individuen in der Geschichte	10 ¹¹
geschätzte Populationsgröße vor 2 Mio. Jahren (Individuen)	10.000
max. Wachstumsrate (1963)	2,19%
Evolution	
evolutionäres Alter (Jahre) (<i>Homo sapiens</i>)	195.000
genetischer Unterschied zum Schimpanse	0,6%
Kultur	
gegenwärtige Anzahl der Sprachen	5.000-7.000
Ethnien mit spezif. Kulturtradition	2.500-8.000
Indigene Völker (Territorialbezug)	4.000-5.000
Staaten	194
Kulturregionen, Zivilisationen	2-ca. 20

Tab. 179. Der Mensch in Zahlen (u.a. nach Kunsch, K. (1997/2007). *Der Mensch in Zahlen*; Antweiler, C. (2007). *Was ist den Menschen gemeinsam?*: 32).

nicht einen konstanten Gegenstand, sondern eine variable Größe in einem historisch kontingenten Diskurs und stellt somit eine »Erfindung« dar.³⁰³ Dem Diskurs, der den Menschen hervorgebracht hat, schreibt Foucault ein junges Alter zu; ebenso wie der Mensch in diesem Diskurs erfunden wurde, kann er auch wieder verschwinden »wie am Meeresufer ein Gesicht aus Sand«.³⁰⁴

Gegen die Versuche, das »Wesen« oder die »Natur« des Menschen zu bestimmen, werden in den letzten Jahren auch Argumente angeführt, die aus der evolutionären Entstehung des Menschen abgeleitet werden. D. Hull argumentiert 1978, wenn biologische ↑Arten über den genealogischen Zusammenhalt von Individuen definiert werden, würde das Kriterium der Zugehörigkeit zu einer Art nicht mehr ein intrinsisches Merkmal von Individuen sein, sondern eine relationale Eigenschaft, so dass überhaupt keine intrinsische Wesensbestimmung mehr gegeben werden könne und es auch kein Wesen des Menschen gebe: »If species are interpreted as historical entities, then particular organisms belong in a particular species because they are part of that genealogical nexus, not because they possess any essential traits. No species has an essence in this sense. Hence there is no such thing as human nature«.³⁰⁵ Es kann nach Hull zwar Merkmale geben, die zurzeit nur Mitgliedern der Art *Homo sapiens* zukommen; dies wäre aber ein bloß kontingentes Faktum zu einem Zeitpunkt der Evolution. Als historische Einheit könnten sich die Merkmale von Menschen ändern, ohne dass diese einer anderen Art zugerechnet werden müssten. Andere Vertreter der Auffassung, biologische Arten seien nicht als Klassen, sondern als Individuen zu verstehen, äußern ähnliche Meinungen (Ghiselin 1997: »What does evolution teach us about human nature? It tells us that human nature is a superstition«³⁰⁶). In seiner Kritik der »Evolutionären Psychologie« (↑Kulturwissenschaft) schließt sich D.J. Buller 2005 dieser Meinung an. Für Buller macht die Rede von der menschlichen Natur keinen Sinn, weil es keine universal und exklusiv den Menschen zukommenden Eigenschaften gebe (»strictly speaking, there are no characteristics that are universally distributed among all and only human beings«).³⁰⁷ Die Auffassung von menschlichen Universalien sei auch grundsätzlich mit einem evolutionären Verständnis der menschlichen Art nicht vereinbar.³⁰⁸

Die evolutionäre Entstehung des Menschen muss aber andererseits nicht gegen die Anerkennung von allgemeinen Aussagen über den Menschen sprechen. Trotz der großen Variation in psychischen Eigenschaften kann es hier ebenso Gemeinsamkeiten im

Vergleich zu anderen Arten geben wie im Bereich der Anatomie und Physiologie.³⁰⁹ Außerdem ist es nicht ohne weiteres klar, warum die Kategorie »Mensch« als biologische Spezies verstanden werden sollte. Der Begriff könnte auch als eine Lebensform bestimmt werden, die zwar auf der Erde in nur einer biologischen Spezies vorliegt, die aber prinzipiell in verschiedenen, unabhängig voneinander verlaufenden phylogenetischen Zusammenhängen entstehen kann, nämlich als die Lebensform von Organismen, die sich auf selbstgesetzte Ziele verpflichten sowie die Entscheidungen für ihr Handeln begründen und rechtfertigen können.

Eine solche Bestimmung des Menschen über seine Fähigkeit zur Zielsetzung und Freiheit (vgl. Tab. 175) kann auch eine Begründung für die Ablehnung einer »Natur« oder eines »Wesens« des Menschen liefern: Die Festlegung des Menschen auf ein Wesen ist prinzipiell ideologieverdächtig, weil die Wandelbarkeit, Distanzierungsfähigkeit von allem Überkommenen, den Menschen auszeichnet. Darin liegt aber selbstverständlich selbst eine Bestimmung: »Das Unwandelbare am Menschen ist seine Wandelbarkeit« (Böhme, Matussek & Müller 2000).³¹⁰

Was den Menschen gemeinsam ist

In der Ethnologie werden die Gemeinsamkeiten der Menschen unter dem Titel der menschlichen *Universalien* diskutiert. Traditionell gibt es allerdings ein Vorbehalt unter Ethnologen, das Gemeinsame zu betonen. Herausgestellt werden in der Ethnologie vielmehr die Unterschiede zwischen den Kulturen; Ethnologen verstehen sich selbst traditionell als Advokaten der Vielfalt, nicht der Einheit der Menschheit.³¹¹ Nicht beliebt ist die Rede von Universalien unter Ethnologen, weil damit idealisierende oder verdeckt normative Ansprüche verbunden sein können. Eine kleine Gruppe von Ethnologen hat sich des Themas aber immer angenommen. Erste Listen von Universalien stellt der Ethnologe G.P. Murdock seit 1945 auf (vgl. Tab. 181). Sie sind ausgehend von einer umfangreichen Übersicht über die Kulturen des Menschen gewonnen.

Ein verstärktes Interesse finden Universalien seit Ende der 1980er Jahre ausgehend von evolutionären Ansätzen in der Psychologie, die darauf zielen, den menschlichen Geist (»the human mind«) als ein aus einer Vielzahl von adaptierten Modulen zusammengesetztes Produkt der Evolution zu beschreiben.³¹² Die Einheitlichkeit der Selektionsbedingungen in der langen, den menschlichen Geist prägenden Phase der Steinzeit habe bei allen Menschen ein in seinen Grundzügen einheitlich strukturiertes mentales

performativ

Spiel
Tanz
Musik
Rituale
Totenbetrauerung
Herstellung von Schmuck und Artefakten
Geschenke
Aggressionsbereitschaft und Gewalttätigkeit bei Männern

kognitiv

Sprache
Metapherngebrauch
Denken in logischen Relationen
Religion, Aberglaube und Kosmologie
Medizin

emotional

Grundemotionen von Freude, Traurigkeit, Wut, Furcht, Überraschung und Ekel
konstanter mimischer Ausdruck der Grundemotionen
Neid

zwischenmenschlich

Geschichtenerzählen
Klatsch
Humor
Lügen
Empathie
Zuweisen intentionaler Zustände (»theory of mind«)

moralisch

moralische Bewertungen
Schuldgefühle
Reziprozität
moralische Empörung, inklusive Rache
Strafen und Gesetze, u.a. gegen Mord und Vergewaltigung

sexuell

Geschlechtsstereotypen
geschlechtstypische Arbeitsteilung mit Kinderaufzucht als primär weibliche Angelegenheit
Eifersucht
Flirtverhalten
geschlechtstypische Partnerwahlkriterien (Männer: Status; Frauen: Jugend und Gesundheit)

sozial

Besitz
Gastfreundschaft
Familien mit Mutter und Kind als Kern
Nepotismus
Inzestscheu
Großmutter als Helferin bei der Kinderbetreuung

Tab. 180. Menschliche Universalien, d.h. kulturübergreifend vorkommende Eigenschaften, Vermögen und Einstellungen (geordnet und leicht verändert nach einer Liste von Chasiotis, A. (2007). *Evolutionstheoretische Ansätze im Kulturvergleich*. In: Trommsdorff, G. & Kornandt, H.-J. (Hg). *Theorien und Methoden der kulturvergleichenden Psychologie*, 179-219: 205).

age-grading	etiquette	joking	population policy
athletic sports	faith healing	kin-groups	postnatal care
bodily adornment	family	kinship nomenclature	pregnancy usages
calendar	feasting	language	property rights
cleanliness training	fire making	law	propitiation of supernatural beings
community organization	folklore	luck superstitions	puberty customs
cooking	food taboos	magic	religious ritual
cooperative labor	funeral rites	marriage	residence rules
cosmology	games	mealtimes	sexual restrictions
courtship	gestures	medicine	soul concepts
dancing	gift giving	modesty concerning natural functions	status differentiation
decorative art	government	mourning	surgery
divination	greetings	music	tool making
division of labor	hair styles	mythology	trade
dream interpretation	hospitality	numerals	visiting
education	housing	obstetrics	weaving
eschatology	hygiene	penal sanctions	weather control
ethics	incest taboos	personal names	
ethnobotany	inheritance rules		

Tab. 181. Offene Liste von 73 Universalien menschlicher Kulturen, die aufgrund eines umfassenden Kulturvergleichs ermittelt wurde. Die Universalien sind in alphabetischer Reihenfolge angeordnet, so dass der Eindruck einer sachlichen Systematik vermieden wird (nach Murdock, G.P. (1945). *The common denominator of cultures*. In Linton, R. (ed.). *The Science of Man in the World Crisis*, 123-142: 124).

System geformt (↑Kulturwissenschaft: Evolutionäre Psychologie).

Definiert werden kulturelle Universalien von Ethnologen allerdings auf der Ebene von Gesellschaften, nicht von Individuen (Brown 2004: »Human universals – of which hundreds have been identified – consist of those features of culture, society, language, behavior, and mind that, so far as the record has been examined, are found among all peoples known to ethnography and history«³¹³; Antweiler 2007: »Universalien [sind] Merkmale oder Phänomene, die in allen Gesellschaften vertreten sind«³¹⁴). Universalien müssen also nicht in allen Individuen, sondern nur in allen Kulturen instanziiert sein. Die Existenz von sprachunfähigen menschlichen Individuen spricht also z.B. nicht gegen die Annahme von Sprache als Universalie aller menschlichen Kulturen. In ethnologischen Studien werden Universalien in der Regel in empirischen Studien komparativ gewonnen. Nur vereinzelt wird mit ihnen der Anspruch verbunden, die Kategorie »Mensch« zu definieren (Brown 2000: »human universals must play a part in understanding what it is to be human«³¹⁵). Mit diesem Ziel könnte zwischen *essenziellen* (oder notwendigen) und *akzidentellen* (oder kontingenten) Universalien unterschieden werden; letztere wären dann Universalien, die den Typus oder die Lebensform »Mensch« definieren (wie Sprache), im Gegensatz zu Universalien, die kontingenterweise zurzeit allen menschlichen Kulturen zukommen (wie Religion).

»Mensch« als Kategorie der Zuschreibung

Die Betonung, dass die Grenzen der Kategorie »Mensch« nicht allein von Seiten der Naturwissenschaften gezogen werden können, sondern sich aus vielfältigen kulturellen Praxen und Aushandlungsprozessen ergeben, findet sich inzwischen auch bei Naturwissenschaftlern. »Mensch« sei ein »kulturbezogener Zuschreibungsbegriff«, so H. Markl im Jahr 2001. Auch ein nicht mehr lebendes Individuum kann nach Markl als »Mitglied der Menschengemeinschaft« angesehen und als »Mensch« behandelt werden, insofern ihm eine Würde zugeschrieben und ihm mit Achtung begegnet werden kann.³¹⁶ Nicht alle Menschen, oder zumindest nicht alle Körper, die in bestimmten Kontexten als Menschen behandelt werden, wären danach also Lebewesen.

Diffusion des Humanen: Verlust aller Grenzbegriffe

Als Gattungswesen kann der Mensch tatsächlich an ein Ende kommen, wenn sein Körper und seine Psyche in die Hände von Ingenieuren gegeben werden, die diese nach beliebigen Vorgaben zielgerichtet gestalten. Im Kontext solcher Entwicklungen wird der Begriff »Mensch« von einer ehemals normativ geschützten Kategorie zu einem diffusen, in seiner Anwendung unsicheren Konzept transformiert. Er markiert eher Problemfelder und provoziert offene Fragen, als dass er klare Orientierungen zu geben vermag. So kann der Begriff des Menschen kaum noch zu einem Sicherungsdiskurs beitragen, der übli-

1. fähig zur Lautsprache mit Grammatik und Syntax sowie mit Mitteilungsfunktion	16. fähig zu geteilter Intentionalität (<i>shared intentionality</i>) und kollektiv geteilter Intentionalität ab dem 3. bzw. 4. Lebensjahr → Kollaboration
2. fähig zur Bildung dauerhafter überfamiliärer Gemeinschaften	17. fähig zur intendierten Instruktion, d.h. der Absicht, die Psyche (nicht nur das Verhalten) von Sozialpartnern zu beeinflussen (<i>second order intentionality, narrative thought</i>)
3. fähig zu dauerhaften persönlichen Beziehungen zu Verwandten und Nichtverwandten	18. sprachliche Repräsentation früherer, gegenwärtig nicht räumlich präsenter und/oder zukünftiger Zustände und Konzepte; Geschichtsbewusstsein
4. fähig zur kulturellen, außergenetischen Übertragung (<i>transmission</i>) i.e.S.	19. Vermittlung zwischen Intelligenzmodulen (<i>cognitive fluidity, metarepresentation</i>)
5. fähig zur Werkzeugherstellung mittels hergestellter Werkzeuge (<i>intentional affordances, artifacts</i> i.e.S.)	20. komplexe Technologie (→ Möglichkeit des Überschusses, → Arbeitsteilung, → Hierarchie)
6. fähig zur Verdinglichung von Sachverhalten (Begriffe für Eigenschaften von Objekten)	21. Arbeitsteilung
7. fähig zur Zeitvergegenwärtigung (→ Antizipation, Bedürfnisantizipation; → Bedürfnisrückstellung; → zukunftsorientierte kulturelle Variation (<i>constructed virtual future reality</i>); Zukunftsvorsorge	22. fähig zur Bildung großer Gesellschaften (deutlich größer als Populationen anderer höherer Primaten)
8. fähig und abhängig von Lernen mit echter Instruktion und Imitation i.e.S. (statt nur Emulationslernen)	23. Möglichkeit der starken Veränderung der Umwelt → Selektionsdruckänderung
9. fähig zu außerkörperlicher Tradierung von Wissen (Schrift, Monumente)	24. fähig der künstlichen langfristigen Beeinflussung von Lebewesen: Domestikation
10. fähig zur Modifikation von Innovationen und generationsübergreifenden Akkumulation durch zuverlässige Weitergabe (<i>cumulative cultural evolution, »Wagenhebereffekt«, ratchet effect</i>)	25. Expressive Kultur in Form von Kunst, Musik, Performanz (Tanz)
11. fähig zur spontanen (nicht induzierten) Kommunikation mit arbiträren Symbolen	26. sozial konstruierte Geschlechtskonzepte, -ideale und -rollen (<i>gender</i>)
12. fähig zur Kommunikation i.e.S., d.h. unter der bewussten Annahme, dass man selbst Informationen hat, die andere nicht haben (<i>truly communicative, intentional teaching</i>)	27. Heimlichkeit des Geschlechtsverkehrs
13. fähig zur Kontrolle des Verhaltens und Verarbeitung psychischer Verunsicherungen	28. häufig lebenslange (oft polygyne) Paarbindung; Tendenz zur Familiarisierung des Manns, hoher väterlicher Aufwand (<i>male paternal investment</i>)
14. fähig ab dem 9. Lebensmonat zu Aktivitäten mit geteilter Aufmerksamkeit (<i>joint intentional activities</i>)	29. fähig zur Empfängnisverhütung, bewussten Nichtfortpflanzung (→ potentiell gegen Tendenz der Maximierung der genetischen Repräsentation in der Folgegeneration)
15. Verständnis anderer Personen als intentionale Akteure (soziale Kognition, <i>understanding conspecifics; emphronesis</i>), nüchtern (soziale Kognition) oder gefühlsmäßig (Empfindung, Empathie); → Intersubjektivität/Perspektivenübernahme, → Instruktion)	30. fähig zur bewussten Selbsttötung (→ potentiell gegen Tendenz der Maximierung der genetischen Repräsentation in der Folgegeneration)
	31. fähig zu Imagination, vielfältigem Spiel und Selbsttäuschung (<i>self-deception</i>)

Tab. 182. Charakteristika des Menschen. Der Pfeil (→) verweist auf wichtige Implikationen von Fähigkeiten (nach verschiedenen Autoren; aus Antweiler, C. (2007/09). *Was ist den Menschen gemeinsam? Über Kultur und Kulturen*: 171).

cherweise die Privilegierung menschlicher Gattungsmerkmale beinhaltet. Alle stabilen Unterscheidungen, die die traditionellen Antworten auf die Frage nach den Grenzen des Menschen unterstellen (geboren/ungeboren, lebendig/tot, Tier/Mensch, Mensch/Maschine: gezeugt/gemacht), sind in den letzten Jahrzehnten fraglich geworden (vgl. Tab. 183). Bezüglich dieser Oppositionspaare schien es bis ins 20. Jahrhundert hinein möglich, klare Differenzierungen vorzunehmen und die Sonderstellung des Menschen zu begründen. Unterdessen ist der Mensch einer immer radikaleren Kontingenz ausgesetzt, zunehmend von technischen Artefakten besiedelt und in seiner biologischen Substanz manipulierbar.³¹⁷

Deutlichen Ausdruck findet die neue Unschärfe in Bezug auf den Menschen auf begrifflicher Ebene: Alle großen Wörter, die ehemals die Funktion hatten, den Menschen als eine distinkte und einmalige Spezies auszuzeichnen, erscheinen seit Ende des 20. Jahrhunderts als unbrauchbar im Hinblick auf diese Funktion. Angefangen mit den Konzepten des *Bewusstseins* und der *Sprache*, die schon spätestens seit dem 19. Jahrhundert auch auf Tiere bezogen werden, über die Begriffe *Sozialverhalten* und *Kultur*, die seit Mitte des 20. Jahrhunderts fest in der Sprache der Biologie verankert sind, sind es seit Ende des Jahrhunderts schließlich auch die Begriffe *Geist*, *Vernunft* und *Freiheit*, die als nicht mehr geeignet

		zeitliche Dimension der Grenze	
		Anfang	Ende
Typ des Menschseins	Mensch als Individuum	<i>Zeugung</i> (Embryonen)	<i>Tod</i> (Partialtod durch Organausfall)
	Mensch als Gattungswesen	<i>Tier-Mensch-Übergangsfeld</i> (Tierkulturen)	<i>technische Gestaltung der Körper</i> (»Cyborgs«)

Tab. 183. Kreuzklassifikation von vier Grenzbereichen des Menschen (in Klammern problematische Entitäten).

deswegen, weil sie aus dem Englischen übernommen ist, in dem ›animal‹ allerdings eine andere (umfassendere) Bedeutung hat als ›Tier‹, weil es daneben noch andere Bezeichnungen für Tiere gibt, z.B. ›beast‹ oder ›brute‹ (und ›the human beast‹ oder ›the human brute‹ hat einen deutlich anderen Klang als ›the human animal‹; s.o.: ›animal rationale‹).³²²

erscheinen, den Menschen exklusiv zu charakterisieren. Die Konzepte werden im Rahmen dieser Entwicklung nicht vollständig aufgegeben, sondern erfahren eine interne Differenzierung und Aspektierung: Nicht mehr ohne Einschränkungen, sondern nur in jeweils spezifischer Hinsicht scheinen ›Bewusstsein‹, ›Sprache‹, ›Sozialität‹, ›Kultur‹, ›Geist‹, ›Vernunft‹ und ›Freiheit‹ den Menschen bestimmen zu können – in anderer Hinsicht werden sie aber gerade auch auf andere Lebensformen angewandt oder gänzlich abgelehnt (wie etwa ›Freiheit‹ von manchen Hirnforschern). Die zunächst noch schleichend sich vollziehenden Begriffsverschiebungen haben dabei ein Potenzial der weit reichenden Transformation kultureller Praktiken – und sind umgekehrt gerade Ausdruck einer sich vollziehenden kulturellen Transformation, die sich z.B. in den kommunikativ intensiv geführten, emotional aufgeladenen und ökonomisch zweckfreien Gemeinschaften mit Haustieren oder in Praktiken des Schutzes von Pflanzen und Tieren um ihrer selbst willen manifestiert.

Als Folge dieser Entwicklung ist es in der Gegenwart nicht wenig verbreitet, ›Mensch‹ und ›Tier‹ nicht als ein begriffliches Gegensatzpaar zu verstehen, sondern den Menschen selbst als ein Tier zu begreifen, wenn auch ein besonderes (Tinbergen 1951: »Auch der Mensch ist ein Tier. Es ist eine beachtliche und in vieler Hinsicht einzigartige Art, aber ein Tier ist er doch«³¹⁸). Ausdruck findet dies in den selbst unter Philosophen geläufig gewordenen Redeweisen von »dem Menschen und anderen Tieren« (E. Tugendhat 2003³¹⁹), den Menschen als »Tieren unter anderen Tieren« (M. Wild 2006³²⁰) oder dem »menschlichen Tier« (C. Taylor 1977³²¹). Der Verlust der »anthropologischen Differenz«, d.h. der kategorialen Verschiedenheit von Mensch und Tier, wird damit ausdrücklich auch in der Disziplin begrüßt, in der es um begriffliche Differenzierung geht. Als unbedenklich erscheint die Redeweise vielleicht auch

Der Menschenbegriff als kritische Ressource

Die gegenwärtige begriffliche Entdifferenzierung ist vielleicht nur vor einem Hintergrund denkbar, in dem die Differenzen auf anderem als begrifflichem Wege aufrecht erhalten werden. In vielen kulturellen Praktiken ist eine scharfe Abgrenzung von Mensch und Tier selbstverständlich. Die *Überwachung der Grenze* (»policing the boundary«³²³) zwischen Mensch und Tier erfolgt also inzwischen auf andere Weise als durch die großen traditionsreichen Begriffe. Wenn auch begrifflich nicht mehr klar stabilisiert, bezieht sich die Vorstellung des Menschen doch noch auf eine Einheit, die eine Perspektive der Gleichheit unter Beteiligten und die Etablierung einer Rechte- und Schutzgemeinschaft begründet. Der Begriff sollte in dieser Hinsicht auch begrifflich als eine kritische Ressource angesehen werden.

Welche Rolle dafür die traditionsreichen Grenzbegriffe spielen können, ist ungewiss. Gegenwärtig werden ›Kultur‹, ›Geist‹, ›Sprache‹ und ›Intelligenz‹ meist in der Weise zu operationalisieren versucht, dass sie auf die empirische Forschung an Tieren anwendbar sind und die mit den Begriffen bezeichneten Vermögen damit zumindest in Graduierungen auch nicht-menschlichen Lebewesen zugeschrieben werden können. Nur noch selten wird dafür argumentiert, diese Ausdrücke ausgehend von ihrer Grenzfunktion zu bestimmen und sie somit als Begriffe zu verstehen, die den Bereich des Menschlichen zu definieren vermögen. Möglich wäre ein solcher Weg: ›Kultur‹, ›Geist‹, ›Sprache‹ und ›Intelligenz‹ könnten dann genau das bezeichnen, was die Welt des Menschen gegenüber dem Verhalten der Tiere auszeichnet (M. Cartmill 1990: »What we mean by the word ›intelligence‹ is whatever distinguishes the human mind from those of beasts [; ...] what we mean by ›language‹ is whatever substantiates the judgement that nonhuman animals are unable to talk«³²⁴). Mit dieser argumentativen Strategie hätten die großen Begriffe

einen über die Zeit wechselnden empirischen Gehalt: Nachdem bei manchen Tieren z.B. die Fähigkeit zur Werkzeugherstellung beobachtet wurde, könnte diese Tätigkeit keine wesentliche Komponente zur Bestimmung des Begriffs ›Kultur‹ mehr sein.

Anthropologie

Einen ›Anthropologen‹ (griech. »ἄνθρωπολόγος«) kennt schon Aristoteles.³²⁵ Er versteht das Wort aber nicht im heutigen Sinn zur Bezeichnung des wissenschaftlichen Studiums des Menschen, sondern meint damit einfach einen redseligen Menschen. In der hellenistischen Epoche der griechischen Philosophie gewinnt der Ausdruck eine theologische Bedeutung, die sich bis ins 17. Jahrhundert erhält (z.B. noch 1686 bei Leibniz³²⁶).³²⁷

Von der Anthropologie als selbständiger Lehre vom Menschen kann erst seit der Neuzeit die Rede sein. Ältere Aussagen sind nur als unzusammenhängende Elemente der späteren Lehre identifizierbar. Aristoteles handelt an verschiedenen Stellen seines Werkes von dem Menschen, u.a. in der Schrift über die Seele, in der Rhetorik, in der Politik und in der Tiergeschichte. Eine für die antiken Auffassungen des Menschen besonders einflussreiche Lehre Aristoteles' betrifft seine Typisierungen von Charakteren in der Rhetorik.³²⁸ Die Charakterlehre wird von Theophrast ausgebaut³²⁹ und erscheint später unter dem Einfluss der hippokratischen Medizin abgewandelt bei Galen in der Lehre der vier Temperamente³³⁰. Ebenso wenig wie in der Antike entwickelt sich im Mittelalter eine einheitliche Anthropologie; es werden seit der Frühscholastik lediglich einzelne Traktate über den Menschen geschrieben.³³¹

Seit Beginn des 16. Jahrhunderts etabliert sich eine Disziplin, die sich selbst ›Anthropologie‹ nennt, als allgemeine Lehre vom Menschen.³³² I. Kant kennt zwei Teile der Anthropologie: eine »physiologische«, die danach fragt, »was die Natur aus dem Menschen macht« und eine »pragmatische«, die auszuarbeiten er allein als philosophisches Unterfangen betrachtet, und die er sich zur Aufgabe macht. Ihr Gegenstand ist die Frage, was der Mensch »als freihandelndes Wesen aus sich selber macht oder machen kann und soll«.³³³ Als eine solche Pflichtenlehre gerät die Anthropologie in eine Konkurrenzstellung zur Ethik. Sie wird in dieser Rolle, wie es O. Marquard 1971 formuliert, »subaltern«, wenn nicht »überflüssig«.³³⁴

Die herrschende Bedeutung von ›Anthropologie‹ wird damit im 19. Jahrhundert auch nicht die philosophische, sondern die physiologisch-biologische. 1914 definiert R. Martin: »Die Anthropologie ist die

Naturgeschichte der Hominiden in ihrer zeitlichen und räumlichen Ausdehnung«; ihr Gegenstand sei lediglich die »Physis der Hominiden«.³³⁵ Viele schließen sich solchen Definitionen an, knapp z.B. 1931 E. Fischer: »Anthropologie ist die Naturwissenschaft der Hominiden«.³³⁶

Besonders im deutschsprachigen Raum etabliert sich daneben in den 1920er Jahren die *Philosophische Anthropologie*, als deren Hauptvertreter M. Scheler, H. Plessner und A. Gehlen gelten. Im englischen Sprachraum wird die Anthropologie im 20. Jahrhundert zunehmend mit der Ethnologie identifiziert: Als »cultural anthropology« untersucht sie insbesondere die Kultur der schriftlosen Völker und wird damit parallel zu den »humanities« als der Kulturwissenschaft der Schriftvölker behandelt (so bereits 1908 von R.R. Merrett).³³⁷ In einem Ländervergleich stellt I. Schwidetzky 1974 fest, dass die Anthropologie in den süd- und osteuropäischen Ländern fast ausschließlich naturwissenschaftlich verstanden wird, während in Mitteleuropa die Philosophische Anthropologie weiterhin (zumindest soweit es sich in den Lexikondefinitionen widerspiegelt) einflussreich ist.³³⁸

In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts nehmen »rassenkundliche« Untersuchungen einen breiten Raum in der Anthropologie ein.³³⁹ Im Mittelpunkt des Interesses steht dabei die Variabilität des Menschen und ihre Klassifikation in diskrete Typen. Bis in die Gegenwart zeigt sich dieses Interesse in dem Verweis auf Variationsanalysen als einem wesentlichen Element der Anthropologie. 1974 geben führende deutsche Anthropologen folgende »operationale Definition«: »Als anthropologisch sollen alle Arbeiten klassifiziert werden, die sich mit der Variabilität normaler biologischer Merkmale der Hominiden befassen«.³⁴⁰ Unter Berücksichtigung des für die Anthropologie stets maßgeblichen Tier-Mensch-Vergleichs definiert R. Knußmann 1980/96 in seinem verbreiteten Lehrbuch der Anthropologie: »Gegenstände der (biologischen) Anthropologie sind die Deskription und Kausalanalyse der Variabilität innerhalb der Hominiden sowie der Vergleich des Menschen mit dem Tier, soweit sich diese Aufgaben auf nicht-pathologische und mit naturwissenschaftlichen Mitteln faßbare Merkmale beziehen«.³⁴¹

Durch ihr vorherrschendes Interesse an der Variabilität innerhalb der Spezies könnte die Anthropologie von der Humanethnologie (↑Ethologie) unterschieden werden: Zwar wird der Mensch auch in der Ethnologie unter vergleichender Perspektive behandelt, im Mittelpunkt stehen dabei aber die stereotypen Ausdrucksformen. So ist der vergleichende Ethologe I.

Eibl-Eibesfeldt 1967/80 der Auffassung, es »spürt die Verhaltensforschung weniger den Rassenunterschieden als den allen Menschen gemeinsamen Universalien nach. Wir dürften also gegen Vorwürfe des Rassismus gefeit sein«.³⁴²

Nach der Konjunktur der Anthropologie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts, besonders in den 1920er bis 40er Jahren, tritt sie in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts in den Hintergrund, nicht zuletzt wegen der ideologischen Nähe mancher Anthropologen zur Rassenideologie. Seit den 1990er Jahren erfolgt jedoch eine Renaissance der Anthropologie, für die C. Thies 2009 zwei wesentliche Gründe nennt: einerseits das schwindende Interesse an der Geschichtsphilosophie, das sich überspitzt in der Rede vom »Ende der Geschichte« ausdrückt, und andererseits den Wissenszuwachs der naturwissenschaftlichen Disziplinen, die sich mit dem Menschen beschäftigen.³⁴³ Dieser Wissenszuwachs führt auch zu einer gewissen Rehabilitierung der Vorstellung einer »Natur des Menschen«, insofern neben der Vielfalt auch die Gemeinsamkeiten der Menschen im Unterschied zu den Tieren in den Blick kommen, sei es aus evolutionärer (↑Kulturwissenschaft: Evolutionäre Psychologie) oder aus psychologischer Perspektive (etwa in den Arbeiten M. Tomasellos, der 2011 selbst von der »Natur des Menschen« spricht³⁴⁴, s.o.).

Homo sapiens

In der ersten Auflage der »Systema naturae« von 1735 ordnet C. von Linné den Menschen unter der Gattungsbezeichnung *Homo* zusammen mit den Affen (»Simia«) und dem Faultier (»Bradypus«) in die Ordnung *Anthropomorpha*, die die erste Ordnung der vierfüßigen Tiere (»Quadrupedia«) darstellt (↑Taxonomie: Abb. 517). Die Bezeichnung für die Ordnung übernimmt Linné von J. Ray, der 1693 die landbewohnenden vierfüßigen Tiere mit mehrfach gespaltenen Füßen (also mit Zehen) und Krallen oder Fingernägeln als »Anthropomorpha« (auf Griechisch) zusammenfasst (»Animalia pede unguiculato multifido«).³⁴⁵ Statt eines Artnamens charakterisiert Linné den Menschen 1735 mittels der delphischen Formel *nosce te ipsum*.³⁴⁶ Nach der Hautfarbe unterscheidet er vier Untertypen des Menschen (»Europaeus albes., Americanus rubesc., Asiaticus fuscus., Africanus nigr.«).³⁴⁷ In der zehnten Auflage der »Systema naturae« von 1758, in der er die binominale Nomenklatur erstmals konsequent anwendet (↑Art), führt Linné die bis heute gültige biologische Artbezeichnung *Homo sapiens* ein³⁴⁸ (nicht für den Menschen, sondern für eine Affenart verwendet Linné den Artnamen bereits

1753 in einer Vorlesung: *Simia sapiens*³⁴⁹). Die Weisheit oder der Verstand (»sapientia«) gilt Linné als die höchste der menschlichen Eigenschaften; die Fähigkeit zur Selbsterkenntnis ist sein differenzierendes Artkennzeichen. Die Begriffsbildung bei Linné ist angelehnt an die alte Bezeichnung des Menschen als *animal rationale*, die sich schon bei Autoren der römischen Klassik und später bei Augustinus und Thomas von Aquin findet (s.o.).³⁵⁰ Auch die Ordnung, in die der Mensch zusammen mit den Affen gestellt wird, benennt Linné 1758 um; sie heißt seitdem »Primates« (denn sie bildet bei Linné die *erste* Ordnung der Mammalia). Diese Ordnung umfasst nun vier Gattungen: *Homo*, *Simia*, *Lemur* und *Vespertilio* – statt des Faultiers sind es nun also die Fledermäuse, mit der sich der Mensch seine taxonomische Ordnung teilt. – Die Formulierung »Homo sapiens« hat ebenso wie die Kennzeichnung des Menschen als *Homo loquens* und die biologische Artbezeichnung »Homo erectus« (s.u.) Vorläufer in der Antike.³⁵¹ In terminologischer Verwendung erscheinen die Ausdrücke aber erst in der Neuzeit.

Dass Linné den Menschen überhaupt in das Tierreich integriert und nicht als eigenes, viertes Reich, neben die Tiere, Pflanzen und Mineralien stellt, hat möglicherweise reine Gründe der Symmetrie: Weil er die Reiche als Ausdruck eines göttlichen Schöpfungsplans versteht, ist Linné daran gelegen, die Reiche möglichst gleich groß zu gestalten.³⁵²

Neben den *Homo sapiens* stellt Linné in der zehnten Auflage der »Systema naturae« von 1758 eine andere Menschenart, den *Homo troglodytes* (*H. nocturnus*). Wie aus der Dissertation eines seiner Schüler deutlich wird³⁵³, handelt es sich dabei um einen behaarten Menschen ferner Länder, den Linné nach vagen Reisebeschreibungen (u.a. durch J. Bontius³⁵⁴) konstruiert. (Bereits in der Antike bei Plinius erscheint »Trogodytae« [sic!] als Bezeichnung für menschenähnliche Wesen aus Afrika.³⁵⁵) In den drei letzten zu seinen Lebzeiten erschienen Auflagen der »Systema naturae« bleiben diese zwei Menschenarten nebeneinander bestehen. Erst in der 13. revidierten Auflage von 1788 erscheint dagegen nur eine Art der Gattung *Homo*: Der *Homo troglodytes* wird – im Anschluss an Blumenbachs Arbeit von 1775 (s.u.) – als *Simia troglodytes* zu den Affen gestellt (bei denen er bis heute, als *Pan troglodytes*, dem Schimpansen, verblieben ist).³⁵⁶

Die Bezeichnung für die Unterart *Homo sapiens sapiens* wird seit den 1930er Jahren verwendet. Anfangs wird darunter allein die Gruppe der weißen Menschen (»White Man« oder »Caucasians«) verstanden. Diese wird abgegrenzt von anderen Unterar-

ten (»subspecies«), die durch die Hautfarbe definiert werden, so dem *Homo sapiens americanus* (»American Indian«) und dem *Homo sapiens afer* (»Colored Man«).³⁵⁷ Noch 1946 ist diese Einteilung etabliert; es werden insgesamt fünf Unterarten unterschieden, neben den genannten drei zusätzlich der *Homo sapiens asiaticus* (»Mongolian«) und der *Homo sapiens tasmanianus* (»Australian Black«).³⁵⁸ Die bis in die Gegenwart gültige Auffassung, nach der alle derzeit lebenden Menschen zu der gleichen biologischen Unterart gerechnet werden, schlägt E. Mayr 1950 vor³⁵⁹ – ohne dass er aber die Bezeichnung *Homo sapiens sapiens* verwendet; in diesem Sinne erfolgt dies erst Mitte der 1950er Jahre³⁶⁰. Mayr grenzt diese Unterart von nur fossil bekannten Unterarten ab, wie dem Neanderthaler (mit dem späteren Unterartnamen *Homo sapiens neanderthaliensis*) und den Vor-Neanderthalern der Gattung *Homo*, wie dem später so genannten »Heidelbergmenschen« (*Homo sapiens heidelbergensis*). Auch für die spätere Etablierung der Bezeichnung »*Homo sapiens sapiens*« seit den 50er Jahren sind Abgrenzungen von fossil überlieferten anderen Unterarten des Menschen leitend (bei Dobzhansky 1955: »from the Aurignacien-Perigordian times on, Europe and probably the rest of the world as well, was inhabited by *Homo sapiens sapiens*«³⁶¹). Zu allgemeiner Verbreitung kommt die Bezeichnung *Homo sapiens sapiens* erst in der zweiten Hälfte der 1960er Jahre.³⁶² Als ein Argument für die Etablierung wird angeführt, dass nach den traumatischen rassistischen Erfahrungen des Nationalsozialismus die Einheit aller Menschen von biologischer Seite betont werden sollte; bis zur untersten Ebene der biologischen Klassifikation soll die taxonomische Zusammengehörigkeit der Menschen zum Ausdruck gebracht werden.³⁶³ – Die Bezeichnung *Homo sapiens sapiens* kann auch in ihrer wörtlichen Bedeutung als treffende Charakterisierung des Menschen verstanden werden: Im Unterschied zu den Tieren ist der Mensch das Wesen, dessen vernunftbegabte Lebendigkeit wesentlich von Reflexivität gekennzeichnet ist: Der Mensch weiß nicht nur, sondern er weiß, dass er weiß (und dass er nicht weiß).

Fossilgeschichte des Menschen

Die Entwicklungsgeschichte des Menschen wird seit dem 18. Jahrhundert anhand von fossilen Funden diskutiert. J.J. Scheuchzer beschreibt 1726 ein Skelett, das er für das Überbleibsel eines in der Sintflut ertrunkenen armen Sünders hält (»*Homo diluvii testis*«).³⁶⁴ Erst G. Cuvier erkennt es 1811 als ein fossiles Salamanderskelett. Die wissenschaftliche Entdeckungsgeschichte der fossilen Vorgänger des modernen Menschen beginnt Mitte des 19. Jahrhunderts und führt zur Entdeckung immer älterer fossiler Formen. Die fossil dokumentierte Vorgeschichte des Menschen ist dabei ein emotional aufgeladenes

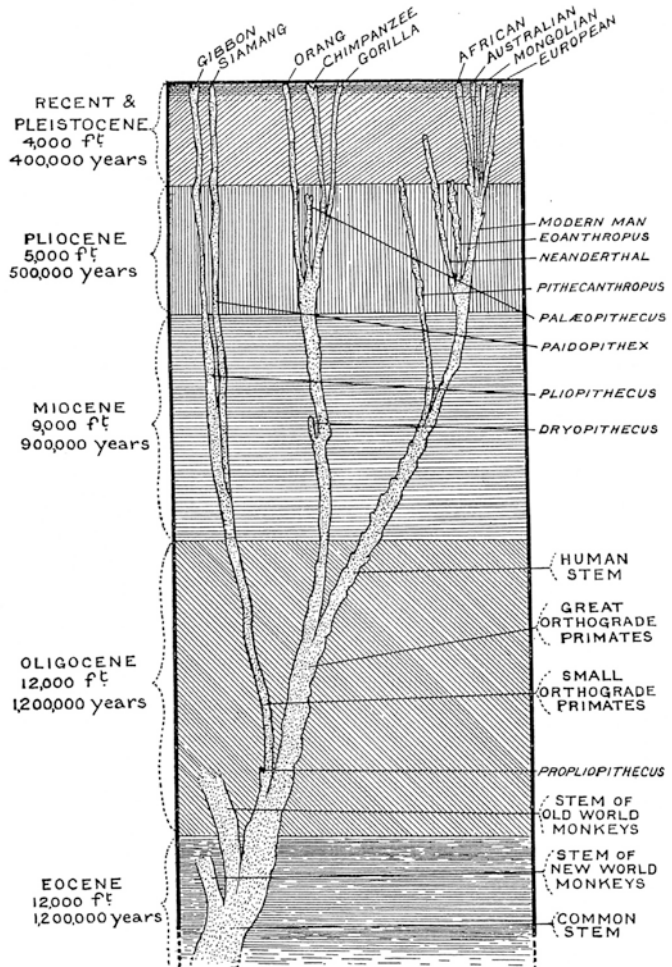


Abb. 290. Stammbaum der Primaten von 1915. Die Trennung zwischen den Stammlinien von Mensch und Tier wird in das Oligozän verlegt, das nach damaliger Auffassung allerdings auf eine sehr viel jüngere Zeit als heute datiert wurde (12 gegenüber heute 30 Millionen Jahren) (aus Keith, A. (1915). *The Antiquity of Man*: Frontispiz).

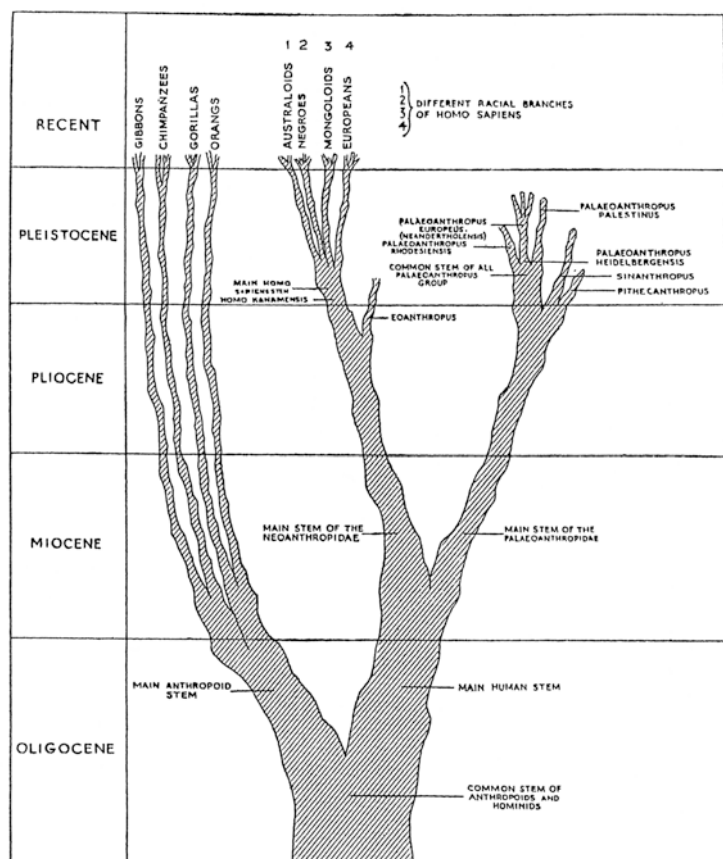


Abb. 291. Stammbaum des Menschen von 1934 (aus Leakey, L. (1934). *Adam's Ancestors*: 227).

Thema und die Geschichtsschreibung nicht frei von Mythenbildungen und Konstruktionen.³⁶⁵

Das älteste nicht zur Art *Homo sapiens* gerechnete fossile Skelett eines Menschen wird 1856 im Neandertal bei Düsseldorf gefunden und von J.C. Fuhlrott an H. Schaaffhausen weitergeleitet, der es 1858 beschreibt.³⁶⁶ Erst später werden noch ältere Funde zur gleichen Art gerechnet, nämlich die bereits 1829 im belgischen Ort Engis und 1848 in Gibraltar gefundenen Schädel. W. King stellt für den Fund aus dem Neandertal 1863 eine neue Art auf, den *Homo neanderthalensis*³⁶⁷ (das Tal des Fundortes ist nach dem Theologen und Kirchenlieddichter J. Neumann, 1650-1680, benannt, der seinen Namen in griechischer Übersetzung verwendete). Aufgrund der Unterschiede zum modernen Menschen bezweifelt King aber bereits, dass die Neandertaler tatsächliche Vorfahren des Menschen seien. Diese Auffassung bestätigt sich im 20. Jahrhundert, so dass der Neandertaler

zu einer Seitenlinie des *Homo sapiens* gerechnet und eine zeitlich sich überschneidende Existenz beider Formen angenommen wird (bis zum Aussterben des Neandertalers vor etwa 30.000 Jahren).³⁶⁸ Vergleiche des Genoms von Neandertalern und modernen Menschen deuten auf sexuelle Verbindungen zwischen beiden Menschenformen hin, die bei den ursprünglich europäischen und asiatischen Nachfahren der fossilen Menschen (nicht aber den afrikanischen) Spuren von Neandertalergenen in ihrem Genom bedingt.³⁶⁹

E. Haeckel vermutet 1874, dass Übergangsformen zwischen Affen und Menschen (»Pithecanthropos«) den Gibbons ähneln und in Südostasien lebten.³⁷⁰ Der niederländische Arzt E. Dubois macht sich daraufhin auf die Suche nach Überresten dieser Wesen und findet auf Java 1890/91 tatsächlich Schädeldach und Oberschenkel eines menschlichen Fossils, das er zur Art *Pithecanthropus erectus* rechnet³⁷¹ und das später in **Homo erectus** umbenannt wird (der Namensgeber, E.D. Cope, lehnt die Bezeichnung allerdings anfangs

selbst ab, weil sie insofern »absurd« sei, als alle Arten der Gattung *Homo* aufrecht gingen³⁷²⁾ (mit einem Alter von etwa 1.5 bis 0.3 Millionen Jahren).³⁷³⁾

Die lange Zeit als älteste Vertreter der Gattung *Homo* geltenden Formen der Art *Homo habilis* werden von L.S.B. Leakey, P.V. Tobias und J.R. Napier in der Olduvai-Schlucht in Ostafrika entdeckt und 1964 beschrieben (mit einem Alter von knapp 2 Millionen Jahren).³⁷⁴ Noch etwa eine halbe Million Jahre ältere Funde der Gattung *Homo* (aus der Art *Homo habilis*) werden in den 1990er Jahre in Malawi und Äthiopien gefunden.³⁷⁵ Bemerkenswert ist v.a. der letztere Fund, weil er gleichzeitig eine gut etablierte Werkzeugkultur der frühen *Homo*-Formen belegt. Ein neuerer Fund eines Oberkieferknochens des *Homo habilis* vom Turkana-See in Kenia, der nur 1,44 Millionen Jahre alt ist³⁷⁶, wirft die Frage auf, ob der *Homo habilis* wirklich zu den unmittelbaren Vorfahren von *Homo sapiens* zählt. Zumindest exis-

tierten nach dem jüngsten Fund Vertreter des *habilis* zugleich mit Vertretern des *Homo erectus*, der als Vorfahre des modernen Menschen gilt.

Die Gattung *Australopithecus* mit Vertretern, die vor bis zu vier Millionen Jahren lebten, wird nach Funden in Südafrika von R.A. Dart 1925 beschrieben.³⁷⁷ D.C. Johanson, T.B. White und Y. Coppens beschreiben 1978 einen der ältesten bekannten Vertreter der Australopithecinen als *Australopithecus afarensis* (»Lucy«).³⁷⁸ Die Verzweigung der Gattung *Australopithecus* in zwei Linien, von denen die eine zur Gattung *Homo* führte – ein Prozess, der vor etwa 2,8 bis 2,5 Millionen Jahren stattgefunden hat – wird mit klimatischen Veränderungen in Ostafrika in Verbindung gebracht: Die zunehmende Trockenheit bedingte eine Ausbreitung von trockenresistenten und hartfaserigen Pflanzen.³⁷⁹ Die beiden Menschenlinien wählten zwei verschiedene Strategien der Bewältigung dieser Umweltveränderung: Während die eine Linie sich zu robusten Formen entwickelte, die auch harte Nahrung mit ihren Zähnen aufschließen konnte, entwickelten die grazileren Vertreter der Gattung *Homo* eine intensive Technik des Werkzeuggebrauchs.

Als ein vielleicht unmittelbarer Vorfahre der Australopithecinen gilt ein gut dokumentierter Fund eines Menschenaffen der Art *Ardipithecus ramidus*, der vor 4,4 Millionen Jahren in den Wäldern und Waldrändern Äthiopiens lebte und bereits zum aufrechten Gang über kürzere Strecken befähigt war (»Ardi«).³⁸⁰

Ein zentrales Problem der Paläoanthropologie bildet die Frage nach den Faktoren in der Evolution, die die Entstehung des Menschen ermöglicht haben. Zeitlich wird die Entstehung des Menschen in das von G. Heberer 1958 so genannte **Tier-Mensch-Übergangsfeld** eingeordnet, das vor etwa vier bis sechs Millionen Jahren liegt.³⁸¹ Neuere genetische Untersuchungen legen allerdings nahe, dass die Menschenlinie erst seit 2 Millionen Jahren von den Affen genetisch vollständig getrennt ist: Trotz

Abb. 293. Moderner Stammbaum des Menschen (aus Wrangham, R.W. (2001). *Out of the Pan, into the fire: How our ancestors' evolution depended on what they ate*. In: de Waal, F.B.M. (ed.) *Tree of Origin. What Primate Behavior Can Tell Us About Human Social Evolution*, 119-143: 125).

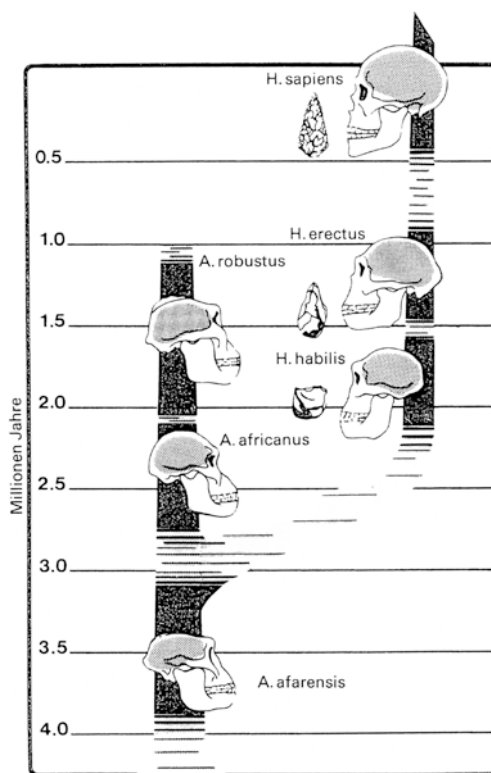
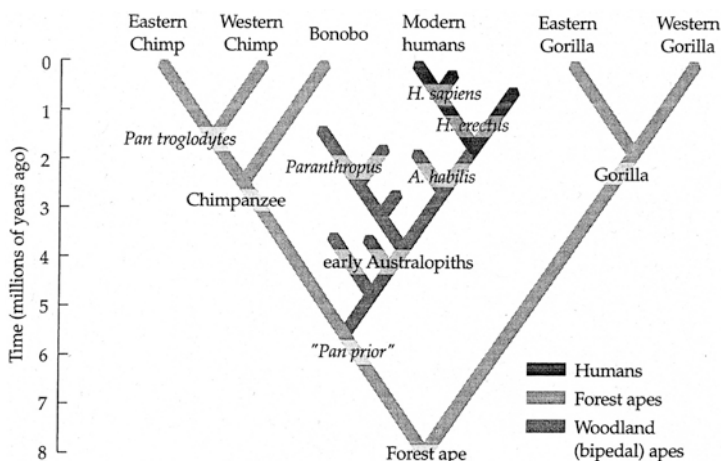


Abb. 292. Stammbaum des Menschen: In dem Zeitraum von einer bis drei Millionen Jahren vor der Gegenwart bestehen zwei Menschentypen unterschiedlicher Gattungen nebeneinander: die Vertreter der Gattung *Australopithecus* (links) und die der Gattung *Homo* (rechts). Steinwerkzeuge sind eine Erfindung des *Homo*, nicht des *Australopithecus*. Die jüngeren Vertreter der Linie des *Australopithecus* werden später in die Gattung *Paranthropus* gestellt (aus Johanson, D. (1981). *Lucy* (dt. München 1982): 351).



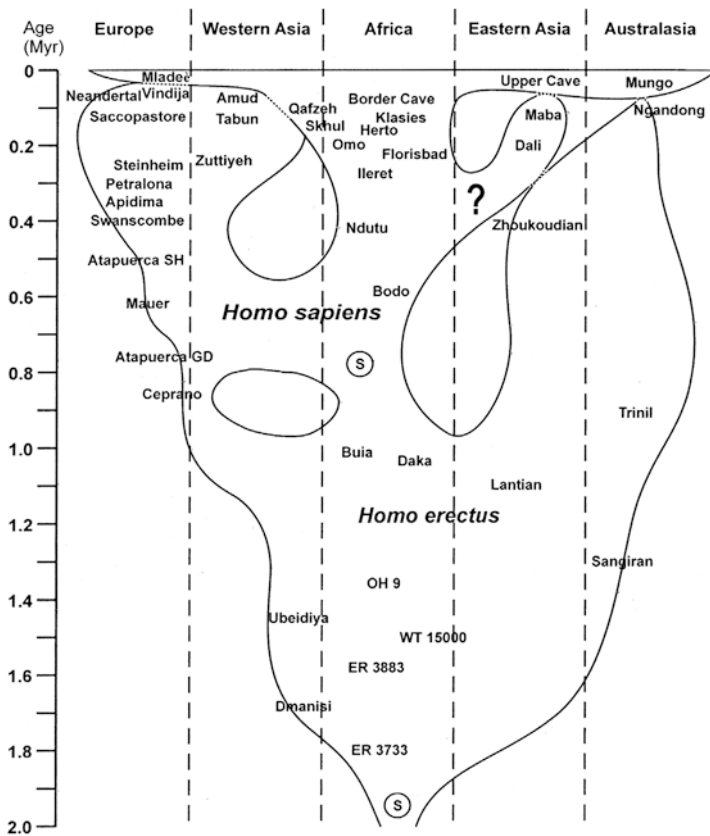


Abb. 294. Zeitliche und räumliche Einordnung der Fossilfunde des Menschen. Nach dem fossilen Befund hat die Spezies *Homo sapiens* ein Alter von etwa einer Million Jahren; genetische Befunde sprechen dagegen eher für ein Alter von 150.000 Jahren (aus Bräuer, G. (2007). *Origin of modern humans*. In: Henke, W. & Tattersall, I. (eds.). *Handbook of Paleoanthropology*, vol III, *Phylogeny of Hominids*, 1749-1779: 1772).

morphologischer und ethologischer Spaltung vor 6,3 Millionen Jahren kam es über lange Zeiträume immer wieder zu genetischem Austausch zwischen Affen und Menschen.³⁸²

Als älteste Knochenfunde von Vertretern unserer Art, des *Homo sapiens*, galten lange die Funde in der Qafzeh-Höhle in Israel³⁸³ und an der Mündung des Klasies River in Südafrika³⁸⁴, die etwa 100.000 Jahre alt sind. In jüngerer Zeit wird aber auch von Schädeln in der Nähe des Turkana-Sees in Kenia berichtet, die zum *Homo sapiens* gehören sollen und ein Alter von 270.000 bis 300.000 Jahren aufweisen.³⁸⁵ Andere Knochenfunde sprechen für ein Alter des *Homo sapiens* von bis zu 600.000 Jahren.³⁸⁶ Die Datierung und Einschätzung der Funde ist aber umstritten. In Südafrika werden Reste ähnlichen

Alters, die an den Fundstätten Broken Hill und Saldanha gefunden wurden, in die Art *Homo rhodesiensis* gestellt. Zurzeit gilt ein kürzlich in Äthiopien gefundener Schädel mit einem Alter von 160.000 Jahren als ältestes Zeugnis des *Homo sapiens*³⁸⁷ (s.u.). Auch genetische Befunde weisen darauf hin, dass die Art des modernen Menschen ein Alter von etwa 150.000 Jahren hat. Genetische Daten sprechen auch dafür, dass sich vor etwa 150.000 Jahren in Afrika zwei weitgehend getrennte Menschenpopulationen befanden, die erst aufgrund starker Wanderungsbewegungen vor etwa 70.000 Jahren wieder vereinigt wurden.³⁸⁸

Ausgehend von genetischen Untersuchungen wird außerdem dafür argumentiert, dass in der jüngeren Evolutiongeschichte des *Homo sapiens* ein Flaschenhals mit einer Populationsgröße von nur wenigen Tausend Individuen vorhanden war. Nach der Toba-Katakastrophen-Theorie, die S.H. Ambrose 1998 vorschlägt, ist der Vulkanausbruch des Mount Toba in Indonesien vor 72.000 Jahren und die darauf folgende erhebliche Abkühlung der Erde für einen drastischen Rückgang der Menschenpopulation verantwortlich.³⁸⁹ Der starke

Bevölkerungsrückgang könnte auch die danach einsetzende schnelle Differenzierung der isolierten Populationen des Menschen erklären.

Teil der aktuellen Diskussion um die Geschichte der Menschwerdung ist die Frage, ob sich diese in einem plötzlichen Schritt im Sinne eines durchbrochenen Gleichgewichts (»punctuated equilibrium«; ↑Gleichgewicht) oder sukzessive vollzogen hat. Die Vorstellung von einer *humanen Revolution*, in der verschiedene Faktoren, so die Entstehung der Sprache und die Entwicklung handwerklicher Technologien zu einer schnellen, sich wechselseitig aufschaukelnden Entwicklung führten (seit etwa 50.000 Jahren), hat die anthropologischen Auffassungen der letzten Jahre beherrscht.³⁹⁰ Der mittelsteinzeitliche archäologische Befund in Afrika legt aber nahe, dass

dort schon seit mehr als 250.000 Jahren fortgeschrittene Technologien, spezialisierte Jagdmethoden, Handel über große Entfernungen und symbolischer Gebrauch von Pigmenten existieren, so dass von einer schrittweisen Zusammensetzung verschiedener Bausteine des Menschseins ausgegangen werden muss.³⁹¹

»anthropomorph« und »anthropothym«

Die Beschreibung der Ähnlichkeit von nicht-menschlichen Wesen mit Menschen in Bezug auf ihre Gestalt erfolgt seit der Antike mittels des Ausdrucks »anthropomorph«. Die ältere Wortverwendung bezieht sich u.a. auf die Vermenschlichung von Göttern (Philo Judaeus 1. Jh.: »ἀνθρωπόμορφος ὁ θεός«³⁹²; 1554: »Deus anthropomorphus«³⁹³). Nach den im ersten Jahrhundert entstandenen »Materia medica« des griechischen Arztes Dioskurides hat bereits Pythagoras die Wurzeln der Alraunpflanze (*Mandragora*) »anthropomorph« genannt (nach der Übersetzung von Lusitano 1558: »Pythagoras mandragoram anthropomorphon, id est figuram hominis, appellavit«³⁹⁴; Columella 1. Jh.: »semihominis«³⁹⁵). Zwar lässt sich das Wort in einer Sammlung der als Fragment überlieferten astrologischen Schriften des Pythagoras tatsächlich nachweisen (»ἀνθρωπόμορφα«)³⁹⁶; wahrscheinlich ist es aber doch erst spätantiken Ursprungs³⁹⁷. Im 17. Jahrhundert wird das Adjektiv »anthropomorph« auf alle möglichen menschenähnlichen Gegenstände bezogen (Laurenzi 1673: »Anthropomorphus, humanam formam habens«³⁹⁸); anfangs besonders, der antiken Tradition folgend, auf die Alraunen (Kiel 1642: »Mandragora, [...] malus terrestris anthropomorphos«³⁹⁹; ebenso Ray 1686⁴⁰⁰ und Tournefort 1700⁴⁰¹). In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts sind es dann eine ganze Reihe von Fabelwesen, die in das Reich der anthropomorphen Monster aufgenommen werden (Schott 1667: »Centauri, Hippocentauri, Onocentauri, Satyri, Tritones, Nereides, Sirenes, aliaque similia anthropomorpha monstra«⁴⁰²). Unter den anthropomorphen Wesen finden sich aber auch so harmlose wie Orchideen (Hoffmann 1662: »Orchis militaris anthropomorphos«⁴⁰³).

In den Rang eines Titels für ein systematisches Taxon gelangt die Bezeichnung *Anthropomorpha* (in der griechischen Form) in der Klassifikation für die vierfüßigen Tiere, die J. Ray 1693 vorschlägt. Er fasst darin die landbewohnenden vierfüßigen Tiere mit mehrfach gespaltenen Füßen (also mit Zehen) und Krallen oder Fingernägeln (»Animalia pede unguiculato multido«) zusammen.⁴⁰⁴ Auch der Mensch gehört nach Rays Klassifikation in die Gruppe der

Anthropomorpha. Linné übernimmt diese Bezeichnung in den ersten Auflagen seiner »Systema naturae«, bevor er ab der 10. Auflage von 1758 stattdessen die Ordnung der *Primates* einführt (↑Systematik; Mensch).

Seit dem späten 17. Jahrhunderts erscheint das Adjektiv »anthropomorph« im Französischen und Englischen (Furetière 1690: »plante anthropomorphes«⁴⁰⁵; Scott 1753: »Naturalists give instances of anthropomorphous plants, anthropomorphous minerals &c.«⁴⁰⁶; Anonymus 1796: »anthropomorph simiae«⁴⁰⁷; 1763: »anthropomorphous animals«⁴⁰⁸).

Davon abgeleitet ist die Bildung *Anthropomorphismus*.⁴⁰⁹ Der Ausdruck wird im 18. Jahrhundert auf die vermenschlichende Betrachtung von Göttern bezogen (Scott 1753: »Anthropomorphism, [...] the error of those who ascribe a human figure to the deity«⁴¹⁰). Wohl erst im 19. Jahrhundert erscheint das Wort »Anthropomorphismus« in der Bedeutung einer (zu Unrecht) vermenschlichenden Betrachtung von Pflanzen oder Tieren (Lewes 1858: »we speak with large latitude of anthropomorphism when we speak of the »vision« of these animals. Molluscan vision is not human vision; nor in accurate language is it vision at all: it is not seeing, but feeling«⁴¹¹; Düsing 1884: »Hier von Barbarei und Demoralisation zu sprechen dürfte man wohl für Anthropomorphismus halten. Es ist vielmehr eine nützliche, durch natürliche Zuchtwahl erworbene Eigenschaft, dass die Bienen im Herbst die Drohnen töten«⁴¹²).

In seiner monistischen Philosophie, die auch den Menschen als Teil der Natur thematisiert, unterscheidet E. Haeckel 1895 drei »anthropistische Dogmen«: (1) das *anthropozentrische Dogma*, dem zufolge »der Mensch der prädestinierte Mittelpunkt und Endzweck alles Erdenlebens« sei; (2) das *anthropomorphe Dogma*, das Gott nach dem Vorbild des Menschen vorstellt und ihm damit ein Handeln zuschreibt »nach vorbedachtem Schöpfungs-Plane gleich einem sinnreichen Techniker« und als »weiser Weltregent und Gesetzgeber«; sowie (3) das *anthropolatrische Dogma*, das »den Menschen selbst zum Gott« macht, etwa durch die »weitverbreiteten, durch ihr Alter geheiligten Mythen von der »persönlichen Unsterblichkeit«, von der absoluten »Willensfreiheit«, von der Doppel-Natur des Menschen, dessen »unsterbliche Seele« den sterblichen Körper nur zeitweise bewohnt«.⁴¹³ Haeckel zielt damit, ähnlich wie wenig später M. Planck, auf die Begründung einer objektiven Wissenschaft im Sinne einer »Emanzipation von den anthropomorphen Elementen« (Planck 1909).⁴¹⁴

Eine Auseinandersetzung um die Berechtigung anthropomorphen Argumentierens in der Biologie

erfolgt an der Wende zum 20. Jahrhundert zwischen dem Physiologen C. Richet und dem Dichter S. Prudhomme. Richet ist dabei der Auffassung, jede Beschreibung und Erklärung in der Biologie, die auf Zwecke zurückgreife, sei ein ungerechtfertigter grober Anthropomorphismus (»grossier anthropomorphisme«); bestimmt sei die organische Welt nicht durch Ziele und Zwecke, sondern durch eine Anstrengung für das Leben (»effort vers la vie«).⁴¹⁵ Prudhomme wendet dagegen ein, diese Anstrengung sei doch bereits nichts als eine anthropomorphe, unverzichtbare Kategorie zur Beschreibung des Organischen.⁴¹⁶

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts schließen sich nicht wenige Philosophen dieser Auffassung an: H. Jonas plädiert 1966 für eine »organische Philosophie ohne Furcht vor dem Tadel des Anthropomorphismus«⁴¹⁷ und bezieht dies insbesondere auf das Zulassen von Zweckursachen in biologischen Erklärungen. In ähnlicher Weise denkt R. Spaemann im Jahr 2000, nicht nur den Menschen, sondern auch das außermenschliche Leben müssten wir »anthropomorph betrachten, wenn wir ihm gerecht werden wollen. Nur im Ausgang von bewußtem Leben, das wir selbst sind, können wir adäquat sprechen von nichtbewußtem Leben, von außermenschlichem Leben«.⁴¹⁸

Für eine vermenschlichende Betrachtung der Tiere, die sich weniger auf die äußere Gestalt als vielmehr das Verhalten und das Gefühlsleben bezieht, schlägt G. Lorenz 1990 den Ausdruck *anthropothym* vor (abgeleitet von griech. ὁ θυμός »Gemüt, Innenleben«).⁴¹⁹ Zu der anthropothymen Einstellung gehört ebenso der empathische Nachvollzug des Verhaltens und der Stimmung von Tieren wie deren distanzierende Ablehnung aufgrund kultureller Prägungen.

Menschenaffen

Die Bezeichnung »Menschenaffen« erscheint vereinzelt seit Ende des 18. Jahrhunderts (Cuhn 1790⁴²⁰; Pestalozzi 1797⁴²¹) und wird in der Schönen Literatur der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholt verwendet⁴²². In wissenschaftlichen Abhandlungen taucht der Terminus seit den 1820er Jahren auf (von Ritgen 1828⁴²³), als regelmäßiger Terminus aber erst seit den 1860er Jahren – offensichtlich im Zusammenhang mit der Präsentation dieser Tiere in Zoologischen Gärten (1858 Gründung des Frankfurter Zoos, 1863 Eröffnung des Hamburger Tierparks) (engl. 1860: »anthropoid ape«⁴²⁴; Jaeger 1862: »Menschenaffen (Chimpanse, Gorilla, Orang)«⁴²⁵; Schlegel 1866: »Die Anthropomorphen oder Menschen-

affen«⁴²⁶; Dendy 1869: »man-ape«⁴²⁷). E. Selenka zählt 1898 in seinen Studien zur Entwicklung und Anatomie der »Menschenaffen« Orang-Utan, Gorilla, Schimpanse und Gibbon zu dieser taxonomischen Gruppe.⁴²⁸ Bevor sich die deutsche Bezeichnung »Menschenaffen« etabliert, ist die zusammengesetzte Form *anthropomorphe Affen* verbreitet (bei Blumenbach 1810: »in simiis quibusdam anthropomorphis (satyro v.c. et troglodyte)«⁴²⁹; in englischer Übersetzung 1817: »anthropomorphous apes«⁴³⁰).

Ohne Arten voneinander zu unterscheiden, finden sich erste oberflächliche Beschreibungen von Menschenaffen in Reisebeschreibungen und Werken der Naturgeschichte seit Ende des 15. Jahrhunderts.⁴³¹

Die Namen für diese verschiedenen Affenarten gehen auf die Bezeichnungen derjenigen Menschen zurück, die im 17. bis 18. Jahrhundert deren Lebensraum bewohnten und Kontakt mit europäischen Reisenden hatten. Der niederländische Arzt N. Tulp führt 1641 die Bezeichnung *Orang-Outang* in die europäischen Sprachen ein – dabei handelt es sich um ein ursprünglich malaysisches Wort mit der Bedeutung »wilder Mann aus den Wäldern«. Tulp verwendet auch die dem entsprechende lateinische Bezeichnung *Homo Sylvestris* und spricht – in Anlehnung an Plinius' Beschreibung eines vierfüßigen Wesens von menschlicher Gestalt, das in den Bergen Indiens lebt – von dem *indischen Satyr*.⁴³² Tulp bezieht sich allerdings nicht auf Individuen, der später »Orang-Utan« genannten Art, sondern auf einen Affen, der aus Angola stammt, nach neueren Untersuchungen einen Bonobo⁴³³. Die Bezeichnung »Orang-Outang« übernimmt E. Tyson für den jungen Schimpansen, ebenfalls aus Angola, der ihn 1698 erreicht, den er sezziert und in seiner Monografie von 1699 ausführlich beschreibt.⁴³⁴ Der erste, der die Menschenaffen von Borneo und Java »Orang-Outang« nennt, ist offenbar J. Bontius zu Beginn des 18. Jahrhunderts.⁴³⁵ Die erste anatomisch präzise Unterscheidung von Orang-Utan und Schimpanse geht auf J.F. Blumenbach zurück; er bezieht dabei die Bezeichnungen *Satyrus* (»Satyrus s. Oranutan«) und *Troglodytes* (»Simia Troglodytes«) auf jeweils eine dieser beiden Arten (s.u.).⁴³⁶ Neben Blumenbach liefert auch F. von Wurm bereits 1780 eine ausführliche Beschreibung von dem »Groote Borneosche Orang Outang of de Oost-Indische Pongo«. Es bleibt aber doch bis in die ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts verbreitet, den Orang-Utan nicht für einen Menschenaffen, sondern einen Verwandten des Pavians zu halten.⁴³⁷ Die nahe Verwandtschaft des Orang-Utans mit den anderen Menschenaffen wird erst von R. Owen 1835 etabliert.⁴³⁸ Bis Mitte des 19. Jahrhunderts bleibt »Orang-

Utan« aber auch eine übergeordnete Bezeichnung für menschenähnliche Affen aus Asien oder Afrika. Der Artnamen für den Orang-Utan nach heutiger Nomenklatur *pygmaeus* geht auf die elfte Auflage von Linnés »Systema naturae« aus dem Jahr 1760 zurück, der Gattungsname *Pongo* auf Lacépède (»*Pongo borneo*«⁴³⁹). Zusammengefasst ist die wissenschaftliche Artbezeichnung *Pongo pygmaeus* für den Orang-Utan ein gewisser Widerspruch in sich, denn »Pongo« war ursprünglich der Name für einen großen Affen.⁴⁴⁰

Die Bezeichnung *Schimpanse* ist von dem lokalen Namen dieser Tiere »kivili-chimpenze«, einem Ausdruck der Bantu-Sprache Tschiluba mit der wörtlichen Bedeutung »Scheinmensch«, abgeleitet. Erste Nachweise des Ausdrucks stammen aus den 1730er Jahren, nachdem ein Individuum aus dem Urwald von Guinea nach England gebracht und als sehr menschenähnlich beschrieben wird: Es läuft aufrecht und ernährt sich mit den Händen wie der Mensch. Ein Londoner Periodikum berichtet 1738, dieses Tier werde von den Einheimischen in Angola »chimpanze« oder »the Mockman« genannt⁴⁴¹; auch auf Französisch erscheint dieser Ausdruck wenig später⁴⁴². Der wissenschaftliche Artnamen *troglodytes* geht auf J.F. Blumenbach zurück, der ihn 1775 einführt (*Simia Troglodytes*, in Übernahme der Bezeichnung von Linnés *Homo Troglodytes*; s.o.).⁴⁴³ Die Unterscheidung von Gorillas und Schimpansen nimmt zuerst der englische Reisende A. Battell in seiner 1613 erschienen Monografie vor; er nennt sie »zwei Arten von Monstern« und bezeichnet sie als *Pongo* und *Engecko*.⁴⁴⁴ Später finden sich diese Bezeichnungen bei Buffon wieder.⁴⁴⁵ Der heutige wissenschaftliche Gattungsname *Pan* ist von dem bocksfüßigen Hirtengott der griechischen Mythologie entliehen und wird 1816 von L. Oken eingeführt⁴⁴⁶ (denn der ältere Gattungsname *Troglodytes* erwies sich als ungültig, weil Vieillot bereits 1806 eine Vogelgattung, die des Zaunkönigs, so benannt hatte).

Der Name *Gorilla* findet sich zuerst in einem Reisebericht des karthagischen Seefahrers Hanno aus dem fünften vorchristlichen Jahrhundert. Hanno bringt von seiner Afrikareise (vielleicht in die Gegend des heutigen Kamerun) die Felle von drei weiblichen Individuen mit, die von den afrikanischen Dolmetschern – in späterer griechischer Übersetzung aus dem Punischen, in der der Text überliefert ist – als γορλλαί bezeichnet werden.⁴⁴⁷ Nicht eindeutig ist allerdings, ob es sich dabei wirklich um Gorillas oder um Schimpansen oder sogar Angehörige eines Pygmäenvolkes handelt. Später findet sich der Name beiläufig in einer Reisebeschreibung aus dem



Abb. 295. Eine der ersten Abbildungen eines Menschenaffen (»Orang-Outang« oder »Homo Sylvestris«), wahrscheinlich eines Schimpansen, aus der Mitte des 17. Jahrhunderts (aus Tulp, N. (1641). *Observationum medicarum*).

Ende des 18. Jahrhunderts.⁴⁴⁸ Die Bezeichnung setzt sich aber erst Mitte des 19. Jahrhunderts durch, nachdem zunächst T.S. Savage und später Savage und J. Wyman 1847 eine wissenschaftliche Beschreibung der Art unter dem Namen *Troglodytes gorilla* liefern.⁴⁴⁹ Als wissenschaftlicher Gattungsname wird »Gorilla« 1852 von I. Geoffroy Saint-Hilaire eingeführt (die Gattung *Troglodytes* war für Primaten ungültig; s.o.).⁴⁵⁰

Die vierte Menschenaffenart, der *Bonobo*, wird erst 1929 von dem Schimpansen unterschieden. Die Unterscheidung geht auf E. Schwarz zurück, der sie anhand eines Schädels aus einem belgischen Museum durchführt und zunächst eine neue Unterart des Schimpansen vorschlägt, der er den Namen *Pan satyrus paniscus* gibt.⁴⁵¹ Eine ausführliche Beschreibung gibt wenige Jahre später H.J. Coolidge, der aufgrund der erheblichen Unterschiede von den anderen Schimpansen die Bonobos in eine eigene Art stellt (»a true pedomorphic species«), für die er den wissenschaftlichen Namen *Pan paniscus* wählt.⁴⁵² Der Name »Bonobo«, der in den 1930er Jahren erscheint – H. Heck hat ihn nach eigener Auskunft »von Afrika mitbekommen«⁴⁵³ – ist vermutlich ab-

geleitet von der falschen Wiedergabe des Namens der Stadt Bolobo am Unterlauf des Kongo, von wo die ersten Exemplare in Europa stammen. Die erste Beschreibung des Bonobo stammt von dem niederländischen Arzt N. Tulp aus dem Jahr 1641 (unter der Bezeichnung »Orang-Outang«).⁴⁵⁴ Der wissenschaftliche Artname des Bonobo müsste nach den Regeln des Internationalen Codes der Nomenklatur eigentlich nicht *paniscus*, sondern *satyrus* lauten, weil dies die Bezeichnung ist, die Linné in der verbindlichen 10. Auflage der »Systema naturae« von 1758 verwendet.⁴⁵⁵ Linné orientiert sich für seine Bestimmung an Tulp's Beschreibung (eines Bonobo), als Abbildung verwendet er dagegen G. Edwards' Illustration eines Orang-Utans.

Auf der Basis der starken genetischen Ähnlichkeit (99%) fordern Wissenschaftler seit einigen Jahren die taxonomische Eingliederung von Schimpansen (*Pan troglodytes*) und Bonobos (*Pan paniscus*) unter die Gattung *Homo*.⁴⁵⁶ Nach den genetischen Daten vollzog sich die Trennung der beiden Arten von der Stammlinie des Menschen vor etwa sechs Millionen Jahren; in anderen Verwandtschaftsgruppen wird ein Taxon dieses Alters auf der Ebene der Gattung eingeordnet. Dem Prinzip der Rangäquivalenz folgend, nach dem Taxa ähnlichen Alters auf gleicher taxonomischer Rangstufe (z.B. der Stufe der Gattung) eingeordnet werden sollten, müssten demnach die beiden Schimpansenarten und der Mensch in die gleiche Gattung gestellt werden.

Übermensch

Das Wort »Übermensch« wird v.a. in der Nachfolge F. Nietzsches bekannt. Für Nietzsche ist der »Mensch« etwas, »das überwunden werden soll« auf dem Weg zum »Übermenschen«.⁴⁵⁷ Die Wortgeschichte reicht jedoch bis in die Antike zurück.⁴⁵⁸ Ihre Ursprünge liegen offenbar im antiken Heroenkult und der sich daran anschließenden Herrscherverherrlichung. Erste Nachweise des griechischen Wortes (»ὐπεράνθρωπος«) finden sich in späthellenistischer Zeit bei Dionysios von Halikarnassos und Lukian. Bei ersterem erscheint der Ausdruck in positiver Bedeutung zur Beschreibung der göttergleichen Schönheit einer Frau.⁴⁵⁹ Lukian verwendet das Wort dagegen in einem ironischen Sinn zur Kennzeichnung des überzogenen Selbstanspruchs der weltlichen Herrscher seiner Zeit, dessen Haltlosigkeit sich v.a. angesichts ihres Todes zeige.⁴⁶⁰ Die positive Bedeutung des Wortes findet sich auch in frühen christlichen Dokumenten: Das Menschenbild der frühchristlichen Gemeinde ist getragen von einer Heilserwartung und

Erhöhung des Menschen durch die christliche Offenbarung. Diese Hoffnung auf eine Transformation des Gläubigen hin zu einem neuen Menschen zeigt sich an manchem Wort der Bibel, das eine derartige Seinserhöhung in Aussicht stellt.⁴⁶¹ Im 2. Jahrhundert nach Christus verwendet Montanus in diesem christlichen Kontext auch das griechische Wort für den Übermenschen.⁴⁶² In der christlichen Überlieferung tritt jedoch die »futuristische« Orientierung hin auf den kommenden neuen Menschen zunehmend in den Hintergrund gegenüber einem »restaurativen Schema«, dem zufolge der Mensch allmählich von Gott abgefallen sei und dadurch sein anfängliches Gottesbild verloren habe.⁴⁶³ Am Ende der Entwicklung steht nach dieser Auffassung also höchstens das restaurierte Alte, nicht etwas Neues, in einem vorher nicht dagewesenen Sinne Göttliches. Zwar wird bei Dionysios Aeropagita Ende des 5. Jahrhunderts Christus als »Übermensch« bezeichnet, und in der mittelalterlichen christlichen Mystik wird der Begriff auch auf den erlösten Gerechten, den Charismatiker und Heiligen übertragen; das Wort erscheint aber insgesamt selten.⁴⁶⁴ Im Deutschen tritt es erstmals im Spätmittelhochdeutschen auf, so z.B. in Form des Adjektivs bei dem Volksprediger Geiler von Kaysersberg.⁴⁶⁵ Zur Zeit Luthers wird das Wort sowohl positiv im Sinne einer Engelsgleichheit als auch ironisierend verwendet.⁴⁶⁶ Nicht mehr in einem dogmatisch-christlichen Sinne, sondern humanistisch gewendet und auf die höheren Geistesgaben des Menschen bezogen, verwendet Paracelsus den Ausdruck.⁴⁶⁷ Die ironisierende Konnotation des Begriffs gewinnt in der deutschen Klassik, so bei Lessing und Goethe, wieder an Bedeutung. Ausdrücklich abgelehnt wird das Streben zum Übermenschen bei Herder, indem er die Bildung zum Menschlichen, zur Humanität als das eigentliche Ziel der Entwicklung erklärt.⁴⁶⁸ Das Übermenschliche wird von Herder in gleicher Weise abgelehnt wie das Unmenschliche, die eigentliche Richtschnur bildet für ihn das Menschliche.⁴⁶⁹

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts ist die Vorstellung von einem Übermenschen eingebettet in den Kontext sozialer und politischer Utopien und einem Fortschrittsglauben, der u.a. durch die Weiterentwicklung der Naturwissenschaften motiviert ist (z.B. bei Condorcet, Saint-Simon, Comte und Spencer).

Das Entwicklungs- und Fortschrittsdenken des 19. Jahrhunderts führt abermals zu einer Wendung und zu einer erneuten Aufwertung der Vorstellung des Übermenschlichen. So ist C. Darwin der Überzeugung, der Mensch werde in ferner Zukunft ein weit vollkommeneres Geschöpf werden als er zurzeit ist (»will be a far more perfect creature than he now

is«).⁴⁷⁰ Der vergangene Aufstieg der organischen Stufenleiter (»organic scale«) könne den Menschen zu der Hoffnung veranlassen, in seinem weiteren Aufstieg eine noch höhere Bestimmung zu erlangen (»a still higher destiny in the distant future«).⁴⁷¹ Strittig ist im unmittelbaren Anschluss an Darwins Theorie, welche Merkmale des Menschen von diesem Aufstieg betroffen sind, und auf welchem Wege er erreicht wird. Darwins früher Mitstreiter A.R. Wallace ist skeptisch, dass die Höherentwicklung seine organische Ausstattung betreffen werde; weiterentwickeln wird sich nach Wallace der Mensch allein in seinen geistigen Fähigkeiten. Und diese Entwicklung werde sich nicht als Ergebnis der natürlichen Selektion ergeben, sondern gerade durch die Befreiung von ihr (s.o.).⁴⁷²

Im 20. Jahrhundert erscheint die Vorstellung vom Übermenschen vielfach verbunden mit dem Begriff des *Transhumanismus*. Den Ausdruck prägt J. Huxley 1957 für eine auf den sozialen Wohlstand gerichtete Entwicklung der Menschheit als Ganzes: »man remaining man, but transcending himself, by realizing new possibilities of and for his human nature«.⁴⁷³ Nicht selten beiläufig wird von Biologen das weitere Voranschreiten der Evolution des Menschen für möglich gehalten, z.B. in K. Lorenz' Bemerkung von 1963: »Das langgesuchte Zwischenglied zwischen dem Tiere und dem wahrhaft humanen Menschen – *sind wir!*«⁴⁷⁴

Zu einem programmatischen Ziel wird der Transhumanismus in den Visionen der Verschmelzung des Menschen mit Maschinen, in denen auf die Ergänzungsbedürftigkeit des Menschen als defizitärer Naturgegenstand verwiesen wird: Der Mensch bildet in dieser Perspektive das technisch zu verbessernde Objekt.⁴⁷⁵ Im 20. Jahrhundert werden verschiedene konkrete Visionen zu Mensch-Maschinen-Symbiosen und einer darauf beruhenden Zivilisation entwickelt. Als ein Schlüsseltext der Transhumanismus-Bewegung gilt D. Bernals Essay »The World, the Flesh, and the Devil« von 1929.⁴⁷⁶ Eine in den verschiedenen Ansätzen immer wieder thematisierte Vorstellung bezieht sich auf die »Entmaterialisierung« der mental-psychischen Seite eines einzelnen Menschen, d.h. die Lösung des Seelenlebens von einem Leib und seine Übertragung auf andere Körper. Auf eine solche Bewegung der »Entmaterialisierung« »vom Prä-Humanen zum Ultra-Humanen« zielt bereits P. Teilhard de Chardin in einem Essay von 1950.⁴⁷⁷ Zu einer einflussreichen Bewegung, die auch in der Öffentlichkeit viel Aufmerksamkeit findet, wird der Transhumanismus seit Mitte der 1980er Jahre. Die Vorstellung, von der dabei für viele die größte Fas-

zination ausgeht, ist die in Aussicht gestellte Möglichkeit der individuellen Unsterblichkeit durch die technische Reproduktion eines individuellen Bewusstseins und dessen Übertragung auf Maschinen (»mind uploading« oder »Transplantation des Geistes«).⁴⁷⁸ In dieser Form bildet der Transhumanismus also eine technisch raffinierte Perpetuierung des bekannten Menschlichen, nicht notwendig aber eine Überhöhung oder Steigerung (»enhancement«) der menschlichen Vermögen.

Nachweise

- 1 Vgl. Seiler, H. (1953). Ἀνθρώπου. Glotta 32, 225-236.
- 2 a.a.O.: 227.
- 3 Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 2f.
- 4 Genesis 2, 7; vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 99.
- 5 Plinius, Naturalis historia 7, 1; vgl. Philon, De posteritate Caini 162; Plutarch, Fragmenta (ed. Bernardakis), Bd. VII, 129; Cicero, De re publica 3, 1; Laktanz, De opificio Dei 3, 2.
- 6 Hesiod, Erga 276ff.; vgl. Dierauer (1977): 14.
- 7 Homer, Odyssee 20, 13-18.
- 8 Archelaos (Diels/Kranz): 60 A4, 6; vgl. Dierauer (1977): 27.
- 9 Empedokles (Diels/Kranz): 31 B130; vgl. Dierauer (1977): 31.
- 10 Aischylos, Prometheus 443f.; Sophokles, Antigone 354f.; Euripides, Hiketides 203; Platon, Protagoras 321d; vgl. Dierauer (1977): 36.
- 11 Anaxagoras (Diels/Kranz): 59 A102.
- 12 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 11f.
- 13 Platon, Politeia 436a.
- 14 Platon, Kratylos 399c.
- 15 Platon, Gorgias 483d-e; Politeia 337c.
- 16 Platon, Politeia 508e.
- 17 Protagoras (Diels/Kranz): 80 B1.
- 18 Vgl. Cicero, De natura deorum 133 (II, liii).
- 19 Nach Theophrast (Diels/Kranz): 24 A5/B1a; vgl. Dierauer (1977): 39.
- 20 Vgl. Aristoteles, De an. 428a23; De part. anim. 641b7f.; Politica 1332b3ff.; Ethica Nicomachea 1098a7ff.; vgl. Galen, In Hippocratis de natura hominis (Corpus Medicorum Graecorum V 9, 1, ed. I. Mewaldt, Leipzig 1914, 1-113): 60,5 (II, 1); ders. De sanitate tuenda (Corpus Medicorum Graecorum V 4, 2, ed. K. Koch, Leipzig 1923, 1-198): 197, 5 (VI, 14): allerdings an diesen Stellen nicht wörtlich!
- 21 Platon, Kratylos 399c.
- 22 Aristoteles, Hist. anim. Buch I, VII, X.
- 23 Aristoteles, Politica 1253aff.
- 24 a.a.O.: 1253a15-17.

- 25 Aristoteles De part. anim. 656a7ff.; 686a27ff.; Politica 1253a27.
- 26 Aristoteles, De an. 469b10ff.; Ethica Nicomachea 1147b4f.
- 27 Aristoteles, De memoria et reminiscencia 453a4ff.
- 28 Aristoteles, Hist. anim. 488b24-26.
- 29 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1111b4ff.
- 30 Aristoteles, De part. anim. 669a18ff.
- 31 Aristoteles, Analytica posteriora 100a3ff.
- 32 Aristoteles, Metaphysica 980b25ff.
- 33 Vgl. Höffe, O. (1976). Grundaussagen über den Menschen bei Aristoteles. Z. philos. Forsch. 30, 227-245; Föllinger, S. (2005). anthrôpos. In: Höffe, O. (Hg.). Aristoteles-Lexikon, 47-49.
- 34 Aristoteles, De part. anim. 648a.
- 35 Aristoteles, De an. 421a.
- 36 Aristoteles, Topik 143a.
- 37 Aristoteles, Politica 1253a; Ethica Nicomachea 1149b31ff.
- 38 Aristoteles, Politica 1253a.
- 39 Aristoteles, De part. anim. 641a32-b10; vgl. Lennox, J.G. (1999). The place of mankind in Aristotle's zoology. Philos. Top. 27, 1-16: 5.
- 40 Cicero, De officiis I, ii; 113, 18; Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 90, 44; 53, 11; 124, 14; vgl. Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. Hermes 76, 1-13: 11.
- 41 Aristoteles, Hist. anim. 588a.
- 42 Vgl. z.B. Platon, Leges 782d-783a; Philebos 31d; 32e; 35c; 35e; 36e.
- 43 Schmitt, A. (1997). Verhaltensforschung als Psychologie. Aristoteles zum Verhältnis von Mensch und Tier. In: Kullmann, W. & Föllinger, S. (Hg.). Aristotelische Biologie, 259-285: 261.
- 44 Seneca (64-65). Epistulae morales ad Lucilium 124, 23; vgl. 113, 18; 19.
- 45 a.a.O.: 41, 8.
- 46 Marcus Fabius Quintilianus (ca. 95). Institutio oratoria 7, 3, 24; vgl. Cicero, De officiis I, 4; I; De natura deorum II, 34; De legibus I, 22.
- 47 Tertullianus (3. Jh.). De testimonio animae cap. 1; vgl. ders., De anima cap. 17.
- 48 Augustinus, De ordine 2, 11; vgl. ders., De dialectica 9; ders. De civitate dei 9, 13; Marius Victorinus (4. Jh.). De definitionibus; Boethius (6. Jh.). De consolatione philosophiae 5, 4.
- 49 Thomas von Aquin, Summa contra gentiles: II, 95; III, 39; Summa theologiae: II/II, 34, 5; vgl. I, 17, 3.
- 50 Vgl. Luck, G. (1964). Zur Geschichte des Begriffs »Sapientia«. Arch. Begriffsgesch. 9, 203-215; Grawe, C. (1974). Homo sapiens. Hist. Wb. Philos. 3, 1178-1179; Schmidinger, H. & Sedmak, C. (Hg.) (2004). Der Mensch – ein »animal rationale«?; nicht in: Chalcidius, Commentarius in Timaeum (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962).
- 51 Aristoteles, Ethica Eudemica 1230b36-1231a15; Ethica Nicomachea 1118a16-32; De sensu 443b24-444a5.
- 52 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, 141, 4 ad 3; vgl. ders. (1260). In decem libros Ethicorum Aristotelis ad Nicomachum expositio: III, 19, Nr. 610.
- 53 Aristoteles, Politica 1256b15-22; vgl. aber Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 155f.; Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 275-285: 279.
- 54 Vgl. Balme (1988): 279.
- 55 Vgl. Cicero, De natura deorum 2, 154-162; Stoicorum veterum fragmenta II, 1152f.; 1157; 1163; Diogenes Laertios 7, 138; Epiktet, Diatribae 1, 6, 18; 1, 16, 1-5; 2, 8, 6-8; Marc Aurel, 5, 16, 5.
- 56 Vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In: Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 159.
- 57 1. Mose 1, 26.
- 58 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I qu. 65a 2.
- 59 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: Lib. XXII, Tr. 1.
- 60 a.a.O.: XXII, 12.
- 61 Thomas von Aquin (1259-64). Summa contra Gentiles (Turin 1933): 189f. (2. Buch, Kap. 82); vgl. Nitschke, A. (1967). Verhalten und Bewegung der Tiere nach frühen christlichen Lehren. Stud. gen. 20, 235-262: 258f.
- 62 Bacon, F. (1609). De sapientia veterum (Works, vol. VI, London 1861, 687-764): 747.
- 63 Vgl. Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 226.
- 64 Vgl. z.B. Descartes, R. (1644). Principia philosophiae: III, 3; Spinoza, B. (1677). Ethica, ordine geometrico demonstrata: I, App.
- 65 Leibniz, G.W. (ca. 1678). Ad ethicam (Philosophische Schriften, Bd. 1, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1875): 150.
- 66 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 429.
- 67 Platon, Politeia 439b-e.; Phaidros 246b.
- 68 Paulus, Röm. 7, 22ff.; 2 Kor. 4, 16ff.
- 69 Vgl. Azouvi, F. (1985). Homo duplex. Gesnerus 42, 229-244; Grawe, C. (1972). Doppelnatur. Hist. Wb. Philos. 2, 282-285.
- 70 Vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 344f.
- 71 a.a.O.: 352.
- 72 Corpus Hermeticum, Pimander: 14; Asclepius: 7.
- 73 Bernhard von Clairvaux (ca. 1150). De brevitae vitae. In: Liber de modo bene vivendi LXIX (Patrologia Latina, Bd. 184, Paris 1854, 1199-1306): 1301; vgl. Sermo XVII (Patrologia Latina, Bd. 183, 249-254): 250.
- 74 Thomas von Aquin, Summa contra gentiles: IV, 55.
- 75 Vgl. Grawe, C. & Hügli, A. (1980). Mensch, III Die anthropologischen Hauptstränge. – I. Die topischen Formeln. Hist. Wb. Philos. 5, 1071-1074: 1073.
- 76 Paracelsus (ca. 1536). Ein mantischer Entwurf (Sämtliche Werke, Bd. I, X, München 1928, 637-659): 643.
- 77 Malebranche, N. (1688). Entretiens sur la métaphysique et sur la religion (Œuvres complètes, 2. Aufl., Bd. 12, hg. v. A. Robinet, Paris 1967): 104 (IV, 20).
- 78 Pascal, B. [1654-62]. Pensées (2 Bde., hg. v. L. Brunschvicg, Paris 1904): I, 89 (Nr. 72).
- 79 Pope, A. (1733). Essay on Man: II, v, 7ff.

- 80 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Œuvres Philosophiques, Paris 1954, 317-350): 337.
- 81 a.a.O.: 338.
- 82 Kant, I. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 162.
- 83 Marquard, O. (1971). Anthropologie. Hist. Wb. Philos. I, 362-374: 363; vgl. Hodgen, M.T. (1964). Early Anthropology in the Sixteenth and Seventeenth Centuries.
- 84 Pico della Mirandola (1496). De hominis dignitate (Stuttgart 1997): 6f.
- 85 a.a.O.: 8f.
- 86 Vgl. Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 46-77.
- 87 Montaigne, M. de (1580). Essais (3 Bde., hg. v. A. Tournon, Paris 1998): II, 191 (II, 12).
- 88 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 57.
- 89 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 333 (II, XXVII, 8).
- 90 a.a.O.: 335.
- 91 Tyson, E. (1699). Orang-outang: iii; 55; vgl. Wokler, R. (1976). Tyson and Buffon on the orang-utan. Studies on Voltaire clv, 2301-2319.
- 92 Tyson (1699): 92-95.
- 93 a.a.O.: 91.
- 94 Perrault, C. (1676). Suite des mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux: 126; vgl. Wokler, R. (1980). The ape debates in Enlightenment anthropology. Transactions of the Fifth International Congress on the Enlightenment, vol. 3, 1164-1175: 1169.
- 95 Buffon, G.L.L. (1766). Nomenclature des singes. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 14 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 386-393): 390.
- 96 Daubenton, J.-L.M. (1782). Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle de l'homme: xxiii; vgl. Barsanti, G. (1980). L'homme et les classifications: aspects du débat anthropologique dans les sciences naturelles de Buffon à Lamarck. Transactions of the Fifth International Congress on the Enlightenment, vol. 3, 1158-1164: 1158f.
- 97 Daubenton (1782): xixf.
- 98 La Mettrie, J.O. de (1747). L'Homme machine (Princeton 1960): 27; 160ff.; 213; vgl. Wokler (1980): 1170.
- 99 Condillac, E.B. de (1755). Traité des Animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1947-51): I, 340-365.
- 100 Condillac, E.B. de (1746). Essai sur l'origine des connoissance humaines (Œuvres philosophiques, Paris 1947-51): I, 19; vgl. Wokler (1980): 1170.
- 101 La Mettrie, J.O. de (1747). L'homme machine (Hamburg 1990): 34.
- 102 a.a.O.: 110.
- 103 ebd.; vgl. 124.
- 104 D'Holbach, P.-H.T. (1770). Système de la nature (2 Bde., Paris 1821): II, 89.
- 105 a.a.O.: I, 124.
- 106 a.a.O.: I, 120.
- 107 a.a.O.: I, 90.
- 108 Tulp, N. (1641). Observationum medicarum: 277 (III, 56).
- 109 Linné, C. von (1735/58). Systema naturae, 2 Bde.: I, 24.
- 110 a.a.O.: 25.
- 111 Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In: Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 167.
- 112 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-350): 329.
- 113 Rousseau, J.J. (1755). Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes (Œuvres complètes, Bd. 3, Paris 1964, 110-223): 208 (FN 10); vgl. Lovejoy, A.O. (1923). The supposed primitivism of Rousseau's Discourse on Inequality. Modern Philology 21, 165-186.
- 114 Vgl. Wokler, R. (1978). Perfectible apes in decadent cultures: Rousseau's anthropology revisited. Daedalus 107, 107-134; ders. (1980). The ape debates in Enlightenment anthropology. Transactions of the Fifth International Congress on the Enlightenment, vol. 3, 1164-1175: 1171.
- 115 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 175 FN (III, 30).
- 116 Monbodo (= Burnet, J.) (1773). Origin and Progress of Language, 3 vols.: I, 269ff.; ders. (1774). Of the ourang outang, & whether he be of the human species (National Library of Scotland, Edinburgh, Ms. 5738/109, f.4); vgl. Wokler (1980): 1172; Barnard, A. (1993). Monbodo's orang-outang and the definition of man. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 71-85: 72.
- 117 Blumenbach, J.F. (1775). De generis humani varietate nativa: 35-39.
- 118 Camper, P. (1782) Naturkundige Verhandelbingen over den Orang-Outang; en eenige andere Aapsoorten (franz.: De l'orang-outang, et de quelques autres espèces de singes, Œuvres, Paris 1803): I, 5-196.
- 119 Lacépède (1821). Homme. In: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 21, 323-409; vgl. Barsanti (1980): 1160.
- 120 Defrance (1821). Homme. (foss.). In: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 21, 409-410: 410.
- 121 Vgl. Barsanti, G. (1983). Alle origini dell'antropologia, aspetti del dibattito sulla classificazione dell'uomo (1750-1840). Paradigmi 1, 75-108.
- 122 Kant, I. (1785). Bestimmung des Begriffs einer Menschenrace (AA, Bd. VIII, 89-106): 93; vgl. Malter, R. (1990). Der Rassebegriff in Kants Anthropologie. In: Mann, G. & Dumont, F. (Hg.). Die Natur des Menschen. Probleme der physischen Anthropologie und Rassenkunde (1750-1850), 113-122; Barkhaus, A. (1994). Kants Konstruktion des Begriffs der Rasse und seine Hierarchisierung der Rassen. Biol. Zentralbl. 113, 197-203; Shell, S.M. (2006). Kant's concept of a human race. In: Eigen, S. & Larimore, M.J. (eds.). The German Invention of Race, 55-72; Zammito, J. (2006). Policing polygeneticism in Germany, 1775 (Kames,) Kant, and Blumenbach. In: Eigen, S. & Larimore, M.J. (eds.). The German Invention of Race, 35-54.
- 123 Blumenbach (1775): 40; ders. (1779). Handbuch der Naturgeschichte; ders. (1804). Handbuch der vergleichenden Anatomie und Physiologie.
- 124 Blumenbach, J.F. (1789). Über Menschen-Racen und Schweine-Racen. Magazin für das Neueste aus der Physik und Naturgeschichte 6, 1-13: 1.

- 125** Blumenbach, J.F. (1790). *Beyträge zur Naturgeschichte, Erster Theil*: 47; vgl. Dougherty, F.W.P. (2007). Einleitung. In: *The Correspondence of Johann Friedrich Blumenbach*, vol. II, 1783-1785: XIX.
- 126** Blumenbach, J.F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*: 60.
- 127** Blumenbach (1775): 97; vgl. 41.
- 128** Blumenbach (1779): 63.
- 129** Blumenbach, J.F. (1781). *De generis hvmani varietate nativa*: 52.
- 130** Blumenbach, J.F. (1795). *De generis hvmani varietate nativa*: 286.
- 131** Soemmerring, S.T. (1784). Über körperliche Verschiedenheit des Mohren vom Europäer.
- 132** Lawrence, W. (1819). *Lectures on Comparative Anatomy, Physiology, Zoology, and the Natural History of Man*: 363.
- 133** Tiedemann, F. (1836). On the brain of the negro, compared with that of the European and the orang-outang. *Philos. Trans. Roy. Soc.* 126, 497-527.
- 134** Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 4f.
- 135** Wells, W.C. (1813). An account of a female of the white race of mankind, part of whose skin resembles that of a negro. In: ders. (1818). *Two Essays: One on Dew and the Other on Single Vision With Two Eyes*; vgl. Wells, K.D. (1973). William Charles Wells and the races of man. *Isis* 64, 215-225: 216.
- 136** Kant, I. (1798). *Anthropologie in pragmatischer Hinsicht* (AA, Bd. 7, 117-333): 321.
- 137** Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 431.
- 138** Chalcidius, *Commentarius in Timaeum* (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962): 175 (Nr. 135).
- 139** Cassiodor, F.M.A. (6. Jh.). *Opera omnia*, Bd. 2 (Rouen 1679): 579.
- 140** Vives, J.L. (1531/36). *De disciplinis libri xx in tres tomos*: 564; vgl. auch Alexander von Aphrodisias (3. Jh.). *Commentaria in duodecim Aristotelis libros de prima philosophia*, interprete Ioanne Genesio Sepulveda Cordubensi, ad Clementem VII. Pont. Max. (Rom 1527?): I, 39.
- 141** Alexandri Aphrodisie Commentaria in duodecim Aristotelis libros de prima philosophia (ed. J.G. de Sepulveda, 1527): lib. I, 39.
- 142** Themistios (4. Jh.). *Paraphrasis in Aristotelis Posteriora* (Venedig 1542): 25 (Liber I, Caput XL).
- 143** Coward, W. (1702). *Second Thoughts Concerning Human Soul*: 177 (2. Aufl. 1704: 153).
- 144** Nachweise für Tab. 175: Aristoteles, *Ethica Eudemica* (übers. F. Dirlmeier, Berlin 1962) 1222b18-21 (II, 6); Pico della Mirandola (1496). *De hominis dignitate* (Stuttgart 1997): 7f.; Kant (1790/93): 431; Herder, J.G. (1784-91). *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit* (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin, 1887-1909): I, 146; Fichte, J.G. (1796-97). *Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre*, 2 Teile (AA, Werkeband 3-4, 311-460; 1-165): I, 379; Schopenhauer, A. (1841/60). *Die beiden Grundprobleme der Ethik* (Sämtliche Werke, Bd. 3, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960, 481-815): 554 (bereits in der 1. Aufl.); Marx, K. (1844). *Ökonomisch-philosophische Manuskripte aus dem Jahre 1844* (MEW, Bd. 40, 465-588): 516; Nietzsche, F. (1886). *Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft* (KSA, Bd. 5, 9-243): 81 (Nr. 62); Simmel, G. (1916-17). *Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik* (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 256; Scheler, M. (1928). *Die Stellung des Menschen im Kosmos* (Bonn 1991): 40; Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 310; Portmann, A. (1950). *Im Kampf um das Menschenbild*. In: *Biologie und Geist* (Freiburg/B. 1963), 266-271: 270.
- 145** Fichte (1796-97): I, 379.
- 146** Lichtenberg, G.C. (1774). *Sudelbuch D*, Nr. 331 (Schriften und Briefe, Bd. 1, München 1968): 282.
- 147** Schwidetzky, I. (1974). *Variationsstatistische Untersuchungen über Anthropologie-Definitionen*. *Homo* 25, 1-10: 4.
- 148** Darwin, C. (1871/74). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*: 126; vgl. Gruber, H.E. (1974). *Darwin on Man*.
- 149** Darwin (1871/74): 126.
- 150** a.a.O.: 51f.; vgl. Bowler, P.J. (1986). *Theories of Human Evolution. A Century of Debate, 1845-1945*: 66f.; 157f.
- 151** Darwin (1871/74): 600.
- 152** Menninghaus, W. (2003). *Das Versprechen der Schönheit*: 90.
- 153** Tiedemann, F. (1826). *Hirn des Orang-Outangs mit dem des Menschen verglichen*. *Z. Physiol.* 2, 17-28; Vogt, C. (1863). *Vorlesungen über den Menschen*; Lyell, C. (1863). *Geological Evidence of the Antiquity of Man*.
- 154** Buffon, G.L.L. (1787). *Nomenclature des singes*. In: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 7, 5-46: 34.
- 155** Huxley, T.H. (1863). *Evidence as to Man's Place in Nature*.
- 156** Owen, R. (1858). On the characters, principles of division, and primary groups of the class Mammalia. *J. Proc. Linn. Soc.* 2 (Zool.), 1-37: 19f.; vgl. ders. (1859). On the Classification and Geographical Distribution of Mammalia.
- 157** Huxley, T.H. (1863). *Evidence as to Man's Place in Nature*; vgl. Desmond, A. (1982). *Archetypes and Ancestors. Paleontology in Victorian London, 1850-1875*; Rupke, N.A. (1994). Richard Owen: 270ff.
- 158** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 433f.
- 159** Haeckel, E. (1863). *Ueber die Entwicklungstheorie Darwin's*. *Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte* 38, 17-30: 17.
- 160** Nachweise für Tab. 176: Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 291f.; Gehlen, A. (1940/62). *Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt*: 38; Flach, W. (1997). *Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur*: 62.
- 161** Scheler, M. (1928). *Die Stellung des Menschen im Kosmos* (Bonn 1991).
- 162** Plessner (1928): 26.
- 163** Scheler (1928): 40.

- 164** Winter, F.J. (1883). Die Theologie des D. Luthardt: 7; Bertholet, A. (1896). Die Stellung der Israeliten und der Juden zu den Fremden: 218.
- 165** Plessner (1928): V; 292.
- 166** a.a.O.: 310.
- 167** Scheler (1928): 40.
- 168** ebd.
- 169** Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 334.
- 170** Vgl. Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen (Hamburg 1956).
- 171** Bischof, N. (1985). Das Rätsel Ödipus: 542.
- 172** Vgl. Allen, C. (1997). Animal cognition and animal minds. In: Carrier, M. & Machamer, P. (eds.). *Mindscapes. Philosophy, Science, and the Mind*, 227-244: 237.
- 173** Anonymus (1852). Aus Agram. Die Grenzboten. Zeitschrift für Politik und Literatur 11 (I, 2), 156-158: 156.
- 174** Rokitsansky, C. (1858). Zur Orientierung über Medicin und deren Praxis. Zeitschrift der kaiserl. königl. Gesellschaft der Ärzte zu Wien 14 (Beilage zu Nr. 23), 1-8: 2.
- 175** Stern, M.L. (1885). Philosophischer und naturwissenschaftlicher Monismus. Ein Beitrag zur Seelenfrage: 264.
- 176** Snell, K. (1887). Vorlesungen über die Abstammung des Menschen (hg. v. R. Seydel): 152.
- 177** Vgl. Alsberg (1922): 427; Friedenthal, H. [1925]. Die Sonderstellung des Menschen in der Natur. Mensch und Affe; Scheler, M. (1927). Die Sonderstellung des Menschen. Der Leuchter 8, 161-254; Litt, T. (1942). Die Sonderstellung des Menschen im Reich des Lebendigen. In: Wenke, H. (Hg.). *Geistige Gestalten und Probleme: Eduard Spranger zum 60. Geburtstag*, 217-240; ders. (1948). Die Sonderstellung des Menschen im Reiche des Lebendigen; Rensch, B. (1957). Die stammesgeschichtliche Sonderstellung des Menschen; Hofer, H. & Altner, G. (1972). Die Sonderstellung des Menschen; Cyran, W. (Hg.) (1990). Die Sonderstellung des Menschen in der Evolution.
- 178** Klaatsch, H. (1920). Der Werdegang der Menschheit und die Entstehung der Kultur: 1.
- 179** Kant, I. (1786). Muthmaßlicher Anfang der Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 107-123): 115.
- 180** Vogt, J.G. (1892). Die Menschwerdung: 281; vgl. Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (2 Bde., Stuttgart & Frankfurt/M. 1960): I, 225; II, 692.
- 181** Vogt (1892): 346.
- 182** Portmann, A. (1950). Im Kampf um das Menschenbild. In: *Biologie und Geist* (Freiburg/Br. 1963), 266-271: 270; vgl. ders. (1944). Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen; ders. (1951/56). Zoologie und das neue Bild des Menschen.
- 183** Portmann (1950): 270.
- 184** Illies, J. (1974). Biologie und Menschenbild (Freiburg/Br. 1977): 24.
- 185** Nachweise für Tab. 178: Alkmaion (Diels/Kranz): 24 A5/B1a, nach Theophrast, *De sensibus* 25 (A5); Aristoteles, *Ethica Eudemica* (übers. F. Dirlmeier, Berlin 1962) 1231a3-11; vgl. ders. *Ethica Nicomachea* 1118a16-32; *De sensu* 443b24-444a5; Humboldt, W. von (1820). Über das vergleichende Sprachstudium (Leipzig 1946): 12; Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 431; Boswell, J. (1785). *Journal of a Tour to the Hebrides with Samuel Johnson*: 25; Tomasello, M. (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition* (dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002): 17f.
- 186** Huxley, J. (1955). Evolution, cultural and biological (in: ders. (1957). *New Bottles for New Wine*, 61-92): 91.
- 187** Le Conte, J. (1877). *Elements of Geology* (1879): 269 (nach OED 1989).
- 188** Platon, *Politeia* 439d.
- 189** Aristoteles, *De an.* 413b.
- 190** Vgl. Clark, S.R.L. (1988). Is humanity a natural kind? In: Ingold, T. (ed.). *What is an Animal?*, 17-34.
- 191** Ingold, T. (1994). Humanity and animality. In: Ingold, T. (ed.). *Companion Encyclopedia of Anthropology. Humanity, Culture and Social Life*, 14-32: 24.
- 192** Agamben, G. (2002). *L'aperto. L'uomo e l'animale* (dt. *Das Offene*, Frankfurt/M. 2003): 21.
- 193** Anaximander (Diels/Kranz): A10.
- 194** Anaxagoras (Diels/Kranz): 59 B21b.
- 195** Platon, *Protagoras* 320c-322d; vgl. auch *Politeia* 369c.
- 196** Vgl. Seneca, *De beneficiis* 2, 29, 1; Philon, *De Abrahamo* 266f.; Gregor von Nyssa, *De hominis opificio* 7; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 236.
- 197** Vgl. Plinius, *Naturalis historia* 7, 1-5; Lukrez, *De rerum natura* 5, 222ff.
- 198** Reimarus, H.S. (1760). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 394f.
- 199** a.a.O.: 396f.
- 200** Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, 2 Bde.: I, 383.
- 201** a.a.O.: I, 47.
- 202** Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 26f.
- 203** Adler, A. (1907). Studie über Minderwertigkeit von Organen.
- 204** Gehlen, A. (1940). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt (Gesamtausgabe, Bd. 3, 1, Frankfurt/M. 1993): 17; vgl. ders. (1942). Ein Bild vom Menschen (in: ders. (1961). *Anthropologische Forschung*, 44-54): 48; vgl. auch Pöhlmann, E. (1970). Der Mensch – das Mängelwesen? Zum Nachwirken antiker Anthropologie bei Arnold Gehlen. *Arch. Kulturgesch.* 52, 297-312; Karneith, R. (1991). *Anthropo-Biologie und Biologie. Biologische Kategorien bei Arnold Gehlen im Licht der Biologie, insbesondere der vergleichenden Verhaltensforschung der Lorenz-Schule*.
- 205** Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt: 33.
- 206** a.a.O.: 71.
- 207** a.a.O.: 63.
- 208** a.a.O.: 38.

- 209** a.a.O.: 80; vgl. ders. (1958). Über Kultur, Natur und Natürlichkeit. In: ders. (1961). *Anthropologische Forschung*, 78-92: 78.
- 210** Gehlen, A. (1950). Nichtbewusste kulturanthropologische Kategorien. *Z. philos. Forsch.* 4, 321-346: 321; ders. (1940/50). *Der Mensch*: 27; vgl. Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. *Z. Tierpsych.* 5, 235-409: 292.
- 211** James, W. (1890). *The Principles of Psychology*, 2 vols: II, 441 (Kap. XXIV).
- 212** Tooby, J. & Cosmides, L. (1995). Foreword. In: Baron-Cohen, S., *Mindblindness*, xi-xviii: xiii f.; vgl. Hüttemann, A. (2008). Kann die evolutionäre Psychologie kulturelle Phänomene erklären? In: ders. (Hg.). *Zur Deutungsmacht der Biowissenschaften*, 129-150: 141 f.
- 213** Aristoteles, *De part. anim.* 687a21-b5.
- 214** Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: I, 76, 5.
- 215** Galen, *De usu partium corporis humani* (engl. *On the Usefulness of the Parts of the Body*. 2 Vols. Ithaca, N.Y. 1968): I, 71 (I, 6).
- 216** Lorenz, K. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte. In: *Über tierisches und menschliches Verhalten*, Bd. 2, München 1965, 201-254: 234; vgl. ders. (1950). Ganzheit und Teil der tierischen und menschlichen Gemeinschaft. *Stud. Gen.* 3, 455-499: 486.
- 217** Lorenz, K. (1971). *Der Mensch, biologisch gesehen*. *Stud. Gen.* 24, 495-515: 509; 511.
- 218** Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels (München 1977): 218.
- 219** Boswell, J. (1785). *Journal of a Tour to the Hebrides with Samuel Johnson*: 25.
- 220** Clodd, E. (1888). *Story of Creation*: 217.
- 221** Oakley, K.P. (1949). *Man the Tool-Maker*.
- 222** Oakley, K.P. (1951). A definition of man. *Sci. News* 20, 69-81: 74.
- 223** a.a.O.: 72.
- 224** Heberer, G. (1960). Darwins Urteil über die abstammungsgeschichtliche Herkunft des Menschen und die heutige paläoanthropologische Forschung. In: ders. & Schwanitz, F. (Hg.). *Hundert Jahre Evolutionsforschung*, 397-418: 410.
- 225** Heberer, G. (1961). Die Abstammung des Menschen. In: *Handbuch der Biologie*, Bd. IX, 245-328: 302.
- 226** Straus, E. (1949). Die aufrechte Haltung. Eine anthropologische Studie (In: Bräutigam, W. (Hg.) (1980). *Medizinisch-psychologische Anthropologie*, 425-439): 433.
- 227** Bartholomew, G.A. Jr. & Birdsell, J.B. (1953). Ecology and the protohominids. *Amer. Anthropol.* 55, 481-498.
- 228** Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 633.
- 229** Provine, R.R. (2000). *Laughter. A Scientific Investigation*: 87.
- 230** Bingham, P.M. (1999). Human uniqueness: a general theory. *Quart. Rev. Biol.* 74, 133-169: 135.
- 231** a.a.O.: 164.
- 232** a.a.O.: 144.
- 233** Tomasello, M. (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition* (dt. *Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens*, Frankfurt/M. 2002): 18; 254.
- 234** a.a.O.: 74.
- 235** a.a.O.: 57; vgl. Tomasello, M., Kruger, A.C. & Ratner, H.H. (1993). Cultural learning. *Behav. Brain Sci.* 16, 495-552: 508.
- 236** Bickerton, D. (1995). *Language and Human Behaviour*: 5; 113.
- 237** Vgl. Fry, D. (1978). *Homo loquens: Man as a Talking Animal*; Montaleone, C. (1998). *Homo loquens. Persone, contesti, credenze*.
- 238** Vgl. Read, M. (1982). The concept of man as *Homo loquens* in the Spanish renaissance. *Rev. españ. linguist.* 12, 65-84: 70.
- 239** Blumenbach, J.F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*: 60.
- 240** ebd.
- 241** Hamann, J.G. (1784). *Metakritik über den Purismus der Vernunft* (Sämtliche Werke, Bd. 3, Wien 1951, 281-289): 286.
- 242** Humboldt, W. von (1820). Über das vergleichende Sprachstudium (Leipzig 1946): 12; vgl. auch Renan, E. (1859). *De l'origine du langage*; Steintal, H. (1851). *Der Ursprung der Sprache*: 4-27; Noiré, L. (1877). *Der Ursprung der Sprache*: 63-84; Delacroix, H. (1924/30). *Le langage et la pensée*: 218 ff.; Révész, G. (1946). *Ursprung und Vorgeschichte der Sprache*: 17 f.
- 243** Bertalanffy, L. von (1956). A biologist looks at human nature. *Scientific Monthly* 82, 33-41: 37.
- 244** Siegmund, G. (1958). *Tier und Mensch. Beitrag zur Wesensbestimmung des Menschen*: 212 f.
- 245** Vgl. Lang, C., Sober, E. & Strier, K. (2002). Are human beings part of the rest of nature? *Biol. Philos.* 17, 661-671; Tattersall, I. (1998). *Becoming Human. Evolution and Human Uniqueness*.
- 246** Cassirer, E. (1944). *An Essay on Man* (dt. *Versuch über den Menschen*, Hamburg 1996): 51.
- 247** Fukuyama, F. (2002). *Our Posthuman Future* (dt. *Das Ende des Menschen*, München 2002): 236.
- 248** a.a.O.: 235.
- 249** Heidegger, M. (1946). Brief über den »Humanismus« (in: *Wegmarken*, Frankfurt/M. 1978, 311-360): 321.
- 250** a.a.O.: 322.
- 251** a.a.O.: 323.
- 252** ebd.
- 253** Sellars, W. (1956). *Empiricism and the Philosophy of Mind* (Cambridge, Mass. 1997): 76.
- 254** McDowell, J. (1994). *Mind and World*: 125.
- 255** Sturma, D. (2001). Person und Menschenrechte. In: ders. (Hg.). *Person*, 337-362: 353.
- 256** Tugendhat, E. (2003). *Egozentrität und Mystik. Eine anthropologische Studie*: 48.
- 257** a.a.O.: 65.
- 258** Rothacker, E. (1941). *Die Schichten der Persönlichkeit*: 61.
- 259** Autenrieth, H.F. (1802). *Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie*, Bd. 3: 4.
- 260** Wallace, A.R. (1869/70). The limits of natural selection as applied to man. In: ders. (1870). *Contributions to the Theory of Natural Selection*, 332-371: 352.
- 261** Wallace, A.R. (1870). *The development of human ra-*

- ces under the law of natural selection. In: ders., *Contributions to the Theory of Natural Selection*, 303-331: 330.
- 262** Wallace, A.R. (1864). The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of "natural selection". *Anthropol. Rev.* 2, clviii-clxxxvii: clxviii; vgl. Schwartz, J.S. (1984). Darwin, Wallace, and the *Descent of Man*. *J. Hist. Biol.* 17, 271-289: 274.
- 263** Büchner, L. (1868). Sechs Vorlesungen über die Darwinsche Theorie von der Verwandlung der Arten: 255.
- 264** Wallace (1870): 330f.
- 265** Huxley, T.H. (1893). *Evolution and ethics* (Collected Essays, vol. IX, Hildesheim 1970, 46-116).
- 266** Alsberg, P. (1922). Das Menschheitsrätsel. Versuch einer prinzipiellen Lösung: 103.
- 267** a.a.O.: 117.
- 268** a.a.O.: 427.
- 269** a.a.O.: 378; vgl. Claessens, D. (1968). Instinkt – Psyche – Geltung: 81ff.
- 270** Alsberg (1922): 103.
- 271** Hooton, E.A. (1937). Apes, Men, and Morons: 249.
- 272** a.a.O.: 251.
- 273** Miller, H. (1964). Progress and Decline. The Group in Evolution: 72.
- 274** a.a.O.: 79.
- 275** a.a.O.: 81.
- 276** Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 253.
- 277** a.a.O.: 256.
- 278** Bunge, M. (1980). The Mind-Body Problem: 204.
- 279** Vgl. Toepfer, G. (2005). Die Kreativität der Evolution – eine Kreativität der Mittel, nicht der Zwecke. In: Abel, G. (Hg.). *Kreativität. XX. Deutscher Kongress für Philosophie, Sektionsbeiträge*, Bd. 2, 811-822.
- 280** Goldschmidt, W. (1993). On the relationship between biology and anthropology. *Man* 28, 341-359: 341.
- 281** Irons, W. (1997). Looking back two decades. In: Betzig, L. (ed.) (1997). *Human Nature. A Critical Reader*, 46-49: 49.
- 282** Cioran, E.M. (1949). *Précis de decomposition* (dt. *Lehre vom Zerfall*, übers. v. P. Celan, Stuttgart 1978): 34.
- 283** Popper, K.R. (1957/60). The Poverty of Historicism: 28f.
- 284** Elsner, N. (Hg.) (2002). Was ist der Mensch?; Graf, M. et al. (Hg.) (2004). „Was ist der Mensch?“ Theologische Anthropologie im interdisziplinären Kontext; Pauen, M. (2007). Was ist der Mensch? Die Entdeckung der Natur des Geistes; Ganten, D. et al. (Hg.) (2008). Was ist der Mensch? *Humanprojekt*, Bd. 3.
- 285** Ganten et al. (2008): 34; 51; 82.
- 286** a.a.O.: 177.
- 287** Schnädelbach, H. (1989). Das Gesicht im Sand. Foucault und der anthropologische Schlummer. In: ders. (1992). *Zur Rehabilitierung des animal rationale*, 277-306: 281.
- 288** ebd.
- 289** Sloterdijk, P. (1999). Regeln für den Menschenpark. In: ders., *Nicht gerettet. Versuche nach Heidegger* (Frankfurt/M. 2001, 302-337): 326; ders. (2009). Du musst dein Leben ändern. Über Anthropotechnik.
- 290** Kurzweil, R. (1999). *The Age of Spiritual Machines* (dt. *Homo sapiens*, Köln 1999).
- 291** Jastrow, R. (1981). The Enchanted Loom; vgl. Örstan, A. (1990). How to define life: a hierarchical approach. *Per-sp. Biol. Med.* 33, 391-401: 400.
- 292** Vgl. Castoriadis, C. (1975). L'institution imaginaire de la société (dt. *Gesellschaft als imaginäre Institution*, Frankfurt/M. 1984): 233.
- 293** Vgl. Kamper, D. (1997). Mensch. In: Wulf, C. (Hg.). *Vom Menschen*, 85-91: 85; Assmann, A. (2004). Neuerfindungen des Menschen. In: Assmann, A., Gaier, U. & Trommsdorff, G. (Hg.). *Positionen der Kulturanthropologie*, 90-117: 90.
- 294** Scheler, M. (1915). Zur Idee des Menschen (Vom Umsturz der Werte, Bern 1955, 173-195): 186.
- 295** Scheler, M. (1929). Mensch und Geschichte: 8f.
- 296** Anders, G. (2000). Die Antiquiertheit des Menschen, Bd. 2. Über die Zerstörung des Lebens im Zeitalter der dritten industriellen Revolution (München 1992): 25.
- 297** Stern, G. [= Anders, G.] (1936). Pathologie de la liberté. Essai sur la non-identification. *Recherches philosophiques* 6, 22-54.
- 298** Ortega y Gasset, J. (1940). Sobre la razón histórica (dt. *Historische Vernunft*, in: *Der Mensch ist ein Fremder. Schriften zur Metaphysik und Lebensphilosophie*, hg. v. S. Rohmer, Freiburg/Br. 2008, 171-274): 273; vgl. ders. (1941). *Historia como sistema y del imperio romano*. In: *Obras completas*, Bd. VI, Madrid 1961, 11-50: 41 (dt. *Geschichte als System und Über das römische Imperium*, Stuttgart 1963): 68.
- 299** Habermas, J. (1958). Anthropologie. In: Diemer, A. & Frenzel, I. (Hg.). *Fischer-Lexikon Philosophie*, 18-35: 31.
- 300** Adorno, T.W. (1966). *Negative Dialektik* (Frankfurt/M. 1975): 130.
- 301** ebd.
- 302** Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. *Die Ordnung der Dinge*, Frankfurt/M. 1974): 407.
- 303** a.a.O.: 462.
- 304** ebd.
- 305** Hull, D. (1978). A matter of individuality. *Philos. Sci.* 45, 335-360: 358.
- 306** Ghiselin, M.T. (1997). Metaphysics and the Origin of Species: 1.
- 307** Buller, D.J. (2005). Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature: 428.
- 308** a.a.O.: 419.
- 309** Vgl. Machery, E. & Barrett, H.C. (2006). Essay review: debunking *Adapting Minds*. *Philos. Sci.* 73, 232-246: 244.
- 310** Böhme, H., Matussek, P. & Müller, L. (2000). Orientierung Kulturwissenschaft. Was sie kann, was sie will: 131f.
- 311** Vgl. Geertz, C. (1986). The uses of diversity. *Michigan Quarterly Review* 25, 105-123; Antweiler, C. (2007). Was ist den Menschen gemeinsam? Über Kultur und Kulturen: 141ff.
- 312** Barkow, J.H., Cosmides, L. und Tooby, J. (eds.) (1992). *The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and*

the Generation of Culture.

- 313** Brown, D.E. (2004). Human universals, human nature & human culture. *Daedalus* 133, 47-54: 47; vgl. ders. (1991). *Human Universals*: 42ff.
- 314** Antweiler (2007): 33.
- 315** Brown, D.E. (2000). Human universals and their implications. In: Roughley, N. (ed.). *Being Humans. Anthropological Universality and Particularity in Transdisciplinary Perspective*, 156-174: 172.
- 316** Markl, H. (2001). Freiheit, Verantwortung, Menschenwürde: Warum Lebenswissenschaften mehr sind als Biologie. *Jahrbuch der Max-Planck-Gesellschaft* 2001, 11-23: 15.
- 317** Vgl. Ahrens, J., Biermann, M. & Toepfer, G. (2007). Einleitung. In: dies. (Hg.). *Die Diffusion des Humanen. Grenzregime zwischen Leben und Kulturen*, 7-16.
- 318** Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct* (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 195.
- 319** Tugendhat, E. (2003). Egozentrität und Mystik: 7 und passim; Tietz, S. & Wild, M. (2006). Denken Tiere? *Information Philosophie* 34/3, 14-26: 14.
- 320** Wild, M. (2006). Die anthropologische Differenz. Der Geist der Tiere in der frühen Neuzeit bei Montaigne, Descartes und Hume: 297; vgl. 1.
- 321** Taylor, C. (1977). What is human agency? In: Mischel, T. (ed.). *The Self. Psychological and Philosophical Issues*, 103-135: 134.
- 322** Vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In: Frängsmyr, T. (ed.). *Linnaeus, the Man and his Work*, 156-194: 159.
- 323** Roebroeks, W. (1993). 'Policing the boundary'? Continuity of discussions in 19th and 20th century palaeoanthropology. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). *Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600*, 173-179.
- 324** Cartmill, M. (1990). Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. *Intern. J. Primatol.* 11, 173-192: 184.
- 325** Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1125a.
- 326** Leibniz, G.W. (1686). *Discours de métaphysique* (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 56-172): 58 (Nr. 2).
- 327** Vgl. Marquard, O. (1971). Anthropologie. *Hist. Wb. Philos.* 1, 362-374: 362f.
- 328** Aristoteles, *Rhetorica*.
- 329** Theophrast, *Characteres* (dt. Charaktere. Dreißig Charakterskizzen, übers. v. K. Steinmann, Frankfurt am Main 2000).
- 330** Galen, *De elementis ex Hippocrate; De temperamentis*.
- 331** Vgl. aus dem 12. Jahrhundert: Wilhelm von St. Thierry, *Libri duo de natura corporis et animae*; Hugo von St. Victor, *De unione corporis et animae*; Gottfried von St. Victor, *De microcosmo*.
- 332** Vgl. Hundt, M. (1501). *Anthropologium de hominis dignitate, natura et proprietatibus*; Cassmann, O. (1594). *Psychologica anthropologica sive animae humanae doctrina*; Buthelius, C. & Rhete, J. (1605). *Anthropologia seu synopsis considerationis hominis quoad corpus et animam*; Gvenius, S. (1613). *Anthropologia seu de hominis secundum corpus et animam constitutio*.
- 333** Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 119.
- 334** Marquard (1971): 366.
- 335** Martin, R. (1914). *Lehrbuch der Anthropologie*: 1.
- 336** Fischer, E. (1931). Anthropologie. In: *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. 1, 355-356: 355.
- 337** Vgl. Marrett, R.R. (ed.) (1908). *Anthropology and the Classics*.
- 338** Schwidetzky, I. (1974). Variationsstatistische Untersuchungen über Anthropologie-Definitionen. *Homo* 25, 1-10: 3.
- 339** Schwidetzky, I. (Hg.) (1974ff.). *Rassengeschichte der Menschheit*; dies. (1974). Grundlagen der Rassensystematik; dies. (1979). Rassen und Rassenbildung beim Menschen.
- 340** Jürgens, H.W., Knußmann, R., Schaefer, U., Schwidetzky, I., Vogel, C. & Ziegelmayer, G. (1974). Eine operationale Definition von »Anthropologische Arbeit«. *Homo* 25, 37-38: 37.
- 341** Knußmann, R. (1980/96). *Vergleichende Biologie des Menschen. Lehrbuch der Anthropologie und Humangenetik*: 4.
- 342** Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*: 17.
- 343** Thies, C. (2009). Anthropologie heute. *Philos. Rundschau* 56, 183-210; 296-312: 183f.
- 344** Tomasello, M. & Moll, H. (2011). Replik auf die Kommentare. *Deutsche Z. Philos.* 59, 164-169: 169; vgl. ders. (2009). *Why we cooperate* (dt. Warum wir kooperieren, Frankfurt/M. 2010): 84.
- 345** Ray, J. (1693). *Synopsis methodica animalium quadrupedum*: 148.
- 346** Linné, C. von (1735). *Systema naturae*: [10].
- 347** ebd.
- 348** Linné, C. von (1735/58). *Systema naturae*: 20; vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In: Frängsmyr, T. (ed.). *Linnaeus, the Man and his Work*, 156-194: 175.
- 349** Linné, C. von [1758]. [Vorlesungsmanuskript, Universitätsbibliothek Uppsala, Ms. N 558]: 37; vgl. Broberg (1983): 176.
- 350** Vgl. Luck, G. (1964). Zur Geschichte des Begriffs »Sapientia«. *Arch. Begriffsgesch.* 9, 203-215; Grawe, C. (1974). *Homo sapiens*. *Hist. Wb. Philos.* 3, 1178-1179; nicht in: Chalcidius, *Commentarius in Timaeum* (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962).
- 351** Vgl. die Textsammlungen der digitalen Teubneriana Latina und der Patrologia Latina Database (PL): *Homo sapiens*: Cicero, In M. Antonium orationes philippicae II, 31; II, 96; ders., Pro Cn. Plancio oratio 72; Arnobius Afer, *Disputationes adversus gentes* (PL 5): 1287; Lactantius, *Divinarum institutionum liber III* (PL 6): 412; 414; 416; 420; *Homo loquens*: Augustinus, *Sermo 265 De ascensione domini* (Sermones de tempore, PL 38): 1224; *Homo erectes*: Auctor incertis (Rufinus Aquileiensis?), *Commentarius in LXXV psalmos* (PL 21): 923; auch: Jomard, E. (1822). *Exposition du système métrique des anciens égyptiens*. In:

- Panckoucke, C.L.F. (Hg.). Description de l'Égypte, Bd. 7: 119.
- 352** Chazan, M. (1993). The meaning of *Homo sapiens*. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). *Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600*, 229-240: 231.
- 353** Hoppius, C. (1760). *Anthropomorpha (Amoenitates Academicæ)*, Bd. 6, Stockholm 1763).
- 354** Bontius, J. (1658). *Historiae naturalis et medicae Indiae Orientalis*.
- 355** Plinius, *Historia naturalis* V, 34; 43; 45.
- 356** Vgl. Chazan (1993): 229f.
- 357** Lyon, M.W. Jr. (1936). *Mammals of Indiana*. *Amer. Midl. Nat.* 17, 1-373: 168.
- 358** Hall, E.R. (1946). Zoological subspecies of man at the peace table. *J. Mammal.* 27, 358-364: 359.
- 359** Mayr, E. (1950). Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 15, 109-118: 115.
- 360** Coon, C.S. (1955). Some problems of human variability and natural selection in climate and culture. *Amer. Nat.* 89, 257-279: 260.
- 361** Dobzhansky, T. (1955). *Evolution, Genetics, and Man*: 332.
- 362** Emiliani, C. (1968). The pleistocene epoch and the evolution of man. *Current Anthropol.* 9, 27-30; vgl. Chazan (1993): 234.
- 363** Chazan (1993): 234.
- 364** Scheuchzer, J.J. (1726). *Homo diluvii testiset theoskopos*.
- 365** Vgl. Landau, M. (1991). *Narratives of Human Evolution*; Haraway, D. (1989). *Primate Visions. Gender, Race and Nature in the World of Modern Science*
- 366** Schaaffhausen, H. (1858). Zur Kenntnis der ältesten Rassenschädel. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1858, 453-478; vgl. Fuhlrott, C. (1859). *Menschliche Ueberreste aus einer Felsgrötte des Düsselthals. Ein Beitrag zur Frage über die Existenz fossiler Menschen*. *Verh. nat. hist. Ver. preuss. Rheinl. Westf.* 16, 131-153.
- 367** King, W. (1863). On the Neanderthal skull, or reasons for believing it to belong to the Clydian period, and to a species different from that represented by man. *Rep. Brit. Assoc.* 1863 (pt. 2), 81-82: 82; ders. (1863). The Neanderthal skull. *Anthropol. Rev.* 1, 393-394: 394; ders. (1864). The reputed fossil man of the Neanderthal. *Quart. J. Sci.* 1, 88-97.
- 368** Keith, A. (1915). *The Antiquity of Man*; Boule, M. (1921). *Les hommes fossiles*; vgl. Hammond, M. (1982). The expulsion of the Neanderthals from human ancestry: Marcellin Boule and the social context of scientific research. *Soc. Stud. Sci.* 12, 1-36.
- 369** Green, R.E. et al. (2010). A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710-722.
- 370** Haeckel, E. (1874). *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*, 2 Bde.
- 371** Dubois, E. (1894). *Pithecanthropus erectus, eine menschliche Uebergangsform aus Java*.
- 372** Cope, E.D. (1895). The neanderthal man in Java. *Amer. Nat.* 29, 192-193: 193; Weidenreich, F. (1940). Some problems dealing with ancient man. *Amer. Anthropol.* 42, 375-383: 383; Mayr, E. (1944). On the concepts and terminology of vertical subspecies and species. *Bull. Nat. Res. Council.* 2, 11-16; ders. (1950). Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 15, 109-117: 113.
- 373** Vgl. Reader, J. (1981). *Missing Link. The Hunt for Earliest Man*.
- 374** Leakey, L.S.B., Tobias, P.V. & Napier, J.R. (1964). A new species of the genus *Homo* from Olduvai gorge. *Nature* 202, 7-9: 8.
- 375** Schrenk, F., Bromage, T.G., Betzler, C., Ring, U. & Juwayeyi, Y. (1993). Oldest *Homo* and pliocene biogeography of the Malawi rift. *Nature* 365, 833-836; Kimbel, W. H. et al. (1996). Late pliocene *Homo* and Oldowan tools from the Hadar formation (Kada Hadar Member), Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 31, 549-562.
- 376** Spoor, F. et al. (2007). Implications of new early *Homo* fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. *Nature* 448, 688-691.
- 377** Dart, R. (1925). *Australopithecus africanus: the manape of South Africa*. *Nature* 115, 195-199.
- 378** Johanson, D.C., White, T.B. & Coppens, Y. (1978). A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa. *Kirtlandia* 28, 1-14.
- 379** Vgl. Vrba, E.S. (1988). Late pliocene climate events and human evolution. In: Grine, F.E. (ed.). *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*, 405-426; Bromage, T. & Schrenk, F. (eds.) (1999). *African Biogeography, Climate Change and Early Hominid Evolution*.
- 380** White, T. et al. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326, 75-86.
- 381** Heberer, G. (1958). *Das Tier-Mensch-Übergangsfeld*. *Stud. gen.* 2, 341-352.
- 382** Patterson, N. et al. (2006). Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. *Nature Online* 17 May 2006.
- 383** Vandermeersch, B. (1981). *Les hommes fossiles de Qafzeh (Israel)*; Bar Yosef, O & Vandermeersch, B. (1991). *Premiers hommes modernes et néandertaliens au Proche-Orient: chronologie et culture*. In: Hublin, J.J. & Tillier, A.M. (eds.). *Aux origines d'Homo sapiens*, 217-250.
- 384** Binford, L.R. (1984). *Fossil Remains from Klasies River Mouth*.
- 385** Bräuer, G., Yokoyama, Y., Falguères, C. & Mbua, E. (1997). Modern human origins backdated. *Nature* 386, 337-338.
- 386** Bräuer, G. (2007). Origin of modern humans. In: Henke, W. & Tattersall, I. (eds.). *Handbook of Paleoanthropology*, vol III, *Phylogeny of Hominids, 1749-1779*: 1755.
- 387** White, T.D. et al. (2003). Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 423, 742-747.
- 388** Enattah, N.S. et al. (2008). Independent introduction of two lactase-persistence alleles into human populations reflects different history of adaptation to milk culture. *Amer. J. Hum. Gen.* 82, 57-72.
- 389** Ambrose, S.H. (1998). Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. *Journal of Human Evolution* 34, 623-651.

- 390** Mellars, P. & Stringer, C. (eds.) (1989). *The Human Revolution*; vgl. Tattersall, I. (1991). What was the human revolution? *J. Hum. Evol.* 20, 77-83; Klein, R. (2000). Archeology and the evolution of human behavior. *Evol. Anthropol.* 9, 17-36.
- 391** McBrearty, S. & Brooks, A. (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *J. Hum. Evol.* 39, 453-563.
- 392** Philo Judaeus, *De opificio mundi* 69; vgl. auch Becker, R. (2007-08). Anthropomorphismus (I) und (II). *Archiv für Begriffsgeschichte* 49, 69-98; 50, 153-185: 74.
- 393** Hermii Sozomeni Salamenii *Ecclesiasticae historiae* (in: *Ecclesiasticae historiae autores*, 1554, 542-716): 697 (VIII, xi); vgl. Salaminus Hermias Sozomenus, *Historia ecclesiastica* (in: *Die griechischen christlichen Schriftsteller* 50, ed. J. Bidez & G.C. Hansen, Berlin 1960): VIII, xii.
- 394** Lusitano, A. (1558). In Dioscoridis Anazarbei *De medica materia libros quinque*: 647.
- 395** Columella, *Res rustica* 10, 1; vgl. Vergil, *Aeneis* 8, 193.
- 396** Pythagoras, *Fragmenta astrologica* (in: *Codices Hispanienses*, ed. K.O. Zuretti, Brüssel 1934) (= *Catalogus Codicum Astrologorum Graecorum* 11.2): 139.
- 397** Becker (2007-08): 72.
- 398** Laurenzi, G. (1640/73). *Amalthea onomastica*, Bd. 1: 66.
- 399** Kiel, C. (1642). *Kilianus auctus, seu dictionarium Teutonico-Latino-Gallicum*: 687.
- 400** Ray, J. (1686). *Historia plantarum*, Bd. 1: 668.
- 401** Tournefort, J.P. (1700). *Institutiones rei herbariae*, Bd. 1: 76.
- 402** Schott, C. (1662/67). *Physica curiosa*: 648 (Appendix ad librum V); vgl. auch Kircher, A. (1678). *Mundus subterraneus*, Bd. 2: 369.
- 403** Hoffmann, M. (1662). *Florae Altdorffinae deliciae sylvestres*: [Orchis].
- 404** Ray, J. (1693). *Synopsis methodica animalium quadrupedum*: 148.
- 405** Furetière, A. (1690). *Dictionnaire universel*, Bd. 2: 540.
- 406** Scott, G.L. (1753). *A Supplement to Mr. Chambers's Cyclopaedia, or, Universal Dictionary of Arts and Sciences*, vol. 1: [Anthropomorphous].
- 407** Anonymus (1796). [Rez. Blumenbach, J.F., *On native varieties of the human species*, 3. ed. To which is prefixed an Epistle to Sir Joseph Banks]. *Monthly Review* 1796 (Sept.-Dec.) 21, 515-523: 517.
- 408** Anonymus (1763). Anthropomorphous. In: *A New and Complete Dictionary of Arts and Sciences*, vol. 1: 161; Nicholson, W. (1809). *The British Encyclopedia*: 47.
- 409** Vgl. Becker, R. (2007-08). Anthropomorphismus (I) und (II). *Archiv für Begriffsgeschichte* 49, 69-98; 50, 153-185.
- 410** Scott (1753): [Anthropomorphism].
- 411** Lewes, G.H. (1858). *Sea-Side Studies at Ilfracombe, Tenby, the Scilly Isles and Jersey*: 341.
- 412** Düsing, C. (1884). Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses: bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen: 119.
- 413** Haeckel, E. (1895). *Systematische Phylogenie*, Bd. 3. *Systematische Phylogenie der Wirbelthiere (Vertebrata)*: 647f.; vgl. ders. (1899). *Die Welträthsel*: 14f.; Becker (2007-08): 172f.
- 414** Planck, M. (1909). Die Einheit des physikalischen Weltbildes. *Physikalische Zeitschrift* 10, 62-75: 65.
- 415** Richet, C. (1898). L'effort vers la vie et la théorie des causes finales. *Revue scientifique* 10 (4. sér.), 1-7: 1.
- 416** Prudhomme, S. (1899). L'anthropomorphisme et les causes finales. A. M. Charles Richet. *Revue scientifique* 11 (4. sér.), 257-261: 258f.; vgl. Becker (2007-08): 174f.
- 417** Jonas, H. (1950/66). Wahrnehmung, Kausalität und Teleologie (dt. in: *Das Prinzip Leben*, Frankfurt/M. 1994, 51-71): 64.
- 418** Spaemann, R. (2000). Wirklichkeit als Anthropomorphismus. In: *Bayerische Akademie der Schönen Künste (Hg.). Was heißt wirklich? Unsere Erkenntnis zwischen Wahrnehmung und Wissenschaft*, 13-34: 21.
- 419** Lorenz, G. (1990). Zwischen Vermenschlichung und Humanität: Das Tier in Alten Kulturen. *Journal für Geschichte* 12, 4-12: 5; vgl. ders. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 119.
- 420** Cuhn E.W. (1790). *Sammlung merkwürdiger Reisen in das Innre von Afrika*, Bd. 1: 181.
- 421** Pestalozzi, J.H. (1797). Die zwei Bären. In: *Figuren zu meinem ABC-Buch (Sämmtliche Schriften, Bd. 10*, Stuttgart 1823, 25-28): 28.
- 422** Ungern-Sternberg, A. Frhr. von (1832). Spaziergänge eines Menschen-Affen in die Stadt der Affen-Menschen. *Spasshafter Fastnachts-Spass*.
- 423** Ritgen, F.A. von (1828). Ueber die Aufeinanderfolge des ersten Auftretens der verschiedenen organischen Gestalten: Eintheilung der Landthiere in natürliche Familien: 58 (42. Familie).
- 424** du Chaillu, P.B. (1860). The geographical features and natural history of a hitherto unexplored region of Western Africa. *Proc. Roy. Geograph. Soc. Lond.* 5, 108-113: 111; Murchison, R.I. (1860). Address to the Royal Geographical Society of London. *Proc. Roy. Geograph. Soc. Lond.* 5, 146-217: 211.
- 425** Jaeger, G. (1862). Ueber die Sprache der Thiere. *Der zoolog. Garten* 3 (11), 245-248: 247.
- 426** Schlegel, F. (1866). Die Anthropomorphen oder Menschenaffen. *Der zoolog. Garten* 7, 262-264.
- 427** Dendy, W.C. (1869). On the primæval status of man. *Anthropol. Rev.* 7, 423-424: 424.
- 428** Selenka, E. (1898). Studien über Entwicklungsgeschichte, H. 6. Menschenaffen (Anthropomorphae). Studien über Entwicklung und Schädelbau. 1. Rassen, Schädel und Bezeichnung des Orangutan.
- 429** Blumenbach, J.F. (1810). *Institutiones Physiologicae*: 165 (§189).
- 430** Blumenbach, J.F. (1817). *The Institutions of Physiology*: 111 (Nr. 189).
- 431** Breydenbach, Bernhard von (1486). *Peregrinatio in terram sanctum*; Gesner, C. (1551). *Historia animalium*; vgl. Corbey, R.H.A. (2005). *The Metaphysics of Apes. Negotiating the Animal-Human Boundary*.
- 432** Tulp, N. (1641). *Observationum medicarum*: 277 (III,

- 56); vgl. Nash, R. (1993). Tyson's pygmie: the orang-outang and Augustan 'Satyr'. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 51-62: 53.
- 433** Reynolds, V. (1968). The Apes: 43ff.
- 434** Tyson (1699).
- 435** Nash (1993): 53.
- 436** Blumenbach, J.F. (1775). De generis humani varietate nativa: 37; Dougherty, F. (1993). Missing link, chain of being, ape and man in the enlightenment: the argument of the naturalists. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 63-70: 66.
- 437** Wurmb, F. von (1780). Beschryving van de Groote Borneosche Orang Outang of de Oost-Indische Pongo. Verhandelinge van het Bataviaasch Genootschap der Kunsten en Wetenschappen 2 (1), 245-261; vgl. Barsanti, G. (1993). Les singes de Lamarck. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 101-115: 106.
- 438** Owen, R. (1835). On the osteology of the chimpanzee and orang utan. Trans. Zool. Soc. London 1, 343-379.
- 439** Lacépède, B.G.E. de (1801-02). Mémoire sur une nouvelle table méthodique des animaux à mamelles. Mémoires de l'Institut National des Sciences et des Arts. Sciences Mathématiques et Physiques 3, 469-502: 490.
- 440** Barsanti (1993): 110.
- 441** Anonymus (1738). London Magazine Sep. 1738: 464f.
- 442** Gravelot, H.B. & Scotin, G. (1739). Animalis rarioris, chimpanzee dicti, ex regno Angola Londinum advecti, brevior description. Nova Acta Eruditorum 8, 564-565.
- 443** Blumenbach (1775): 37.
- 444** Battell, A. (1613). Purchas his Pilgrimes; vgl. Nash, R. (1993). Tyson's pygmie: the orang-outang and Augustan 'Satyr'. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 51-62: 53.
- 445** Buffon, G.L.L. (1766). Les orang-outangs, ou le pongo et le jocko. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 14, 43-71.
- 446** Oken, L. (1816). Lehrbuch der Naturgeschichte, Teil 3, 2: 1230.
- 447** Hanno, Periplus 18.
- 448** The Naval Chronicle, vol. I (1799): 451 (nach OED); vgl. Groves, C. (2002). A history of gorilla taxonomy. In: Taylor, A. & Goldsmith, M. (eds.). Gorilla Biology, 15-33.
- 449** Wyman, J. (1847). A communication from Dr. Thomas S. Savage, describing the external character and habits of a new species of *Troglodytes* (*T. gorilla*, Savage), recently discovered by Dr. S. in Empongwe, near the river Gaboon, Africa. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 2, 245-247; Savage, T.S. & Wyman, J. (1847). Notice of the external characters and habits of *Troglodytes gorilla*, a new species of orang from the Gaboon River; Osteology of the same. Boston Journal of Natural History 5, 417-442.
- 450** Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1852) Sur le gorille. Compte rendu des séances de l'Académie des Sciences, Paris, Bd. 34, 81-84.
- 451** Schwarz, E. (1929). Das Vorkommen des Schimpansen auf dem linken Kongo-Ufer. Revue Zool. Bot. Afr. 16, 425-426.
- 452** Coolidge, H.J. (1933). *Pan paniscus*. Pigmy chimpanzee from south of the Congo River. Amer. J. Phys. Anthropol. 18, 1-57: 55f.
- 453** Heck, H. (1939). Die Bonobos. Das Tier und Wir (Feb. 1939), 10-27: 20; Tratz, E. & Heck, H. (1954). Der afrikanische Anthropoide „Bonobo“, eine neue Menschenaffengattung. Säugetierk. Mitt. 2, 97-101.
- 454** Tulp, N. (1641). Observationum medicarum: 277 (III, 56); vgl. Reynolds, V. (1968). The Apes: 43ff.
- 455** Vgl. Stiles, W. & Orleman, M.B. (1927). The Nomenclature for Man, the Chimpanzee, the Orang-utan, and the Barbary Ape; . Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In: Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 182.
- 456** Wildman, D.E., Uddin, M., Liu, G., Grossman, L.I. & Goodman, M. (2003). Implications of natural selection in shaping 99.4 % nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus *Homo*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100, 7181-7188.
- 457** Nietzsche, F. (1883). Also sprach Zarathustra [Erster Teil] (KSA, Bd. 4): 14.
- 458** Vgl. Benz, E. (1961). Das Bild des Übermenschen in der europäischen Geistesgeschichte. In: ders. (Hg.). Der Übermensch, 19-161.
- 459** Dionysius Halicarnassensis, Antiquitates Romanarum quae supersunt, Bd. 4 (hg. v. C. Jacoby, Leipzig 1905): XI, 35.
- 460** Lukian, Die Hadesfahrt oder der Tyrann (Bibliotheca Teubneriana, Bd. 1, fasc. 1, hg. v. N. Nilén, Leipzig 1906): 315.
- 461** Psalm 81, 1-6; Matth. 13, 43; Joh. 10, 34; vgl. Benz (1961): 29ff.
- 462** Epiphanius von Salamis, Panarion (hg. v. K. Holl, Leipzig 1922): 233 (48, 10, 6).
- 463** Benz (1961): 27f.
- 464** Vgl. Benz (1961): 49f.
- 465** Geiler von Kaysersberg, Postille 2, fol. 140.
- 466** Vgl. Benz (1961): 52f.
- 467** Paracelsus (1531-32). Die Bücher von den unsichtbaren Krankheiten (Sämtliche Werke, Bd. I, 9, hg. v. K. Sudhoff, München 1925, 249-350): 341.
- 468** Herder, J.G. (1793). Briefe zu Beförderung der Humanität, 2. Sammlung (Sämtliche Werke, Bd. 17, hg. v. B. Suphan, Berlin 1881, 73-132): 115.
- 469** Vgl. Benz (1961): 71.
- 470** Darwin, C. [Autobiography] (The Autobiography of Charles Darwin 1809-1882, ed. N. Barlow, London 1958): 92.
- 471** Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: II, 405.
- 472** Wallace, A.R. (1864). The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of "natural selection". Anthropol. Rev. 2, clviii-clxxxvii: clxviii.
- 473** Huxley, J. (1957). Transhumanism. In: ders. (1957). New Bottles for New Wine, 13-17: 17.
- 474** Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (München 1980): 216 (Kap. 12).
- 475** Vgl. Kurzweil, R. (1999). The Age of Spiritual Machi-

nes (dt. Homo s@apiens, Köln 1999).

476 Vgl. Coenen, C. (2009). Transhumanismus. In: Bohlken, E. & Thies, C. (Hg.). Handbuch Anthropologie, 268-276: 270.

477 Teilhard de Chardin, P. (1950). Vom Prä-Humanen zum Ultra-Humanen oder die ›Phasen eines lebenden Planeten‹ (Werke, Bd. 5, München 1966, 381-390): 390.

478 Vgl. Moravec, H. (1999). Robot.

Literatur

Sombart, W. (1938). Beiträge zur Geschichte der wissenschaftlichen Anthropologie. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. Philos.-Hist. Kl. 1938, 96-130.

Mühlmann, W.E. (1948/68). Geschichte der Anthropologie.

Hofer, H. & Altner, G. (1972). Die Sonderstellung des Menschen.

De Waal Malefijt, A. (1974). Images of Man. A History of Anthropological Thought.

Honigman, J.J. (1976). The Development of Anthropological Ideas.

Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik.

Leaf, M.J. (1979). Man, Mind and Science. A History of Anthropology.

Evans-Pritchard, E.E. (1981). A History of Anthropological Thought.

Bowler, P.J. (1986). Theories of Human Evolution. A Century of Debate, 1845-1945.

Schwidetzky, I. (1988). Geschichte der Anthropologie. In: Knußmann, R. (Hg.). Anthropologie. Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen, Bd. 1, Teil 1, 47-126.

Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.) (1993). Ape, Man, Ape-man. Changing Views Since 1600.

Spencer, F. (ed.) (1997). History of Physical Anthropology, 2 vols.

Corbey, R.H.A. (2005). The Metaphysics of Apes. Negotiating the Animal-Human Boundary.

Metamorphose

Das Wort »Metamorphose« (griech. »μεταμόρφωσις« »Umgestaltung, Verwandlung«) steht ursprünglich im Kontext der antiken Vorstellung der Umwandlung von göttlichen oder menschlichen Wesen in Tiere, Pflanzen oder anorganische Stoffe. Bekannt geworden ist diese Vorstellung v.a. durch Ovids Verwandlungsgeschichten, aber auch schon vorher sind Mythen dieser Art weit verbreitet.¹ Das Wort findet sich außer in seiner lateinischen Form bei dem um 40 v. Chr. in Rom lebenden Dichter Parthenios² und später bei Ovid auch bei seinem Zeitgenossen Strabo³ auf Griechisch und später bei Lukian⁴.

In die Biologie führt der englische Naturkundler T. Moufet den Ausdruck 1590 zur Bezeichnung der Umwandlung von Insekten (v.a. Schmetterlingen) im Laufe ihrer Individualentwicklung ein.⁵ Das Wort verbreitet sich in der Biologie seit der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts, v.a. durch die Verwendung bei W. Harvey. Harvey bezeichnet allgemein die Zeugung der Insekten, bei denen aus einem Ei zunächst ein »Wurm« (die Larve) und aus dessen »Verwandlung« das zeugungsfähige Insekt hervorgeht, als »Metamorphosis«.⁶ Der Gegenbegriff zur Metamorphose ist bei Harvey die *Epigenese* (↑Entwicklung), bei der es zu einer sukzessiven Addition und nicht einer simultanen Veränderung der Teile eines Organismus, also einem plötzlichen Umschlag der Gestalt kommt.

Das entsprechende deutsche Wort **Formwechsel** ist als biologischer Begriff seit Beginn des 19. Jahrhunderts in dieser Bedeutung verbreitet (Wilbrand 1810: »Die Decapoden gehen [...] zu Zeiten aus dem Wasser hervor, wie unserer Flußkrebse. In ihnen ist schon jener Formenwechsel angedeutet, der in den Larven der geflügelten Insekten sichtlich wird«⁷; 1834 bei C.G. Carus⁸). In einem allgemeinen naturphilosophischen Sinne erscheint das Wort »Formenwechsel« bereits Ende des 18. Jahrhunderts, u.a. 1795 bei Schiller.⁹ Auch J. von Görres gebraucht das Wort 1803 in einem nicht-terminologischen Sinn in allgemeiner Bedeutung: »was in Jenem [dem »dunstförmigen Seelenmuskel«] chemisch als Zersetzung erscheint, wird im Andern [dem »äußern festen Muskelsystem«] mechanisch als Formwechsel räumliche

Eine Metamorphose ist ein für eine Art typischer, plötzlicher, radikaler und irreversibler Wandel in der Gestalt eines Organismus. Ein Individuum, das eine Metamorphose durchläuft, weist in verschiedenen Phasen seines Lebens derart unterschiedliche Eigenschaftsbündel auf, wie sie normalerweise Individuen verschiedener Arten charakterisieren.

Metamorphose (Moufet 1590) 573
 Larve (Linné 1748) 575
 Puppe (Linné 1748) 575
 Imago (Linné 1767) 575
 Formwechsel (Wilbrand 1810) 573
 Monomorphismus (Breyer 1862) 584
 Imaginalscheiben (Weismann 1864) 582
 Pleomorphie (de Bary 1864) 583
 Saison-Dimorphismus (Weismann 1875) 587
 Zyklomorphose (Woltereck 1909) 585
 diplobiontisch (Svedelius 1915) 584
 haplobiontisch (Svedelius 1915) 584
 Poikilotopie (Koepcke 1956) 585
 Polyözie (Koepcke 1956) 585
 Pluriformismus (Koepcke 1973) 584
 Uniformismus (Koepcke 1973) 584
 Ökonomie (Koepcke 1973) 585

Bewegung wecken«.¹⁰ Der Ausdruck wird auch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts verwendet: W. Preyer bezeichnet damit 1873 allgemein den Wechsel der Form, den ein Organismus in seinem individuellen Leben durchläuft und der in Beziehung zu den Wachstumsvorgängen steht.¹¹ Am Ende des 19. Jahrhunderts bilden »Formwechsel« und »Stoffwechsel« ein häufiges Begriffspaar (↑Physiologie: Tab. 229).

Ontologie der Metamorphose

In einer Metamorphose durchläuft ein Organismus eine radikale Veränderung: Ein Individuum weist in verschiedenen Phasen seines Lebens derart unterschiedliche Eigenschaftsbündel auf, wie sie normalerweise getrennte Individuen sehr verschiedener Typen charakterisieren: von einer wurmgleichen Raupe zu einem vogelartigen Schmetterling oder von einer fischähnlichen Kaulquappe zu einem reptilienartigen Frosch.

In ontologischen Kategorien ausgedrückt: Ein Individuum weist in Phasen seines Daseins verschiedene akzidentelle Eigenschaften auf, die den Eindruck machen, unterschiedliche substanzielle Eigenschaften zu sein. Aber sie sind dennoch bloße Akzidenzen, denn das Individuum kann diese Eigenschaften verlieren und doch seine Identität bewahren. Es scheint in einer Metamorphose also nur so, als seien in ihr substanziell unterschiedliche Wesen miteinander verbunden. Das Phänomen der Metamorphose macht damit für die Biologie deutlich, dass nicht konstante morphologische Eigenschaften die Grundlage der Identität eines Individuums sein müssen – und wirft die Frage auf, worin die Identität eines lebendigen ↑Individuums dann besteht.

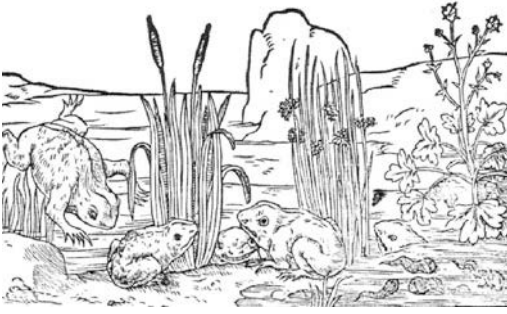


Abb. 196. Frösche an einem Teich, in dem Kaulquappen schwimmen, als Beleg für eine frühe Beobachtung der Metamorphose (nach Rondelet, G. (1555). *Libri de piscibus marinis*, Bd. 2: 217; aus Jahn, I. (Hg.) (1998). *Geschichte der Biologie*: 193).

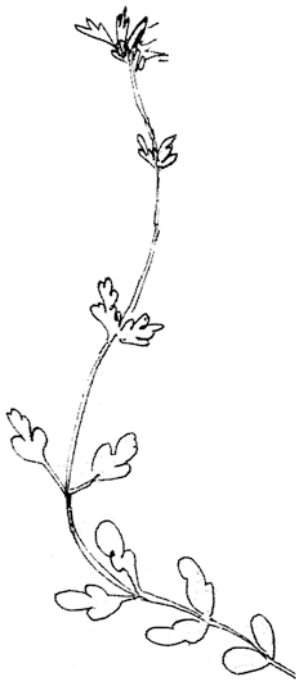


Abb. 297. Zeichnung Goethes aus der Mitte der 1790er Jahre zum Typus einer höheren Pflanze. Angedeutet ist die Metamorphose der Blätter in der Reihe von den unteren zu den oberen Stengelblättern (aus Kuhn, D. (Hg.) (1977). *Goethe, Schriften zur Naturwissenschaft (LA)*, Bd. 9, Teil A. *Zur Morphologie. Von den Anfängen bis 1795, Ergänzungen und Erläuterungen*: Tafel IX).

Antike Beschreibungen

Das biologische Phänomen der Metamorphose ist seit langer Zeit bekannt. Es soll bereits in dem altägyptischen Papyrus Ebers aus der Zeit von 1550 v.Chr. beschrieben worden sein¹²; dieser enthält zumindest die ausdrückliche Erwähnung von Kaulquappen¹³.

Aristoteles beschreibt die Metamorphose der Insekten (nicht aber der Amphibien), ohne sie als ›Metamorphose‹ zu bezeichnen (er spricht z.B. von einer Verwandlung: »μεταβάλλοντος«¹⁴). Aristoteles unterscheidet allgemein zwischen Tieren, die gegenüber den Erwachsenen »gleichartige« Junge hervorbringen (z.B. die Säugetiere), und anderen, von denen er sagt, sie »bringen etwas Unentwickeltes zu Tage, das ihre eigene Gestalt noch nicht bekommen hat«¹⁵. Hierzu zählt er die eierlegenden Vögel und Reptilien und die Insekten, die sich aus Maden entwickeln. Nach der Einteilung von Aristoteles machen also auch die Vögel eine Metamorphose durch – eine durchaus z.T. bis in die Gegenwart vertretene Sicht.¹⁶ Meist wird nach moderner Auffassung der Entwicklungsgang der Vögel allerdings nicht als eine Metamorphose verstanden, weil die im Zusammenhang mit der Brutfürsorge auftretenden Entwicklungsstadien (die Eier und Nestjungen) ausgeklammert werden. Schon Aristoteles zweifelt aber aufgrund seiner epigenetischen Auffassung der ↑Entwicklung der Tiere, nach der diese in einer echten Differenzierung und Organneubildung und keinem bloßen Wachstum besteht, an der Konsistenz seiner Einteilung. Denn: »In gewissem Sinne scheinen alle Tiere zuerst Maden hervorzubringen, da der noch ganz unentwickelte Keim so geartet ist«¹⁷. Im Sinne eines Gestaltwechsels in der Entwicklung würden demnach also alle Organismen eine Metamorphose durchmachen.

Metamorphose der Tiere

Erst im 17. Jahrhundert wird die regelmäßige einschneidende Formveränderung in der Entwicklung von Tieren und Pflanzen als ›Metamorphose‹ bezeichnet.¹⁸ Unter einer Metamorphose wird dabei sowohl der regelmäßige Gestaltwandel in der Entwicklung einiger Tiere verstanden als auch die Umbildung nur einzelner Teile (v.a. bei Pflanzen). Genaue Untersuchungen zur Entwicklung der Fliegenmaden aus Eiern veröffentlicht der Florentiner Arzt F. Redi 1668.¹⁹ Vor allem die künstlerischen Darstellungen der Metamorphosestadien von Insekten durch J. Goedaert²⁰ und M.S. Merian²¹ tragen zur breiten Kenntnis des Phänomens bei. J. Swammerdam wendet sich in seiner Arbeit über die Naturgeschichte der Insekten von 1669 gegen die Vorstellung einer plötzlichen Umwandlung der Formen bei der

Metamorphose und versucht durch die Sektion von Larven nachzuweisen, dass sich die Organe bei der Metamorphose der Insekten so allmählich bilden wie beim Hühnchen im Ei.²² In Swammerdams »Bibel der Natur« findet sich eine Einteilung der Tiere gemäß des Vorkommens und der Grade der Metamorphose; die Gruppe der Insekten wird dort der Sache nach in hemi- und holometabole untergliedert.²³

Im Zusammenhang mit seiner Präformationslehre organischer Formen (↑Entwicklung) spricht G.W. Leibniz zu Beginn des 18. Jahrhunderts von einer Metamorphose der Tiere (»metamorphose dans les animaux«). Die Tiere seien mit einer Anlage zur Umgestaltung ausgestattet, die auch den Wechsel zwischen »Arten« ermögliche (»disposé à une grande transformation pour devenir un animal d'une autre espèce«²⁴). Als Beispiele führt Leibniz die Metamorphose von Würmern zu Fliegen und von Raupen zu Schmetterlingen an. Nach Leibniz bildet die Metamorphose ein bei Tieren verbreitetes Phänomen (»il y a souvent metamorphose dans les animaux«).²⁵ Diese Auffassung steht im Zusammenhang mit der Vorstellung, dass alles in der Natur auf einer Umwandlung beruhe, es also weder vollkommene Neuerzeugung noch eigentlichen ↑Tod gebe.

Larve, Puppe, Imago

Die Bezeichnungen für die charakteristischen Stadien in der Metamorphose der Insekten führt C. von Linné Mitte des 18. Jahrhunderts ein. In seiner traditionellen Bedeutung von »Maske« verwendet bereits J. Ray den Ausdruck »Larve« am Ende des 17. Jahrhunderts (»we exclude both these [the aureliae (pupae) and caterpillars of the butterflies] from the degree of Species, making them to be the same Insect under a different larva or Habit«²⁶). Nach dieser Bedeutung ist die eigentliche Artzugehörigkeit bei den Insekten, die eine Metamorphose durchmachen, in der Larve versteckt oder maskiert. In einem terminologischen Sinn führt Linné 1748 die beiden Bezeichnungen *Larve* (»Larva«²⁷) und *Puppe* (»Pupa«²⁸) ein. Das dritte Stadium des voll entwickelten Tiers bezeichnet er 1748 als »Insectum perfectum«.²⁹ In der 13. Auflage des »Systema naturae« von 1767 führt Linné für dieses letzte Stadium der Metamorphose die Bezeichnung *Imago* ein, und zwar sowohl für Amphibien³⁰ als auch für Insekten³¹ (engl. W.B. 1778: »the egg of the insect [...] will next become a pupa, and then lastly change into the imago, or perfect state, in which the insect appears in its proper size, shape, and colours«³²).

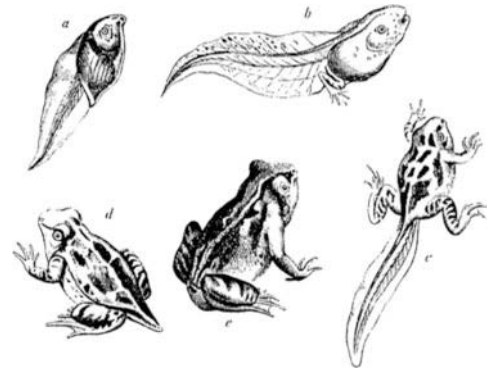


Abb. 298. Spätere Entwicklungsstadien einer Kröte als ein Beispiel für Metamorphose (aus Claus, C., Grobhen, K. & Kühn, A. (1880/1932). *Lehrbuch der Zoologie*: 950).

Metamorphose als universales Naturprinzip

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird »Metamorphose« ein vielbenutzter Terminus. Dabei wird nicht allein die regelmäßige Umwandlung der Organismen in ihrer Lebensgeschichte als Metamorphose verstanden, sondern allgemein jede Umwandlung von Formen in der Natur. Voltaire formuliert ausgehend von biologischen Beispielen ausdrücklich, alles in der Natur scheine einer Metamorphose zu unterliegen (»un point presque imperceptible devient un ver, ce ver devient papillon; un gland se transforme en

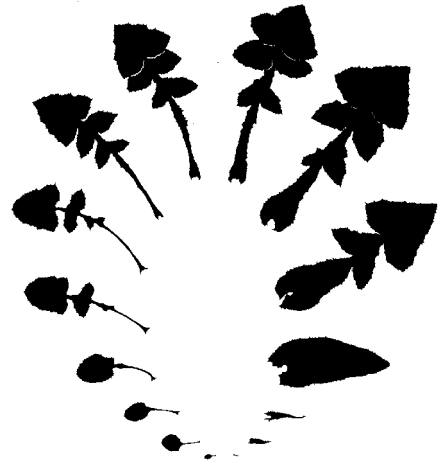


Abb. 299. Die Laubblätter der Kohl-Gänsedistel (*Sonchus oleraceus*), kreisförmig im Uhrzeigersinn angeordnet von dem Keimblatt unten links bis zum Hochblatt unten rechts – ein Beispiel für die Metamorphose der Blätter nach Goethe (aus Bockemühl, J. (1964). *Der Pflanzentypus als Bewegungsgestalt. Elemente der Naturwissenschaft* 1, 3-11: 7).

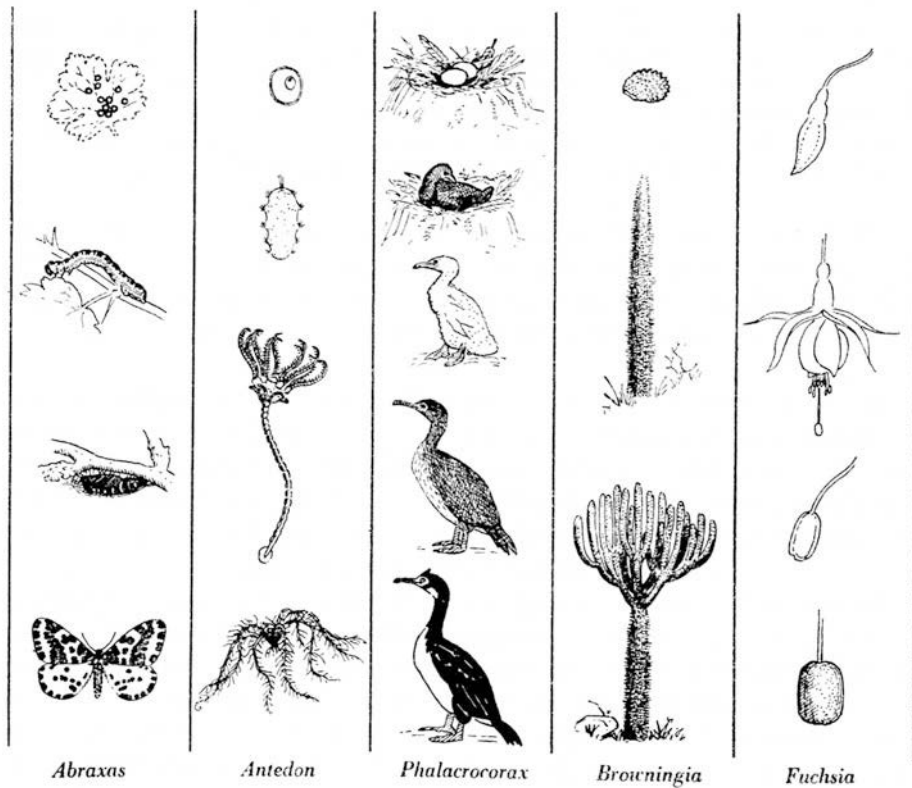


Abb. 300. Beispiele für Metamorphosen bei Pflanzen und Tieren. Von links nach rechts: Stachelbeerspanner (Abraxas): Eier, Raupe, Puppe, Imago; Haarstern (Antedon): Ei, Tönnchenlarve, Pentacrinus-Stadium, frei bewegliches Tier; Guano-kormoran (Phalacrocorax): Eier, Nesthocker-Stadium, Dunenjunges, Jungvogel, Altvogel; Kandelaberkaktus (Browningia): Same, völlig bestachelte, unverzweigte Jugendform, nur am Stamm bestachelte, baumförmige Erwachsenenform; Fuchsie (Fuchsia): Blütenknospe, Blüte, unreife grüne Frucht, reife blauschwarze Frucht (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 331).

chêne, un œuf en oiseau [...] tout paraît enfin métamorphosé dans la nature».³³ Ähnlich heißt es bei Bonnet 1764: »Tout n'est que métamorphose dans le Monde physique«.³⁴ Als ein zumindest universal biologisches Phänomen beschreibt D.G. Kieser die Metamorphose 1807: »An jedem Lebensprocess ist beständige Metamorphose, so des Wesens, wie der Form, und ohne dieselbe giebt es kein Leben. Sie findet Statt im thierischen, wie im menschlichen, im vegetabilischen wie im animalischen Organismus und da jedes Organ eines individuellen Organismus wieder ein Individuum für sich repräsentirt, auch in jedem individuellen Organ eines lebenden Organismus«.³⁵

Analog zu den Verhältnissen bei den Insekten beschreibt A.J. Roesel von Rosenhof die Metamorphose der Amphibien Mitte des 18. Jahrhunderts.³⁶ Eben aufgrund ihrer Metamorphose, d.h. dem Vor-

liegen eines freilebenden Larvenstadiums, werden die Amphibien Anfang des 19. Jahrhunderts von den Reptilien unterschieden (↑Taxonomie). Das Kriterium des Vorliegens oder Fehlens der Metamorphose dient also – ebenso wie zuvor bei der systematischen Einteilung der Insekten durch Swammerdam – auch in der Taxonomie der Vierfüßer den Zwecken der Klassifikation.

Metamorphosen der Pflanzen

Eine andere Bedeutung als in der Zoologie kommt in der Botanik dem Begriff der Metamorphose zu.³⁷ In der Botanik wird meist nicht die regelmäßige Umwandlung eines ganzen Organismus in seiner Individualentwicklung als »Metamorphose« bezeichnet, sondern vielmehr das Entstehen von verschiedenen Formelementen aus gleichen Anlagen in einem Organismus. Der Sache nach bemerkt schon der Aristo-

teles-Schüler Theophrast, dass eine morphologische Verwandtschaft zwischen den Blättern und Blüten einer Pflanze besteht. Er ist der Auffassung, dass auch die farbigen Teile einer Blüte selbst Blätter bzw. blattartig sind.³⁸

Später ist es v.a. die Ähnlichkeit von Keimblättern (Kotyledonen) des Samens und der Blätter der ausgewachsenen Pflanze, die Aufmerksamkeit findet. Als erster, der die Keimblätter als Blätter erkennt, gilt N. Highmore in seiner Abhandlung über die Fortpflanzung von 1651.³⁹ Später wird dies auch von N. Grew und M. Malpighi so gesehen und bildlich dargestellt. Grew stellt fest, dass auch die Blütenblätter aus den gleichen Teilen zusammengesetzt sind wie die grünen Blätter einer Pflanze.⁴⁰ Und Malpighi verwendet in diesem Zusammenhang auch das Wort »Metamorphose«. Er bezieht es zunächst auf die von ihm experimentell nicht bewerkstelligte Umwandlung von Pflanzen einer Art in solche einer anderen Art (»metamorphosi [...] plantas in alias degenerare«).⁴¹ Später verwendet er den Ausdruck aber auch für Veränderungen von Organen bei Pflanzen, z.B. von Knospen zu Laubblättern (»Insunt [in gemma] tamen varie Metamorphoses, in quibus Naturæ lusus elucescit«)⁴² oder von Staubfäden in Blütenblätter; Malpighi gibt außerdem genaue Abbildungen von diesen Transformationen⁴³.

Im 17. und frühen 18. Jahrhundert findet sich das Wort »Metamorphose« in der Botanik ohne in terminologischem Sinne definiert oder in eine Theorie eingebunden zu sein.⁴⁴ Als Terminus erscheint der Ausdruck Mitte des 18. Jahrhunderts bei C. von Linné und seinen Schülern. Linné behandelt die Umwandlung von Pflanzenteilen in einem eigenen Kapitel am Ende seiner »Philosophia botanica« (1751), überschrieben »Metamorphosis vegetabilis«.⁴⁵ Dort stellt er fest – ähnlich wie später Goethe –, das Prinzip der (Entwicklung der) Blüten und Blätter sei das gleiche (»Principium florum & foliorum idem est«⁴⁶). Sein Schüler P. Loeffling beobachtet, dass Knospen gleichermaßen Blätter und Blüten zu bilden vermögen,

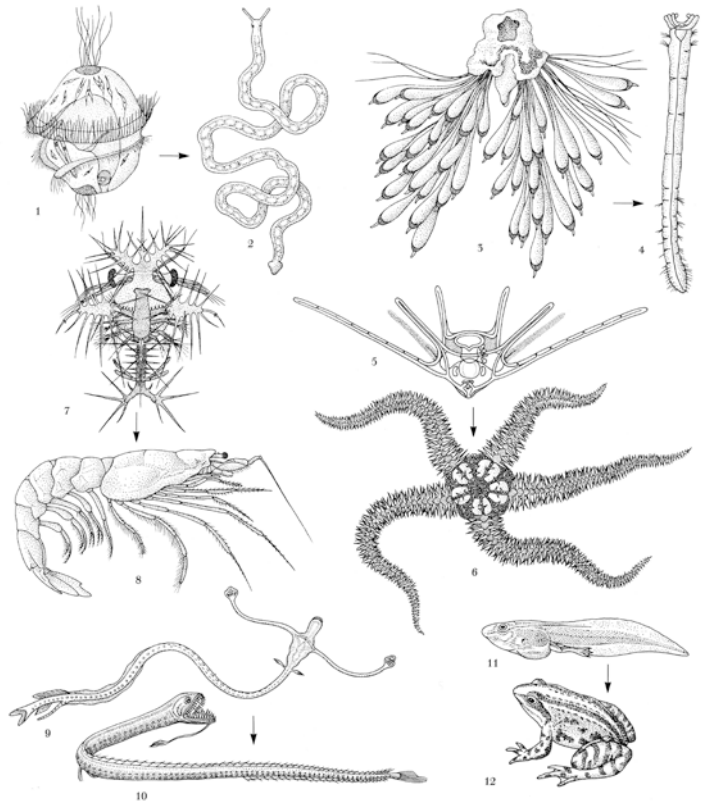


Abb. 301. Gestaltwandel im Lebenszyklus von Tieren. 1-2: Ringelwurm der Gattung *Polygordius*, 3-4: Ringelwurm der Familie *Oweniidae*, 5-6: Schlangensterne der Art *Ophiotrix fragilis*, 7-8: Krebs der Gattung *Sergestes*, 9-10: Fisch der Art *Stylophthalmus paradoxus*, 11-12: Frosch. Die charakteristischen Larvenformen haben spezielle Bezeichnungen erhalten: 1: Trochophora, 3: Mitraria, 5: Pluteus, 7: Zoea (aus Füller, H. (1995). *Die Schönheit der Tiere*: 148).

weshalb ihm die Frucht als »metamorphisierte Knospe« erscheint.⁴⁷ N.E. Dahlberg, ein anderer Schüler Linnés, baut diese Gedanken weiter aus.⁴⁸ Insgesamt lassen sich bei Linné und seinen Schülern zwei Metamorphosetheorien unterscheiden⁴⁹: Auf der einen Seite wird die Metamorphose der Pflanzen nach dem Modell der Metamorphose der Tiere verstanden: Das Verhältnis der vegetativen Pflanzenteile zur Blüte wird in Analogie zum Verhältnis der Larve zum fortpflanzungsfähigen Tier gesetzt (»inter insecta & vegetabilia, analogiam manifestete«⁵⁰). Wie das erwachsene Tier steht nach dieser Auffassung auch die Blüte am Ende der individuellen Entwicklung und verkörpert den Höhe- und Schlusspunkt der Entwicklung, in dem das Wesen der Pflanze konzentriert vorliegt. Andererseits – und dies ist der vor und nach Linné eigentlich in der Botanik verankerte Metamorphosebegriff – be-

»I define metamorphosis, in the broadest sense, as a transition between vegetative and sexually reproductive multicellular stages of a life history« (C. Bishop).

»Metamorphosis in the strict sense describes a particular life history transition in multicellular organisms, from a larval to a juvenile (or adult) stage, accompanied by dramatic morphological, physiological, and ecological changes. Such changes typically include a major restructuring of morphology, and often involve a transition from a non-reproductive to a reproductive state, dispersal and settlement to a new habitat, and a shift in nutrition and feeding behavior« (T. Flatt).

»Metamorphosis is a life-history transition that involves radical changes in habitat, morphology, and physiology. The pre-metamorphic phase is characterized by a distinct larval stage that is often not reproductive and lives in a different habitat than does the adult. Metamorphosis is tightly regulated within an animal's life cycle by hormones and a variety of environmental signals« (A. Heyland).

»Metamorphosis is a more or less substantial morphological transformation between 2 multicellular phases in an organism's life cycle, often marking the transition from a pre-reproductive to a reproductive life stage. It usually involves major physiological changes and a shift in habitat, feeding mode, etc., and can generally be subdivided into an extended phase that involves transcriptional regulation, and a shorter phase (such as settlement in marine invertebrates, adult eclosion in insects) that does not« (J. Hodin).

»Metamorphosis is an ecological and a morphological transition that an organism undergoes as a normal part of ontogeny« (M. Jacobs).

»Metamorphosis is a characteristic event in an organism's life history, which involves a morphological transformation, more distinct than simply growth and morphogenesis« (S. Maslakova).

»To me, metamorphosis is a qualitative discontinuity in development, which results in the generation of a juvenile (sexually immature adult) body plan« (T. Pires).

»I would define metamorphosis as a dramatic, coordinated transition in an individual's life history that occurs post-embryogenesis, frequently connecting an immature stage with a reproductive stage« (A. Reitzel).

»Metamorphosis is a post-embryonic event in which a particular stage of an organism undergoes a radical morphological change, thereby accommodating the functional and ecological demands of the next stage« (K. Tanaka).

»Metamorphosis is an abrupt change in the form or the structure of an organism during post-embryonic development. It occurs at the end of a larval growth phase« (J. Youson).

zieht sich die Umwandlung auf einzelne Pflanzenteile, insbesondere das Blatt, das in mannigfachen Variationen in den verschiedenen Organen der Pflanze erscheint. Prägnant wird diese Sicht der pflanzlichen Organe als Differenzierungen und Umwandlungen bestehender Strukturen wenig später von dem frühen Entwicklungsbiologen C.F. Wolff formuliert, indem er feststellt, alle Teile einer Pflanze außer dem Stengel seien »modifizierte Blätter («Si ergo omnes plantae partes praeter caulem, ad vnicum foliorum genus reductae, nihil proprie sunt quam folia modificata«).⁵¹

Goethes Metamorphoselehre

Einflussreich wird J.W. von Goethes »Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären« (1790). Goethe erkennt eine »geheime Verwandtschaft der verschiedenen äußern Pflanzenteile«, die »sich nach einander und gleichsam aus einander entwickeln«, so dass »ein und dasselbe Organ sich uns mannigfaltig verändert sehen läßt.«⁵² Prägnant formuliert Goethe seine Auffassung bereits 1787 in den Aufzeichnungen der Italienischen Reise: »Es war mir nämlich aufgegangen, daß in demjenigen Organ der Pflanze, welches wir als Blatt gewöhnlich anzusprechen pflegen, der wahre Proteus verborgen liege, der sich in allen Gestaltungen verstecken und offenbaren könne. Vorwärts und rückwärts ist die Pflanze immer nur Blatt, mit dem künftigen Keime so unzertrennlich vereint, daß man eins ohne das andere nicht denken darf.«⁵³ Für Goethe steht die Metamorphose anfangs im Zusammenhang mit seiner Vorstellung einer »Urpflanze«, auf die alle pflanzlichen Formen letztlich zurückgeführt werden können (und analog dazu einem »Urtier«; ↑Typus). Später löst sich Goethes Vorstellung der organischen Metamorphosen von der Suche nach der einen Urpflanze als dem Typus, nach dem alle Pflanzen geformt sind. Das Prinzip der Urform wird mit der Metamorphoselehre in die Darstellung eines Prozesses aufgelöst.

Die Vorstellung einer vom Innern der Dinge heraus erfolgenden Entwicklung bildet insgesamt eine leitende Idee in der Naturauffassung Goethes. Die Metamorphose der Pflanze ist damit Ausdruck eines allgemeinen Entwicklungsprinzips in der Natur, das auch in den Bereichen der Tiere, des Menschen und des Anorganischen wirksam ist. Gemäß universaler Harmonie- und Korrespondenzprinzipien – »Jedes Existierende ist ein Analogon alles Existierenden«⁵⁴ – zielt Goethe auf eine Deutung der Formenvielfalt durch universale Grundgesetze, »Gesetze der Umwandlung«, die in vielen Varianten formuliert werden. Die Metamorphose erscheint damit als ein zentrales wirkendes Prinzip der Natur, das sich in der

Tab. 184. Definitionen des Metamorphosebegriffs (Ausschnitte der Definitionen aus Bishop, C.D. et al. (2006). *What is metamorphosis?* Integr. Comp. Biol. 46, 655-661).

Abwandlung der Grundformen etwa durch Ausdehnung und Zusammenziehung von Teilen und anderen Transformationstypen manifestiert. Für die Pflanzen sieht Goethe allgemein das *Blatt* als die Grundform, als das pflanzliche Urorgan an, von dem alle Gestalten als Modifikationen abgeleitet werden. In Bezug auf die Tiere, genauer die Wirbeltiere, hält Goethe den *Wirbel* für ein vielfach modifiziertes Grundelement, aus dessen Transformation seiner Meinung nach auch die Entstehung des Schädels zu erklären ist – eine Anschauung, die v.a. von L. Oken aufgegriffen und ausgearbeitet wird.⁵⁵

In der Suche nach Ähnlichkeiten und Entsprechungen, Übergängen und Wandlungsstufen ist Goethes Metamorphoselehre den alten Stufenleitervorstellungen und deren Stetigkeits- und Vollständigkeitsprinzipien verbunden (↑Phylogenese). Methodisch zeigt sich dies auch darin, dass die Naturgeschichte bei Goethe wesentlich auf dem Vergleich von Formen beruht (↑Anatomie/vergleichende Anatomie). Auch die ↑Morphologie – ein Ausdruck, der auf Goethe zurückgeht – bildet für ihn nicht eine statische Gestaltenlehre, sondern ist wesentlich *dynamische Morphologie*: »Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre. Die Lehre der Metamorphose ist der Schlüssel zu allen Zeichen der Natur.«⁵⁶ Goethe verwendet selbst zwar nicht den Ausdruck »Homologie«, der Sache nach kann Goethes Lehre der Metamorphose der Blattoorgane und Wirbelknochen aber als Begründung des morphologischen Begriffs der ↑Homologie verstanden werden.⁵⁷ Dementsprechend bilden für Goethe nicht nur beobachtbare Gestaltumwandlungen, also Prozesse in der Natur, sondern auch die Ergebnisse solcher Prozesse einen Ausdruck von Metamorphosen: Goethe thematisiert ausdrücklich Phänomene einer »simultanen Metamorphose«⁵⁸ (später auch »seriale Metamorphose« genannt⁵⁹), die er in den Abwandlungen der Teile in einem Organismus verwirklicht sieht, – so ist er der Ansicht, »daß sämtliche Wirbelknochen eines Tieres einerlei Organe sind« und dass es sich dabei um »identische Teile« handle, die »verschieden umgeformt« wurden.⁶⁰ Andererseits beschreibt Goethe auch die Transformation von Organen durch eine Veränderung der Arten, insofern »die in dem Typus benannten einzelnen Teile durch alle Tiergeschlechter und Arten immerfort verändert werden« und somit »aus der Versatilität dieses Typus [...] die vielen Geschlechter und Arten der vollkommneren Tiere die wir kennen, durchgängig abzuleiten sind.«⁶¹ Die organischen Formähnlichkeiten interpretiert Goethe also als Ergebnis eines (hypothetisch angenommenen) langfristigen Prozesses der Metamorphose, und dieser offenbart sich auf den

beiden Ebenen des einzelnen Organismus und der sukzessiven Änderung der Formen im Vergleich von Organismen verschiedener Arten.

Die Metamorphoselehre repräsentiert für Goethe auch ein Gegenmodell zu hierarchisch-klassifizierenden Ordnungssystemen, wie dem Linnéschen »System der Natur« (»systema naturae«) – eine Formulierung, die Goethe bezeichnenderweise ablehnt (↑Systematik). Die Metamorphoselehre bildet insofern ein Forschungsprogramm, in dem die organische Formenvielfalt als ursprüngliche Bildungen und Umbildungen interpretiert werden, ganz im Sinne einer künstlerisch produktiven Natur, einer *natura naturans*. Nicht ein Klassifikationssystem, das von der Zahl und Konfiguration der Teile ausgeht, sondern der Prozess der Veränderung der Natur offenbart nach Goethe die natürliche Ordnung. Gegenüber der Entdeckung des realen Naturprozesses der Metamorphose bildet die Darstellung eines »Systems der Natur« daher ein abgeleitetes und sekundäres Unterfangen: Das System wird erst durch die Einsichten in die Metamorphose ermöglicht.⁶²

Darüber hinaus ist »Metamorphose« für Goethe mehr als ein bloß biologisches Phänomen, nämlich ein umfassendes Prinzip der Entfaltung in Natur und Kultur, das ästhetische und ethische Implikationen hat, etwa in der Forderung nach freier Bildung und Selbstgestaltung des Menschen.⁶³ In dieser Verbindung zeigt sich ein Verständnis der Metamorphose als Steigerung und Vervollkommnung von individuellen Vermögen (auch den Ideen einer Vervollkommnung in der Natur steht Goethe nicht fern⁶⁴). Andererseits bleibt der Metamorphosebegriff von den antiken Vorgaben geprägt, denen zufolge die Verwandlungen – etwa vom Menschen zur Pflanze – der antiken Seelenlehre entsprechend eher einen Ab- als einen Aufstieg darstellen, ein Verfall des Geistigen ins Natürliche oder nach Hegel »ein Herunterkommen und eine Strafe geistiger Existenzen«⁶⁵. Als Ergebnis dieser verschiedenen Interpretationen erscheint die Metamorphose insgesamt meist als eine wertneutrale Veränderung, die weder eine Vervollkommnung noch eine Degeneration impliziert, sondern eben eine bloße Verwandlung benennt.

Goethes Verständnis der Metamorphose spielt in der romantischen Naturphilosophie eine prägende Rolle⁶⁶ und wird bis ins 20. Jahrhundert für die Biologie fruchtbar zu machen versucht. In der Botanik deutet W. Troll Formerscheinungen der Pflanzen als Metamorphosen im Sinne Goethes.⁶⁷ I.T. Lorenzen entwickelt, ausgehend von Goethes Vorstellungen von einem »Urtier«, für verschiedene Tierstämme ihren »Archetypus« – Lorenzen spricht auch von der

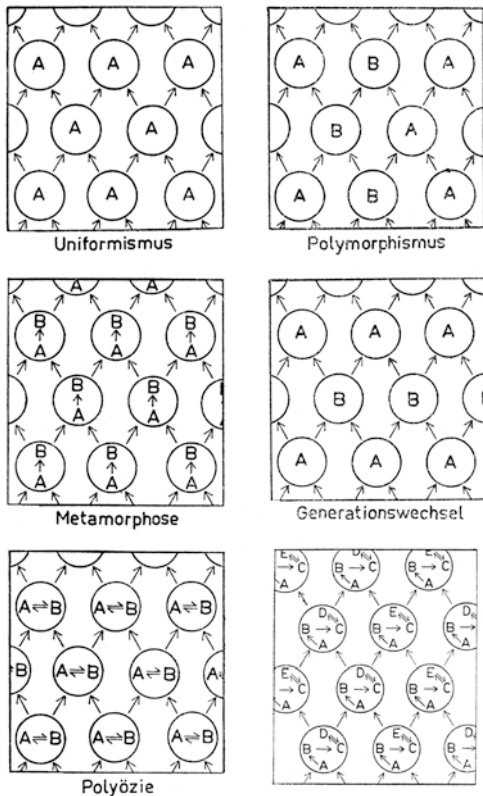


Abb. 302. Grundschemata zur Verteilung von zwei Lebensformen über die Individuen einer Art. Individuen sind durch Kreise symbolisiert; ein Pfeil steht für die Umwandlung eines Individuums von einer Lebensform in eine andere oder für die Bildung eines neuen Individuums; Doppelpfeile stehen für eine umkehrbare Umwandlung.

Rechts unten eine Kombination verschiedener Lebensformwechsel bei einer Art. Kombiniert sind Metamorphose, Polyözie und Polymorphismus. Ein realistisches Beispiel dafür wäre ein Schmetterling mit den Stadien von Ei, Larve und Imago im Leben eines Individuums (Metamorphose), einem Lebensformwechsel im Imagostadium durch Wechsel des Aufenthaltsorts (Polyözie) und die Spezialisierung verschiedener Individuen auf unterschiedliche Lebensräume in Form von ökologischen Rassen (Polymorphismus) (aus Koepecke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.: I, 314f.).

»Gruppenseele« – und deren »Metamorphosen«, wie sie im Laufe der Evolution aufgetreten sind.⁶⁸ Diese Ansätze bleiben allerdings akademische Randerscheinungen. Im Allgemeinen wird, spätestens seit J. Sachs' historischer Darstellung von 1875, Goethes Metamorphoselehre als Ausdruck einer rein spekulativen, den Erkenntnisfortschritt behindernden idealistischen ↑Morphologie abgetan.⁶⁹

Geologie: »metamorphe Gesteine«

Neben der terminologischen Verwendung in der Biologie wird »Metamorphose« auch in der Geologie als Begriff mit spezifischer Bedeutung verwendet. Verstanden wird darunter der Prozess der Veränderung der Textur oder Zusammensetzung eines Gesteins durch äußere Einflüsse wie Druck oder Hitze, ohne dass es zu einer vollkommenen Schmelze des Steins kommt. Typisch für Gesteine, die einer Metamorphose unterlagen, ist eine Streifung oder Schichtung.

Schon J. Hutton, der Hauptvertreter des »Plutonismus« im 18. Jahrhundert, also jener Auffassung, der zufolge die Gesteine im Erdinnern entstanden sind, erklärt das besondere Aussehen von Gneis und Schiefer als Ergebnis der Umschmelzung vorhandener Gesteine.

In die Geologie wird die Bezeichnung »metamorphisch« für Gesteine durch C. Lyell 1833 eingeführt: Er teilt die Tiefengesteine, d.h. die im Erdinnern geformten Steine (»hypogene rocks«), in die ungeschichteten plutonischen und die (durch Hitze und Druck im Erdinnern) veränderten geschichteten (»altered stratified«), die er *metamorphisch* (»metamorphic«) nennt und für die er Schiefer und Gneis als Beispiele anführt.⁷⁰ Unterschieden sind diese einerseits von den unveränderten plutonischen Gesteinen und andererseits von den geschichteten Sedimentgesteinen, die an der Erdoberfläche am Meeresboden entstanden sind und keine sekundäre Veränderung erfahren haben, d.h. den Gesteinen der unveränderten Sedimentschichten (»unaltered sedimentary strata«⁷¹). Mit der Kategorie der metamorphen Gesteine wird die alte Zweiteilung der Gesteine in Sediment- und Eruptivgesteine – mit dem vom 18. zum 19. Jahrhundert schwelenden Streit zwischen den Neptunisten und Plutonisten – durch eine Dreiteilung ersetzt.

»Metamorphose der Arten«

In der Biologie wird bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ein weiter und oft unspezifischer Begriff der Metamorphose verwendet. K.E. von Baer unterscheidet allgemein zwischen der »individuellen Metamorphose« und der »Metamorphose des Tierreiches«⁷² – von Baer distanziert sich zwar von der letzteren Vorstellung, weil er sich v.a. daran stößt, dass damit von einer bloß »einreihigen Stufenfolge der verschiedenen Tierformen« ausgegangen werden muss; die Differenzierung zwischen den zwei Formen der Metamorphose kommt aber doch E. Haeckels späterem Begriffspaar von Ontogenie und Phylogenie nahe. Allerdings ist die Metamorphose »durch die verschiedenen Tierformen« bei von Baer nicht als reale

Transformation der Arten gedacht, sondern als bloße Vorstellung der stufenweisen Ähnlichkeit.

C.H. Schultz verwendet 1832 in Bezug auf Pflanzen die Formulierungen »Metamorphose der Arten« und »Metamorphose der dazu gehörigen Gattungen«.⁷³ Es ist allerdings nicht ganz klar, was damit gemeint ist. Eine reale Transformation der Arten im Sinne einer Phylogenese verbindet Schultz damit nicht ausdrücklich; die Formulierung ist vielmehr bezogen auf das natürliche System der Pflanzen und deren taxonomische Verwandtschaft.

Nach Entdeckung des Phänomens des ↑Generationswechsels wird auch auf diese Erscheinung der Metamorphosebegriff übertragen. In seiner Beschreibung des Generationswechsels bringt es der norwegische Naturforscher M. Sars 1841 auf die Formel: »es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphisirt«.⁷⁴

Später wird der Metamorphosebegriff auch auf die reale Umwandlung von Arten im Sinne von Darwins Evolutionstheorie bezogen (Grisebach 1866: »Metamorphose der Arten«⁷⁵). Auch in der Zoologie ist von der Metamorphose in Bezug auf einzelne Strukturen die Rede (z.B. die Viszeralbögen der Wirbeltiere) – der Begriff korrespondiert in dieser Bedeutung weitgehend dem späteren Konzept der ↑Homologie.⁷⁶

Spezifischer Metamorphosebegriff der Zoologie

Erst in den 1850er Jahren entwickelt sich innerhalb der Zoologie ein spezifischer Begriff der Metamorphose. Der Zoologe H.G. Bronn verfügt 1850 noch über ein relativ allgemeines Verständnis des Ausdrucks, wenn er schreibt: »Jedes Thier hat von seiner ersten Entwicklung im Ei an eine Reihe von Veränderungen oder Metamorphosen zu durchlaufen«⁷⁷.

Einige Jahre später bemühen sich C. Bergmann und R. Leuckart um die genauere Definition eines en-

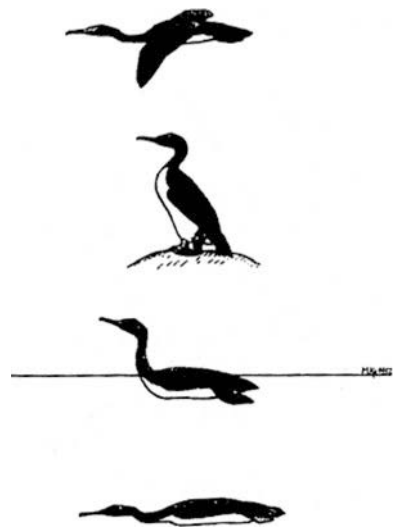


Abb. 303. Vier Aktivitätstypen eines Kormorans, die verschiedenen Lebensformen (und verschiedenen Lebensräumen) zugeordnet werden können: Fliegen, Sitzen, Schwimmen, Tauchen – ein Beispiel für Polyözie (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 326).

geren Metamorphosebegriffs. Bergmann und Leuckart verstehen dabei »Metamorphose« zunächst noch allgemein als eine organische Veränderung, der jedes Lebewesen in seiner Entwicklung unterworfen ist, insofern alle »durch einen allmähigen fortlaufenden Prozeß der Formbildung und Veränderung aus dem Dotter hervorgehen«.⁷⁸ Einen spezifischen Begriff der Metamorphose wollen die Autoren durch das Kriterium bestimmen, dass bei der Metamorphose die Veränderung »in die Zeit des freien und selbständigen Lebens fällt«. Bei den Vögeln und Säugetieren liegt demnach keine Metamorphose vor, weil

		Objekt der Variation	
		Einzelorganismus	Population (Generationsübergang)
Art der Variation	räumlich (parallel)	<i>Ökonomie</i> Spezialisierung von Körperteilen, z.B. in Ernährungs- und Fortpflanzungsorgane	<i>Polymorphismus</i> Spezialisierung von Individuen, z.B. Geschlechtsdimorphismus, ökologische Rassen
	zeitlich (seriell)	<i>Polyözie und Metamorphose</i> Spezialisierung von Lebensphasen, z.B. in Ernährungs- und Fortpflanzungsstadien	<i>Generationswechsel</i> Spezialisierung von Generationen, z.B. in Fortpflanzungs- und Ausbreitungsindividuen

Tab. 185. Kreuzklassifikation von Typen der Variation von Lebensformen innerhalb eines Organismus oder innerhalb der Individuen einer Art (Terminologie nach Koepcke, H.-W. (1975). Über die möglichen Formen des Lebens auf anderen Planeten: 99f.).

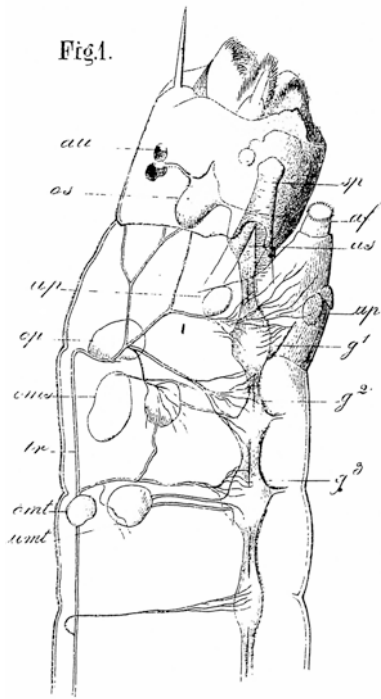


Abb. 304. Vorderende der Larve einer Kriebelmücke (*Simulia sericea*) mit den Imaginalscheiben, aus denen während der Metamorphose die Gliedmaßen des Thorax der ausgewachsenen Mücke gebildet werden: op und up: obere und untere Prothoracalscheibe; oms: obere Mesothoracalscheibe (untere nicht beschriftet); omt und umt: obere und untere Metathoracalscheibe (aus Weismann, A. (1863). Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in der Larve und Puppe. Ein Beitrag zur Metamorphose der Insekten. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 4, 227-260: Taf. I, Fig. 1).

ihre ontogenetischen Formveränderungen wesentlich innerhalb der Eier bzw. des mütterlichen Körpers vollzogen werden. Allein viele Insekten, Amphibien und andere Organismen, die über ein freilebendes Larvenstadium verfügen, machen nach der Definition von Bergmann und Leuckart in ihrem Leben eine Metamorphose durch. Funktional deuten die Autoren die Erscheinung der Metamorphose mit der These, »daß die freie Metamorphose ein Mittel ist, die Fruchtbarkeit der Arten zu erhöhen«.⁷⁹

Im Sinne der Bestimmung durch Bergmann und Leuckart definiert auch J.V. Carus 1853: »Unter der Entwicklung mit Metamorphose verstehen wir [...] diejenige Form der einfachen continuirlichen Differenzirung thierischer Körper, bei welcher während der freien Entwicklungszeit Organe oder Theile an denselben vorhanden sind, welche sich am entwi-

ckelten Thierkörper nicht finden, daher provisorisch zu nennen sind und nach deren Verschwinden das Thier die völlig entwickelte Form annimmt«. ⁸⁰

Imaginalscheiben

Detaillierte Beschreibungen der radikalen Veränderungen, die sich im Körperbau von Schmetterlingen während der Metamorphose vollziehen, liefert M. Herold 1815, indem er die Larven und Puppen Tag für Tag in ihrer Entwicklung untersucht.⁸¹ Im Rahmen solcher genauer anatomischer Analysen werden spezifische Strukturen identifiziert, die das Material für die erst später gebildeten Organe enthalten. Bereits Ende des 17. Jahrhunderts beschreibt J. Swammerdam das Vorhandensein der Anlagen für die späteren Körperteile der erwachsenen Insekten in der Larve.⁸² Detaillierte Untersuchungen dieser Anlagen erfolgen aber erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts. A. Weismann stellt in den 1860er Jahren bei Fliegen fest, dass die Anlagen der späteren Organe »getrennt von einander im Innern der Leibeshöhle entstehen, um erst nach der Verpuppung zu den Abschnitten des Fliegenkörpers zusammenzuwachsen«⁸³. Er bezeichnet die Struktur dieser Anlagen zunächst als *Bildungsscheiben*⁸⁴, bevor er 1864 den bis heute geläufigen Ausdruck *Imaginalscheiben* einführt⁸⁵. Dabei handelt es sich um abgegrenzte scheibenförmige Körper, die in dem Larvenstadium noch ohne Funktion sind, aus denen sich aber in der weiteren Entwicklung die Körperanhänge (Fühler, Beine, Flügel etc.) des erwachsenen Insekts bilden (vgl. Abb. 304). Diese Organe der Imagines entstehen nach den Beobachtungen Weismanns also nicht aus der »blosen Umwandlung entsprechender Theile der Larve«, sondern stellen eine »gänzliche Neubildung« dar.⁸⁶ Der neue Ausdruck wird im unmittelbaren Anschluss an Weismann auch auf die Metamorphose anderer Insekten angewandt, z.B. von Hautflüglern der Gattung *Platyaster*.⁸⁷

Kennzeichen der Metamorphose

Mit der Identifizierung besonderer anatomischer Strukturen, die sich in Organismen mit einer Metamorphose finden, erfährt auch der Metamorphosebegriff eine Präzisierung. Nicht jede organische Gestaltveränderung wird seit Ende des 19. Jahrhunderts als Metamorphose verstanden, sondern nur eine solche, die einen plötzlichen, schnellen, radikalen und irreversiblen morphologischen Transformationsprozess darstellt. Damit die rasche und umfassende Umgestaltung im Rahmen der Metamorphose möglich ist, sind spezifische anatomische Strukturen notwendig (eben die Imaginalscheiben).

Neben diesem vorherrschenden engeren Metamorphosebegriff ist in der Biologie aber bis in die Gegenwart auch ein weiter Begriff geläufig, der jeden organischen Gestaltwandel, unabhängig von Geschwindigkeit und Ausmaß einschließt. In diesem Sinne definiert W. Hennig 1950 *Metamorphismen* als »Gestaltverschiedenheiten, die zwischen Semaphoronten [d.i. merkmals tragenden Individuen] bestehen, die durch ontogenetische Beziehungen miteinander verbunden sind.«⁸⁸ Sie sind damit unterschieden von den $\uparrow$ *Polymorphismen*, d.h. Gestaltverschiedenheiten von Organismen der gleichen Art, die in »tokogenetischer Beziehung« zueinander stehen, also solchen, die über Fortpflanzungsereignisse miteinander verbunden sind (oder im Geschwisterverhältnis zueinander stehen).

Von vielen Biologen wird die spezifische individuelle Entwicklung von Organismen mit der ihr eigenen Flexibilität und Plastizität in Bezug auf Umwelteinflüsse als ein wichtiger Unterschied der Organismen gegenüber anorganischen Körpern gewertet und insofern als ein Kennzeichen der Lebewesen verstanden. Mit J. von Uexküll lässt sich von einem *aktiven Bauplan* der Organismen sprechen.⁸⁹ Die Fähigkeit zur weitgehenden Reorganisation des eigenen Körperbaus aus inneren Anlagen heraus ist auch ein zentrales Unterscheidungsmerkmal der Organismen von (bisherigen) menschlichen Artefakten wie Maschinen.

Funktionale Erklärungen

Eine allgemeine funktionale Deutung der Metamorphose versucht A. Portmann 1954. Er stellt fest, dass der Gestaltwandel der Metamorphose meist mit einem Umweltwechsel verbunden ist. Dies zeigt sich z.B. bei den Amphibien im Wechsel vom Leben im Wasser zu dem auf dem Land, bei den Seesternen, Seeigeln, Muscheln und Krebsen im Wechsel vom freischwebenden Leben im Wasser zu dem auf dem Meeresgrund oder bei vielen Parasiten im Wechsel von einem Wirt zu einem anderen. Häufig erscheint eine Metamorphose bei solchen Formen, die in dem sich fortpflanzenden Stadium wenig beweglich sind, z.B. den Seesternen, Seeigeln und Muscheln des Meeres. Bei den landlebenden hochdifferenzierten Lebensformen, d.h. den Reptilien, Vögeln und Säugetieren findet sich eine Metamorphose dagegen nicht: »Voller Formwechsel scheint mit den höchsten Stufen tierischen Lebens unvereinbar«⁹⁰.

Heute wird die Metamorphose in funktionaler Deutung allgemein als eine Strategie der Spezialisierung eines Lebensstadiums auf eine Funktion interpretiert, z.B. die Ernährung in der Jugend und die Fortpflan-

zung und Verbreitung im Alter. In der Metamorphose ist das »Prinzip der Verteilung der ökologischen Grundfunktionen auf verschiedene Altersstadien« verwirklicht, wie H.-W. Koepecke 1973 bemerkt.⁹¹ Eine weitere verbreitete Argumentation erklärt die Unterschiedlichkeit der Altersstadien als Nischendifferenzierung, über die eine Konkurrenz zwischen den verschiedenen Lebensstadien vermieden wird.

Metamorphose als Resultat larvalen Transfers

Eine vom Verlauf der Evolution ausgehende Erklärung des Phänomens der Metamorphose liefert D.I. Williamson in den letzten Jahren. Danach verfügen die Organismen mit einer Metamorphose über eine Evolutionsvergangenheit in komplett unterschiedlichen Tierstämmen, die durch sekundäre Verschmelzung zusammengeführt wurden (»retikulate Evolution«; $\uparrow$ Phylogenese): Die Larven sollen also eine andere Evolutionsvergangenheit haben als die Imagos.⁹² Gemäß Williamsons Hypothese des *larvalen Transfers* kam es zu einer Übertragung und Integration eines ganzen Genoms eines Organismus in das eines anderen.⁹³ Die empirische Grundlage für diese Hypothese liegt einerseits in der erklärungsbedürftigen Verteilung von Larvenformen bei einigen Seeigeln und anderen Stachelhäutern (Echinodermaten): Während sehr unterschiedlich geformte adulte Formen zum Teil fast identische Larvenformen aufweisen (Pluteus-Larven), entwickeln sich umgekehrt sehr ähnliche erwachsene Formen aus gänzlich verschiedenen Larven ($\uparrow$ Entwicklung: Abb. 105). Die Hypothese des larvalen Transfers liefert die einfache Erklärung für diese Verteilung, dass von den nahe verwandten Seeigeln einige ein Genom eines anderen Organismus integriert haben, andere dagegen nicht. Eine andere empirische Stütze für Williamsons Hypothese bilden Hybridisierungsversuche von Seeigeln (Echinodermaten) mit Seescheiden (Chordaten) – also eine Hybridisierung über getrennte Tierstämme hinweg – die immerhin über viele Tage lebensfähige Organismen hervorbrachten. Auch die Larven vieler Insekten könnten nach Williamsons Hypothese ursprünglich in einem anderen Tierstamm entstanden sein (z.B. bei den Stummelfüßern, Onychophoren).

Pleomorphismus

Als ein Überbegriff zu »Metamorphose« kann das Konzept des »Pleomorphismus« (oder der »Pleomorphose«) angesehen werden. Die Begriffsbildung geht auf die Mitte des 19. Jahrhunderts zurück: W.W. Saunders bezeichnet 1847 eine vielgestaltige Käfergattung aus Australien als *Pleomorpha*.⁹⁴ 1849 ge-

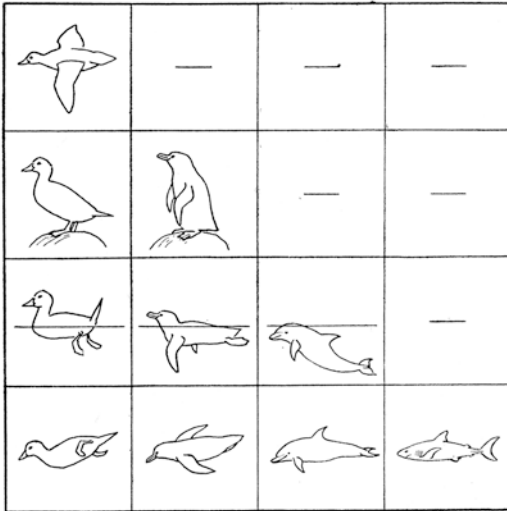


Abb. 305. Poly- und Monotopie bei Wirbeltieren. Von links nach rechts: Tetratopie (Tauchente: *Oxyura*), Tritopie (Pinguin: *Spheniscus*), Bi- bis Monotopie (Delphin: *Delphinus*), Monotopie (Menschenhai: *Carcharodon*) (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.: I, 340).

braucht A. Breithaupt den Ausdruck »Pleomorphie« in Bezug auf anorganische Gegenstände.⁹⁵ Die biologische Verwendung dieses Terminus geht wohl zurück auf den französischen Botaniker L.-R. Tulasne, der ihn in den 1850er Jahren einführt, um das Vorkommen einer Vielfalt von Fortpflanzungsorganen innerhalb einer Pilzart auf den Begriff zu bringen.⁹⁶ A. de Bary spricht seit 1864 unter Berufung auf Tulasne und H.F. Bonorden von der *Pleomorphie* und dem *Pleomorphismus* einiger Pilze (1864: »Pleomorphie der Pilze«).⁹⁷

Später wird das Wort auf die vielfältigen Erscheinungsformen von Mikroorganismen, v.a. Bakterien, angewandt. Die verschiedenen Formen gelten als Erscheinungsweisen eines Individuums oder werden als verschiedene Stadien im Entwicklungszyklus einer Art interpretiert. In extremer Weise wird unter der These des Pleomorphismus die Behauptung verstanden, dass alle Bakterien zu einer Art gehören und lediglich als Variationen dieser einen Grundform anzusehen sind. Diese Anschauung vertreten in den 1870er Jahren u.a. T. Billroth und C. von Nägeli.⁹⁸ Billroth spricht von einer »Monotonie der Formen«⁹⁹ und hält es für wahrscheinlich, dass alle untersuchten Bakterien einer »Pflanzengattung«, nämlich der »Algengattung« »Oscillatorien« angehören¹⁰⁰. Abgesehen von der faktischen Frage, welche Bakterien als vielgestaltig anzusehen sind, bleibt auch der Begriff

der Pleomorphie lange Zeit unklar. De Bary will zu den pleomorphen Formen nicht die Pflanzen zählen, die in ihrem natürlichen Entwicklungsgang die unterschiedlich geformten Stadien von Samenkorn, Keimpflanze, blühende und fruchtttragende Pflanze durchlaufen, sondern nur diejenigen Organismen, die »in gleichnamigen Entwicklungsabschnitten unter sehr ungleichen Gestalten auftreten«¹⁰¹. Zur Abgrenzung von dem Konzept des ↑Polymorphismus sollte unter dem Pleomorphismus allerdings die Vielgestaltigkeit der Formen innerhalb des Lebens eines Organismus verstanden werden.

Als Gegenbegriff zum Pleomorphismus wird später der Terminus *Monomorphismus* geprägt (Breyer 1862: »monomorphisme«¹⁰²; Walsh 1863: »monomorphism«¹⁰³; Hildebrand 1867: »Monomorphismus«¹⁰⁴). H.-W. Koepcke führt 1973 für die gleiche Unterscheidung die aus einem lateinischen Stamm abgeleiteten Begriffe *Uniformismus* und *Pluriformismus* (1956: *Pluriformie*¹⁰⁵) ein.¹⁰⁶ Uniformismus liegt nach Koepcke vor, wenn »eine Organismenart nur eine einzige Lebensform« besitzt; es bestehen also keine Jugend- oder Altersformen. Dieser Extremfall tritt allein bei Mikroorganismen auf. Innerhalb der Wirbeltiere kommen viele Haie dem Uniformismus am nächsten, insofern bei ihnen die lebendgeborenen Jungen den Eltern weitgehend ähneln und auch ein ähnliches Leben wie diese führen (vgl. Abb. 306). Komplettiert wird der Uniformismus mancher Haie noch dadurch, dass sie Hermaphroditen sind, dass also auch zwischen den Geschlechtern kein Unterschied vorliegt. Die Organismen der allermeisten Arten sind dagegen pluriform, weil bei ihnen eine morphologische und ethologische Differenzierung zwischen Jugend- und Altersstadien besteht. Das Vorhandensein einer Mehrzahl von Lebensformtypen innerhalb einer Art von Organismen ist meist schon dadurch bedingt, dass die neu geborenen, sich entwickelnden Organismen in der Größe erheblich von den ausgewachsenen unterschieden sind. Damit verbunden ist in der Regel ein Unterschied in der Ernährung und der Bedrohung durch Feinde.

Mit einer für Pflanzen entwickelten Terminologie von N. Svedelius können die Organismen mit uniformen Lebensformen auch als *haplobiontisch* bezeichnet werden. Svedelius verwendet diesen Ausdruck 1915 für Pflanzen, die nur in einer Lebensform auftreten, bei denen also keine eigenen monözischen oder diözischen Geschlechtspflanzen existieren.¹⁰⁷ Der Gegenbegriff dazu bildet bei Svedelius *diplobiontisch*; dieser könnte zu *polybiontisch* erweitert werden, um damit alle Organismen, die in mehr als einer Lebensform existieren, zu bezeichnen.

Neben der Metamorphose als einer einmalig und irreversibel durchlaufenen Abfolge von verschiedenen Lebensformen innerhalb des Lebens eines Organismus kann auch ein wiederholter und reversibler Wechsel verschiedener Formen vorliegen. Koepcke nennt einen solchen Typus des Pleomorphismus (bzw. des Pluriformismus) **Polyözie**.¹⁰⁸ (Dieser Ausdruck wird zuvor bereits in einem anderen Kontext für das gemeinsame Vorkommen von gemischt- und getrenntgeschlechtlichen Individuen innerhalb einer Art verwendet: Linné 1753 als taxonomische Gruppe für die Feigen: »Polyoecia«¹⁰⁹; Richard 1829: »Polyoecie«¹¹⁰; Warnstorf 1885: »polyoecisch«¹¹¹; Baur 1911: »Polyözie«¹¹²; nach R. von Wettstein 1923 bei »Pflanzen mit Zwitterblüten und eingeschlechtigen Blüten auf demselben Individuum«¹¹³.) Wenn die Polyözie mit einem Wechsel des Lebensraums verbunden ist, spricht Koepcke von einer **Poikilotopie**. Sie besteht im »Habitatwechsel«¹¹⁴ oder genauer der Fähigkeit, »eine Lebensgemeinschaft unter Änderung der Lebensform nach Belieben zu verlassen und wieder zu ihr zurückkehren zu können«¹¹⁵. Im Anschluss an G. Enderlein (†Nische) nennt 1918 A. Thienemann diesen Wechsel, sofern er einmalig und irreversibel ist, *Heterocönie*; einen wiederholten Wechsel des Lebensraumes bezeichnet Thienemann als *Heterotopie*.¹¹⁶

Ist die Gestaltänderung eines Organismus nicht mit einem Lebensraumwechsel verbunden, dann wäre statt von »Poikilotopie« besser von **Poikilomorphose** die Rede. Diese könnte allgemein den wiederholten Wechsel der Gestalt oder Lebensform eines Organismus im Laufe seines Lebens bezeichnen. Liegt allein eine Veränderung des Verhaltens ohne Änderung der morphologischen Gestalt eines Organismus vor, dann kann der wiederholte (und reversible) Wechsel von einer Lebensform zu einer anderen entweder – parallel zu »Poikomorphose« – als *Poikiloethose* oder – parallel zu »Metamorphose« – als *Metaethose* bezeichnet werden. Darunter würden Phänomene wie der Wechsel von Nahrungsaufnahme und Flucht, von Wachzustand und Schlaf oder von Balzhaltung und Ruhestellung fallen.

Verbreitet ist die Poikilotopie bei denjenigen Vögeln, bei denen das Leben in der Luft mit dem Leben auf dem Boden abwechseln kann. Auch der Wechsel zwischen Wach- und Schlafform bei den Säugetieren kann als eine Form der Poikiloto-

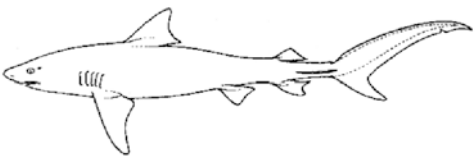


Abb. 306. Körpergestalt eines Hais (Carcharhinidae) als Beispiel für Uniformismus. Alle frei lebenden Organismen dieser Arten haben eine sehr ähnliche äußere Form und Lebensweise. Die neu geborenen Tiere unterscheiden sich allein in der Größe von den Eltern. Darüber hinaus existieren keine ausgeprägten Schlaf- oder Ruhestellungen, viele Lebensgrundfunktionen werden nicht in spezialisierten Lebensphasen, sondern simultan vollzogen (aus Fiedler, K. (1991). Fische. In: Kaestner, A. (Begr.). Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. II, 2: 220).

pie angesehen werden, zumindest sofern er mit einem Rückzug in ein anderes Habitat, z.B. eine Höhle verbunden ist. Soll die letzte Einschränkung aufgehoben werden, ist es sinnvoller, statt von Polyözie von *Poikilomorphose*, *Poikiloethose* oder *Metaethose* zu sprechen (s.u.). – Schon Aristoteles beschreibt solche Tiere, die in verschiedenen Habitaten leben, und erwägt die besonderen Probleme der Klassifikation, die sich daraus ergeben (mit der Kategorie des »ἐπαφοτερίζειν«; †Phylogenese/Zwischenformen).¹¹⁷ Ein Beispiel für diese Lebewesen bilden für Aristoteles die Wale, die zum Atmen auf ein anderes Medium angewiesen sind (die Luft) als zur Nahrungsaufnahme (das Wasser); andere Beispiele für eine amphibische Lebensweise sind bei Aristoteles die Seehunde und Fledermäuse.

Sind die Lebensfunktionen auf verschiedene klar separierte Teile im Körper eines Organismus verteilt, spricht Koepcke 1973 von *intraindividuellem Poly-morphismus* oder **Ökomerie**, (vgl. Tab. 185).¹¹⁸

Zyklomorphose

Zyklische Veränderungen der Körpergestalt von Organismen werden seit Beginn des 20. Jahrhunderts »Zyklomorphosen« genannt. Meist werden die Veränderungen der Zykomorphose auf Organismen

		Typ der Variation	
		linear	zyklisch
Art der Variation	Formwechsel (Morphologie)	Metamorphose (Larve-Imago)	Zyklomorphose (Sommer-Winterkleid)
	Verhaltenswechsel (Ethologie)	Metaethose (Bienenarbeiterin)	Zykloethose (Wach-Schlafwechsel)

Tab. 186. Kreuzklassifikation von Typen des Lebensformwechsels eines Organismus.

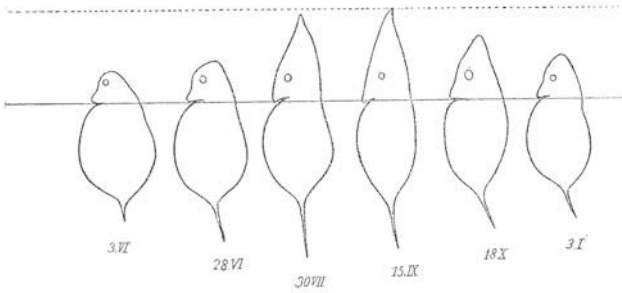


Abb. 307. Zyklomorphose bei Wasserflöhen (*Hyalodaphnia*). Dargestellt sind verschiedene Individuen der gleichen Art, aber unterschiedlicher Generationen, im Jahreslauf von Juni bis Januar. Die Kopfhöhe der Wasserflöhe korreliert mit der Wassertemperatur (nach Wesenberg-Lund aus Woltereck, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 19, 110-172: 122).

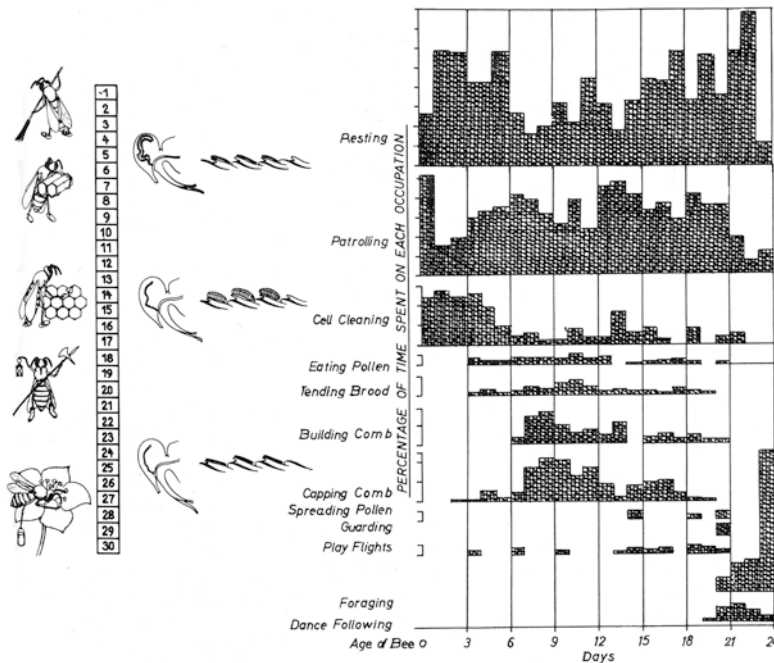


Abb. 308. Alterspolyethismus (Metaethose) der Honigbiene. Abhängig vom Alter zeigt eine Honigbiene ein unterschiedliches Verhalten: Die ersten Tage ihres erwachsenen Lebens übernimmt sie vorwiegend das Putzen der Waben und das Füttern der Larven (»Cell Cleaning«), danach bis zum 20. Lebenstag den Bau der Waben (»Building Comb«) sowie deren Abdeckung (»Capping Comb«), anschließend den Schutz des Stocks (»Guarding«) und schließlich das Sammeln des Nektars (»Foraging«). Das veränderte Verhalten geht mit einer Veränderung innerer Organe einher: Die Futterdrüse im Kopf wird nach den ersten Lebenstagen abgebaut, die Ausbildung der Wachsdrüsen am Thorax ist am größten in der Mitte des erwachsenen Lebens, bei der Sammelbiene sind beide Drüsen zurückgebildet. Links eine symbolische Darstellung, rechts eine quantitative Übersicht über den relativen Anteil der verschiedenen Aktivitäten bei einem Individuum (aus Lindauer, M. (1961). *Communication among Social Bees*: 15; 20).

verschiedener Generationen bezogen. Die Zyklomorphose stellt dann eine besondere Form des Generationswechsels (im weiteren Sinn) dar. Das klassische Beispiel hierfür ist die Abfolge der Generationen von Wasserflöhen in einem See. Die Formen des Sommers weisen gegenüber denen der anderen Jahreszeiten eine Verlängerung des Kopfes auf (einen »Helm«). Das Phänomen wird zuerst im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts von verschiedenen Autoren beschrieben, u.a. von E. von Daday, O. Zacharias, R. Lundberg und C. Apstein.¹¹⁹ Es wird als »saisonale Variation«, »periodische Gestaltveränderung«¹²⁰ oder – 1909 von R. Woltereck – als »Cyklomorphose«¹²¹ bezeichnet.

Bezüglich der biologischen Bedeutung der Anhöhe der Wasserflöhe werden verschiedene Hypothesen formuliert. Die klassische Schwebetheorie geht auf W. Ostwald zurück und interpretiert die Helme als Kompensation der verminderten inneren Reibung (Viskosität) des wärmeren Wassers im Sommer.¹²² Die Kopfanhöhe verhindern danach ein schnelleres Absinken der Tiere im Sommer wegen des verminderten Auftriebs durch die geringere Viskosität des warmen Wassers. Daneben stehen andere Deutungen, die den Helmen eine Rolle als Führungs- und Steuerflächen für die aktive Bewegung der Wasserflöhe¹²³ oder beim Gasaustausch¹²⁴ zuschreiben. Neben den funktionalen Aspekten sind auch die physiologischen und genetischen Bedingungen der Zyklomorphose eingehend untersucht worden.¹²⁵

Als unterschiedliche Ausbildung des gleichen Genotyps bei verschiedenen Um-

weltbedingungen ist die Zyklomorphose eine Form von *phänotypischer Plastizität* ($\uparrow$ Polymorphismus).¹²⁶ Aufgrund ihrer zyklischen Abhängigkeit von den Jahreszeiten kann sie auch als *saisonaler Polymorphismus* oder *Polyphänismus* bezeichnet werden. Auch der »Saison-Dimorphismus« der Schmetterlinge¹²⁷ (allgemein der *Saisonpolymorphismus*) und die verschiedenen Formen des Generationswechsels können als Arten der Zyklomorphose verstanden werden, wie dies W. Hennig 1950 vornimmt.¹²⁸ Hennig interpretiert die Zyklomorphose – den »Cyclomorphismus« wie er sagt – als eine Kombination des Metamorphismus (Gestaltverschiedenheit von Stadien der Ontogenese eines Individuums) und des Polymorphismus (Gestaltverschiedenheit von Individuen der gleichen Art). Im Zyklomorphismus sind »die einander folgenden Generationen gestaltverschieden« und kehren periodisch wieder. Es handelt sich um zyklische, »über den Rahmen einzelner Individualzyklen hinausgehende Gestaltveränderungen«.¹²⁹ Der Ausdruck *Saison-Dimorphismus* wird in den 1860er Jahren wohl von A.R. Wallace eingeführt (Edwards 1868: »seasonal« dimorphism»¹³⁰); A. Weismann analysiert das Phänomen ausführlich 1875 bei Schmetterlingen.

Die Zykomorphose muss aber nicht als ein populationsbiologisches Konzept begriffen werden, sondern kann auch analog zur Metamorphose als Prozess der Veränderung der Gestalt eines einzelnen Organismus verstanden werden. Phänomene der Zyklomorphose in diesem Sinne sind beispielsweise der saisonale Laubabwurf der Bäume, die Ausbildung von Überdauerungsformen mehrjähriger Pflanzen oder der Wechsel von Winter- und Sommerkleid bei vielen Vögeln und Säugetieren.

Die Terminologie zur Bezeichnung dieser Umwandlungsprozesse hat sich bisher noch nicht fest etabliert. Sprachlich konsequent wäre es, alle Veränderungen, die sich im Laufe des Lebens eines Organismus vollziehen, als *Morphosen* zu bezeichnen, parallel dazu die Formenvariation in einer Population als *Morphismen*. Die traditionell als Zyklomorphose beschriebene Abfolge von Generationen verschieden geforderter Organismen wäre dann besser als exogen bedingter saisonaler oder zyklischer »Polymorphismus« (oder Generationswechsel) zu bezeichnen.



Abb. 309. Zyklischer Gestaltwechsel eines Organismus im Laufe seines Lebens: eine Eiche im Winter und im Sommer (aus Morel, G. (1985). *L'arbre horloger des saisons*, ill. durch S. Pérols, dt.: *Bäume im Jahreslauf*, Ravensburg 1998).

Parallel zur Zyklomorphose lässt sich auch ein zyklischer Wechsel des Verhaltens von Organismen auf einen Begriff bringen. Dieser könnte *Zykloethose* genannt werden (vgl. Tab. 186). Er würde so bekannte Phänomene wie den Wechsel von Wach- und Schlafzuständen, Nahrungsaufnahme und Nahrungsverarbeitung oder Nahrungssuche und Schutzverhalten umfassen. Allgemein beschrieben wird das Phänomen 1753 von G.L.L. de Buffon: »L'animal a deux manières d'être, l'état de mouvement & l'état de repos, la veille & le sommeil, qui se succèdent alternativement pendant toute la vie«.¹³¹



Abb. 310. Periodischer Form- und Verhaltenswechsel (»Zykloethose«) beim Fuchs: Körperhaltung im Schlaf (oben) und bei der Jagd (»Mäuselsprung«; unten) (oben nach Hasenberg; beides aus Tembrock, G. (1983). *Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere*, Bd. 2: 757; 749).

Nachweise

- 1 Vgl. Kern, O. (1930). Die Metamorphose in Religion und Dichtung der Antike. In: Walther, J. (Hg.). Goethe als Seher und Erforscher der Natur, 185-204.
- 2 Vgl. Hansen, A. (1907). Goethes Metamorphose der Pflanzen: 175.
- 3 Strabo, Geographica 1, 2, 11.
- 4 Lukian, Saltatio 57.
- 5 Moufet, T. (1590). Insectorum sive minimorum animalium theatrum (London 1634): 191 (II, 3).
- 6 Harvey, W. (1651). Exercitationes de generatione animalium; vgl. Bodenheimer, F.S. (1928-29). Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné, 2 Bde.: I, 315ff.
- 7 Wilbrand, J.B. (1810). Darstellung der gesamten Organisation, Bd. 2: 163.
- 8 Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1834, 551-561: 556.
- 9 Schiller, F. von (1795). Dante's Hölle (Fortsetzung). Die Horen 3, 31-49: 41; Görres, J. von (1805). Exposition der Physiologie. Organologie: 88.
- 10 Görres, J. von (1803). Aphorismen über die Organonomie, Bd. 1: 308.
- 11 Preyer, W. (1873). Über die allgemeinen Lebensbedingungen (in: Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme, Berlin 1880, 1-32): 18.
- 12 Vgl. Arnold, R. (1939). Das Tier in der Weltgeschichte: 8; Löther, R. (1998). Kenntnisse und Vorstellungen über Lebewesen und Lebensprozesse in frühen Kulturen. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 27-47: 35.
- 13 Ghalioungui, P. (ed.) (1987). The Ebers Papyrus: 128 (Nr. 456); 161 (Nr. 611).
- 14 Aristoteles, Hist. anim. 551b.
- 15 Aristoteles, De gen. anim. 732b; vgl. Hist. anim. 551a, b.
- 16 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 331.
- 17 Aristoteles, De gen. anim. 758a.
- 18 Neben W. Harvey vgl. z.B. Sinibaldi, J. (1676). Lectio de plantarum metamorphosisibus.
- 19 Redi, F. (1668). Esperienze intorno alla generazione degl' insetti.
- 20 Goedaert, J. (1662-69). Metamorphosis naturalis insectorum, 3 Bde.
- 21 Merian, M.S. (1679-83). Der Raupen wunderbare Verwandlung, 2 Bde.; dies. (1705). Metamorphosis insectorum Surinamensis.
- 22 Swammerdam, J. (1669). Historia insectorum generallis.
- 23 Swammerdam, J. [1680]. Bybel der Natuure (1737-38); vgl. Bodenheimer, F.S. (1928-29). Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné. 2 Bde.: I, 346f.
- 24 Leibniz, G.W. (1714). Les Principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (§74).
- 25 a.a.O.: 472 (§72).
- 26 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 6.
- 27 Linné, C. von (1735/48). Systema naturae: 64; 213.
- 28 a.a.O.: 213.
- 29 ebd.
- 30 Linné, C. von (1767). Systema naturae, 13. Aufl., 2 Bde.: I, 371.
- 31 a.a.O.: II, 797; vgl. Villers, C. de et al. (Hg.) (1789). Caroli Linnæi entomologia, faunae suecicae descriptionibus, Bd. 1: 3.
- 32 W.B. (1778). [Leserbrief]. The Gentleman's Magazine, and Historical Chronicle 48, 469.
- 33 Voltaire (1764). Métamorphose, métempsychose. In: Dictionnaire Philosophique. Zitiert nach: Kölving, U. (Hg.) (1994). The Complete Works of Voltaire, vol. 36, 370-372: 370.
- 34 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 285.
- 35 Kieser, D.G. (1807). Ueber die Metamorphose des Auges des bebrüteten Hühnchens im Eie. Beiträge zur vergleichenden Zoologie, Anatomie und Physiologie 2, 89-108: 89.
- 36 Roesel von Rosenhof, A.J. (1759). Historia naturalis ranarum nostratium; ders. (1758). Die natürliche Historie der Frösche.
- 37 Vgl. Guédès, M. (1969). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale: Des origines à Goethe et Batsch. Rev. Hist. Sci. Appl. 22, 323-363; ders. (1972). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale. A.-P. de Candolle et P.-J.-F. Turpin. Rev. Hist. Sci. Appl. 25, 253-270; ders. (1973). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale. La métamorphose et l'idée d'évolution chez Alexandre Braun. Episteme 7, 32-51.
- 38 Theophrast, Historia plantarum: 1.13.1-2; vgl. Wigand, A. (1846). Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanze: 22f.
- 39 Highmore, N. (1651). The History of Generation: 50f.
- 40 Grew, N. (1672). The Anatomy of Vegetables.
- 41 Malpighi, M., Opera posthuma (Amsterdam 1698): 92; vgl. Hansen, A. (1907). Goethes Metamorphose der Pflanzen: 180.
- 42 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum: 23; vgl. Hansen (1907): 180.
- 43 Malpighi (1675): 46 (Tab. XXVIII, Fig. 160).
- 44 Vgl. Sinibaldi, J. (1676). Lectio de plantarum metamorphosisibus.
- 45 Vgl. Čelakovský, L. (1885). Linnés Anteil an der Lehre von der Metamorphose der Pflanzen. Englers Jahrb. System. 6, 146-186.
- 46 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 301.
- 47 Loeffling, P. (1749). Gemmae arborum; vgl. Guédès (1969): 330.
- 48 Dahlberg, N.E. (1755). Metamorphoses plantarum.
- 49 Vgl. Wigand (1846): 28f.
- 50 Dahlberg (1755): 8.
- 51 Wolff, C. (1768-69). De formatione intestinorum observationes in ovis incubatis institutae. Novi comment. Acad. Petropol. 12, 403-507; 13, 478-530: 406 (§4); vgl. Wigand (1846): 38; Kirchhoff, A. (1867). Die Idee der Pflanzenmetamorphose bei Wolff und Goethe.
- 52 Goethe, J.W. von (1790). Die Metamorphose der

- Pflanzen (LA, Bd. I, 9, 23-61): 23; vgl. Hansen, A. (1907). Goethes Metamorphose der Pflanzen; Schmid, G. (1930). Goethes Metamorphose der Pflanzen. In: Walther, J. (Hg.). Goethe als Seher und Erforscher der Natur, 205-225; Schönewille, O. (1941). Die Bedeutung von Goethes Versuch über die Metamorphose der Pflanze für den Fortgang der botanischen Morphologie. Bot. Arch. 42, 421-460; Portmann, A. (1973). Goethe und der Begriff der Metamorphose. Goethe-Jahrbuch 90, 11-21; Kuhn, D. (1988). Typus und Metamorphose. Goethe-Studien; Mann, G., Mollenhauer, D. & Peters, S. (Hg.) (1992). In der Mitte zwischen Natur und Subjekt. Johann Wolfgang von Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanze zu erklären, 1790-1800; Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre.
- 53 Goethe, J.W. von (1787-88). Zweiter Römischer Aufenthalt (Hamburger Ausgabe, Bd. 11, 350-556): 375.
- 54 Goethe, J.W. von, Maximen und Reflexionen (Hamburger Ausgabe, Bd. 12, Nr. 23): 368.
- 55 Oken, L. (1807). Über die Bedeutung der Schädelknochen.
- 56 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie, Paralipomena II (Weimarer Ausgabe, Bd. II, 6): 446; vgl. Breidbach (2006): 115.
- 57 Vgl. Lubosch, W. (1919). Was verdankt die vergleichend-anatomische Wissenschaft den Arbeiten Goethes? Jahrb. Goethe-Ges. 6, 157-191: 161; Butterfass, T. (1985). Goethe und die Wissenschaft von der Pflanze. In: Kimpel, D. & Pompetzki, J. (Hg.). Allerhand Goethe, 165-180: 167.
- 58 Goethe, J.W. von (1796). Vorträge über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 193-209): 209; vgl. LA, Bd. II, 9B, 458.
- 59 Portmann (1973): 11.
- 60 Goethe (1796): 208.
- 61 a.a.O.: 208f.
- 62 Vgl. Breidbach (2006): 69; 87.
- 63 Vgl. Nicklas, P. (2002). Die Beständigkeit des Wandels. Metamorphosen in Literatur und Wissenschaft: 129.
- 64 Vgl. Uschmann, G. (1939). Der morphologische Vollkommnungsbegriff bei Goethe und seine problemgeschichtlichen Zusammenhänge; Hoppe, B. (1967). Polarität, Stufung und Metamorphose in der spekulativen Biologie der Romantik. Naturwiss. Rundsch. 20, 380-383.
- 65 Hegel, G.W.F. (1820/29). Vorlesungen über die Ästhetik (Werke, Bd. 13-15, Frankfurt/M. 1970): I, 504.
- 66 Vgl. Ingensiep, H.W. (1998). Metamorphosen der Metamorphosenlehre. Zur Goethe-Rezeption in der Biologie von der Romantik bis in die Gegenwart. In: Matussek, P. (Hg.). Goethe und die Verzeitlichung der Natur, 259-275.
- 67 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte; ders. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. Gen. 4, 376-389.
- 68 Lorenzen, I.T. (1958). Metamorphosen in der Entwicklungsgeschichte von Mensch und Tier: 24; vgl. auch ders. (1973). Grundzüge einer Metamorphose der Tiere in Anknüpfung an Goethe.
- 69 Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860: 184f.
- 70 Lyell, C. (1833). Principles of Geology, vol. 3: 375; vgl. Hölder, H. (1960). Geologie und Paläontologie: 198ff.; Oldroyd, D.R. (1996). Thinking about the Earth: 200; Bonin, B., Dubois, R. & Gohau, G. (1997). Le métamorphisme et la formation des granites. Évolution des idées et concepts actuels: 28.
- 71 Lyell (1833): 374.
- 72 Baer, K.E. von (1828). Über Entwicklungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 201.
- 73 Schultz, C.H. (1832). Natürliches System des Pflanzenreichs: 135.
- 74 Sars, M. (1841). Ueber die Entwicklung der *Medusa aurita* und *Cyanea capillata*. Arch. Naturgesch. 7 (1), 9-34: 29; vgl. Parnes, O. (2005). »Es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphisiert«. Generationen als biologische und soziologische Einheiten in der Epistemologie der Vererbung im 19. Jahrhundert. In: Weigel, S., Parnes, O., Vedder, U. & Willer, S. (Hg.) (2005). Generation. Zur Genealogie des Konzepts – Konzepte von Genealogie, 235-259.
- 75 Grisebach, A. (1866). Der gegenwärtige Standpunkt der Geographie der Pflanzen. Geogr. Jahrb. 1, 373-402: 391.
- 76 Reichert, C. (1837). Ueber die Visceralbögen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugethieren. Müllers Archiv 1837, 120-222.
- 77 Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.
- 78 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852/55). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie: 644; ähnlich auch: Bronn, H. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.
- 79 Bergmann & Leuckart (1852/55): 648.
- 80 Carus, J.V. (1853). System der thierischen Morphologie: 266.
- 81 Herold, M. (1815). Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge.
- 82 Swammerdam, J. [1680]. Bibel der Natur (Leipzig 1752): 3.
- 83 Weismann, A. (1864). Die Entwicklung der Dipteren: VIII.
- 84 Weismann, A. (1863). Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in der Larve und Puppe. Ein Beitrag zur Metamorphose der Insekten. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 4, 227-260: 231.
- 85 Weismann (1864): 135; vgl. ders. (1864). Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Z. wiss. Zool. 14, 187-336; vgl. Sander, K. (1985). August Weismanns Untersuchungen zur Insektenentwicklung 1862-1882. Freiburger Universitätsbl. 24, Heft 87/88, 43-52.
- 86 Weismann (1864): 135.
- 87 Ganin, M. (1869). Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte bei den Insecten. Z. wissensch. Zool. 19, 381-451: 412; Taf. XXXII, Fig. 1.
- 88 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 41.
- 89 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 314.
- 90 Portmann, A. (1954). Metamorphose der Tiere. Eranos-Jahrb. 23, 419-459: 436.
- 91 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.:

- I, 329 (2. Teil: Die Selbstbehauptung).
- 92** Williamson, D.I. (1992). Larvae and Evolution; ders. (2001). Larval transfer and the origin of larvae. Zool. J. Linn. Soc. 131, 111-122.
- 93** Vgl. Margulis, L. & Sagan, D. (2002). Acquiring Genomes: 165ff.
- 94** Saunders, W.W. (1847). On *Pleomorpha*, a genus of minute Chrysomelidae from Australia. Trans. Ent. Soc. Lond. 1847, 268-270.
- 95** Breithaupt, A. (1849). Ueber Pleomorphie der Titansäure. Annalen der Physik und Chemie 78, 143-144.
- 96** Vgl. Tulasne, L.-R. (1851). Notes sur l'appareil reproducteur dans les lichens et les champignons. Ann. Sci. Nat. Bot. 15, 370-380 [dort das Wort noch nicht]; vgl. auch Bonorden, H.F. (1864). Abhandlungen aus dem Gebiete der Mykologie.
- 97** Bary A. de (1864). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze: 75; ders. (1865). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 5, 137-232: 211; ders. (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten: 173f.; Reess, M. (1865). Chrysomyxa Abietis Unger und die von ihr verursachte Fichtennadelkrankheit. Botanische Zeitung 23, 393-396: 395; vgl. Sugiyama, J. (ed.) (1987). Pleomorphic Fungi.
- 98** Billroth, T. (1874). Untersuchungen über die Vegetationsformen der *Coccobacteria septica*; Nägeli, C. von (1877). Die niederen Pilze.
- 99** Billroth (1874): 3.
- 100** a.a.O.: 4.
- 101** Bary, A de (1885/87). Vorlesungen über Bakterien: 21; vgl. Winogradsky, S. (1937). The doctrine of pleomorphism in bacteriology. Soil Sci. 43, 327-340.
- 102** Breyer, A. (1862). Des espèces monomorphes et de la parthénogénèse chez les insectes. Annales de la Société entomologique Belge 6, 89-129: 95.
- 103** Walsh, B. (1863). Notes [on Hagen's "Observations on certain North American Neuroptera"], with notes and descriptions of about twenty new N.A. species of Pseudoneuroptera. Proc. Entom. Soc. Philad. 2, 112-272: 223.
- 104** Hildebrand, F. (1867). Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung: 45.
- 105** Koepcke, H.-W. (1956). Zur Analyse der Lebensformen. Bonn. Zool. Beitr. 7, 151-185: 171.
- 106** Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 309ff. (2. Teil: Die Selbstbehauptung).
- 107** Svedelius, N. (1915). Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. Ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht tetrasporenbildenden Florideen. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsala 4 (4), 1-55: 42.
- 108** Koepcke (1956): 171; ders. (1971-74): I, 313ff.
- 109** Linné, C. von (1753). Species plantarum, 2 Bde.: II, 1059 (Polygamia: Ficus).
- 110** A.R. (=A. Richard) (1829). Systèmes. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd. 15: 749-752: Klapptafel.
- 111** Warnstorf, C. (1885). Zur Frage über die Bedeutung der bei Moosen vorkommenden zweierlei Sporen. Verhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg 26, 181-182: 181.
- 112** Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre: 291; vgl. 136.
- 113** Wettstein, R. von (1901/23). Handbuch der systematischen Botanik, Bd. 1: 389.
- 114** Koepcke (1956): 164.
- 115** Koepcke (1971-74): I, 325.
- 116** Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 299.
- 117** Aristoteles, Hist. anim. 589a18-22; De part. anim. 697a29-b13.
- 118** Koepcke (1971-74): I, 334; vgl. II, 938ff.; ders. (1975). Über die möglichen Formen des Lebens auf anderen Planeten. Ein Beitrag zur Universellen Theoretischen Biologie: 100.
- 119** Vgl. Wesenberg-Lund, C. (1900). Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralbl. 20, 606-619; 644-656; ders. (1904-08). Plankton Investigations of the Danish Lakes.
- 120** Zacharias, O. (1894). Beobachtungen am Plankton des Gr. Plöner Sees. Forschungsber. Biol. Stat. Plön 2, 91-137: 119.
- 121** Woltereck, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 19, 110-172: 121.
- 122** Vgl. Wesenberg-Lund a.a.O.; Ostwald, W. (1902). Zur Theorie des Planktons. Biol. Centralbl. 22, 596-605; 609-638: 624.
- 123** Woltereck (1909); ders. (1913). Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. „Schwebefortsätze“ pelagischer Cladoceren. Zoologica 26, 474-550.
- 124** Hebert, P.D.N. (1978). The adaptive significance of cyclomorphosis in *Daphnia*: more possibilities. Freshwater Biology 8, 313-320.
- 125** Coker, R.E. (1939). The problem of cyclomorphosis in *Daphnia*. Quart. Rev. Biol. 14, 137-148.
- 126** Vgl. Lynch, M. (1984). The limits to life history evolution in *Daphnia*. Evolution 38, 465-483.
- 127** Weismann, A. (1875). Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 1. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.
- 128** Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 55.
- 129** ebd.
- 130** Edwards, W.H. (1868-72). The Butterflies of North America, vol. 1: Papilio III (Ajax, Var. Marcellus, Boisduval): [p. 3]; unter Verweis auf Wallace.
- 131** Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (in: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4, zit. nach Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318.

Literatur

- Wigand, A. (1846). Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanze
- Boulard, M. (1996). Métamorphoses animales. In: Tort, P. (ed.). Dictionnaire de darwinisme et de l'évolution, Bd. 2, 2872-2912.
- Ingensiep, H.W. (1998). Metamorphosen der Metamorphosenlehre. Zur Goethe-Rezeption in der Biologie von der Romantik bis in die Gegenwart. In: Matussek, P. (Hg.). Goethe und die Verzeitlichung der Natur, 259-275.
- Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre.

Mimikry

Das Wort »Mimikry« ist abgeleitet von den griechischen Grundwörtern »μιμητής« »Nachahmer«, »μιμέομαι« »nachahmen« und den Adjektiven »μιμητικός«, »μυικός«. Es erscheint in der allgemeinen Bedeutung »Nachahmung, Kopie (besonders der mimischen Imitation einer Person zur Belustigung)« bereits in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts (Howard 1671).¹ Der englische Ausdruck »Mimikry« wird in einem Wörterbuch von 1794 erläutert als »possenhafte Nachäffung der Geberden«.² Im biologischen Kontext wird es vereinzelt bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts verwendet, allerdings vornehmlich für die Ähnlichkeit von Organismen mit unbeweglichen Elementen ihres Lebensraums, also im Sinne der später so genannten Mimese (so 1818 von Kirby für die Ähnlichkeit brasilianischer Stabheuschrecken der Gattung *Phasmia* mit trockenen Zweigen).³ Die Prägung als biologischer Terminus erfolgt erst 1862 durch den englischen Insekten-sammler und Forschungsreisenden H.W. Bates (»mimicry«⁴; auch »mimetic analogy«⁵). Im Deutschen wird der Ausdruck bereits in den frühen 1870er Jahren in der durch Bates geprägten terminologischen Bedeutung verwendet.⁶ Im Französischen hat er sich dagegen nicht etabliert; es ist stattdessen meist von dem *Mimetismus* (»mimétisme«) die Rede.⁷

Mimetische Analogien (»Mimetic analogies«) definiert Bates als Ähnlichkeiten in der äußeren Erscheinung, in der Gestalt und Färbung von Angehörigen weit entfernter (taxonomischer) Familien (»resemblances in external appearance, shape, and colours between members of widely distinct families«⁸). Die von Bates beschriebenen Fälle der Mimikry bestehen in der äußeren Ähnlichkeit von wenig miteinander verwandten Tieren in Bezug auf eine auffällige Färbung. Diese Ähnlichkeit wird von Bates als eine *Nachahmung* (»imitation«) des einen Tiers durch das andere gedeutet. In Mitteleuropa wird die Ähn-

Mimikry ist eine Ähnlichkeit verschiedener Organismen (oder der Zustände eines Organismus in verschiedenen Situationen, z.B. bei Verletzung und beim Verleiten), die darauf beruht, dass (1) mindestens einer dieser Organismen (der *Nachahmer*) aus der Ähnlichkeit mit dem anderen (dem *Vorbild* oder *Modell*) einen Vorteil zieht (z.B. durch verbesserten Schutz vor Räubern, bessere Nahrungsversorgung oder vermehrte Reproduktion) und (2) dieser Vorteil dadurch bewirkt wird, dass ein weiterer Organismus (der *Signalempfänger* oder neutral nichtsemiotisch der *Ähnlichkeitsverursacher*), für den die Wahrnehmung der anderen Organismen relevant ist (z.B. als Beute oder Feinde), nicht in der Lage ist, zwischen Vorbild und Nachahmer zu unterscheiden.

Mimikry (Bates 1862) 592

Pseudomimikry (Higgins 1882) 601

Mimese (Puschig 1917) 601

Signalfälschung (Wickler 1964) 598

lichkeit der Färbung einiger Schmetterlinge (v.a. des Hornissenschwärmers, *Aegeria apiformis* Cl.) mit der auffälligen Musterung der Bienen und Wespen schon vor Bates als eine »Nachahmung« beschrieben, z.B. 1861 von A. Rössler⁹, auf den sich auch Bates beruft (↑Kommunikation). Und auch die ausgeprägte äußere Ähnlichkeit von Schmetterlingen, die nur wenig miteinander verwandt sind, wird bereits lange vor Bates 1836 von J.B. Boisduval für Schmetterlinge aus Westafrika beschrieben.¹⁰

Die biologische Begrifflichkeit und die biologischen Theorien, die zur Erklärung des Phänomens der Mimikry entwickelt werden, finden auch außerhalb der Biologie viel Aufmerksamkeit. Ebenso wie in Bezug auf die Erscheinungen der ↑Metamorphose ist auch die Mimikry ein Feld, in dem ein intensiver Gedanken- und Begriffstransfer zwischen der Biologie und den Kultur- und Medienwissenschaften erfolgt (»Humanmimikry«).¹¹

»Mimikry« bei Bates

Bates untersucht das Phänomen der Mimikry anhand von Schmetterlingen am Amazonas. Dabei beobachtet er, dass Tagfalter sehr verschiedener Arten sich in ihrer auffälligen Färbung ähneln. Er interpretiert diesen Befund im Rahmen eines selektionstheoretischen Modells, dem zufolge einige der Tagfalter (Vertreter der Familie *Heliconidae*) von ihren Fressfeinden gemieden werden, weil sie diesen (aufgrund besonderer Drüsensekrete) offenbar nicht bekömmlich sind (»unpalatable«) und sie dies über ihre »Warnfärbung« den Feinden signalisieren. Schmetterlinge anderer Arten genießen nun einen Schutz vor gemeinsamen Feinden, wenn sie eine ähnliche Färbung aufweisen wie die nicht bekömmlichen Falter, auch wenn sie ihren Feinden doch tatsächlich schmecken. Denn der potenzielle Angreifer wird nach der schlechten Erfahrung mit dem schlecht schmeckenden auch den anderen meiden, sofern er beide nicht unterscheiden kann. Die mimetischen Analogien stellen nach Bates also Anpassungen (»adaptations«¹²) dar. Bates interpretiert die Ähnlichkeit damit als eine Nachahmung (»imitation«) der von den Feinden gemiedenen Arten (»objects imitated«) durch die bekömmlichen Arten (»imitators«).¹³

Allgemeine Definition

In weiterem Sinne kann unter »Mimikry« jede (mor-

phologische oder ethologische) Ähnlichkeit zwischen zwei Organismen verstanden werden, die nicht durch Verwandtschaft (Homologie) oder parallele Anpassung an die anorganische Umwelt (Analogie) entstanden ist und für mindestens einen der Organismen funktional ist. Darüber hinaus kann auch die Ähnlichkeit des Verhaltens eines einzigen Organismus in einer (Modell-)Situation mit dem in einer anderen (Nachahmungs-)Situation unter die Mimikry fallen (z.B. das Vortäuschen einer Verletzung bei Vögeln, die damit einen Räuber von ihrem Gelege weglocken, also das so genannte »Verleiten« oder die »Aristotelische Mimikry«; s.u.).

»Müllersche Mimikry«

Neben dem Vorteil, den nur die Organismen einer Art aus der Ähnlichkeit zu denen einer anderen Art ziehen, weil die anderen z.B. für gemeinsame Feinde ungenießbar sind (»Batessche Mimikry«), stehen solche Fälle, in denen alle einander ähnlichen Organismen einen Vorteil aus der Ähnlichkeit ziehen, weil sie z.B. alle ungenießbar sind und gemeinsame Feinde daher nach dem Verzehr der einen Form auch den Verzehr der anderen meiden (»Müllersche Mimikry«; nach Fritz Müller, der die Ähnlichkeit von entfernt verwandten Schmetterlingen nach diesem Modell 1878 theoretisch erklärt, ohne dies allerdings zunächst experimentell zu belegen¹⁴). Es können sich so Organismen aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen zu »Mimikryringen« zusammenfinden, die durch ihre gemeinsame Warnfärbung einen Schutz genießen. In diesen Fällen liegt ein Verhältnis vor, in dem sich die Vertreter verschiedener Arten die »Last der Räubererziehung« teilen.¹⁵ Als empirischen Beleg für seine Theorie wertet es Müller 1883, dass er bei einer als ungenießbar geltenden Schmetterlingsart einen großen Anteil von Tieren mit verletzten Flügeln nachweisen kann. Die Verletzungen deuten auf Angriffe von Vögeln hin und gelten Müller als Nachweis für den erlernten und nicht angeborenen Charakter des Wissens von der Ungenießbarkeit der Schmetterlinge seitens der Vögel.¹⁶

Im Gegensatz zur Batesschen Mimikry wirkt bei der Müllerschen Form auf Modell und Imitator ein Selektionsdruck zur Verstärkung der Ähnlichkeit; theoretisch sollten also monomorphe Formen entstehen. Weil diese aber häufig nicht gefunden werden und bei einem klassischen Fall von Batesscher Mimikry (den Schmetterlingen *Limenitis archippus* und *Danaus plexippus*) das Verhältnis von Modell und Imitator gerade umgekehrt zu sein scheint als ursprünglich angenommen (da der ursprünglich als Imitator angesehene Falter in Wirklichkeit der für



Abb. 311. Mimikry bei zwei Schmetterlingsarten. Nach Bates ist der obere Schmetterling (*Leptalis orise*, Fam. Pieridae) ein Imitator des unteren (*Methona psidii*, Fam. Heliconidae) (aus Bates, H.W. (1862). *Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae*. Trans. Linn. Soc. Lond. 23, 495-566: Tab. 56).

den Feind weniger bekömmliche ist), wird die klare Abgrenzung der Müllerschen Mimikry von der Batesschen Form in letzter Zeit bezweifelt.¹⁷ Wird die Differenzierung allerdings nicht ausgehend von der Verträglichkeit für den Räuber, sondern von dem einseitigen oder wechselseitigen Nutzen der Beute vorgenommen, dann bilden Batessche und Müllersche Mimikry zwei klar unterschiedene Kategorien.¹⁸

Mimikry bei Pflanzen

Auch bei Pflanzen wird von Mimikry gesprochen. Phänomene der Ähnlichkeit zwischen Pflanzen oder Pflanzen und Tieren werden seit der Antike beschrieben. Die erste Monografie zu dem Thema verfasst F. Hildebrandt 1902¹⁹ – aber erst in den folgenden Jahrzehnten wird die Erklärung von Ähnlichkeiten bei Pflanzen im Rahmen einer Theorie der Mimikry allgemein anerkannt.²⁰ Besonders auffällig ist die Ähnlichkeit von Blüten bestimmter Orchideen (der Gattung *Ophrys*) mit Bienen oder anderen blütenbestäubenden Insekten. J.B. de la Porta beschreibt diese Ähnlichkeit bereits zu Beginn des 17. Jahrhunderts.²¹ C. von Linné drückt die Ähnlichkeit zwischen Blüte und Insekt in der Benennung der Arten aus (z.B. in den Artnamen *O. insectifera*, *O. apifera* und *O. muscifera*). Im 19. Jahrhundert wird diese Ähnlichkeit meist im Sinne des Abhaltens der Insekten von den Blüten interpretiert. Erst seit Beginn des 20. Jahrhunderts, angefangen mit den Arbeiten H. Correvons und A. Pouyannes, setzt sich die umgekehrte funktionale Deutung durch, nach der die Insektenähnlichkeit der

I. Apatetic colours Colours resembling some part of the environment or the appearance of another species.		II. Sematic colours.— Warning and signalling colours.	III. Epigamic colours. — Colours displayed in court- ship.
A. Cryptic colours. — Protective and Aggressive Re- semblances.	B. Pseudosematic colours. — False warning and sig- nalling colours.		
1. Procryptic colours. — Protective Resemblances.	1. Pseudosematic colours. — Pro- tective Mimicry.	1. Aposematic colours. — Warn- ing Colours.	
2. Anticryptic colours. — Aggressive Resemblances.	2. Pseudepisema- tic colours. — Ag- gressive Mimicry and Alluring Co- louration.	2. Episematic colours. — Recog- nition Markings.	

Abb. 312. Klassifikation der Funktion von Farben in der organischen Natur (aus Poulton, E.B. (1890). *The Colours of Animals, their Meaning and Use*: 338).

Blüten zur Anlockung männlicher Insekten dient (die dann mit den vermeintlichen Artgenossen auf der Blüte zu kopulieren versuchen).²²

Als eine Form der Mimikry werden die »Täuschblumen« angesehen, die den blütenbesuchenden Insekten vortäuschen, Nektar zu führen, ohne dass dies der Fall ist.²³ Solche Blumen werden schon von C.K. Sprengel 1793 beschrieben und »Scheinsaftblumen« genannt.²⁴ Die heutige Bezeichnung »Täuschblumen« geht auf H. Müller zurück, der sie 1878 einführt.²⁵ Auch A.R. Wallace beschreibt 1889 die Ähnlichkeit von einigen taxonomisch isolierten Pflanzen in Südafrika, die die Blüten von Orchideen imitieren und auf diese Weise häufiger von blütenbestäubenden Insekten besucht werden.²⁶

Neben der Funktion zur Blütenbefruchtung können Phänomene der Mimikry bei Pflanzen funktional gedeutet werden im Hinblick auf die Vermeidung des Fraßes (z.B. die Ähnlichkeit von Pflanzen der Gattung *Lithops* mit Steinen, die W.J. Burchell schon 1822 beschreibt²⁷ oder die Ähnlichkeit von Taubnesseln mit Brennnesseln²⁸) oder der eigenen Ernährung (z.B. bei einigen Kannenpflanzen, die einen fliegenanlockenden Aas- oder Exkrementgeruch ausströmen).

Theoretische Auseinandersetzungen

Mit der Bateschen und Müllerschen Mimikry liegen zwei verschiedene paradigmatische Fälle von Mimikry vor. Was genau aber als »Mimikry« zu bezeichnen ist, war und ist unter Zoologen umstritten. Der Mitbegründer der Selektionstheorie, A.R. Wallace, stellt 1889 fünf Bedingungen für das Vorliegen von Mimikry auf: (1) die Organismen, die die »Nachahmer« darstellen, kommen stets in dem selben Gebiet

vor wie ihr »Vorbild«; (2) die »Nachahmer« sind weniger wehrhaft als die »Vorbilder«; (3) die »Nachahmer« sind seltener; (4) sie unterscheiden sich auffällig von der Mehrheit ihrer nächsten Verwandten anderer Arten; und (5) die »Nachahmung« bezieht sich allein auf äußere Merkmale und nicht auf innere Organisationseigenschaften.²⁹ Die weitere Diskussion ergab, dass einige dieser Bedingungen eingeschränkt werden müssen. Der Fall der Müllerschen Mimikry macht bereits deutlich, dass ein Unterschied in der Wehrhaftigkeit bzw. Ungenießbarkeit zwischen Organismen nicht vorliegen muss, damit sie einen Vorteil aus ihrer Ähnlichkeit ziehen. Fraglich ist allein, ob dies »Mimikry« genannt werden soll. Außerdem ist der

Vorteil des Schutzes für die nachahmenden Organismen nicht allein dann gegeben, wenn sie im Vergleich zu ihrem »Vorbild« selten sind, sondern er ist dann nur weniger effektiv, worauf A. Seitz 1925 aufmerksam macht.³⁰ Fraglich ist auch, ob Mimikry auf Formen der »Täuschung« oder »Signalfälschung« eingeschränkt werden sollte, so dass die Müllersche Mimikry keine Mimikry mehr wäre (s.u.). Diesen Weg geht bereits E.B. Poulton in seinem Klassiker über »The Colours of Animals« (1890), indem er für die »echte Mimikry« fordert, bei ihr liege die Vortäuschung einer unangenehmen Eigenschaft vor (»to suggest the presence of some unpleasant attribute which has no existence in fact«; vgl. Tab. 187).³¹ Auf diese Weise ist es Poulton möglich, die Mimikry eindeutig von der Tarnung (Mimese) abzugrenzen.

Nicht nur die Ähnlichkeit von Organismen zu ihrem einseitigen oder gegenseitigen Schutz ist »Mimikry« genannt worden, sondern auch solche Ähnlichkeiten, die im Dienst der Ernährung oder anderer Funktionen stehen. Jagende Organismen, die ihren Beutetieren ähneln, können sich diesen unbemerkt nähern und so ihre Ernährung sicherstellen. E.G. Peckham beschreibt diese Form der Mimikry erstmals bei Spinnen, die Ameisen ähneln, – W. Wickler spricht daher 1968 von »Peckhamscher Mimikry«³² – und Poulton bezeichnet sie 1890 als »aggressive Mimikry« im Gegensatz zur »protektiven Mimikry«, wie sie durch Bates und Müller beschrieben wurde. Es besteht allerdings später zunächst die Tendenz, die Mimikry wieder auf allein dem Schutz dienende Ähnlichkeiten zwischen Organismen einzugrenzen. A. Jacobi legt 1913 fest: »Mimikry bedeutet die schützende Nachäffung gemiedener Tiere durch andere Tiere

»[I]mitative resemblances« (Bates 1862, 507).

»[In] true Mimicry [...] the resemblance deceptively suggests the presence of some positively unpleasant quality« (Poulton 1890, 222).

»Mimikry bedeutet die schützende Nachäffung gemiedener Tiere durch andere Tiere desselben Wohngebietes, und nichts anderes!« (Jacobi 1913, 64).

»[D]as Wesen der Mimikry besteht in der täuschenden Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Tieren, ganz abgesehen davon, ob die Täuschung durch Nachäffung eines Warnkleides oder eines andern Kleides bewirkt wird« (Wasmann 1925, 23).

»Mimikry ist eine Tierähnlichkeit, die einen Feind auffällig vor einem Angriff warnen soll« (Heikertinger 1954, 39).

»Mimikry = Signalfälschung« (Wickler 1964, 583).

»Mimicry [...] can be defined in the following way: (1) A signal is emitted by two different signal-senders (S_1 , S_2) which have at least one signal receiver (R) in common that reacts similarly to both of them. (2) One of the senders is called a model, the other the mimic [...] if the signals from the two senders could be distinguished by the receiver, individual experience and/or selection would favor different reactions« (Wickler 1965, 519).

»Signalfälschung, täuschende Signalnachahmung. Die Nachahmung eines Tieres oder von Teilen eines Tieres zum Erzielen eines biologischen Vorteils« (Immelmann 1975, 79).

»Mimicry occurs when an organism or group of organisms (the *mimic*) simulates signal properties of a second living organism (the *model*), such that the mimic is able to take some advantage of the regular response of a sensitive signal-receiver (the *operator*) towards the model, through mistaken identity of the mimic for the model« (Vane-Wright 1976, 50).

»I define mimicry as the process whereby the sensory systems of one animal (operator) are unable to discriminate consistently a second organism or parts thereof (mimic) from either another organism or the physical environment (the models), thereby increasing the fitness of the mimic« (Wiens 1978, 367).

»Mimicry involves an organism (the *mimic*) which simulates signal properties of a second living organism (the *model*) which are perceived as signals of interest by a third living organism (the *operator*), such that the mimic gains in fitness as a result of the operator identifying it as an example of the model« (Vane-Wright 1980, 4).

»Mimicry involves an organism (the mimic) which simulates signal properties of another organism (the model) so that the two are confused by a third living organism and the mimic gains protection, food, a mating advantage (or whatever else we can think is testable) as a consequence of the confusion« (Robinson 1981, 19f.).

»[A] *mimicry system* is an ecological set-up that includes two or more protagonists, performing three roles: being a model, being a mimic, or being a dupe. [In] Organismic mimicry systems [...] a *model* is a living or material agent emitting perceptible stimuli or signals; a *mimic* is an animal or plant that plagiarizes the model; and a *dupe* is an animal enemy or victim of the mimic whose senses are receptive to the model's signals and which is thus deceived by the mimic's similar signals« (Pasteur 1982, 169).

»We define mimicry as a type of convergent evolution in which one or more species have converged in morphology, chemistry, or behavior, on a part of itself or themselves (automimicry), another living entity, or an inanimate object as a result of selection by an animal« (Powell & Jones 1983, 312).

»In contrast to crypsis, mimicry is a phenomenon of the relevant environment of a signal-receiver; therefore, at least the mimic endeavours to become conspicuous for one or more signal-receiver« (Zabka & Tembrock 1986, 173).

»Mimikry bedeutet [...] Signalfälschung: Ein Signal-sender dient als Vorbild für den Nachahmer; für den Nachahmer und Fälscher entstehen Vorteile durch die Täuschung des Signalempfängers. Mimikry begegnet uns in zwei Formen, einerseits als Schutzmimikry durch Imitation abschreckender Vorbilder, andererseits als Lockmimikry durch Nachahmung attraktiver Signale (Lunau 2002, 7).

»Mimicry is the parasitic or mutualistic exploitation of a communication channel. More plainly, the term describes the situation in which one organism gets the better of another organism (known as the dupe) by looking, smelling, sounding, or feeling like something else. Mimicry in this sense is very widespread, operating as it can through any of the senses of the dupe and involving all kinds of adaptation, from antipredator defense and predator stealth to courtship and reproduction« (Turner 2002, 732).

»[A] likeness between two animals, which is not caused by kinship or convergent evolution but is typically caused by selective pressure from predators« (Komárek 2003, 9).

Tab. 187. Definitionen des Mimikrybegriffs.

		Form- oder Färbungstyp	
		unauffällig (»Tarnung«)	auffällig (»Warnung«)
Referenz- objekt der Ähnlichkeit	bewegtes Objekt (Tiere)	<i>Zoomimese</i>	<i>Mimikry</i>
	unbewegtes Objekt (Pflanzen u. Unbelebtes)	<i>Mimese</i>	<i>abiot. Mimikry</i> z.B. Bestachelung

Tab. 188. Kreuzklassifikation von Ähnlichkeitstypen von Organismen, die sich am Referenz-objekt der Ähnlichkeit orientiert.

desselben Wohngebietes, und nichts anderes!³³. Sie sei ihrem Wesen nach »nur eine Weiterbildung der Warnfärbung«.³⁴ Während das Schutzmittel bei der Mimikry demnach also eine auffällige Färbung des Organismus ist, zählt Jacobi solche Schutzeinrichtungen, die den Organismus tarnen oder in seinem Lebensraum verbergen, nicht zur Mimikry. Der für die weiteren theoretischen Auseinandersetzungen um die Mimikry in Deutschland einflussreiche Zoologe F. Heikertinger übernimmt für die verbergenden Ähnlichkeiten eines Organismus mit Strukturteilen seines Lebensraumes den neuen Terminus *Mimese* (s.u.).³⁵ Bezieht sich die Mimese auf andere Tiere, liegt *Zoomimese* vor. Heikertinger unterscheidet diese von der Mimikry wie folgt: »Zoomimese ist eine Tierähnlichkeit, die ihrem Träger zum Unbeachtetbleiben, Übersehenwerden, verhehlen soll. Mimikry ist eine Tierähnlichkeit, die einen Feind auffällig vor einem Angriff warnen soll.«³⁶ Alle Formen der Ähnlichkeit eines Organismus mit anderen Organismen, die ihn entweder weniger sichtbar machen (»tarnen«) oder die seiner Ernährung und nicht dem Schutz dienen, sind damit nicht als Mimikry verstanden. Positiv formuliert: Mimikry ist protektive, nachgeahmte Warntracht.³⁷ Nach diesem Verständnis kann die Mimikry neben andere Formen der Ähnlichkeit von Organismen eingeordnet werden (vgl. Tab. 188).

Sinnvoll erscheint es allerdings, die etwas willkürliche Einteilung nach der Beweglichkeit des nachgeahmten Vorbildes (Tiere versus Pflanzen und Unbelebtes) aufzugeben. Stattdessen könnten die Ähnlichkeitsformen danach unterteilt werden, ob sie auf Prozessen der Koevolution zwischen Organismen oder auf einseitiger evolutionärer Anpassung von Organismen an die abiotische oder biotische Umwelt beruhen. Diese beiden Verhältnisse sind dadurch unterschieden, ob die Ähnlichkeit eines Organismus gegenüber dem Modell für die Evolution des Modells von Relevanz ist oder nicht. Nicht von Relevanz oder von nur geringer Relevanz ist z.B. die Tarnfärbung einer Forelle für den Bach oder eines Rehs für den

Wald. Terminologisch könnte der *Biomimese* und *Biomimikry* (oder auch *Allelomimese* und *Allelomimikry*) die *Abiomimese* und *Abiomimikry* gegenübergestellt werden (vgl. Tab. 189). Als *Biomimikry* können somit nicht nur die schützenden Färbungen, sondern auch im Dienst des Nahrungs-

erwerbs stehende Ähnlichkeitsfärbungen, z.B. die der Peckhamschen Mimikry bezeichnet werden. Eine dritte Dimension der Ähnlichkeitsklassifikation kann schließlich von dem funktionalen Kontext, in dem die Ähnlichkeit für den nachahmenden Organismus eine Rolle spielt, ausgehen: Auf dieser Grundlage kann unterschieden werden zwischen einer *Meletomimese* bzw. einer *Meletomimikry* (dem Schutz dienende unauffällige bzw. auffällige Formung und Färbung) und einer *Trophomimese* bzw. *Trophomimikry* (der Ernährung dienende unauffällige bzw. auffällige Formung und Färbung) (vgl. Tab. 189).

Heikertinger bemüht sich nicht nur um eine genaue Bestimmung des Mimikrybegriffs, sondern unterzieht diesen auch einer grundsätzlichen Kritik. Aus einer der Selektionstheorie skeptisch gegenüberstehenden Überzeugung lehnt er jede Deutung der Mimikry als »Anpassung« ab. Mimikry will er als ein deskriptives Konzept verstanden wissen, das lediglich den Zustand der Ähnlichkeit unter Organismen und den Nutzen, den einer der Organismen daraus zieht, bezeichnet. Er wendet sich damit gegen jede auf die Genese der Ähnlichkeit abzielende und im Rahmen der Evolutionstheorie sich bewegende Deutung. Er bestreitet ausdrücklich noch 1954, »daß der Nutzen das Entstehen erklärt, wie solches die Zuchtwahlhypothese vorgibt«.³⁸ Statt der adaptiven Hypothese zur Erklärung der Ähnlichkeit favorisiert Heikertinger als Erklärung für die »Wespenähnlichkeit von Insekten« und die »Farbzeichnungsähnlichkeit zwischen Schmetterlingen verschiedener Verwandtschaft« die Annahme eines »alten gemeinsamen Erbguts«³⁹ bzw., sofern es sich um eine Ähnlichkeit handelt, die auf eine bestimmte Region begrenzt ist (ein Phänomen, das er als »Genius loci« bezeichnet⁴⁰), »bestimmte abiotische Umweltfaktoren«⁴¹, die eben auf die ähnlichen Organismen in gleicher Weise gewirkt haben. Insgesamt hält Heikertinger dem evolutionstheoretischen »Bild eines Kampfes alles Lebenden untereinander« seine Auffassung von der Natur als einem »Bild eines stillen, ausgeglichenen Tributfriedens«⁴² entgegen. Fern

davon, die Eigenschaften der Organismen adaptatio-
nistisch zu deuten, sieht er in ihnen eine »zwecklose
Schönheit«. Mit der sich verfestigenden Akzeptanz
der Evolutionstheorie auch im deutschen Sprachraum
wird der Einfluss Heikertingers auf das Verständnis
der Mimikry als nicht förderlich eingeschätzt. H.-W.
Koepecke urteilt 1971 rückblickend: »Die Tätigkeit
Heikertingers ist der Erforschung der Tiertrachten
sehr hinderlich gewesen, weil viele wertvolle Beob-
achtungen aus Furcht vor seiner zerstörenden Kritik
wohl leider nicht veröffentlicht worden sind«.⁴³

Mimikry und Selektion

Seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erfolgt
die Erklärung der Phänomene der Mimikry allgemein
im Rahmen der Selektionstheorie. Bereits für Darwin
(1866) und seine Zeitgenossen – die Beschreibung
des Phänomens durch Bates erfolgte nur drei Jahre
nach dem Erscheinen von Darwins Hauptwerk – wird
die Mimikry als wichtiger empirischer Beleg für das
Vorhandensein einer natürlichen Selektion gewertet
(↑Selektion).⁴⁴ Seit den 1930er Jahren wird die Mimi-
kry in quantitativer Hinsicht im Rahmen von Sele-
ktionsmodellen diskutiert.⁴⁵ Auch die unbekümmerte
Rede vieler Biologen von »Nachahmung« kann in
diesem Kontext eine Präzisierung erfahren. Im ur-
sprünglichen Sinne setzt Nachahmung Intentionalität
voraus und bezieht sich auf Veränderungen im Laufe
des Lebens eines Organismus nach dem Vorbild eines
anderen Organismus. Davon ist Mimikry aber unter-
schieden, denn sie bezeichnet weder einen intention-
alen noch einen im Laufe des Lebens eines Organismus
ablaufenden Vorgang. Mimikry wird heute viel-
mehr als ein Phänomen der Anpassung interpretiert,
das sich auf Strukturen oder Verhaltensweisen eines
Organismus bezieht, die im Laufe der evolutionären
Vergangenheit entstanden sind. Mimikry liegt vor,
wenn die Selektion zu Ähnlichkeiten von nicht näher
miteinander verwandten Organismen führt, die nicht
als gleichgerichtete Umwelthanpassungen (Analogien
oder Konvergenzen), sondern aufgrund der Ähnlich-
keit selbst entstanden sind. Nur sekundäre Ähnlich-
keiten sind also als Mimikry anzusehen: In der Kette
der Vorfahren von zwei Organismen, die zueinander
im Verhältnis der Mimikry stehen, müssen sich Or-
ganismen von verschiedenen Arten befinden, die in
Bezug auf das betrachtete Merkmal einander nicht
ähnlich sind. Andernfalls handelt es sich nicht um
Mimikry, sondern schlicht um Vererbung (die Hei-
kertinger als allgemeine Grundlage der Mimikry an-
nimmt; s.o.). Mimikry ist also eine Ähnlichkeit, die
nicht auf stammesgeschichtlicher Verwandtschaft
beruht, sie ist kein Phänomen der ↑Homologie. Sie

S	F	E	
u	p	e	Meletoabiomimese z.B. Umweltfärbung der Beute
u	p	k	Meletobiomimese z.B. Gruppenschutz d. Uniformen
u	a	e	Trophoabiomimese z.B. Umweltfärbung des Räubers
u	a	k	Trophobiomimese z.B. Ameisengäste
a	p	e	Meletoabiomimikry z.B. Bestachelung
a	p	k	Meletobiomimikry z.B. Müllersche Mimikry
a	a	e	Trophoabiomimikry z.B. Aasgeruch fleischfr. Pflanzen
a	a	k	Trophobiomimikry z.B. Peckhamsche Mimikry

Tab. 189. Kreuzklassifikation von Ähnlichkeitstypen von
Organismen in drei Dimensionen. Die drei Dimensionen
zur Gliederung der Ähnlichkeit sind: die Signalwirkung
der Ähnlichkeit (S): unauffällig (Tarnung) (u) oder auffällig
(Warnung oder Täuschung) (a), die hier zur Unterscheidung
zwischen Mimese und Mimikry dient; der funktionale Kon-
text (F): Schutz (protektiv) (p) oder Ernährung (aggressiv)
(a); und die Entstehung in einem Evolutionsprozess (E):
durch einseitige Anpassung im Rahmen einfacher Evolution
(e) oder durch wechselseitige Anpassung zwischen organi-
schen Systemen (Koevolution) (k).

ist aber auch keine ↑Analogie (vgl. Tab. 6), weil sie
nicht auf gleichgerichteter Umwelthanpassung beruht.
Sie ist vielmehr eine Anpassung an zwei andere dy-
namische Systeme: an Organismen einer Art, die als
Modell für den Nachahmer wirken, und an Organis-
men einer dritten Art, auf die die beiden einander
ähnlichen Arten bezogen sind. Die Ähnlichkeit der
nicht verwandten Organismen zueinander verleiht
zumindest einem der Organismen einen Vorteil, sie
ist für ihn funktional.

Voraussetzung für die Wirksamkeit von Mimikry
ist in allen Fällen das tatsächliche Vorhandensein von
Feinden von den über Mimikry geschützten Organis-
men und die Lernfähigkeit dieser Feinde. Dass die
Schmetterlinge, für die die Mimikry zuerst beschrie-
ben wurde, überhaupt von Fressfeinden, die ihre Fär-
bung wahrnehmen, bedroht sind, wird seit Ende des
19. Jahrhunderts wiederholt bezweifelt.⁴⁶ Die Skepsis
gegenüber dem Darwinismus in dieser Zeit führt zu
einem allgemeinen Zweifel an den selektionstheore-
tischen Erklärungen der Mimikry. M.C. Piepers be-
obachtet 1903 die starke Ähnlichkeit von wenig mit-

einander verwandten Schmetterlingen nicht nur der gleichen Region, sondern ganz verschiedener Kontinente – ein Befund, für den eine selektionstheoretische Erklärung im Sinne einer Nachahmung kaum gegeben werden kann.⁴⁷ Mit der zunehmenden Akzeptanz der Selektionstheorie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wächst aber das Vertrauen in eine Interpretation der Mimikry als Ergebnis eines Selektionsprozesses. Auch die Lernfähigkeit der Feinde wird in Versuchen zur Mimikry vielfach bewiesen. Sie stellt ihrem Wesen nach nichts anderes als eine konditionierte Reaktion dar (↑Lernen): Aufgrund der gemachten Erfahrung der Unbekömmlichkeit einer Beute mit einer bestimmten Färbung wird eine so gefärbte Beute in Zukunft gemieden (vgl. die Experimente von P.J. Darlington 1938⁴⁸ und J.V.Z. Brower 1958⁴⁹). Die Versuche zeigen, dass selbst eine nicht sehr große Ähnlichkeit mit einem Beuteobjekt, das infolge schlechter Erfahrungen gemieden wird, bereits einen beträchtlichen Schutz verleiht. Allerdings haben die Räuberorganismen ein individuell sehr unterschiedlich ausgeprägtes Diskriminierungsvermögen in Bezug auf die verschiedenen Beuteobjekte.

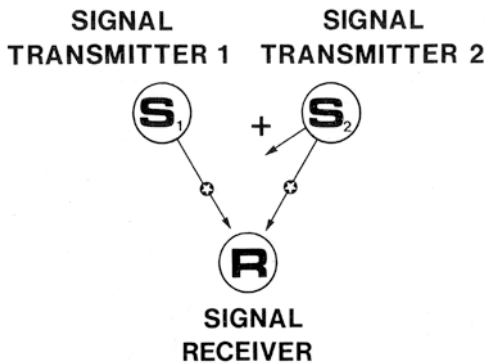


Abb. 313. Schema der Interaktion von Organismen bei der Mimikry. Im Anschluss an W. Wickler können bei der Mimikry drei Rollen von Agenten unterschieden werden (die auch auf nur zwei Organismen verteilt sein können): ein Vorbild (engl. »Model«), ein Nachahmer (»Mimic«) und ein Signalempfänger (»Signal Receiver«). Vorbild und Nachahmer stellen Signalüberträger (»Signal Transmitter«) für den Signalempfänger dar. Die Relation der Mimikry besteht, wenn der Signalempfänger nicht in der Lage ist, zwischen den Signalen der unterschiedlichen Sender zu unterscheiden und wenn der Nachahmer aus der normalen Reaktion des Empfängers auf das Vorbild (z.B. dem Verzicht, es zu fressen) einen Vorteil zieht. Der Signalempfänger bildet also den Agenten, durch den die Ähnlichkeit von Vorbild und Nachahmer vermittelt und verursacht ist (aus Vane-Wright, R.I. (1976). *A unified classification of mimetic resemblances*. Biol. J. Linn. Soc. 8, 25-56: 29).

Erweiterung des Mimikrybegriffs

Der enge Mimikrybegriff im Sinne einer nachahmenden auffälligen Schutztracht, wie er etwa von Jacobi und Heikertinger vertreten wird, hat sich nicht durchgesetzt. In den 1960er Jahren löst W. Wickler sein Verständnis der Mimikry von der Bindung an einen bestimmten Funktionskreis des Organismus (den Schutz) und von der Bedingung der Auffälligkeit des nachgeahmten Merkmals. Im Gegensatz zu den früheren Ansätzen, legt er ein semiotisches Modell dem Begriff der Mimikry zugrunde. Das entscheidende Moment der Mimikry wird die Beziehung des »Nachahmers« zu einem dritten Organismus, dem »Signalempfänger«, in Bezug auf den das mimetische Verhalten funktional ist, z.B. als Schutz vor einem Räuber, als Tarnung oder als Lockmittel für eine Beute. Jede Form der **Signalfälschung** durch Organismen wird von Wickler als Mimikry verstanden. Für alle späteren Definitionen der Mimikry sind Wickers Bestimmungen von zentraler Bedeutung (vgl. Tab. 187).⁵⁰

Den Ausdruck »Signalfälschung« führt Wickler 1964 ein (»Mimikry = Signalfälschung?«⁵¹), und er wird von seinen ethologischen Kollegen in der Folge zur Definition des Ausdrucks verwendet (Eibl-Eibesfeldt 1967⁵²; Immelmann 1975: Tab. 187). In seiner Monografie von 1968 verwendet Wickler den Ausdruck allerdings nicht. Sachlich hält er aber an seiner Ansicht fest: »Mimikry dient zur Täuschung eines Signalempfängers.«⁵³ Nicht nur die Ähnlichkeit von Organismen untereinander durch einseitige oder beidseitige »Nachahmung«, sondern auch der Einsatz »natürlicher Attrappen« (Wickler) für andere Zwecke als den eigenen Schutz gilt als Mimikry. Dazu gehören z.B. Nahrungsattrappen, die von einigen räuberischen Organismen (den sogenannten »Anglern«) eingesetzt werden, um ihre Beute zu fangen.⁵⁴ Bekannt ist auch die Putzermimikry, bei der die Organismen einer Fischart, die sich parasitisch von großen Fischen ernähren, indem sie ihnen Fleischstücke herausbeißen, dadurch an ihre Opfer gelangen, dass sie den Putzerfischen ähneln, die mit den großen Fischen in Symbiose leben, weil sie diese von Parasiten befreien. Auch hier ist die Mimikry nicht ein Mittel zum Schutz, sondern zur Ernährung. Nach dem gleichen Muster entwickeln manche insektenfressenden Pflanzen ein Aussehen oder einen Geruch, der Insekten anzieht, weil er z.B. die Anwesenheit von Aas simuliert, so dass sie zum Opfer der Pflanze werden.

Wickler selbst löst den Mimikrybegriff von seinem ursprünglichen Modell, in dem drei verschiedene Organismen an einem Mimikry-System beteiligt sind (»Vorbild«, »Nachahmer«, und »Signalempfänger«),

und bezieht auch solche Fälle in das Konzept mit ein, bei denen nur zwei Organismen miteinander interagieren: ein »Sender« und ein »Empfänger« eines »falschen Signals«. Beispiele für Mimikry werden damit auch der bekannte Brutparasitismus des Kuckucks oder die Anlockung von männlichen Insekten (z.B. Bienen) bei Orchideen durch deren Ähnlichkeit mit den weiblichen Insekten (die schon Darwin genau beschrieben hat). Die paarungsbereiten Insekten des einen Geschlechts übernehmen die Bestäubung der Orchideen und erfüllen damit eine Funktion für die Pflanze. Wird die Täuschung des Signalempfängers zur Definitionsbedingung der Mimikry erklärt, dann kann die Müllersche Mimikry nicht mehr als Mimikry verstanden werden, weil hier keine »Signalfälschung« vorliegt, sondern nur eine »Normierung von Signalen mit gleicher Bedeutung«, wie Wickler es ausdrückt⁵⁵.

Von der Tarnung wird die Mimikry in der Regel abgegrenzt, auch wenn das Tarnen als eine »Täuschung« eines potenziellen Feindes verstanden wird, insofern die Tarnung die funktionale Bedeutung hat,

die Anwesenheit des Organismus zu verbergen und stattdessen seine Abwesenheit zu suggerieren. Sie stellt aber keine »Signalfälschung« dar, weil die Tarnfarbe nicht als »Signal« gewertet wird. Die Tarnfärbung gilt nicht als ein Merkmal der relevanten Umwelt eines Signalempfängers.⁵⁶

Kritisch kann gegen das semiotische Modell Wicklers und seine Bindung des Mimikrybegriffs an das Vorliegen einer Signaltäuschung eingewendet werden, dass es Phänomene der organischen Ähnlichkeit gibt, bei denen keine »Täuschung« diagnostiziert werden kann, die aber doch auf ähnlichen Selektionsprozessen beruhen. Dazu zählen alle Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Organismen, die nicht auf Täuschung (und auch nicht auf Homologie und Analogie) beruhen, sondern im Gegenteil zu gegenseitigem Nutzen erfolgen. So kann z.B. argumentiert werden, die rote Farbe des Dompfaff-Männchens stelle für sein Weibchen einen Superreiz dar, weil es den roten Früchten ähnelt, die die Dompfaffe als Nahrung zu sich nehmen.⁵⁷ Wickler selbst gibt andere Beispiele für Mimikry im Zusammenhang der Paa-

Abb. 314. Klassifikation von acht Typen der Mimikry, basierend auf drei Variablen mit jeweils zwei alternativen Zuständen. Die drei Variablen sind: (1) die biologische Rolle des Signalempfängers (R) für das Vorbild (d.h. den Signalüberträger 1, S_1 , oder das »Model«) (negativ: links; positiv: rechts), (2) die biologische Rolle des Signalempfängers (R) für den Nachahmer (d.h. den Signalüberträger 2, S_2 , oder den »Mimic«) (negativ: oben; positiv: unten) sowie (3) der aus der Interaktion resultierende Effekt der Existenz des Nachahmers (S_2) für das Vorbild (S_1) (positiv: »synergic«: äußeres Quadrat; negativ: »antergic«: inneres Quadrat). Die vier Felder der beiden Quadrate entsprechen folgenden Typen: (1) Bei einer negativen Rolle des Signalempfängers für Vorbild und Nachahmer (links oben) liegt ein Verhältnis des Warnens (»warning«) vor, (2) bei beidseitig positiver Rolle (rechts unten) besteht ein Verhältnis des Einladens (»inviting«), (3) bei einer nur für den Nachahmer negativen Rolle des Signalempfängers (rechts oben) liegt eine aggressive (»aggressive«) Mimikry vor und (4) bei einer nur für das Vorbild negativen Rolle des Signalempfängers (links unten) eine verteidigende (»defensive«) Mimikry. Die aus dieser Klassifikation folgenden acht Typen der Mimikry sind: Klasse I: synergische warnende Mimikry (Müllersche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit von giftigen Beutetieren), Klasse II: synergische aggressive Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit eines Köders mit dem Beuteobjekt eines Räubers, wie bei den Anglerfischen), Klasse III: synergische verteidigende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit eines für den Signalempfänger ungefährlichen Organismus mit einem gefährlichen, der zur gleichen Art gehört), Klasse IV: synergische einladende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit von Organismen verschiedener Arten, die einen gemeinsamen Fressfeind haben), Klasse V: antergische einladende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit von Blumen verschiedener Arten, die um bestäubende Insekten konkurrieren), Klasse VI: antergische verteidigende Mimikry (Batessche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit einer ungiftigen Beuteart mit einer giftigen), Klasse VII: antergische aggressive Mimikry (Peckhamsche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit zu Putzerfischen von parasitären Fischen, die ihren Wirt Körperstücke abbeißen, statt sie von auf der Haut sitzenden Parasiten zu befreien) und Klasse VIII: antergische warnende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit einer Raubmöwe mit einem Greifvogel, die für die Raubmöwe ein Vorteil ist, weil sie dadurch leichter an die ausgespiene Nahrung von fliehenden Möwen kommt, die für den Greifvogel aber einen Nachteil darstellt) (aus Vane-Wright, R.I. (1976). A unified classification of mimetic resemblances. Biol. J. Linn. Soc. 8, 25-56: 32).

		R:S ₁ negative		R:S ₁ positive	
		S ₁ :S ₂ synergic			
R:S ₂ negative	negative				
		S ₁ :S ₂ antergic			
R:S ₂ positive	negative				
R:S ₂ positive	positive				

Klasse I: synergische warnende Mimikry (Müllersche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit von giftigen Beutetieren), Klasse II: synergische aggressive Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit eines Köders mit dem Beuteobjekt eines Räubers, wie bei den Anglerfischen), Klasse III: synergische verteidigende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit eines für den Signalempfänger ungefährlichen Organismus mit einem gefährlichen, der zur gleichen Art gehört), Klasse IV: synergische einladende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit von Organismen verschiedener Arten, die einen gemeinsamen Fressfeind haben), Klasse V: antergische einladende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit von Blumen verschiedener Arten, die um bestäubende Insekten konkurrieren), Klasse VI: antergische verteidigende Mimikry (Batessche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit einer ungiftigen Beuteart mit einer giftigen), Klasse VII: antergische aggressive Mimikry (Peckhamsche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit zu Putzerfischen von parasitären Fischen, die ihren Wirt Körperstücke abbeißen, statt sie von auf der Haut sitzenden Parasiten zu befreien) und Klasse VIII: antergische warnende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit einer Raubmöwe mit einem Greifvogel, die für die Raubmöwe ein Vorteil ist, weil sie dadurch leichter an die ausgespiene Nahrung von fliehenden Möwen kommt, die für den Greifvogel aber einen Nachteil darstellt) (aus Vane-Wright, R.I. (1976). A unified classification of mimetic resemblances. Biol. J. Linn. Soc. 8, 25-56: 32).



Abb. 315. Aggressive Mimikry bei den Wundernasenblümchen (*Cephalanthus* = *Corbulonasmus*). Diese ausgestorbenen, ursprünglich auf dem inzwischen untergegangenen Südseearchipel Heieiei heimischen Vertreter der Naslinge (*Rhinogradentia*) ahmen mit ihren Nasen Blüten nach und ernähren sich räuberisch von den dadurch angelockten Insekten. In der Originalbeschreibung heißt es, die Vertreter dieser Gattung seien dadurch gekennzeichnet, »daß die Nasen kurz und breit und blumenblattartig um den Mund herumstehen und nur mit einer sehr einfachen epi- und hyponasalen Muskulatur versehen sind, welche es den Tieren ermöglicht, die tonisch gespreizten Nasen sehr schnell zusammenklappen zu lassen, wenn ein Insekt sich auf das Mundfeld gesetzt hat«. Die Tiere kamen kolonieweise auf Blumenwiesen der höheren Bergregionen vor. Für den Entdecker der Inselgruppe, E. Pettersson-Skämtvist, waren diese Wiesen das Schönste, was er auf Heieiei gesehen habe: »Die Stärke der Farben und der Glanz der Nasen sei ganz außerordentlich; und der eigenartige Anblick, welche die in der frischen Seebrise auf ihren Schwänzen sich wiegenden Tierchen bieten, sei bezaubernd« (aus Stümpke, H. (1961). *Bau und Leben der Rhinogradentia*: 69, Tafel XIV).

rung von Organismen, die auf der Verwendung von nahrungsähnlichen Reizen durch das eine Geschlecht beruhen. Von einer »Täuschung« kann hier kaum die Rede sein, denn es ist auch für den angelockten Organismus funktional, dass er auf die von dem anderen ausgesandten Reize reagiert. Auch solche Fälle können als »Mimikry« bezeichnet werden, wenn nicht die

»Signalfälschung« zu dem Definieren des Begriffs gemacht wird. Als das entscheidende Kriterium für das Vorliegen von Mimikry könnte angenommen werden, dass die Evolution einer Ähnlichkeit allein aufgrund dieser Ähnlichkeit selbst erfolgte – und nicht aufgrund von Verwandtschaft, Entwicklungszwängen, gleichgerichteten Umweltanpassungen oder »Täuschung« (↑Analogie: Tab. 6). Mimikry wäre danach also das Ergebnis der Selektion einer Ähnlichkeit um der Ähnlichkeit willen, genauer gesagt das Ergebnis eines Selektionsprozesses, bei dem die Ähnlichkeit nicht ein bloßes Nebenprodukt ist (wie im Falle von Homologien und Analogien), sondern selbst das Ziel der Selektion, weil die Ähnlichkeit selbst funktional ist (im Hinblick auf Schutz, Ernährung oder andere fitnessrelevante Kontexte). Sowohl eine Tarnung als auch eine (täuschende oder ehrliche) Warnung lassen sich somit als parallele Formen einer Selektion für Ähnlichkeit verstehen.

Typen der Mimikry

Im Gegensatz zur ursprünglichen Definition der Mimikry und ihre Einschränkung auf den Kontext der auffälligen »Warnung« hat sich heute ein weiter Mimikrybegriff durchgesetzt, der sehr unterschiedliche Phänomene der Nachahmung zusammenfasst. Mimikry liegt in vielen Fällen vor, bei denen ein Organismus in einer Situation ein Aussehen (*Morphomimikry*) oder ein Verhalten (*Ethomimikry*) zeigt, das einem Aussehen oder Verhalten eines anderen Organismus oder des gleichen Organismus in einer anderen Situation ähnelt. Solche Formen der Ähnlichkeit können auf verschiedene Weise klassifiziert werden.

G. Pasteur schlägt 1982 eine Klassifikation nach drei Dimensionen vor.⁵⁸ Die erste Dimension betrifft die *Funktion* der Mimikry und enthält als Typen z.B. die aggressive Mimikry (die der eigenen Ernährung oder der der Nachkommen dient), die protektive Mimikry (die dem Schutz vor Feinden dient) oder die mutualistische und kommensalische Mimikry (die wiederum meist auf die Ernährung bezogen ist). Die zweite Dimension betrifft die Typen der *Zusammensetzung der Arten*, die an der Mimikry beteiligt sind: Wenn alle drei beteiligten Organismen (Modell, Nachahmer und Signalempfänger) zu verschiedenen Arten gehören, spricht Pasteur von einem *disjunkten* Mimikrysystem; gehören alle drei zur gleichen Art, liegt ein *konjunktes* System vor; wenn nur zwei der Protagonisten zur gleichen Art gehören, besteht schließlich ein *bipolares* System. Je nachdem, welche zwei Rollen von Organismen der gleichen Art wahrgenommen werden, lassen sich wiederum drei Typen des bipolaren Systems unterscheiden. Die

dritte Dimension schließlich teilt die *Bedeutung des Modells für den Signalempfänger* danach ein, ob es schädlich oder nützlich ist.

Nach der Klassifikation der Mimikrytypen durch Pasteur lassen sich die bekannten Fälle der Mimikry präzise bestimmen, z.B.: die *Batesche Mimikry* ist eine protektive Mimikry mit einer disjunkten Artenzusammensetzung und einem für den Signalempfänger schädlichen Modell; die *Wickler-Eisnersche Mimikry* ist eine aggressive Mimikry mit disjunkter Zusammensetzung und einem für den Signalempfänger nützlichen Modell (z.B. die aggressiven Nachahmer der Putzerfische); die *Wasmannsche Mimikry* ist eine mutualistische oder kommensalische Mimikry mit bipolarer Artenzusammensetzung (Modell und Signalempfänger gehören zur gleichen Art) und einem nützlichen Modell (z.B. die Insekten, die Ameisen nachahmen und deren Nester reinigen)⁵⁹; die *Aristotelische Mimikry* ist eine protektive Mimikry mit bipolarer Artenzusammensetzung (Modell und Nachahmer gehören zur gleichen Art und sogar zum gleichen Individuum) und einem für den Signalempfänger nützlichen Modell (z.B. das »Verleiten« der Vögel, bei dem ein Vogel einem Räuber eine Verletzung vortäuscht, um diesen von seinem Nest wegzulocken)⁶⁰; und schließlich die *Wicklersche Mimikry*, die eine protektive Mimikry mit konjuncter Artenzusammensetzung und nützlichem Modell darstellt (z.B. das Nachahmen von Weibchen durch untergeordnete Paviane zu ihrem Schutz vor den ranghöheren Männchen).

Neben dieser Klassifikation der Mimikry bestehen andere Einteilungen, z.B. die auf Wicklers semiotischem Modell aufbauende Typisierung R.I. Vane-Wrights (Abb. 314; vgl. auch Tab. 187).

Pseudomimikry

Den Ausdruck *Pseudomimikry* (»pseudo-mimicry«) führt H.H. Higgins 1882 ein, um damit die große Ähnlichkeiten von Weichtieren sehr weit voneinander entfernter geografischer Regionen zu bezeichnen.⁶¹ Aufgrund der großen räumlichen Entfernung kann die Ähnlichkeit nicht zu einem Vorteil einer der Partner führen.

In ähnlicher Bedeutung verwendet E. Wasmann 1896 das Wort (»Pseudomimicry«) und bezeichnet damit morphologische Ähnlichkeiten zwischen Organismen entfernt verwandter Arten, die »ohne irgend welche nachweisbare biologische Bedeutung« sei.⁶² Wasmann beurteilt insbesondere die Ähnlichkeit von Insekten (wie Kurzflügelkäfern) mit Ameisen, die zusammen mit den Ameisen leben ohne daraus einen Vorteil zu ziehen, als Pseudomimikry. Er erklärt die-

se Ähnlichkeit als »morphologisches Familienerbstück«, d.h. wohl als ↑Homologie.

Meist wird der Begriff der Pseudomimikry aber auf einander sehr ähnliche, aber wenig miteinander verwandte Organismen bezogen, die in weit voneinander entfernten Regionen der Erde leben, also keinen Vorteil aus der Ähnlichkeit ziehen können. Bis Mitte des 20. Jahrhunderts werten viele Autoren das Phänomen der Pseudomimikry als ein Argument gegen selektionstheoretische Erklärungen der Mimikry. So heißt es 1897 bei T. Eimer: »Die Pseudomimicry zerstört alle Schlußfolgerungen, welche bis dahin aus scheinbar nachahmenden Ähnlichkeiten für die Zuchtwahllehre gezogen wurden.«⁶³ F. Heikertinger behauptet 1925, Mimikry und Pseudomimikry »stammen zuverlässig aus derselben Naturwerkstätte.«⁶⁴ 1954 heißt es bei ihm, Mimikry und Pseudomimikry seien ein »grundsätzlich einheitlicher Erscheinungskomplex« und: »Mimikry sind bloß jene Fälle von Pseudomimikry, in denen beide Partner zufällig gleiche Gebiete bewohnen.«⁶⁵

Eine mögliche Erklärung für Ähnlichkeiten zwischen Organismen aufgrund von Pseudomimikry wird später in entwicklungsbiologischen »Zwängen« gesehen.⁶⁶

Mimese

In einer weiteren Bedeutung, die auch Formen der später so genannten Mimikry einschließt, nämlich als äußere Ähnlichkeit zwischen nicht näher miteinander verwandten Organismen, prägt H.E. Strickland Mitte des 19. Jahrhunderts den Ausdruck »Mimesis«.⁶⁷ Strickland gibt diesen Ausdruck allerdings später zugunsten des von Ingram eingeführten Terminus *Iconism* wieder auf.⁶⁸ Eine Mimese oder ein Ikonismus ist für Strickland einer von drei grundlegenden Typen der Ähnlichkeit zwischen Organismen. Diese Ähnlichkeit steht neben Ähnlichkeiten in wesentlichen Merkmalen, die Strickland *Affinität* nennt (»Affinity consists in an essential and physiological agreement in the corresponding parts of organic beings, resulting from a uniformity of plan«⁶⁹; ↑Homologie), und den durch gleiche Funktionen bedingten Ähnlichkeiten, den ↑Analogien (»a similarity of external form and of function connected with it, but without that agreement of essence which constitutes Affinity«⁷⁰). Die Mimese ist für Strickland eine dritte Form der Ähnlichkeit, die weder durch Wesensverwandtschaft noch durch Funktionsgleichheit verursacht ist (»a resemblance in form or configuration exists, but without any perceptible identity either of essence or of function«⁷¹). Als Beispiele für diese »zufällige« Ähn-



Abb. 316. Blattmimese des indischen Schmetterlings *Kallima inachis*. Links oben ein fliegendes Exemplar, schräg rechts darunter ein anderes, an einem Zweig sitzend: »By far the most singular and most perfect disguise I have ever met with in a Lepidopterous insect is that of a common Indian butterfly, *Kallima inachis*, and its Malayan ally *Kallima paralekta*. I had the satisfaction of observing the habits of the latter in Sumatra, where it is rather plentiful at the end of the dry season. It is a large and showy insect when on the wing, the upper surface being glossed with blue and purple, and the fore wings crossed obliquely by a broad band of rich orange. The under surface of the wings is totally different, and is seen at a glance to resemble a dead leaf. The hind wings terminate in a little tail, which forms the stalk of the leaf, and from this to the apex is a slightly curved dark brown line representing the midrib. The transverse striae which cross the discoidal cell in many butterflies are here continued so as to form lateral veins, and the usual submarginal striae on the hind wings, slightly modified, represent others towards the base of the wing. But it is only when the habits of the insect are observed that the disguise becomes manifested in all its perfection« (Wallace, A.R. (1867). *The disguises of insects*. Hardwicke's Science Gossip 3 (Sept. 1867), 193-198: 196; eine andere Abb. in vol. 11 (1875), 63 (Fig. 38).

lichkeit führt Strickland Parallelen in der Färbung von nicht miteinander verwandten Vögeln an.

Später wird der Ausdruck in erster Linie auf die Ähnlichkeit von Tieren mit unbeweglichen Objekten ihrer Umwelt bezogen. Für diese Ähnlichkeit verwendet G. Jäger 1868 die Bezeichnung *Mimesie*.⁷² Die gestreckte Körpergestalt von Stabheuschrecken und Spannerrauen stellt für Jäger eine Mimesie dar, weil sie den Ästen ihrer Umwelt ähnelt. Den Vorteil dieser Ähnlichkeit sieht Jäger im Schutz durch Tarnung. In der zweiten Auflage dieses Werks von 1906 setzt Jäger statt »Mimesie« an genau dieser Stelle den Ausdruck »Mimikry«.⁷³

In engerer Bedeutung und in Abgrenzung zu »Mimikry« verwendet R. Puschig das Wort »Mimese«

1917.⁷⁴ Er versteht sie im Sinne der Tarnung eines Organismus, d.h. seiner farblichen oder strukturellen Ähnlichkeit mit Gegenständen seiner Umwelt, die zuvor von Jacobi »schützende Ähnlichkeit«⁷⁵ genannt wird. Im Gegensatz zu einer allgemeinen »Schutzfärbung« besteht eine Mimese nach Puschig in einer »weitgehenden Übereinstimmung [eines Tieres] in Färbung oder in Gestalt und Färbung mit bestimmten, unbeweglichen oder wenig beweglichen Gegenständen der Umgebung, meist mit Pflanzen oder Pflanzenteilen (selten auch mit anderen Tieren)«.⁷⁶ Je nachdem, ob sich die Ähnlichkeit auf die Gestalt, die Färbung oder beides bezieht, spricht Puschig von einer *Morphomimese*, *Chromomimese* oder *Morphochromomimese*.

In Puschigs Bedeutung wird das Wort »Mimese« 1919 von F. Heikertinger übernommen und verbreitet.⁷⁷ In Anlehnung an eine Einteilung von Schutzähnlichkeiten, die Poulton 1890 vornimmt (vgl. Abb. 312)⁷⁸, ordnet Heikertinger die Mimese unter die »unauffälligen Trachten« und erläutert sie als: »Ähnlichkeit mit von Feinden unbeachtet bleibenden Einzeldingen der Umgebung: a) mit Tieren: Zoomimese; b) mit Pflanzen: Phytomimese; c) mit Gegenständen: Allomimese«⁷⁹. Im Unterschied zur Mimikry ist die Zoomimese nach Heikertinger als eine »Tarnung« und nicht als eine »Warnung« zu deuten. In ähnlicher Weise unterscheidet Wickler 1968 Mimikry und Mimese im Hinblick auf den Signalempfänger: Bei der Mimikry werde »ein ihn interessierendes Signal nachgeahmt«, bei der Mimese dagegen »der ihn nicht interessierende »Hintergrund««.⁸⁰

Andere Autoren, z.B. E. Wasmann machen die terminologische Unterscheidung von Mimese und Mimikry allerdings nicht mit und fassen auch die Erscheinungen der Mimese als eine Form der Mimikry auf.⁸¹ Hintergrund dieses Widerstands ist bei Wasmann sein eigener Untersuchungsgegenstand: die »Ameisengäste«, die Ameisen ähneln und in deren Kolonien leben, um von ihnen zu profitieren (»Ameisenmimikry«). Die Ähnlichkeit der Ameisengäste mit den Ameisen bildet für Wasmann geradezu den paradigmatischen Fall der Mimikry – bei den Ameisengästen liegt aber gerade keine Warn-, sondern eine Tarngestalt vor, weshalb Heikertinger sie nicht als eine Mimikry verstehen will. Wasmann hat demgegenüber einen weiten Mimikrybegriff und definiert die Mimikry 1925 als »täuschende Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Tieren, ganz abgesehen davon, ob die Täuschung durch Nachäffung eines Warnkleides oder eines andern Kleides bewirkt wird«.⁸²

Kommunikationstheoretisch könnte die mimetische Ähnlichkeit zwischen einem Organismus und

einem Objekt, das für einen anderen Organismus (z.B. einen Räuber) von Relevanz ist, als ein Signal verstanden werden (Edmunds 1976: »Mimetic animals, by contrast [to cryptic animals], are detected by predators, but the signals they produce cause the predators to refrain from attacking them«⁸³). Die mimetische Ähnlichkeit ist damit von der kryptischen Ähnlichkeit unterschieden (↑Schutz: Tab. 241). Die Mimese könnte aber auch, in der Abgrenzung zur Mimikry, so beschrieben werden, dass in ihr überhaupt nicht signalisiert, sondern im Gegenteil ein anderer Organismus daran gehindert wird, etwas für ihn Relevantes wahrzunehmen; Mimese wäre dann also eine Unterkategorie der Kryptis (Edmunds 1981)⁸⁴ (»coercion«; ↑Kommunikation: Tab. 138). Übereinstimmend ist bei Mimikry und Mimese aber die Ähnlichkeit der Organismen einer Art mit bestimmten Gegenständen eines Typs verursacht durch das Unvermögen von Organismen einer anderen Art, zwischen den Organismen und dem Gegenstand zu differenzieren. Und übereinstimmend ist dies in beiden Fällen für den Ähnlichkeitsträger von Vorteil, für den Organismus mit dem fehlenden Differenzierungsvermögen dagegen nicht.

Nachweise

- 1 Howard, E. (1671) The Six Days Adventure: A3 (Preface).
- 2 Ebers, J. (Bearb.) (1794). Vollständiges Wörterbuch der Englischen Sprache für die Deutschen, Bd. 2: 160.
- 3 Kirby, W. & Spence, W. (1817/18). An Introduction to Entomology, vol. 2: 220 (Kap. 21, das allein von W. Kirby geschrieben ist); vgl. Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena. *Mimetism in Nature and the History of its Study*: 9; 24.
- 4 Bates, H.W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 23, 495-566: 507; 510.
- 5 a.a.O.: 507; 508.
- 6 Koch, G. (1871). Ueber Darwins Descendenz-Theorie und Mimikry bei den Schmetterlingen. *Ausland* Nr. 28f.
- 7 Boulard, M. (1996). Mimétisme. In: Tort, P. (Hg.). *Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution*, Bd. 2, 2961-2986.
- 8 Bates (1862): 502.
- 9 Rössler, A. (1861). Gedanken über die Bedeutung der Malerei auf den Schmetterlingsflügeln. *Wiener Entomol. Monatsschr.* 5, 163-166: 166.
- 10 Boisduval, J.B. (1836). *Histoire naturelle des insectes. Spécies général des Lépidoptères*, Bd. 1: 372f.; auch in Waterhouse, G.R. (1839). Description of some new species of exotic insects. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1839, 188-196; vgl. Komárek (2003): 27.
- 11 Vgl. Berz, P. (2008). Die Kommunikation der Täuschung. Eine Medientheorie der Mimikry. In: Becker, A. et al. (Hg.). *Mimikry. Gefährlicher Luxus zwischen Natur und Kultur*, 27-44; Cha, K. (2010). *Humanmimikry. Poetik der Evolution*.
- 12 Bates (1862): 508.
- 13 a.a.O.: 502.
- 14 Müller, F. (1878). Ueber die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. *Zool. Anz.* 1, 54-55; ders. (1879). Ituna und Thyridia. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimikry bei Schmetterlingen. *Kosmos* 3, 100-108.
- 15 Speed, M.P. (1993). Müllerian mimicry and the psychology of predation. *Anim. Behav.* 45, 571-580.
- 16 Müller, F. (1883). Angebissene Flügel von *Acraea thalia*. *Kosmos* 13, 197-201; vgl. West, D.A. (2003). Fritz Müller. *A Naturalist in Brazil*: 238f.
- 17 Vgl. Speed (1993).
- 18 MacDougall, A. & Dawkins, M.S. (1998). Predator discrimination error and the benefits of Müllerian mimicry. *Anim. Behav.* 55, 1281-1288; Edmunds, M. & Golding, Y.C. (1999). Diversity in mimicry. *Trends Ecol. Evol.* 14, 150; vgl. Joron, M. & Mallet, J.L.B. (1998). Diversity in mimicry: paradox or paradigm? *Trends Ecol. Evol.* 13, 461-466.
- 19 Hildebrandt, F. (1902). Über Ähnlichkeiten im Pflanzenreich, eine morphologisch-biologische Betrachtung.
- 20 Wiens, D. (1978). Mimicry in plants. *Evol. Biol.* 11, 365-403; Müller, D. (1979). Mimikry bei Pflanzen – Aspekte der Bestäubung, Verbreitung und des Frassschutzes. Staatsexamensarbeit, Freiburg/Br.; Dafni, A. (1984). Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 259-278.
- 21 Porta, J.B. de la (1608). *Physiognomica libri VIII*.
- 22 Correvon, H. & Pouyanne, A. (1916). Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. *J. Soc. Nat. Hort. France* 17, 29-31; Pouyanne, A. (1917). La fécondation des Ophrys par les insectes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 8, 6-7.
- 23 Vgl. Vogel, S. (1993). Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. Math.-Naturwiss. Kl.* 1993, Nr. 1, 1-48.
- 24 Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen: 403.
- 25 Müller, H. (1878). Die Insekten als unbewußte Blumenzüchter. *Kosmos* 3, 314-337; 403-426; 476-499: 335; ders. (1879). Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. In: Schenk, A. (Hg.). *Handbuch der Botanik* 1, 1-112: 70.
- 26 Vgl. Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena: 120f.
- 27 Burchell, W.J. (1822). *Travels in the Interior of Southern Africa*, vol. 1; vgl. Komárek (2003): 118.
- 28 Lubbock, J. (1886). *Flowers, Fruits and Leaves*: 128.
- 29 Wallace, A.R. (1889). *Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection with some of its Applications* (London 1905): 264f.; vgl. ders. (1867). Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster For. Quart. Rev. N.S.* 32, 1-43; Komárek (2003): 60.
- 30 Seitz, A. (1925). Das System der Schmetterlinge (Forts.). *Ent. Rundsch.* 42, 38-40: 39.

- 31 Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use: 223.
- 32 Wickler, W. (1968). Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur: 120.
- 33 Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 64.
- 34 ebd.
- 35 Heikertinger, F. (1919). Die metöke Myrmekoidie. Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems. Biol. Zentrbl. 39, 65-102: 67f.; vgl. ders. (1925). Über die Begriffe „Mimikry“ und „Mimese“ mit besonderer Berücksichtigung der Myrmekoidie. Biol. Zentrbl. 45, 272-289.
- 36 Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 39.
- 37 a.a.O.: 88f.
- 38 a.a.O.: 29.
- 39 a.a.O.: 23.
- 40 a.a.O.: 187.
- 41 a.a.O.: 191.
- 42 a.a.O.: 199.
- 43 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 769.
- 44 Darwin (1859/66). On the Origin of Species: 503ff.
- 45 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 146ff.
- 46 Eimer, T. (1889). Orthogenesis der Schmetterlinge; Piepers, M.C. (1903). Mimikry, Selektion, Darwinismus.
- 47 Piepers (1903).
- 48 Darlington, P.J. (1938). Experiments on mimicry in Cuba, with suggestions for future study. Trans. Roy. Entomol. Soc. London 87, 681-695.
- 49 Brower, J.V.Z. (1958). Experimental studies of mimicry in some North American butterflies, I. Evolution 12, 32-47.
- 50 Nachweise für Tab. 187: Bates, H.W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. Lond. 23, 495-566: 507; Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use: 222; Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 64; Wasmann, E. (1925). Die Ameisenmimikry: 23; Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 39; Wickler, W. (1964). Signalfälschung, natürliche Attrappen und Mimikry. Umschau 64, 581-585: 583; Wickler, W. (1965). Mimicry and the evolution of animal communication. Nature 208, 519-521: 519; Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 79; Vane-Wright, R.I. (1976). A unified classification of mimetic resemblances. Biol. J. Linn. Soc. 8, 25-56: 50; Wiens, D. (1978). Mimicry in plants. Evol. Biol. 11, 365-403: 367; Vane-Wright, R.I. (1980). On the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc. 13, 1-6: 4; Robinson, M.H. (1981). A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc. 16, 15-20: 19f.; Pasteur, G. (1982). A classificatory review of mimicry systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 169-199: 169; Powell, E.A. & Jones, C.E. (1983). Floral mutualism in *Lupinus bethamii* (Fabaceae) and *Delphinium parryi* (Ranunculaceae). In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.). Handbook of Experimental Pollination Biology, 310-337: 312; Zabka, H. & Tembrock, G. (1986). Mimicry and crypsis: a behavioral approach to classification. Behav. Processes 13, 159-176: 173; Lunau, K. (2002). Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und andere Überlebensstrategien in der Natur: 7; Turner, J.R.G. (2002). Mimicry. In: Pagel, M. (ed.). Encyclopedia of Evolution, vol. 2, 732-736: 732; Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena: 9.
- 51 Wickler, W. (1964). Signalfälschung, natürliche Attrappen und Mimikry. Umschau 64, 581-585: 584.
- 52 Eibl-Eibesfeldt, I. (1967). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 159; ders. (1970). Vom Verhalten der Tiere. In: Grzimek, B. (Hg.). Grzimeks Tierleben, Bd. 1 Niedere Tiere (München 1979), 57-79: 64.
- 53 Wickler, W. (1968). Mimikry: 236.
- 54 Vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 231f.
- 55 Wickler (1968): 86; vgl. ders. (1964): 583.
- 56 Wickler (1968): 238f.; Zabka & Tembrock (1986): 173.
- 57 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 1223.
- 58 Pasteur, G. (1982). A classificatory review of mimicry systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 169-199.
- 59 Wasmann, E. (1925). Die Ameisenmimikry.
- 60 Aristoteles, Hist. Anim. 613b.
- 61 Higgins, H.H. (1882). On fresh-water mollusca from Lake Tanganyika. Proceedings of the Literary & Philosophical Society of Liverpool 36, xliii-xlix: xlix.
- 62 Wasmann, E. (1896). Die Myrmekophilen und Termitophilen. Compt. rend. seances 3. Congr. intern. Zool. Leyden 1895, 411-440: 428; vgl. 424; ders. . (1896). Die Ameisen- und Termitengäste von Brasilien, Teil 1. Verh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien 45, 137-179: 150.
- 63 Eimer, T. (1897). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums, Bd. 1. Orthogenesis der Schmetterlinge: 271; vgl. 242.
- 64 Heikertinger, F. (1925). Kann Mimikry durch Selection entstehen? Eine prinzipielle Untersuchung. Z. Morphol. Ökol. Tiere 4, 598-614: 605.
- 65 Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 154.
- 66 Ho, M.-W., Saunders, P. & Fox, S. (1986). A new paradigm for evolution. New Scientist 27. Febr. 1986, 41-43: 42; Nijhout, F. 1991). The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns.
- 67 Strickland, H.E. (1846). On the structural relations of organized beings. Philos. Mag. 28, 354-364: 356.
- 68 ebd.
- 69 ebd.
- 70 a.a.O.: 360.
- 71 a.a.O.: 362.
- 72 Jäger, G. (1868). Das Leben im Wasser und das Aquarium: 258 (Ein Wort über die Eingeweidewürmer).
- 73 Jäger, G. [1906]. Das Leben im Wasser und das Aquarium, 2. Aufl.: 231.
- 74 Puschnig, R. (1917). Schutzfärbung, Warnfärbung, Mimikry. Carinthia II. Mitt. Verein. Naturhist. Landesmus. Kärnt. 106-107, 48-57: 50.

- 75** Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 66.
- 76** Puschig (1917): 50.
- 77** Heikertinger, F. (1919). Die metöke Myrmekoidie. Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems. Biol. Zentralbl. 39, 65-102: 67f.
- 78** Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use.
- 79** Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 26; vgl. ders. (1925). Über die Begriffe „Mimikry“ und „Mimese“ mit besonderer Berücksichtigung der Myrmekoide. Biol. Zentralbl. 45, 272-289; ders. (1925-26). Die Ameisenmimese. Biol. Zentralbl. 45, 705-727; 46, 351-382; 385-405; 593-625.
- 80** Wickler, W. (1968). Mimikry: 238.
- 81** Wasmann, E. (1925). Die Ameisenmimikry; vgl. Heikertinger (1925-26).
- 82** Wasmann (1925): 9; vgl. Cha, K. (2010). Humanmimikry. Poetik der Evolution: 74f.
- 83** Edmunds, M. (1976). The defensive behaviour Ghanian praying mantids with a discussion of territoriality. Zool. J. Linn. Soc. 58, 1-37: 4; vgl. Robinson, M.H. (1981). A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc. 16, 15-20: 16.
- 84** Edmunds, M. (1981). On defining 'mimicry'. Biol. J. Linn. Soc. 16, 9-10: 9; ebenso Vane-Wright, R.I. (1981). Only connect. Biol. J. Linn. Soc. 16, 33-40: 34; Endler, J.A. (1981). An overview of the relationships between mimicry and crypsis. Biol. J. Linn. Soc. 16, 25-31: 28.

Literatur

- Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen.
- Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung.
- Evans, M.A. (1965). Mimicry and the Darwinian heritage. J. Hist. Ideas 26, 211-220.
- Wickler, W. (1968). Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur.
- Pasteur, G. (1982). A classificatory review of mimicry systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 169-199.
- Boulard, M. (1996). Mimétisme. In: Tort, P. (Hg.). Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution, Bd. 2, 2961-2986.
- Komárek, S. (1998). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena in Animals and Plants. Bibliography 1800-1990.
- Lunau, K. (2002). Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und andere Überlebensstrategien in der Natur.
- Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena. Mimetism in Nature and the History of its Study.

Modifikation

Der Ausdruck kommt gelegentlich bereits im klassischen Latein als Substantiv mit der Bedeutung »Ordnung, Regulieren« vor.¹ In seiner heutigen biologischen Bedeutung zur Bezeichnung einer Eigenschaft eines Organismus, die durch seine Umwelt bedingt ist und nicht an seine Nachkommen weitergegeben wird, geht der Ausdruck auf C. von Nägeli zurück, der ihn 1884 prägt. Vorher wird das Wort in einer weiteren Bedeutung verwendet, in der auch die erblichen Veränderungen von Organismen eingeschlossen sind. So bezeichnet J.W. von Goethe die Umwandlung von Blättern einer Pflanze, die nach seiner Auffassung Ausdruck einer Metamorphose sind, als »Modifikation«² und C. Darwin kennt später vererbte Modifikationen (»inherited modifications«)³.

Die Unterscheidung zwischen vererbten und durch Umwelteinflüsse erworbenen Eigenschaften hat eine lange Tradition, die bis in die Antike zurückreicht (↑Lernen/angeboren-erlernt). In seinen zoologischen Schriften führt Aristoteles zahlreiche Variationen auf Einflüsse der Umwelt zurück. Dazu zählen u.a. die Körpergröße, äußere Gestalt und Farbe⁴, die Gestalt innerer Organe⁵ und Verhaltenseigenheiten^{6,7}. Aristoteles geht dabei offenbar von einem direkten Einfluss der Umweltbedingungen auf einen Organismus aus, und nicht von einem über Selektionsvorgänge vermittelten Prozess.⁸

J. Ray bezeichnet 1686 eine Eigenschaft einer Pflanze, die nicht an ihre Nachkommen weitergegeben wird, und die er im Gegensatz zu den Arteeigenschaften als »accidentell« ansieht, als *Varietät* (»varietas«) (↑Art).⁹ C. von Linné unterscheidet zwischen den Eigenschaften einer Pflanze, die ererbt sind und denen, die durch Umwelteinflüsse zu Stande gekommen sind. Letztere bezeichnet er als *Varietät*.¹⁰ Bei I. Kant ist es das Begriffspaar *Rasse* und *Varietät* (↑Art), das diesen Unterschied markiert.¹¹ Für die Begriffsbildung im 19. Jahrhundert, v.a. in der Botanik, sind die Schriften A.-P. de Candolles von Bedeutung. Er unterscheidet 1813 verschiedene Formen der Varietät, von denen einige standortabhängig sind oder sich lediglich in einem Individuum zeigen, andere dagegen erblich sind; erstere nennt er *Variationen* (↑Mutation).¹² Später charakterisiert de Candolle diese Veränderungen durch ihren vorübergehenden

Eine Modifikation ist eine durch Umwelteinflüsse bedingte besondere Erscheinungsform eines Organismus, die zwar für das Individuum dauerhaft ist, aber nicht vererbt wird. Modifikationen können in standorttypischen Phänotypen bestehen, z.B. Kleinwüchsigkeit im Gebirge.

Plastizität (Switzer 1727) 607
 Modifikation (Nägeli 1884) 606
 Somation (Plate 1904) 606
 Dauermodifikation (Jollos 1913) 607
 phänotypische Plastizität (Brierley 1921) 608
 Ökophän (Turesson 1922) 607
 Ökotyp (Turesson 1922) 607
 Phänokopie (Goldschmidt 1935) 607
 genetische Assimilation (Waddington 1953) 608
 phänotypische Flexibilität (Thoday 1953) 609
 phänotypische Akkommodation
 (Stanier, Doudoroff & Adelberg 1957) 608

Charakter in einer Art (»Ces différences ne paraissent pas altérer l'espèce d'une manière permanente«); sie könnten verloren gehen, wenn die Pflanze an einen anderen Ort transportiert würde. Sowohl die erblichen als auch die vorübergehenden, umweltabhängigen Veränderungen bezeichnet de Candolle als »Modifikationen« (»modifications«).¹³

Eine präzise Abgrenzung der Modifikationen von den Varietäten und Rassen nimmt Nägeli 1884 vor (die Unterscheidung vollzieht Nägeli implizit bereits 1865¹⁴). Die Varietät bezieht sich danach auf alle erblichen Eigenschaften eines Organismus, die von den typischen Arteeigenschaften abweicht. Von den Modifikationen dagegen sagt Nägeli: »Die Modificationen werden durch verschiedene äussere Einflüsse, durch Nahrung, Klima, Reize hervorgebracht und sind vorzüglich Standorts-, Ernährungs- und krankhafte Modificationen. Sie bestehen in Erscheinungen, die am Individuum entstehen und wieder vergehen, oder, wenn sie ihm bis zu seinem Ende anhaften, doch nicht auf die Kinder übertragen werden. Kommen sie auch den Kindern zu, so ist dies nicht die Folge der Vererbung, sondern weil sie in ihnen durch die nämlichen Ursachen wie in den Eltern erzeugt werden«.¹⁵

L. Plate schlägt 1904 vor, die nicht erblichen Variationen als **Somationen** zu bezeichnen und sie von den »Fluctuationen«, die eine geringe Erblichkeit aufweisen und den »Mutationen« mit einer hohen Erblichkeit abzugrenzen.¹⁶ Diese Terminologie setzt sich allerdings nicht allgemein durch. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert sich in der Genetik, v.a. ausgehend von botanischen Untersuchungen, allein der Begriff der Modifikation.¹⁷ Ob diese als eine Form der Variation anzusehen sind, bleibt dabei umstritten. A. Lang spricht sich 1909 dagegen aus und will die Variationen auf erbliche Veränderungen einschränken.¹⁸

Trotz der schon im 19. Jahrhundert getroffenen terminologischen Unterscheidung zwischen Mutationen, die auf den Genotyp bezogen sind, und Modifikationen, die den Phänotyp betreffen, erfolgt selbst

in den 1930er Jahren noch eine Vermischung beider Aspekte.

Der gesamte umweltbedingte Merkmalskomplex eines einzelnen Organismus wird von G. Turesson 1922 als **Ökophän** (»ecophene«) bezeichnet (↑Art: Abb. 22).¹⁹ Den für einen bestimmten Genotyp und einen bestimmten Umwelttyp charakteristischen Typ von Organismen bezeichnet Turesson als **Ökotyp** (»ecotype«). Der Ökotyp ist in den Worten Turessons das Resultat der Interaktion von Genotyp und Umwelt: »the product arising as a result of the genotypical response of an ecospecies to a particular habitat«.²⁰ Ökotypen beinhalten also charakteristische Merkmale, die als Reaktion auf bestimmte ökologische Faktoren ausgebildet werden. Der Begriff des Ökotyps wird später in erster Linie von Botanikern aufgegriffen. Dabei wird betont, dass jede Unterart, Rasse oder Varietät Eigenschaften eines Ökotyps aufweist.²¹ Auch von zoologischer Seite wird ein enger Zusammenhang zwischen ökologisch bedingten und taxonomisch bestimmten Einheiten gesehen: E. Mayr behauptet 1947, jede Rasse (↑Art) sei gleichzeitig eine geografische Rasse und eine *ökologische Rasse* (»ecological race«).²²

Manche Umwelteinflüsse führen bei Organismen zu Formen, die einer genetischen Mutation stark ähneln (z.B. Zwergformen). R. Goldschmidt untersucht dieses Phänomen in den 1930er Jahren genauer, anfangs an Schmetterlingen, später an der Fruchtfliege. Er prägt dafür 1935 die Bezeichnung **Phänokopie**²³ (engl. 1938: »phenocopies«²⁴).

Für eine besonders nachhaltig wirksame Form der Modifikation schlägt V. Jollos 1913 den Terminus **Dauermodifikation** vor.²⁵ Er beobachtet bei Pantoffeltierchen (*Paramecium*) eine durch Umwelteinflüsse erworbene Resistenz gegenüber Giften, die viele (z.T. einige hundert) Generationen erhalten bleibt, aber schließlich doch wieder zurückgebildet wird. Es handelt sich nach Jollos also um eine »Modifikation« und keine »Mutation«, d.h. »Veränderung der genotypischen Grundlage«.²⁶ Später charakterisiert Jollos die Dauermodifikationen dadurch, dass er feststellt, es handle sich bei ihnen »um keine Veränderungen der Erbanlagen im strengen Sinne, um keine Mutationen, sondern um auf höchste gesteigerte Nachwirkungserscheinungen«.²⁷ Jollos untersucht die Dauermodifikationen an Pantoffeltierchen und beobachtet eine durch Außenfaktoren ausgelöste Veränderung, die sich über Generationen erhält, dann aber vollständig verschwindet (↑Lamarckismus). Jollos deutet die Vererbung der Dauermodifikationen über nur einen begrenzten Zeitraum als Ausdruck einer sich allmählich durchsetzenden Dominanz der Gene in den Zell-

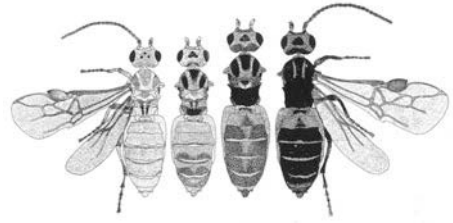


Abb. 317. Modifikation der Pigmentierung bei der Schlupfwespe *Habbracon juglandis*. Von links nach rechts erfolgte die Aufzucht bei 35, 30, 20 und 16°C (aus Schlottke, E. (1926). Über die Variabilität der schwarzen Pigmentierung und ihre Beeinflussbarkeit durch Temperaturen bei *Habbracon juglandis* Ashmead. Z. vergl. Physiol. 3, 692-736: 701).

kernen gegenüber den an der Vererbung beteiligten zytoplasmatischen Faktoren. T.M. Sonneborn gibt ab den 1940er Jahren verschiedene andere mögliche Mechanismen an, die das Phänomen der Dauermodifikation erklären können, so die Änderung der Konzentration von sich selbst-replizierenden Faktoren im Zytoplasma.²⁸

Experimentelle Untersuchungen von Modifikationen werden seit dem 19. Jahrhundert durchgeführt. Untersuchungsmaterial bilden meist Pflanzen, die an verschiedenen Standorten unterschiedliche Wuchsformen zeigen. Indem eine Pflanze von einem Standort entnommen wird und an einem anderen eingepflanzt wird (oder ihre Samen dort ausgesät werden), kann das Ausmaß der relativen Einflüsse von Umweltbedingungen und genetischen Faktoren ermittelt werden. Die bekanntesten Untersuchungen dieser Art sind neben den Studien von Turesson die Experimente des Umpflanzens von Schafgarben (*Achillea lanulosa*) in verschiedenen Höhenlagen, die in den 1940er Jahren durchgeführt werden.²⁹ Weil das Aussehen der Pflanzen weitgehend von ihrer Herkunft und nicht von ihrem aktuellen Standort abhängt, schließen J. Clausen, D.D. Keck und W.M. Heisey, dass die unterschiedlichen Wuchsformen genetisch bedingt sind, also keine Modifikationen darstellen.

Plastizität

Im Englischen hat sich die terminologische Verwendung des Ausdrucks »Modifikation« weniger etabliert als im Deutschen. Zur Bezeichnung der Fähigkeit der Anpassung eines individuellen Organismus an seine jeweiligen Umweltbedingungen wird häufiger der Begriff »Plastizität« verwendet. In der allgemeinen Bedeutung der Veränderlichkeit eines Gegenstandes in seiner Form erscheint der Ausdruck seit dem frü-

hen 18. Jahrhundert (Switzer 1727: »It [sc. pepper-mint] is well known to be very easily propagated by its own stringy roots, which, hydra-like, will spring, cut it off or to pieces ever so much; such a plasticity there is in its nature, that nothing but balm can pretend to the like«³⁰). Im Deutschen wird das Wort seit den 1790er Jahren in erster Linie auf Flüssigkeiten in den Körpern von Tieren bezogen (Mezler 1798: »die Plastizität der flüßigen, und die Lebenskraft der festen Theile«³¹; »die Plastizität der Säfte«³²); daneben erscheint es auch im Sinne von »thierischer Bildungsfähigkeit«³³ oder als »die Fähigkeit [einiger Stoffe tierischer Körper] zu verhärten (Concrescibilität) und dabey gewisse Formen anzunehmen (Plasticität der thierischen Substanzen)« (Schmid 1799)³⁴ (vgl. Reich 1828: »Bildungstrieb (Plasticität)«³⁵).

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck nicht nur auf Organismen, sondern auch auf Populationen und Arten bezogen. Dies geschieht besonders in der Folge von Darwins Selektionstheorie (Huxley 1859: »the extreme modifiability or plasticity of those kinds of animals and plants which have been subjected to such artificial conditions as are imposed by domestication«³⁶; Clifford 1869: »The race must at a certain time have a definite amount of plasticity, that is, a definite power of adapting itself to altered circumstances by changing in accordance with them«³⁷).

Mit Beginn des 20. Jahrhunderts wird das Wort vornehmlich auf Anpassungen im Bereich des Nervensystems und Verhaltens bezogen (Lloyd Morgan 1898: »individual plasticity of behaviour«³⁸; Beale 1870: »plasticity of the nervous system«³⁹; Pikler 1900: »Plastizität des Nervensystems«⁴⁰; ↑Lernen).

Im Kontext der Evolutionstheorie wird argumentiert, dass Plastizität im Sinne einer phänotypischen Veränderung von Organismen in vielen Fällen einer genotypischen Veränderung vorausgeht (West Eberhard 2005: »genes are probably more often followers than leaders in evolutionary change«⁴¹). Dieser Mechanismus kann über die *Entwicklungsplastizität*

(»developmental plasticity«) von Organismen vermittelt werden: Entwicklungsprozesse können untereinander verschieden, aber über Generationen stabil sein, ohne dass dies auf der genetischen Ebene sichtbar wird.

Die Anpassung eines individuellen Organismus an seine besonderen Umweltbedingungen wird seit den 1950er Jahren **phänotypische Akkommodation** genannt (oder »phänotypische Flexibilität«; s.u.). Der Ausdruck wird zunächst in Bezug auf Einzeler gebraucht (Stanier, Doudoroff & Adelberg 1957: »Nongenetic or physiological adaptation [...] involves direct phenotypic accommodation: the cell undergoes a nonheritable, physiological change in direct response to a change in the environment, thereby becoming better able to survive«⁴²). M.B. West Eberhard versteht die phänotypische Akkommodation in den 2000er Jahren als den ersten Schritt in Evolutionsprozessen, in denen die genetischen Veränderungen den phänotypischen nachfolgen: Erst nach den phänotypischen Anpassungen und der Realisierung dieses Phänotyps durch verschiedene Entwicklungswege (»developmental recombination«) folgt in dem Modell West Eberhards die genetische Veränderung (»genetic accommodation«).⁴³

Ein extremer Fall der genetischen Akkommodation, bei der eine phänotypische Anpassung an die Umwelt genotypisch fixiert wird, ist die seit den 1950er Jahren so genannte **genetische Assimilation**. Die Begriffsprägung geht auf C.H. Waddington zurück, der den Ausdruck seit 1953 gebraucht (»genetic assimilation of an environmental effect«).⁴⁴ Nach Einschätzung von West-Eberhard geht die Evolution der Mehrheit aller Merkmale auf den Prozess der genetischen Assimilation zurück.⁴⁵ Die Mechanismen des Prozesses sind aber noch wenig verstanden.

Phänotypische Plastizität

Das Konzept der »phänotypischen Plastizität« wird in den 1920er Jahren eingeführt (Brierley 1921:

»phenotypic plasticity«⁴⁶; später auch: »adaptive plasticity of the phenotype«⁴⁷).

Das Grundmuster der phänotypischen Plastizität besteht in der Variation des Phänotyps von Organismen des gleichen Genotyps, die durch verschiedene Umweltbedingungen verursacht ist. Unterschiedliche Formen der phänotypischen Plastizität werden unterschieden, wobei

		Gegenstand der Variation	
		Individuum	Population
zeitliche Dimension	kurzfristig (zyklisch/reversibel)	Verhaltensflexibilität, Zyklomorphose	Saison-polyethismus/ polymorphismus
	langfristig (linear/irreversibel)	Entwicklung (Prägung, Wuchsform)	Tradition, Evolution

Tab. 190. Kreuzklassifikation von Typen der phänotypischen Plastizität (in Bezug auf Verhalten und Körperbau von Organismen).

drei wesentliche Unterscheidungsgesichtspunkte herangezogen werden⁴⁸: (1) die zeitliche Dimension: Variation innerhalb einer Generation oder über mehrere Generationen, (2) das Objekt der Variation: Variation zwischen verschiedenen Populationen oder von Individuen in einer Population und (3) die Relation zu Umweltänderungen: kontinuierliche versus diskrete und reversible versus irreversible Variation (vgl. Tab. 190 für eine an diese Gliederung z.T. angelehnte Einteilung). Das übereinstimmende Merkmal besteht in einer Anpassung des Phänotyps eines Organismus an eine bestimmte Umweltbedingung. Die einfachste Form der phänotypischen Plastizität bildet damit das situationsspezifische Verhalten eines Organismus. Allein das Vorhandensein verschiedener Verhaltensweisen in unterschiedlichen Umweltbedingungen (Verhaltenspluralität) bedingt also eine Art der phänotypischen Plastizität von Organismen.⁴⁹ In den meisten Kontexten bezieht sich der Begriff allerdings auf die irreversible Variation von verschiedenen Individuen einer Population aufgrund unterschiedlicher Umwelteinflüsse.⁵⁰ In genetischen Modellen ist mit »phänotypischer Plastizität« dagegen meist die Variation zwischen verschiedenen Generationen gemeint.⁵¹

Weitgehend synonym mit »phänotypischer Plastizität« wird der Ausdruck *phänotypische Flexibilität* (»phenotypic flexibility«⁵²) verwendet. J.M. Thoday versteht darunter 1953 eine Komponente der Variabilität zwischen Individuen, die unabhängig von genetischen Unterschieden ist (»a component of variability which is independent of genetic flexibility«).⁵³ Ein Vorschlag zur Differenzierung zwischen Plastizität und Flexibilität, der sich aber nicht allgemein durchgesetzt hat, erfolgt aufgrund des Kriteriums der Reversibilität: Die Plastizität bezieht sich danach auf irreversible Änderungen des Phänotyps, die Flexibilität dagegen auf reversible (vgl. Tab. 190).⁵⁴

In der Regel wird die phänotypische Plastizität – ebenso wie, auf Populationsebene, der ↑Polymorphismus – als eine Anpassung an räumlich heterogene und zeitlich variable Umweltbedingungen interpretiert. In einer polymorphen Population steht eine Vielzahl unterschiedlicher Typen bereit, die für jeweils andere Umweltbedingungen gut angepasst sind. Die phänotypische Plastizität kann daher besonders bei solchen Organismen als funktional interpretiert werden, die eine geringe Fähigkeit zur individuellen Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen und zum Ausgleich von Störungen (also zur Homöostase) aufweisen. Phänotypische Plastizität und Polymorphismus auf der einen Seite und Homöostasefähigkeit auf der anderen Seite können geradezu

als funktional äquivalent gedeutet werden.⁵⁵ Mathematische Modellierungen zeigen, dass eine genetisch flexible Strategie gegenüber spezialisierten und fixen Strategien überlegen und stabil sein kann.⁵⁶

Wegen der Bereitstellung von Varianten, die einer anschließenden Selektion unterworfen werden können, stellt die phänotypische Plastizität ein Phänomen dar, das die Evolution beschleunigen kann. Andererseits kann das Vorliegen einer Plastizität in manchen Kontexten auch als Ausdruck eines nicht abgeschlossenen Selektionsprozesses gesehen werden. Wenn aus einer Reihe von Merkmalen nur eines optimal ist, dann ist die phänotypische Plastizität ein Phänomen, das der Evolution dieses gut angepassten Merkmals im Wege steht.⁵⁷

Nachweise

- 1 Vgl. z.B. Seneca, Epistulae 88, 3.
- 2 Goethe, J.W. von (ca. 1788). Gesetze der Pflanzenbildung (LA, Bd. I, 10, 55-63): 59.
- 3 Darwin, C. 1859). On the Origin of Species: 95.
- 4 Aristoteles, Hist. anim. 606a13ff.; 607a9ff.; De part. anim. 655a7ff.; De gen. anim. 785b23ff.
- 5 Aristoteles, Hist. anim. 496b24ff.; De part. anim. 669b32ff.
- 6 Aristoteles, Hist. anim. 606b17ff.; 607a9ff.
- 7 Cho, D.-H. (2010). Beständigkeit und Veränderlichkeit der Spezies in der Biologie des Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist „Leben“? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 299-313: 310.
- 8 Vgl. Cho (2010): 311.
- 9 Ray, J. (1686). Historia generalis plantarum, Bd. 1; vgl. ders. (1674). A discourse on the specific differences in plants (in: Gunther, R.W.T. (ed.). Further Correspondence of John Ray, London 1928, 77-83).
- 10 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 100.
- 11 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 165.
- 12 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 202ff. (§166ff.)
- 13 Candolle, A.-P. de (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: II, 690f.
- 14 Nägeli, C. (1865). Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 2, 228-284: 231.
- 15 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 263.
- 16 Plate, L. (1905). Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen. Comp. Rend. 6. Congr. Int. Zool. 1904, 203-212: 206.
- 17 Vgl. Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre: 5f.
- 18 Lang, A. (1909). Über Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1909, 17-84: 18; vgl. Schinz, H.R.

- (1910). [Besprechung von Lang, Arnold. Ueber Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1909]. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 19, 23-28: 26.
- 19 Turesson, G. (1922.2). The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3, 211-350: 344.
- 20 Turesson, G. (1922.1). The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3, 100-113: 112; vgl. ders. (1922.2): 345.
- 21 Gregor, J.W. (1944). The ecotype. *Biol. Rev.* 19, 20-30; ders. (1946). Ecotypic differentiation. *New Phytol.* 45, 254-270; Turrill, W.B. (1946). The ecotype concept. *New Phytol.* 45, 34-43.
- 22 Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. *Evolution* 1, 263-288; ders. (1963). *Animal Species and Evolution*: 455.
- 23 Goldschmidt, R. (1935). Gen und Außeneigenschaft (Untersuchungen an *Drosophila*). *Z. indukt. Abst. Vererbungsl.* 59, 38-69: 46.
- 24 Goldschmidt, R. (1838). *Physiological Genetics*: 14.
- 25 Jollos, V. (1913). Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. *Biol. Centralbl.* 33, 222-236: 233.
- 26 a.a.O.: 231.
- 27 Jollos, V. (1921). Experimentelle Protistenstudien, I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. *Arch. Protistenk.* 43, 1-222: 165; vgl. ders. (1934). Inherited changes produced by heat-treatment in *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 16, 476-494; vgl. Plough, H.H. & Ives, P.T. (1935). Induction of mutations by high temperature in *Drosophila*. *Genetics* 20, 42-69.
- 28 Sonneborn, T.M. (1951). The role of the genes in cytoplasmic inheritance. In: Dunn, L.C. (ed.). *Genetics in the 20th century*, 291-314: 303f.
- 29 Clausen, J., Keck, D.D. & Heisey, W.M. (1948). Experimental studies on the nature of species, III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. *Carnegie Inst. Publ.* no. 581, 1-129.
- 30 Switzer, S. (1727). *The Practical Kitchen Gardiner*: 304.
- 31 Mezler, F.X. (1798). Bemerkungen über die Viehpest: 33.
- 32 a.a.O.: 57; vgl. Kilian, C.-J. (1802). Entwurf eines Systems der gesamten Medizin, Bd. 2: 11.
- 33 Mezler (1798): 76.
- 34 Schmid, C.C.E. (1799). *Physiologie philosophisch bearbeitet*, Bd. 2: 161.
- 35 Reich, G.C. (1828). *Die Grundlage der Heilkunde*: 182.
- 36 Huxley, T.H. (1859). Time and life: Mr Darwin's "Origin of species". *Macmillan's Magazine* 1, 142-148: 146.
- 37 Clifford, W.K. (1869). On some of the conditions of mental development. *Notices of the Proceedings at the Meetings of the Members of the Royal Institution of Great Britain* 5, 311-328: 326 (= *Lectures and Essays*, vol. 1, London 1879: 102).
- 38 Lloyd Morgan, C.L. (1898). Instinct and intelligence in animals. *Nature* 57, 326-330: 330.
- 39 Beale, L.S. (1870). The mystery of life. *The Fortnightly Review* 45, 249-261: 259.
- 40 Pikler, J. (1900). Das Grundgesetz alles neuro-psychischen Lebens: 136; Walde, J.G. (1907). *Psychologische Skizzen zur Einführung in die Psychologie*: 49; Meumann, E. (1907/13). *Vorlesungen zur Einführung in die experimentelle Pädagogik und ihre psychologischen Grundlagen*, Bd. 2: 467; Bethe, A. (1926). Altes und Neues über die Plastizität des Nervensystems. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten* 76, 81; ders. (1933). Die Plastizität (Anpassungsfähigkeit) des Nervensystems. *Naturwiss.* 21, 214-221.
- 41 West Eberhard, M.J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102, 6543-6549: 6543; vgl. dies. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*.
- 42 Stanier, R.Y., Doudoroff, M. & Adelberg, E.A. (1957). *The Microbial World*: 410.
- 43 West Eberhard (2003); dies. (2005).
- 44 Waddington, C.H. (1953). The evolution of adaptations. *Endeavour* 12, 134-139: 139; vgl. ders. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7, 118-126; ders. (1953). The "Baldwin effect", "genetic assimilation" and "homeostasis". *Evolution* 7, 386-387.
- 45 West-Eberhard (2005): 415.
- 46 Brierley, W.B. (1921). On a form of *Botrytis cinerea*, with colourless sclerotia. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 210, 83-114: 92; Dobzhansky, T. (1944). Review: E.I. Lurkin, *Darwinism and Geographic Regularities in Variation of Organisms* *Science* 99, 127-128: 128.
- 47 Dobzhansky, T. (1956). *The Biological Basis of Human Freedom*: 68.
- 48 Gordon, D.M. (1992). Phenotypic plasticity. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 255-262.
- 49 Vgl. Gordon, D.M. (1991). Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *Amer. Nat.* 138, 379-411.
- 50 Meyer, A. (1987). Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. *Evolution* 41(6), 1357-1369; Stearns, C.S. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39, 436-445.
- 51 Via, S. & Lande, R. (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39, 505-522.
- 52 Thoday, J.M. (1953). Components of fitness. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 7, 96-113: 99.
- 53 ebd.
- 54 Bradshaw, A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13, 115-156; Smith-Gil, S.J. (1983). Developmental plasticity: developmental conversion versus phenotypic modulation. *Amer. Zool.* 23, 47-55.
- 55 Marshall, D.R. & Jain, S.K. (1968). Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Amer. Nat.* 102, 457-466.
- 56 Maynard Smith, J. (1988). Can a mixed strategy be stable in a finite population? *J. theor. Biol.* 130, 247-251.
- 57 Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97-159: 145; Anstey, R.L. (1987). Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in paleozoic bryozoans. *Paleobiol.* 13, 20-43; vgl. Gordon (1992): 262.

Molekularbiologie

Die Molekularbiologie ist eine im 20. Jahrhundert entstandene Teildisziplin der Biologie, die biologische Prozesse auf molekularer Ebene untersucht. Der erste, der die Bezeichnung verwendet, ist wohl W. Weaver, der Direktor der »Natural Sciences Section« der »Rockefeller Foundation«, die in der Mitte des Jahrhunderts Forschungsprogramme aus diesem Feld der Biologie mit erheblichen Forschungsgeldern fördert. 1938 prognostiziert Weaver, die »neue Biologie« oder »Molekularbiologie« werde sich als ebenso revolutionär erweisen wie die Entdeckung der lebenden Zelle.¹ Der neue Terminus wird rasch aufgegriffen und verbreitet sich schnell.²

Der Gegenstandsbereich der Molekularbiologie wird unterschiedlich bestimmt. Nach einem weiten Verständnis, das an dem Wortlaut des Ausdrucks orientiert ist, umfasst sie alle Untersuchungen biologischer Phänomene auf molekularer Ebene. Nach dem engen Verständnis ist sie dagegen auf die Erforschung genetischer Vorgänge auf molekularer Ebene festgelegt (und wird dann von der umfassenderen *Biochemie* abgegrenzt; s.u.).³ Auch wenn dies mehr von den Begriffen als der tatsächlichen Forschungspraxis ausgeht, könnten Biochemie und Molekularbiologie insofern unterschieden werden, als erstere als Teildisziplin der Chemie verstanden wird, die sich mit den chemischen Reaktionen in Lebewesen befasst, zweitens dagegen als Teildisziplin der Biologie, in der es um die Integration dieser Reaktionen in das System des Organismus, also die funktionalen Aspekte der Reaktionen geht.

Die Natur ihres Gegenstandes bedingt es, dass die Molekularbiologie auf eine Vielzahl apparativ aufwändiger Techniken angewiesen ist. Diese werden seit den 1930er Jahren entwickelt, z.B. die Elektronenmikroskopie, Ultrazentrifugation, Röntgenstrukturanalyse und UV-Spektroskopie. Wegen des großen apparativen Aufwands ruht die Organisation der Forschung in der Molekularbiologie häufig weniger auf umfassenden Theorien als auf besonderen experimentellen Techniken und »Experimentalsystemen«.⁴ Sie ist als eine »hybride Wissenschaft« anzusehen, die »mindestens Experimentalsysteme aus der Biophysik, der Biochemie und der Genetik miteinander kombiniert« (Rheinberger 1999).⁵ Der hybride Charakter bezieht sich dabei auf alle Aspekte der Disziplin, nicht nur auf die Natur der Experimentalsysteme, sondern auch auf die in ihr entwickelten Kon-

Ferment (lat.) 618
 Fette (14. Jh.) 617
 Eiweiß (Krünitz 1773) 618
 physiologische Chemie (Weigel 1777) 616
 Pflanzenchemie (Fourcroy 1782) 616
 Tierchemie (Fourcroy 1782) 616
 Phytochemie (Naumburg 1799) 616
 Zoochemie (Juch 1800) 616
 Zoophysik (Anonymus 1801) 619
 Biochemie (Lenhossék 1824) 615
 Biophysik (Henschel 1828) 619
 Protein (Mulder 1838) 617
 Kohlenhydrate (Meinecke 1817) 618
 Kolloid (Graham 1860) 617
 Enzym (Kühne 1877) 618
 Micell (Nägeli 1877) 612
 Glykolyse (Lépine & Barral 1891) 615
 Makromolekül (Staudinger 1924) 617
 Molekularbiologie (Weaver 1938) 611
 ATP (Stephenson 1939) 615
 Zitronensäurezyklus (Dixon 1939) 615
 reduktiver Pentosephosphatzyklus (Racker 1957) 615
 zentrales Dogma (Crick 1958) 613
 Transkription (Jacob & Monod 1961) 613
 Translation (Ames & Hartman 1963) 613
 Proteom (Wilkins 1995) 614
 Proteomik (James 1997) 614
 Organom (Rheinberger 2002) 614

zepte und beschriebenen Objekte, die erst über die Techniken zugänglich werden. Aufgrund des hohen technologischen Aufwands ist die Praxis der molekularbiologischen Forschung durch eine ausgeprägter arbeitsteilig organisierte Zusammenarbeit verschiedener Teams gekennzeichnet.

In der Molekularbiologie werden die Lebensprozesse durch eine »Batterie von Techniken« (Burian 1996⁶) erschlossen; das Leben erscheint damit in einer neuen »technologischen Landschaft« (Kay 1993⁷). Der Organismus nimmt damit, wie es H.-J. Rheinberger 1998 ausdrückt, in den apparativ geprägten Analysen der Molekularbiologie »den Status eines technischen Objekts« an und wird auf diese Weise selbst »in ein Labor verwandelt«.⁸

Weil es das Programm der Molekularbiologie darstellt, die biologischen Prozesse auf der *chemischen* Ebene der Moleküle zu beschreiben, steht ihr Ansatz in besonderem Verdacht, eine *reduktionistische* Strategie zu verfolgen. Insofern die Molekularbiologie aber als Teilgebiet der Biologie verstanden wird und von der *Biochemie* unterschieden ist, werden in ihr auch die Prozesse auf molekularer Ebene stets funktional gedeutet und in das System des Organismus integriert. Die Analyse und Erklärung der Lebensprozesse auf molekularer Ebene muss also nicht not-

Die Molekularbiologie ist die Teildisziplin der Biologie, die Lebensprozesse auf molekularer Ebene untersucht.

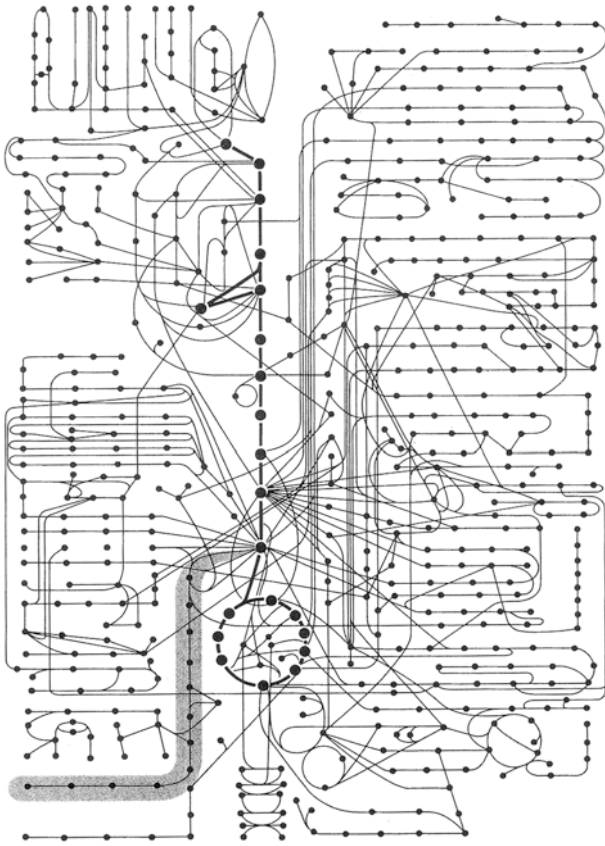


Abb. 318. Schema des zentralen Netzes von chemischen Reaktionen im Stoffwechsel eukaryoter aerober Zellen (aus Alberts, B. et al. (1983). *Molecular Biology of the Cell*: 83).

wendig einen Reduktionismus enthalten, und es lässt sich auch zeigen, dass Fragen des Reduktionismus für die Forschung der Molekularbiologen weitgehend irrelevant sind⁹.

Nach A. Rosenberg enthält die Molekularbiologie als einzige biologische Disziplin neben der Evolutionsbiologie einen universalen theoretischen Kern, der für alle Lebensformen (auf der Erde) Gültigkeit hat.¹⁰ Vorstellbar ist allerdings, dass außerirdische Lebewesen auf einer ganz anderen molekularbiologischen Basis ihre Organisation entfalten. Eher als die Molekularbiologie sollte daher eine Theorie der Organisation oder Selbstorganisation als zweite theoretische Basis der Biologie neben der Evolutionstheorie angesehen werden.

Ursprünge im späten 19. Jh.

Frühe Theorien der Molekularbiologie befassen

sich mit dem molekularen Bau der Zellen. C. von Nägeli nimmt 1877 aufgrund der Doppelbrechung der Stärkekörner und Zellwände einen Aufbau der Zellen aus kristallisierten, länglichen Teilchen an, die in der Zelle hydratisiert vorliegen und die er **Micellen** (von lat. mica »Krume«) nennt.¹¹ Nachdem physikalische Theorien über die optische Anisotropie von Mischkörpern entwickelt werden, wird die Micellartheorie Nägelis zu Beginn des 20. Jahrhunderts zunächst optisch durch H. Ambronn¹² und später röntgenografisch durch P. Scherrer¹³ bestätigt. Aus Viskositätsmessungen an Zellulose- und Stärkelösungen entwickelt H. Staudinger 1932 die Überzeugung, in den Zellen müssten lange Fadenmoleküle vorliegen.¹⁴ Staudingers Vorstellungen schienen jedoch anfangs den Röntgenanalysen zu widersprechen und konnten sich nur langsam durchsetzen.¹⁵

Molekulare Prozesse der Vererbung

Eines der Hauptprojekte in der Frühphase der Molekularbiologie besteht in der Aufklärung der molekularen Mechanismen der ↑Vererbung. Als wahrscheinlichste stoffliche Grundlage des Erbmaterials gelten bis in die 1940er Jahre die Proteine, weil den Nukleinsäuren, in denen nur vier Basen nachgewiesen wurden, (↑Gen/DNA) eine zu geringe Spezifität zugeschrieben wird. Es herrscht die Annahme vor, die Sequenzen der Nukleinsäuren bestünden

aus immer gleichen Wiederholungen der Basen und seien daher zu unspezifisch, um als Träger der Erbinformation fungieren zu können (»Tetranukleotid-Hypothese«). In den ersten Modellen der genetisch wirksamen Moleküle haben die Nukleinsäuren allein eine Stützfunktion; der Teil, der die Spezifität des Moleküls bedingt, wird in den Proteinen gesehen. Aufgrund von Röntgenstrukturanalysen stellen T. Caspersson und J. Schultz Ende der 1930er Jahre das Modell eines Nukleoproteins auf, das die Form einer einsträngigen Helix hat. Die wesentliche Rolle der Nukleinsäuren sehen Caspersson und Schultz in der Streckung der Proteine, um dadurch die Stabilität und Replikation des Moleküls zu ermöglichen; sie vermuten aber auch bereits, dass die Fähigkeit zur Selbstreproduktion (»self-reproduction«) der Moleküle (»self-reproducing molecules«) an der Nukleinsäure-Komponente des Moleküls hängt.¹⁶

Aufgrund experimenteller Befunde zur »Transformation« von Bakterien allein durch die Übertragung von DNA¹⁷ (↑Vererbung) sowie die Infektion von Bakterien mit radioaktiv markierter DNA von Bakteriophagen¹⁸ tritt ab Mitte der 1940er Jahre das Protein-Paradigma des Gens in den Hintergrund, und es beginnt sich die Ansicht zu verfestigen, dass die DNA (↑Gen) der wesentliche Träger der genetischen ↑»Information« ist. Die DNA wird also als das Molekül identifiziert, in dem das von einer Generation zur nächsten weitergegebene genetische Material enthalten ist. Bekanntermaßen gelingt es J. Watson und F. Crick 1953 durch Verbindung einer Reihe von Befunden, u.a. dem von E. Chargaff ermittelten konstanten quantitativen Verhältnis der vier Basen in den Nukleinsäuren und den Röntgenstrukturbildern, die R. Gosling, R. Franklin und M. Wilkins von der DNA erstellen, das bis heute gültige Modell der Doppelhelix für die Struktur der DNA aufzustellen (↑Gen: Abb. 183).¹⁹

Die alte Annahme, die Sequenz der Basen in der DNA und der Aminosäuren in den Proteinen bestehe aus den immer gleichen Wiederholungen, sei also unspezifisch und damit irrelevant für die Genetik, gilt durch die Aufklärung der Sequenz der Aminosäuren (der Primärstruktur) des ersten Proteins, des Insulins, Anfang der 50er Jahre in Cambridge²⁰ als widerlegt. Es zeigte sich vielmehr, dass die Sequenz der Aminosäuren für die Struktur des Moleküls von großer Bedeutung ist.

Der nächste Schritt der Analyse besteht in der Herstellung einer Beziehung zwischen der Sequenz der organischen Basen der DNA mit der Sequenz der Aminosäuren der Proteine. Die Frage ist, auf welche Weise die spezifische Struktur der DNA auf die Proteine übertragen wird. Anfang der 50er Jahre werden Modelle der direkten Wechselwirkung zwischen den Aminosäuren und der Oberfläche der DNA vorgeschlagen.²¹ Wesentlich getragen durch den »RNA-Tie-Club«, dem u.a. Watson und Crick angehören, setzt sich später die Vorstellung durch, zwischen der Sequenz der DNA und der Proteine sei ein vermittelnder Schritt der Bildung von RNA zwischengeschaltet. Watson vermutet bereits 1952 einen einseitigen Weg der Informationsweitergabe von der DNA über die RNA zum Protein (vgl. Abb. 319).²² Crick formuliert es dann 1958 als das **Zentrale Dogma** der Molekularbiologie, dass der Informationsfluss einseitig von den Nukleinsäuren zu den Proteinen verläuft und nicht umgekehrt werden kann (»once ›information‹ has passed into protein it cannot get out again [...] transfer from protein to protein, or from protein to nucleic acid is impossible«).²³ Der erste Schritt dieses Pro-

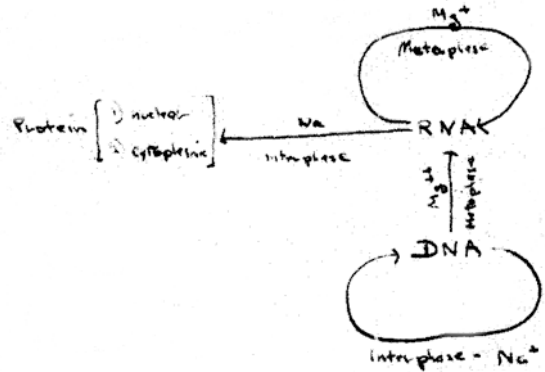


Abb. 319. Frühe Darstellung des funktionalen Verhältnisses von DNA, RNA und Protein, d.h. des »Zentralen Dogmas der Molekularbiologie«: Die DNA (unten) ist zur Selbstreplikation in der Lage, außerdem geht von ihr die Bildung der RNA (oben rechts) aus, von der wiederum die Proteine (oben links) gebildet werden. Skizze J. Watsons aus den frühen 1950er Jahren (aus Watson, J. (1968). *The Double Helix*: 154).

zesses, der Übergang der DNA zur RNA wird 1961 von Jacob und Monod **Transkription** genannt²⁴; zwei Jahre später wird der zweite Schritt, die Bildung der Proteine nach der Basensequenz der RNA, **Translation** genannt²⁵ (auch zuvor ist in der Genetik die linguistische Metapher der Translation bereits verbreitet, z.B. bei Gamow 1954²⁶, jedoch nicht in der späteren spezifischen Bedeutung). Bemerkenswert ist dabei, dass die informationstheoretischen Metaphern in zwei sehr unterschiedlichen Kontexten eingeführt werden: einerseits im Zusammenhang einer Analyse von Gen- und Enzymregulationen, also in einer Betrachtung der Wechselwirkung von Zellbestandteilen (u.a. durch Jacob und Monod), andererseits in der Untersuchung der als linearer Weg vorgestellten »Übersetzung« der DNA in Proteine. Offenbar unabhängig voneinander wird in beiden Fällen das Konzept des *Boten* (engl. »messenger«) verwendet, einerseits für eine chemisch nicht identifizierte spezielle Substanz, die eine regulierende Funktion ausübt (den anfangs so genannten Repressor, frz. »répresseur«²⁷), andererseits für die zwischen DNA und Protein vermittelnde RNA, die später so genannte *messenger RNA*²⁸ (↑Gen).²⁹ Das zentrale Projekt der Molekularbiologie in den 1960er Jahren besteht in der Aufklärung des genetischen Codes, d.h. der Übersetzungsregel der Basensequenz der DNA in die Aminosäuresequenz der Proteine (↑Gen).

Postgenomik und Proteomik

Seit den 1970er Jahren erfolgt eine verstärkte Aus-

Fokus auf dem Gemeinsamen aller Lebewesen

Die Molekularbiologie betont die Gemeinsamkeiten der basalen Lebensphänomene aller Lebewesen auf der molekularen Ebene.

Konzentration auf die einfachsten Organismen

Weil es besonders um die allen Lebewesen gemeinsamen Phänomene geht, kann sich die Forschung aus pragmatischen Gründen auf die einfachsten Organismen konzentrieren, die Bakterien und Viren.

Bottom up-Ansatz

Erklärt werden die Lebensphänomene ausgehend von der physikalisch-chemischen Ebene der Moleküle und physikalischen Kräfte. Weitgehend ausgeblendet werden damit Phänomene und Prozesse, die sich aus der Interaktion der Teile bei komplexen Organismen ergeben oder die die Interaktion zwischen Organismen (wie z.B. die Symbiose) oder die Interaktion von Organismen und ihrer Umwelt betreffen.

Interdisziplinarität

Die Einheit der Molekularbiologie wird nicht durch eine Methode geleistet, sondern einen Forschungsgegenstand: die molekulare Ebene als Ursache der Lebensphänomene. Zur Erforschung dieses Gegenstandes finden sich verschiedene außer- und innerbiologische Disziplinen zusammen, darunter die Physik, Chemie, Mathematik, Genetik, Embryologie, Physiologie, Immunologie und Mikrobiologie.

Protein-Paradigma

Gegenstand der Untersuchung sind bevorzugt einige wenige Stoffklassen, insbesondere die Proteine, über deren Struktur und Funktion viele biologische Phänomene, wie Fortpflanzung, Wachstum, Nervenfunktionen und Immunität, erklärt werden.

Das Submikroskopische als Ort des Lebens

Als Ursprungsort der Lebensphänomene gilt der submikroskopische Bereich zwischen 10^{-6} und 10^{-7} cm.

Technologische Landschaft

Untersucht werden kann dieser Bereich allein durch den Einsatz aufwändiger technischer Apparate, wie z.B. Elektronenmikroskopen, Ultrazentrifugen, Elektrophoresen, Spektroskopen und Röntgendiffraktometern.

Arbeit im Teamwork

Der interdisziplinäre Ansatz und der hohe apparative Aufwand bedingt die soziale Organisation der Forschung in Form von Teamwork.

Tab. 191. Charakteristika der Molekularbiologie, die diese als einen grundsätzlich neuen Ansatz der Biologie ausweisen (nach Kay, L.E. (1993). *The Molecular Vision of Life. Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology*: 4f.).

richtung der Molekularbiologie fort von der Untersuchung von Bakterien hin zur Analyse des Genoms höherer Organismen.

Entscheidende Fortschritte in der Sequenzierung der DNA werden mittels der Technik der *Polymerase-Kettenreaktion* (PCR) erzielt.³⁰ Der Erfolg zeigt sich u.a. in der vollständigen Sequenzierung des Genoms von Pflanzen, Mäusen und schließlich im Jahr 2000 des Menschen. Mit diesen Fortschritten verschiebt sich der Fokus der molekularbiologischen Forschungen von dem Gen als Analyseeinheit zur Interaktion von Genen untereinander und mit Proteinen. Es beginnt damit die neue Epoche der *Postgenomik* (»postgenomics«³¹; ↑Gen).

Die im zentralen Dogma der Molekularbiologie liegende Privilegierung der DNA als kausales Agens wird schon früh problematisiert. So weist B. Commner 1964 darauf hin, dass für das »Ablesen« der DNA ein ganzer Apparat von Enzymen notwendig ist, es also eine Rückwirkung von Genprodukten und anderen Zellkomponenten auf die Expression von DNA-Abschnitten gibt. Die Spezifität der Struktur der DNA hat nach Commner einen »multi-molekularen Ursprung«; die DNA könne daher weder als ein »selbstverdoppelndes Molekül« noch als Master-Molekül der Zelle angesehen werden. Alle DNA-Funktionen seien vielmehr eingebettet in eine komplexe Zellumwelt: »the unique properties of life are possessed by no constituent less complex than the living cell«.³² In dieser Hinsicht muss das zentrale Dogma also eingeschränkt werden: In einigen Fällen läuft der Informationsfluss auch von den Proteinen zur DNA, insofern letztere die Expression von ersterer regulieren.

In Anlehnung an den Begriff »Genom« (↑Gen) führt M. Wilkins auf einer Tagung im Jahr 1994 den Terminus *Proteom* ein, um die Gesamtheit der Proteine eines Organismus (die sich im Laufe seines Lebens ändern kann) zu bezeichnen.³³ Die einseitige Fixierung der Analyse molekularbiologischer Prozesse auf die Gene, die quasi disziplinären Status erreicht (»Genomik«), wird in den 1990er Jahren um die Analyse der Wechselwirkung von Genen mit Proteinen ergänzt. Es wird damit das Zeitalter der *Proteomik* (»proteomics«³⁴ und der Wiederkehr einer *holistischen Biologie*³⁵ (↑Ganzheit) propagiert. Bei der Proteomik handelt es sich um ein rasant expandierendes Forschungsfeld.

Um die Einheit und das Zusammenwirken von Genom und Proteom eines Organismus auf den Begriff zu bringen, schlägt H.-J. Rheinberger 2002 den Ausdruck *Organom* vor: »das Genom und Proteom aus der Sicht des Zusammenwirkens aller bekannten Gen- und Proteinstrukturen«³⁶.

Molekulare Wege des Stoffwechsels

Durch neuartige Verfahren, u.a. der Markierung von

Stoffen mit radioaktiven Isotopen, gelingt im 20. Jahrhundert die Aufklärung zentraler Stoffwechselwege von Pflanzen und Tieren. Diese zentralen Wege stellen sich z.T. als $\uparrow$ Kreisläufe heraus, so z.B. der 1937 entschlüsselte *Zitrat-* oder *Zitronensäurezyklus* (engl. Dixon 1939: »citric acid cycle«³⁷), nach seinem Entdecker auch *Krebszyklus* genannt, der eine wichtige Bedeutung bei der Energiegewinnung im Rahmen des Abbaus von Kohlenhydraten spielt³⁸ ($\uparrow$ Ernährung/Atmung), und der zentrale Stoffwechselweg der Photosynthese, der 1956 aufgeklärte *reduktive Pentosephosphatzyklus* (engl. Racker 1957: »reductive pentose phosphate cycle«³⁹) oder *Calvinzyklus*⁴⁰ ($\uparrow$ Ernährung/Photosynthese). Ein wichtiger linearer Prozess des Primärstoffwechsels ist die *Glykolyse*. Der Ausdruck wird seit Ende des 19. Jahrhunderts auf einen biochemisch nicht geklärten Vorgang der Auflösung von Glukosezucker im Blut bezogen (franz. L  pine & Baural 1891: »gycolyse«⁴¹; engl. Tate 1892: »glycolysis«⁴²). Die biochemische Beschreibung der Intermedi  rprodukte der Glykolyse erfolgt in den 1930er Jahren durch u.a. G. Embden, O.F. Meyerhof und J.K. Parnas.⁴³ Dass bei der Energiegewinnung aus der Nahrung eine Phosphat  bertragung eine entscheidende Rolle spielt, weist V.A. Engelhardt Anfang der 1930er Jahre nach.⁴⁴ Das zentrale Molek  l f  r den Energiestoffwechsel, das *ATP* (Adenosintriphosphat) beschreibt K. Lohmann schon 1929 (»Adenylpyrophosphors  ure«).⁴⁵ Die sp  ter gel  ufige Abk  rzung »ATP« erscheint aber erst Ende der 1930er Jahre (engl. Stephenson 1939: »A.T.P.«⁴⁶). Ein wichtiges Enzym im Stoffwechsel der Kohlenhydrate und Fette, das *Acetyl-Coenzym A* wird von F. Lynen und E. Reichert 1951 beschrieben (zun  chst unter der Bezeichnung »acetyliertes Coferment A«⁴⁷; sp  ter als »S-acetyl coenzyme A« und »acetyl CoA«⁴⁸). Ein anderer linearer Stoffwechselweg, die *β -Oxidation* der Fetts  uren, wird 1904 von F. Knoop entdeckt⁴⁹; die molekularen Prozesse werden aber erst Jahrzehnte sp  ter aufgekl  rt⁵⁰. Nach Vorarbeiten von Knoop wird die zentrale Reaktion im Stoffwechsel der Aminos  uren, die *Transaminierungsreaktion*, 1937 von A.E. Braunstein und M.G. Kritzmann beschrieben.⁵¹ F. Lipmann formuliert 1941 eine allgemeine Hypothese   ber den Energietransfer mittels ATP in den lebenden Zellen.⁵²

Biochemie

Der Ausdruck »Biochemie« erscheint vereinzelt bereits in der ersten H  lfte des 19. Jahrhunderts. So verwendet ihn L. Lenhoss  k 1824 in   berlegungen zur Wirksamkeit von Naturstoffen als Arzneimittel:

Einheitlichkeit der Zellbausteine

Zellen bestehen aus Verbindungen typischer Stoffklassen, von denen die h  ufigsten Kohlenhydrate, Proteine, Fette und Nukleins  uren sind.

Universalit  t der Enzyme als Katalysatoren

Der Zellstoffwechsel wird von fast universal verbreiteten Enzymen als chemischen Katalysatoren reguliert.

Glucose als allgemeines Stoffwechselsubstrat

Das f  r den Energiestoffwechsel zentrale und allgemein verbreitete Molek  l ist Glucose.

Universalit  t der zentralen Stoffwechselwege

Die zentralen Stoffwechselprozesse, wie der Abbau der Glucose, vollziehen sich bei fast allen Lebewesen auf gleichen Wegen.

ATP als Elementarquantum der Energie

Das einfache Molek  l ATP bildet den universal verbreiteten Speicher der Energie in biologischen Prozessen.

Membrangebundene Phosphorylierungen

Der Aufbau des ATP erfolgt auf einheitlichem Weg   ber membrangebundene Elektronentransportketten.

Einheitsmembranen als Zellgrenzen

Zellen werden durch in ihrer Grundstruktur einfach aufgebaute Doppellipidschichten begrenzt.

Universalit  t des genetischen Codes

Genetische Informationen werden   ber ein fast universales einfaches System von nur vier organischen Basen und deren   bersetzung in 20 Aminos  uren weitergegeben.

Tab. 192. Die Einheitlichkeit der Lebewesen in biochemischer Hinsicht (ver  ndert und erweitert nach H  xtermann, E. (1994). *Berliner Botaniker in der Geschichte der Biochemie: 135f.*).

»die Biochemie m   te, wenn sie als solche zu Stande kommen sollte, aus der Naturlehre des lebendigen Organismus und aus der Pathologie hervorgehen, nicht aber aus dem chemischen Laboratorium in selbe   bertragen werden: denn es fragt sich nicht, wie sich gewisse Stoffe, als zerst  rte   berreste des Organischen, unter gewissen Umst  nden verhalten, sondern darum, wie sich der Organismus in seinem biochemischen Proze     berhaupt, und gegen gewisse, mit ihm in Conflict tretende ponderable und imponderable Stoffe verhalte«.⁵³ Bis zur Mitte des Jahrhunderts taucht das Wort an verschiedenen Stellen vereinzelt auf.⁵⁴ An exponierter Stelle gebraucht V. Kletzinsky den Ausdruck in seinem »Compendium der Biochemie« aus dem Jahr 1858. Er definiert diese Teildisziplin eingangs als den »Theil der Biologie oder Lehre vom Leben, welcher das materielle Substrat der Organe und Funktionen erforscht«.⁵⁵ Nach

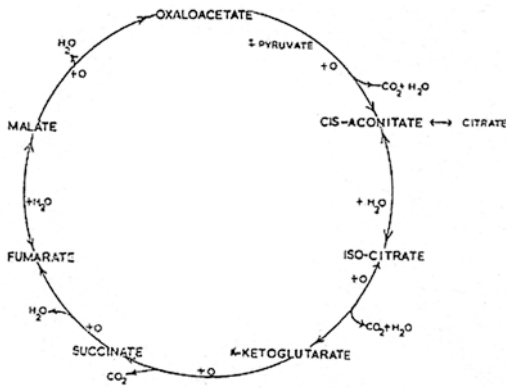


Abb. 320. Zitratzyklus (aus Krebs, H.A. (1946). *Cyclic processes in living matter. Enzymologia* 12, 88-100: 88).

außen grenzt Kletzinsky die Biochemie von der *Biophysik* und der *Biomorphologie* ab, intern gliedert er sie in »analytische Biochemie oder die Chemie der Elemente und organischen Molecule« und einen »synthetischen Theil, oder die Lehre von den biochemischen Processen, die Chemie der organischen Funktionen«. ⁵⁶ Beide werden auch unterschieden als »Lehre vom Stoffe des Lebens« und »Lehre vom Leben des Stoffes«. ⁵⁷

Zu allgemeiner Verbreitung gelangt der Ausdruck, nachdem F. Hoppe-Seyler ihn seit 1877 gebraucht. ⁵⁸ Als »chemische Werkstatt« (»officina chemica«) wird der Pflanzenkörper bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts bezeichnet. ⁵⁹ Vorgängerkonzepte zu »Biochemie« sind seit Ende des 18. Jahrhunderts **Zoochemie** (Juch 1800) ⁶⁰ oder **Tierchemie** (Fourcroy 1782: »Chimie animale« ⁶¹; Anonymus 1782: »animal chemistry« ⁶²; dt. 1803: »Thierchemie« ⁶³) und die **Phytochemie** (Naumburg 1799: »Botanische Chemie oder Phytochemie, welche die chemische Analyse der Pflanzenkörper und ihrer Theile enthält« ⁶⁴) oder **Pflanzenchemie** (Fourcroy 1782: »Chimie végétale« ⁶⁵; Ecker 1799: »Pflanzenchemie« ⁶⁶) sowie die **physiologische Chemie** ⁶⁷ (Weigel 1777: »physiologische Chemie« ⁶⁸; Thouvenel 1780: »chimie physiologique« ⁶⁹). X. Bichat bezieht den Titel »Tierchemie« (»chimie animale«) im Jahr 1800 auf die chemische Analyse des Urins, des Speichels und anderer Körpersäfte. Nach der Auffassung Bichats bilden diese Untersuchungen nicht einen Teil der physiologischen Chemie (»chimie physiologique«), sondern vielmehr einer Chemie des toten Körpers (»l'anatomie cadavérique des fluides«). ⁷⁰

Seit ihrer Prägung ist mit diesen Worten ein reduktionistisches Forschungsprogramm zur Untersu-

chung der Lebensvorgänge verbunden. J.J. Berzelius wendet sich mit seinem Begriff der Tierchemie zu Beginn des 19. Jahrhunderts gegen jeden vitalistischen Ansatz und konstatiert 1806: »Das Leben liegt nicht in einem fremden, im organischen oder lebenden Körper befindlichen Wesen, sein Ursprung ist in den allgemeinen Grundkräften der Urstoffe zu suchen, und es ist die notwendige Folge der Verhältnisse, unter denen die Grundstoffe des lebenden Körpers vereinigt sind«. ⁷¹

Die ältere statische Chemie der Lebewesen gewinnt viele ihrer Erkenntnisse aus einer Analyse der Verdauungsprozesse (↑Ernährung). Wichtige Fortschritte in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bringen die Untersuchungen F. Magendies ⁷², W. Prouts ⁷³ und die Zusammenarbeit von F. Tiedemann und L. Gmelin ⁷⁴. Im Rahmen dieser Untersuchungen werden als Grundstoffe der Lebewesen die Stoffklassen der *Kohlenhydrate*, *Fette* und *Eiweiße* identifiziert. Während ältere Autoren davon ausgehen, dass diese Stoffe allein von Lebewesen hergestellt werden können, ist mit der gelungenen Harnstoffsynthese durch F. Wöhler im Jahr 1828 der Nachweis erbracht, dass auch auf chemisch-synthetischem Weg eine Erzeugung von Stoffen möglich ist, die unter natürlichen Bedingungen allein in Lebewesen zu finden sind. ⁷⁵

Während die ältere Chemie der Lebewesen wesentlich in einer Untersuchung ihrer stofflichen Zusammensetzung besteht, ist der Ansatz der Biochemie auf eine Analyse der *Dynamik* der Stoffumwandlung ausgerichtet – eine Gegenüberstellung von statischer und dynamischer Betrachtung, die sich schon bei K.B. Hofmann 1879 findet. ⁷⁶ Für die Etablierung der neuen Disziplin der Biochemie ist darüber hinaus kennzeichnend, dass sie seit den 1870er Jahren ein neues Gefüge von Begriffen entwickelt, mit Hilfe dessen sie sich aus ihren älteren Wurzeln in der Physiologie, besonders der Ernährungslehre und Zellphysiologie, lösen kann. Ein entscheidender Schritt besteht dabei in der Verschiebung der Analyseebene von dem Protoplasma der Zelle auf die Ebene einzelner chemischer Stoffe – v.a. mittels des Konzepts des *Enzyms* (s.u.). ⁷⁷ Dieses Konzept ermöglicht neue Erklärungen von Prozessen des Stoffwechsels, der Atmung und anderer Stoffumsätze im Organismus und liefert darüber hinaus die Basis für die Vereinigung sehr unterschiedlicher Ansätze in einem gemeinsamen Forschungsprogramm, das der Biochemie spezifische, von Chemie und Physiologie unterschiedene Fragestellungen zuweist und damit bei aller Vielfalt der Methoden eine disziplinäre Ordnung verleiht. ⁷⁸ Der sich im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts verbreitende Ausdruck »Biochemie« wird damit nicht

toutes les parties constituantes du corps animal«).⁹² Die Proteine stellt Mulder sich als phosphor- und schwefelhaltige Verbindungen vor, die mit einem Grundkörper aus Stickstoff, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff verbunden sind. Sie sollen die Ausgangsstoffe für die Herstellung aller anderen Verbindungen im Tierkörper bilden. J. Liebig, der die Bezeichnung von Mulder übernimmt, ist der Auffassung, die Proteine würden in Pflanzen aus anorganischen Ausgangsstoffen gebildet und alle stickstoffhaltigen Bestandteile des Tierkörpers stammten von den Proteinen ab.⁹³ Dass die Proteine Polypeptide sind, ist seit den Untersuchungen E. Fischers und F. Hofmeisters zu Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt (vgl. Abb. 321).⁹⁴ Fischer macht den Vorschlag, die Ketten von Aminosäuren nach der Anzahl der aneinander gebundenen Aminosäuren als »Dipeptide«, »Tripeptide«, »Tetrapeptide« etc. zu benennen.⁹⁵ Später werden die Proteine häufig als *Proteinstoffe* oder *Proteide* bezeichnet. Auf dem Internationalen Physiologie-Kongress in Heidelberg 1907 wird empfohlen, nur noch den Ausdruck *Proteine* zu verwenden.⁹⁶ Die ältere Bezeichnung für die Proteine im Deutschen lautet *Eiweiß* (abgeleitet von frühneuhochdeutsch »eier-weiß«). Sie erscheint seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts, wird aber erst in den 1850er Jahren zu einem im physiologischen Kontext regelmäßig verwendeten Terminus.⁹⁷

Die neben Fetten und Proteinen dritte wichtige Stoffklasse der Lebewesen sind die *Kohlenhydrate*. Der Ausdruck erscheint im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts für Hydrate des Kohlenstoffs, d.h. quantitativ unspezifische Verbindungen von Kohlenstoff mit Wasser (Meinecke 1817: »man [...] kann die Holzfaser für ein Kohlenhydrat ansehen, das aus Kohle und Wasser in dem Verhältnisse von 4 zu 3, oder vielleicht richtiger von 2 zu 1 besteht«⁹⁸). Regelmäßig verwendet wird der Ausdruck erst seit den 1840er Jahren. C. Schmidt bestimmt die Stoffklasse 1844 ausgehend von der Summenformel $C_n(H_2O)_m$ ein (»Stoffe [...], die Kohlenstoff plus Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältniß wie im Wasser enthalten«).⁹⁹ Im Englischen verwendet W. Prout 1831 die Formulierung (»Saccharine group [...] they are essentially composed of carbon and water, or in other words, [...] they may be considered as hydrates of carbon«).¹⁰⁰ Nach der Aufklärung der chemischen Struktur der Kohlenhydrate als Polymere von Monosacchariden (Glukose) werden diese seit Ende des 19. Jahrhunderts auch als *Polysaccharide* bezeichnet (von Richter 1891¹⁰¹; 1880: »Polysaccharate«¹⁰²).

Eine vierte Stoffklasse, die *Nukleinsäuren*, werden zuerst Ende der 1860er Jahren von J. Miescher aus

Zellkernen extrahiert und als »Nuclein« bezeichnet (↑Gen).¹⁰³ Seit Ende der 1880er Jahre ist von den »Nukleinsäuren« die Rede (Altmann 1889: »Nucleinsäuren«).¹⁰⁴ Die zentrale Rolle dieser Stoffklasse bei den Prozessen der Vererbung wird seit den 1940er Jahren geklärt.

Fermente und Enzyme

Die physiologisch besonders wichtige Klasse von Proteinen, die biochemische Reaktionen katalysieren, wird 1877 von W. Kühne *Enzyme* genannt.¹⁰⁵ Der bis ins 20. Jahrhundert parallel dazu verwendete Ausdruck *Ferment* (abgeleitet von lat. »fervere« »kochen, wogen«) wird bereits in der römischen Antike für aufquellende Stoffe und für den Prozess der Gärung zur Herstellung von Brot, alkoholischen Getränken oder anderer Nahrungsmittel verwendet (»fermentum« u.a. bei Vergil, Celsus, Columella und Plinius¹⁰⁶). J.B. van Helmont gebraucht diesen Ausdruck Mitte des 17. Jahrhunderts für ein immaterielles Naturprinzip, das direkt von dem zentralen lenkenden Prinzip der organischen Körper, dem »Archeus«, beeinflusst wird, um auf die Materie in

gerichteter Weise einzuwirken.¹⁰⁷ Im Prozess der Alkoholgärung betrachtet van Helmont besonders die Ausscheidung der Kohlensäure und erklärt sie analog zum Aufgehen einer Saat (»imago fermenti impregnatum massam semine«).¹⁰⁸ Im 19. Jahrhundert spielt der Begriff »Ferment« im Zusammenhang mit Theorien der Gärung eine Rolle: Der Bodensatz in gärenden Flüssigkeiten wird mit diesem Ausdruck belegt.¹⁰⁹ Nachdem man diesem Bodensatz eine wichtige kausale Rolle im Gärungsprozess zuerkennt, wird die Bezeichnung auch auf chemische Agentien von Lebewesen in anderen Zusammenhängen übertragen. M. Traube, der anders als sein Lehrer J. Liebig die (richtige) Theorie vertritt, dass der Gärungsprozess sich unter Beteiligung von Lebewesen (Pilzen) vollzieht, (»vegetative Gährungstheorie«) behauptet 1877: »Die Fermente sind nicht, wie Liebig annahm, in Zersetzung begriffene Körper [...], sondern es sind den Eiweisskörpern nahestehende chemische Verbindungen, die [...] eine bestimmte chemische Zusammensetzung besitzen und durch Aeussereung bestimmter chemischer Affinitäten Veränderungen in anderen Körpern hervorrufen. [...] Fermente sind Ursachen der wichtigsten vital-chemischen Prozesse und zwar nicht nur in den niederen, sondern auch in den höheren Organismen«.¹¹⁰

Nach Kühne sind die Enzyme im Gegensatz zu den Fermenten im engeren Sinne an die lebende biologische Zelle gebunden. Diese Unterscheidung zwi-

schen Enzymen und Fermenten wird jedoch häufig, nachdem E. Buchner 1897 nachweist, dass auch ein zellfreier Hefepresssaft eine Gärung bewirken kann und dass dafür ein bestimmtes Protein, die *Zymase*, verantwortlich ist.¹¹¹ Diese Entdeckung wird als die Lösung des Enzymbegriffs aus der Zellbiologie und als wesentlicher Beitrag zur Begründung der Biochemie gewertet.

G. Bertrand stellt 1897 fest, dass einige Enzyme für ihre Aktivität auf die Anwesenheit von Metallen angewiesen sind; er nennt die Eisenanteile in den Enzymen *Ko-Fermente* (»co-ferments«).¹¹² Später, u.a. unter dem Einfluss der Entdeckung von A. Harden, dass zellfreie Fermentationen auf Phosphat und einen organischen Kofaktor angewiesen sind, verbreitet sich der Ausdruck *Ko-Enzym*.¹¹³

Biophysik

Der Ausdruck »Biophysik« erscheint vereinzelt in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, so 1828 bei A. Henschel zur Kennzeichnung der »materialistischen Lebensansicht« des Physiologen J.C. Reil.¹¹⁴ In einem Fremdwörterbuch wird das Wort 1870 allgemein als »Lebensorganismenlehre« erläutert.¹¹⁵ Diese letzte Verwendung ist wahrscheinlich durch E. Haeckel beeinflusst, der 1866 als alternative Bezeichnung für die Physiologie die Formulierung »organische oder biologische Physik (Biodynamik)« verwendet.¹¹⁶ Vereinzelt ist seit Beginn des 19. Jahrhunderts auch von der *Zoophysik* die Rede (Anonymus 1801).¹¹⁷ Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck »Biophysik« nur gelegentlich, meist zusammen mit »Biochemie«.¹¹⁸

In zunehmend terminologischer Verwendung wird das Wort an der Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert gebräuchlich. K. Pearson schlägt die Bezeichnung 1892 für einen Wissenschaftszweig vor, der sich um den Nachweis bemüht, dass auch die Tatsachen der Biologie auf besonderen physikalischen Gesetzen beruhen (»branch of science which endeavours to show that the facts of Biology [...] constitute particular cases of general physical laws«).¹¹⁹ Erste Veröffentlichungen zur Biophysik erscheinen in den ersten Jahren des neuen Jahrhunderts.¹²⁰

Institutionelle Etablierung erfährt das Fach in den 1930er Jahren. In Frankfurt am Main wird 1937 das »Kaiser-Wilhelm-Institut für Biophysik« gegründet (seit 1948 »Max-Planck-Institut für Biophysik«). Der Vorgänger dieser Einrichtung ist das 1921 von F. Dessauer gegründete »Institut für medizinische Physik«. B. Rajewsky, einer der Schüler Dessauers, der sich wie dieser v.a. mit der Anwendung der Strahlen-

physik in der Biologie und Physik beschäftigt, wird der erste Präsident des Biophysik-Instituts in Frankfurt.¹²¹ Die Forschungen des Instituts konzentrieren sich bis nach dem Zweiten Weltkrieg auf die Auswirkungen von Strahlungen auf biologische Objekte. Zur Ausrüstung des Instituts zählen ein Elektronenbeschleuniger und eines der ersten Elektronenmikroskope. Seit den 1960er Jahren verlagert sich der Forschungsschwerpunkt auf die Untersuchung des Stofftransports über natürliche und künstliche Membranen.

Die Biophysik ist weniger durch die Einheitlichkeit ihres Gegenstandes ausgezeichnet als durch die Verwendung bestimmter Verfahren und Techniken. Sie kann daher eher als eine Hilfswissenschaft der Biologie denn als eigene Subdisziplin angesehen werden.¹²²

Nachweise

- 1 Weaver, W. (1938). The natural sciences. Rep. Rockefeller Found. 1938, 203-225; vgl. ders. (1970). Molecular biology: origin of the term. *Science* 170, 591-592; Kay, L.E. (1993). The Molecular Vision of Life. Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology: 48f.
- 2 Astbury, W.T. (1940). Protein and virus studies in relation to the problem of the gene. *Int. Conf. Genet.* 7, 49-51.
- 3 Vgl. Olby, R. (1990). The molecular revolution in biology. In: Olby, R. et al. (eds.). *Companion to the History of Modern Science*, 503-520.
- 4 Rheinberger, H.-J. (1992). Experiment, Differenz, Schrift. *Zur Geschichte epistemischer Dinge*; ders. (1997). *Toward a History of Epistemic Things*: 31.
- 5 Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). *Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950*, 323-341: 327.
- 6 Burian, R.M. (1996). Underappreciated pathways toward molecular genetics as illustrated by Jean Brachet's cytochemical embryology. In: Sarkar, S. (ed.). *The Philosophy and History of Molecular Biology. New Perspectives*, 67-85: 67.
- 7 Kay (1993): 5.
- 8 Rheinberger, H.-J. (1998). Kurze Geschichte der Molekularbiologie. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 642-663: 661.
- 9 Vgl. Schaffner, K. (1974). The peripherality of reductionism in the development of molecular biology. *J. Hist. Biol.* 7, 111-139.
- 10 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 219f.
- 11 Nägeli, C. & Schwendener, S. (1865/77). *Das Mikroskop*: 424.
- 12 Ambronn, H. (1910). Über das optische Verhalten und

die Struktur der Tonerdefasern. Kolloid-Z. 6, 1.

13 Scherrer, P. (1920). Bestimmung der inneren Struktur und der Größe von Kolloidteilchen mittels Röntgenstrahlen. In: Zsigmondy, R. (Hg.). Kolloidchemie, 387-409.

14 Staudinger, H. (1932). Die hochmolekularen organischen Verbindungen: Kautschuk und Zellulose.

15 Vgl. Frey-Wyssling, A. (1964). Frühgeschichte und Ergebnisse der submikroskopischen Morphologie. Mikroskopie 19, 2-12.

16 Caspersson, T. & Schultz, J. (1938). Nucleic acid metabolism of the chromosomes in relation to gene reproduction. Nature 142, 294-295: 295.

17 Vgl. z.B. Avery, D.T., MacLeod, C.M. & McCarty, M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Jour. Exp. Med. 79, 137-158.

18 Hershey, A.D. & Chase, M. (1952). Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. J. gen. Physiol. 36, 39-56.

19 Watson, J.D. & Crick, F. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. Nature 171, 737-738; vgl. Watson, J.D. & Tooze, J. (1981). The DNA Story. A Documentary History of Gene Cloning; Tiley, N. (1983). Discovering DNA. Meditations on Genetics and a History of the Science; Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code.

20 Sanger, F. (1952). The arrangement of amino acids in proteins. Adv. Prot. Chem. 7, 1-67.

21 Dounce, A.L. (1952). Duplicating mechanisms for peptide chain and nucleic acid synthesis. Enzymologia 15, 251-258; Gamow, G. (1954). Possible relation between deoxyribonucleic acid and protein structure. Nature 173, 318.

22 Vgl. Watson, J. (1980). The Double Helix: 90.

23 Crick, F.H.C. (1958). On protein synthesis. Symp. Soc. Exp. Biol. 12, 138-163: 153; vgl. auch Dawkins, R. (2004). Extended phenotype – but not too extended. A reply to Land, Turner and Jablonka. Biol. Philos. 19, 377-396.

24 Jacob, F. & Monod, J. (1961). On the regulation of gene activity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 193-211: 193.

25 Ames, B.N. & Hartman, P.E. (1963). The histidine operon. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 28, 349-356: 352.

26 Vgl. Gamow (1954): 318.

27 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1958). Sur l'expression et le rôle des allèles 'inductible' et 'constitutif' dans la synthèse de la β -galactosidase chez les zygotes d'*Escherichia coli*. Comp. Rend. Acad. Sci. 246, 3125-3128: 3127.

28 Brenner, S., Jacob, F. & Meselson, M. (1961). An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. Nature 190, 576-581: 577.

29 Vgl. Judson, H.F. (1979). The Eighth Day of Creation: 473; Rheinberger, H.-J. (1998). Kurze Geschichte der Molekularbiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 642-663: 657-659.

30 Mullis, K.F., Faloona, F., Scharf, S., Saiki, R., Horn, G. & Ehrlich, H. (1986). Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction. Cold Spring

Harbor Symp. Quant. Biol. 51, 263-273.

31 Gershon, D. (1997). Bioinformatics in a post-genomics age. Nature 389, 417; Abbott, A. (1999). A post-genomic challenge: learning to read patterns of protein synthesis. Nature 402, 715-720; Rheinberger, H.-J. (ed.) (1999). Post-genomics? Historical, techno-epistemic and cultural aspects of genomic projects (Preprint).

32 Commoner, B. (1964). Roles of deoxyribonucleic acid in inheritance. Nature 202, 960-968: 968; vgl. Anonymus (1968). Central dogma, right or wrong? Nature 218, 317.

33 Wilkins, M.R. et al. (1995). Progress with proteome projects: why all proteins expressed by a genome should be identified and how to do it. Biotech. Gen. Eng. Rev. 13, 19-50; vgl. Wasinger, V.C. et al. (1995). Progress with gene product mapping of the Mollicutes: *Mycoplasma genitalium*. Electrophores. 16, 1090-1094: 1090; Kahn, P. (1995). From genome to proteome: looking at a cell's proteins. Science 270, 369-370.

34 James, P. (1997). Protein identification in the post-genome era: The rapid rise of proteomics. Quart. Rev. Biophys. 30, 279-332.

35 Gierer, A. (2002). Holistic biology – back on stage? Comments on post-genomics in historical perspective. Philos. nat. 39, 25-44.

36 Rheinberger, H.-J. (2002). Nachwort. In: Jacob, F., Die Logik des Lebendigen (Frankfurt/M. 2002), 345-354: 353.

37 Dixon, M. (1939). Biological oxidations and reductions. Ann. Rev. Biochem. 8, 1-36: 27; Krebs, H.A. (1940). The citric acid cycle. Biochem. J. 34, 460-463; Foster, J.W. et al. (1941). Radioactive carbon as an indicator of carbon dioxide utilization. VII. The assimilation of carbon dioxide by molds. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 27, 590-596: 595.

38 Krebs, H.A. & Johnson, W.A. (1937). The role of citric acid in intermediate metabolism in animal tissue. Enzymologia 4, 148-156; vgl. Krebs, H.A. (1946). Cyclic processes in living matter. Enzymologia 12, 88-100.

39 Racker, E. (1957). The reductive pentose phosphate cycle, I. Phosphoribulokinase and ribulose diphosphate carboxylase. Arch Biochem Biophys. 69, 300-310.

40 Calvin, M. (1956). The photosynthetic carbon cycle. J. Amer. Chem. Soc. 78, 1895-1915; vgl. Wilson, A.T. & Calvin, M. (1955). The photosynthetic cycle. CO₂ dependent transients. J. Amer. Chem. Soc. 77, 5948-5957; Bassham, J.A. et al. (1956). Intermediates in the photosynthetic cycle. Biochim. Biophys. Acta 21, 376-378.

41 Lépine, R. & Barral (1891). De la glycolyse hématique apparente et réelle, et sur une méthode rapide et exacte de la dosage du glycogène du sang. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 112, 1414-1416; vgl. dies. (1891). Sur la destruction du sucre dans le sang in vitro. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 112, 146-148: 147: »ferment glycolytique«.

42 Tate, W. (1892). Hematic glycolysis. Estimation of glycogen in the blood [Abstract von Lépine & Barral]. J. Chem. Soc. 62(1), 89.

43 Embden, G., Deuticke, H.J. & Kraft, G. (1933). Über die intermediären Vorgänge bei der Glykolyse in der Muskulatur. Klin. Wochenschr. 12, 213-215; Parnas, J.K. (1938). Über die enzymatischen Phosphorylierungen in der alkoholischen Gärung und in der Muskelglykogenolyse. Enzymol.

- 5, 166-184.
- 44 Engelhardt, V.A. (1930). Ortho- und Pyrophosphat im aeroben und anaeroben Stoffwechsel der Blutzellen. *Biochem. Z.* 227, 16-38; ders. (1932). Die Beziehungen zwischen Atmung und Pyrophosphatumsatz in Vogelerthrocyten. *Biochem. Z.* 251, 343-368.
- 45 Lohmann, K. (1929). Über die Pyrophosphatfraktion im Muskel. *Naturwiss.* 17, 624-625: 624.
- 46 Stephenson, M. (1930/39). Bacterial Metabolism: 80.
- 47 Lynen, F. & Reichert, E. (1951). Zur chemischen Struktur der „aktivierten Essigsäure“. *Angew. Chemie* 63, 47-48: 47.
- 48 Lynen, F. & Ochoa, S. (1953). Enzymes of fatty acid metabolism. *Biochim. Biophys. Acta* 12, 299-314: 299.
- 49 Knoop, F. (1904). Der Abbau aromatischer Fettsäuren im Tierkörper. *Beitr. Chem. Physiol. Pathol.* 6, 150-162.
- 50 Leloir, L.F. & Muñoz, J.M. (1939). Fatty acid oxidation in liver. *Biochem. J.* 33, 734-746.
- 51 Braunstein, A.E. & Kritzmann, M.G. (1937). Über den Ab- und Aufbau von Aminosäuren durch Umaminierung. *Enzymologia* 2, 129-140.
- 52 Lipmann, F. (1941). Metabolic generation and utilization of phosphate bond energy. *Adv. Enzymol.* 1, 99-162.
- 53 Lenhossék, J. (1824). Praktische Bemerkungen über die ausgezeichnete Wirkung der Atropa Belladonna in dynamischen Krankheiten des Ganglien-Systems und seiner Halbleiter, vorzüglich in den Affectionen der Zwerchfell- und Lungen- Magen-Nerven. Beobachtungen und Abhandlungen aus dem Gebiete der gesammten praktischen Heilkunde 4, 349-410: 355.
- 54 Henschel, A.W.E. (1828). Georg Ernst Stahl und Friedrich Hoffmann, von ihrem wissenschaftlich medizinischen Standpunkte aus verglichen und gewürdigt (Eine Vorlesung, gehalten in der medizinischen Section der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur am 7. März 1823). *Zeitschrift für Natur- und Heilkunde* 5, 251-293: 291; Tott, C.A. (1834). Morbus. In: *Encyklopädie der gesammten medicinischen und chirurgischen Praxis*, Bd. 2, 243-250: 246.
- 55 Kletzinsky, V. (1858). *Compendium der Biochemie*: 1. 56 a.a.O.: 2.
- 57 a.a.O.: V; 2.
- 58 Hoppe-Seyler, F. (1877). Vorwort. *Z. physiol. Chem.* 1: 1.
- 59 Feldmann, B. (1732). *Dissertatio physico-medico inauguralis sistens comparationem plantarum et animalium*: 24 (§30).
- 60 Juch, C.W. (1800). Ideen zu einer Zoochemie; angekündigt in: *Allgemeines Journal der Chemie* 3 (1799): 460; *Allgemeine Literatur-Zeitung* 4 (1799): 787f.; Runge, F.F. (1824). Der Todesprozeß im Blute: ein einleitender Grundriß in die Vorlesungen über Physiologie und Zoochemie; Simon, J.F. (1842). Physiologische und pathologische Anthropochemie mit besonderer Berücksichtigung der eigentlichen Zoochemie; Heintz, W.H. (1853). *Lehrbuch der Zoochemie*.
- 61 Fourcroy, A.F. de (1782). *Leçons élémentaires d'histoire naturelle et de chimie*: xxi; 7.
- 62 Anonymus (1782). Prospectus d'une Encyclopedie methodique. *The Monthly Review* 66, 514-518: 515; Anonymus (1799). Remarks on the practical utility of galvanism. *Medical and Physical Journal* 1, 53-54: 53; Johnson, W.B. (1803). History of the Progress and Present State of Animal Chemistry.
- 63 Anonymus (1803). Einige Nachricht von andern Arbeiten Proust's aus der Pflanzen- und Thierchemie. *Annalen der Physik* 15, 296-297; Berzelius, J.J. (1806-08). *Föreläsningar i djurkemien* [Vorlesungen über Thierchemie]. 2 Bde.; ders. (1831). *Lehrbuch der Thier-Chemie*; Liebig, J. von (1842). Die Thierchemie oder die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie; vgl. auch Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern, nebst Vermuthungen über den chemischen Process des Lebens in der Thier- und Pflanzenwelt.
- 64 Naumburg, J.S. (1799). Ankündigung zwey neuer botanischer Journale, zu deren Unterstützung durch Mittheilung der Heransgeber zugleich alle Naturforscher und wahre Botaniker auffordert. *Medicinisches-chirurgisches Zeitung* 1, 77-80: 80; auch in: *Ökonomisch-botanisches Gartenjournal* 2, 154-158: 157; Martini (1804). [Rez. Pallas, P.S. (1803). *Illustrationes Plantarum*]. *Intelligenzblatt der Jenaischen allgemeinen Literatur-Zeitung* 1 (Nr. 77), 638-639: 638; Carus, C.G. (1811). *Specimen biologiae generalis*: 17; Runge, F. (1820-21). Neuere phytochemische Entdeckungen zur Begründung einer wissenschaftlichen Phytochemie; Döbereiner, J.W. (1822). Zur pneumatischen Phytochemie; Claus, K. (1837). Grundzüge der analytischen Phytochemie; Rochleder, F. (1847). Beiträge zur Phytochemie.
- 65 Fourcroy (1782): xii; Hassenfratz (1791). [Rez. Gmelin, J.-F. (1789). *Grundriß der allgemeinen Chemie*]. *Annales de chimie* 9, 102-103: 102; Senebier, J. (1800). *Physiologie végétale*: 219.
- 66 Ecker, J.A. (Übers.) (1799). Pinel, P., *Philosophische Nosographie oder Anwendung der analytischen Methode in der Arzneikunde*, Bd. 2: 346; Anonymus (1804). [Sach- und Namensregister]. *Annalen der Physik* 18, 511; J.A. (1815). [Rez. Davy, H. (1814). *Elemente des chemischen Theils der Naturwissenschaft* (Übers.)]. *Jenaische allgemeine Literatur-Zeitung* 1, 433-452: 434; Meißner, W. (1819). Ueber ein neues Pflanzenalkali (Alkaloid). *Journal für Chemie und Physik* 25, 377-381: 381; Grabner, L. (1838). *Physik, unorganische Chemie, Pflanzenchemie*; Weinlig, C.A. (1839). *Die Pflanzenchemie. Ein Handbuch für Aerzte und Apotheker*; auch schon Gmelin, J.-F. (1789). *Grundriß der allgemeinen Chemie*?
- 67 Huenefeld, F.L. (1826-27). *Physiologische Chemie des menschlichen Organismus*; Geubel, H.K. (1845). *Die physiologische Chemie der Pflanzen mit Rücksicht auf Agricultur*; Hoppe-Seyler, E.F. (1877). *Physiologische Chemie*; ders. (Hg.). *Zeitschrift für physiologische Chemie* (Straßburg) 1.1877-
- 68 Weigel, C.E. (1777). *Grundriß der reinen und angewandten Chemie*, Bd. 1: 393.
- 69 Thouvenel, P. (1780). *Mémoire chimique et medicale sur la nature, les usages et les effets de l'air et de les aires, des alimens et des médicamens relativement à l'économie animale*: 13; Baumes, J.B.T. (1798). *Essai d'un système chimique de la science de l'homme*: 9; Richerand, A. (1811). *Nouveaux élémens de physiologie*: 465.

- 70 Bichat, X. (1800). *Recherches physiologiques sur la vie et la mort*: 95.
- 71 Berzelius (1806); übersetzt nach Nordenskiöld, E.N. (1921-24). *Biologiens Historia* (dt. *Die Geschichte der Biologie*, Jena 1926): 376f.
- 72 Magendie, F. (1816). Sur les propriétés nutritives des substances qui ne contiennent pas d'azote. *Ann. Chim. Phys.* 3, 66-77.
- 73 Prout, W. (1827). On the ultimate composition of simple alimentary substances, with some preliminary remarks on the analysis of organised bodies in general. *Philos. Trans. Roy. Soc.* 117, 355-388: 357.
- 74 Tiedemann, F. & Gmelin, L. (1826-27). Die Verdauung nach Versuchen.
- 75 Wöhler, F. (1828). Über künstliche Bildung des Harnstoffs. *Ann. Physik Chemie* 12, 253-256.
- 76 Hofmann, K.B. (1876/78). *Lehrbuch der Zoochemie*: viii.
- 77 Florkin, M. (ed.) (1972). *A History of Biochemistry*, vol. I, 1-17; Höxtermann, E. (1998). *Physiologie und Biochemie der Pflanzen*. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 499-536: 514.
- 78 Vgl. Kohler, R.E. Jr. (1973). The enzyme theory and the origin of biochemistry. *Isis* 64, 181-196.
- 79 *Biochemisches Centralblatt* (Leipzig) 1.1902-4.1906; *Ergebnisse der Physiologie, Abt. Biochemie* (Wiesbaden) 1.1902-3.1904; *Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie, Zeitschrift für die gesamte Biochemie* (Braunschweig) 1.1903-11.1908; *Journal of Biological Chemistry* (New York) 1.1905-; *Biochemical Journal* (Liverpool) 1.1906-; *Biochemische Zeitschrift* (Berlin) 1.1906-.
- 80 Vgl. Kohler (1973).
- 81 Vgl. Loeb, J. (1924). *Proteins and the Theory of Colloidal Behavior*: 1-24; Mazumdar, P. (1974). The antigen-antibody reaction and the physics and chemistry of life. *Bull. Hist. Med.* 48, 1-21.
- 82 Graham, T. (1860). Liquid diffusion applied to analysis [Abstract] *Proc. Roy. Soc. London* 11, 243-247: 243; ders. (1861). Liquid diffusion applied to analysis *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 151, 183-224: 184; Spencer, H. (1862/75). *First Principles*: xiii (§101).
- 83 Vgl. Kohler, R.E. Jr. (1975). The history of biochemistry: a survey. *J. Hist. Biol.* 8, 275-318: 291.
- 84 Staudinger, H. (1924). Über die Konstitution des Kautschuks (6. Mitteilung). *Chem. Ber.* 57, 1203-1208: 1206; vgl. Davis, C.C. (1924). *Chem. Abstr.* 18: 3490; vgl. Edsall, J.T. (1962). Proteins as macromolecules: an essay on the development of the macromolecular concept and some of its vicissitudes. *Arch. Biochem. Biophys. Suppl.* 1, 12-20.
- 85 Stoney, G.J. (1886). *Rep. Brit. Assoc. Advancem. Sci.* 1885: 989 (nach OED).
- 86 Pflüger, E. (1875). Beiträge zur Lehre von der Respiration, I. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. *Arch. Physiol.* 10, 251-367: 307.
- 87 Vgl. Kohler (1975): 292.
- 88 Aristoteles, *De longaevitate* 467a3; *Problemata* 935b20.
- 89 Chevreul, M.E. (1813). *Recherches chimiques sur plusieurs corps gras, et particulièrement sur leurs combinaisons avec les alcalis*. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris* 20, 313-336.
- 90 Vgl. Vickery, H.B. (1950). The origin of the word protein. *Yale J. Biol. Med.* 22, 387-393.
- 91 Vgl. Glas, E. (1999). The evolution of a scientific concept. *J. Gen. Philos. Sci.* 30, 37-58.
- 92 Mulder, G.J. (1838). Sur la composition de quelques substances animales. *Bull. Sci. Phys. Nat. Néerl.* 1838, 105-124: 111; vgl. ders. (1838). Over Proteine en hare Verbindingen en Ontledingsproducten. *Natuur- en scheikundig Arch.* 6, 87-162.
- 93 Liebig, J. von (1842). *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie*: 107f.
- 94 Fischer, E. (1902). Über die Hydrolyse der Proteinstoffe. *Chemiker-Zeitung* 26, 939-940; Hofmeister, F. (1902). Über Bau und Gruppierung der Eiweisskörper. *Ergeb. Physiol.* 1, 759-802; ders. (1902). Ueber den Bau des Eiweissmoleküls. *Naturwiss. Rundsch.* 17, 529-533; 545-549; vgl. Fruton, J.S. (1985). Contrasts in scientific style. Emil Fischer and Franz Hofmeister: their research groups and their theory of protein structure. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 129, 313-370.
- 95 Fischer (1902): 940.
- 96 Vgl. *J. Physiol.* 35 (1907): xviii.
- 97 Krünitz, J.G. (1773). Acer. In: *Ökonomisch-technische Encyklopädie*, Bd. 1, 238-254: 249; ders. (1851). Verdauung. In: *Ökonomisch-technische Encyklopädie*, Bd. 205, 225-400: 244ff.; Rees, G.O. (1852). Ueber Nierenkrankheiten mit eiweißhaltigem Urin. (*Morbus Brightii*); Piotrowski, G. von (1857). Eine neue Reaction auf Eiweisskörper und ihre näheren Abkömmlinge; Frankiewicz, F. (1875). Ueber die Bildung des Indols aus dem Eiweiss bei der Pankreasverdauung.
- 98 Meinecke, J.L.G. (1817). *Die chemische Meßkunst*, Bd. 2. Erläuterungen zur chemischen Meßkunst: 150; Geiger, P.L. (1824). *Handbuch der Pharmacie*, Bd. 1: 808.
- 99 Schmidt, C. (1844). Ueber Pflanzenschleim und Basso-rin. *Annalen der Chemie und Pharmacie* 51, 29-62: 30.
- 100 Prout, W. (1831). Observations on the application of chemistry to physiology, pathology, and practice. *Lond. Med. Gaz.* 8, 321-327: 321; vgl. ders. (1827). On the ultimate composition of simple alimentary substances; with some preliminary remarks on the analysis of organized bodies in general. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 117: 357.
- 101 Richter, V. von (1876/91). *Chemie der Kohlenstoffverbindungen oder Organische Chemie*: 550; vgl. 532.
- 102 Richter, V. von (1876/80). *Chemie der Kohlenstoffverbindungen oder Organische Chemie*: 465.
- 103 Miescher, J. (1871). Über die chemische Zusammensetzung der Eiterzellen. In: Hoppe-Seyler, F. (Hg.). *Medicisch-chemische Untersuchungen*, Heft 4, 441-460.
- 104 Altmann, R. (1889). Ueber Nucleinsäuren. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abteilung* 1889, 524-536.
- 105 Kühne, W. (1878). Ueber das Trypsin (Enzym des Pankreas). *Verh. Naturhist.-medicin. Ver. Heidelberg* 1, 194-198.
- 106 Vergil (1. Jh. v. Chr.). *Georgica* 3, 380; Celsus (1. Jh. n. Chr.). 2, 28; Columella (1. Jh. n. Chr.). *De re rustica* 3, 11, 3; Plinius (1. Jh. n. Chr.). *Naturalis historia* 31, 112.
- 107 Helmont, J.B. van (1648). *Ortus medicinae*; vgl. Pa-

gel, W. (1944). The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont's Science and Medicine; Ballauff, T. (1954). Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. I: 193.

108 van Helmont (1648):112 (§7); vgl. Pagel, W. (1982). Jean Baptista van Helmont: 79-87.

109 Vgl. Höxtermann, E. (2007). Der Stoffwechsel: die Chemie des Lebens – Zur Geschichte der Biochemie. In: ders. & Hilger, H.H. (Hg.). Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie, 143-177: 153.

110 Traube, M. (1877). Die chemische Theorie der Fermentwirkungen und der Chemismus der Respiration. Ber. Deutsch. Chem. Ges. 10, 1984-1992: 1984f.

111 Buchner, E. (1897). Alkoholische Gärung ohne Hefezellen (Vorläufige Mitteilung). Ber. Deutsch. Chem. Ges. 30, 114-124; vgl. Kohler, R.E. Jr. (1971). The background of Eduard Buchner's discovery of cell-free-fermentation. J. Hist. Biol. 4, 35-61; ders. (1972). The reception of Eduard Buchner's discovery of cell-free fermentation. J. Hist. Biol. 5, 327-353.

112 Bertrand, G. (1897). Sur l'intervention du manganèse dans les oxydations provoquées par la laccase. Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 124, 1032-1035: 1035.

113 Vgl. Kohler, R.E. (1974). The background of Arthur Harden's discovery of coenzyme. Bull. Hist. Med. 48, 22-40.

114 Henschel, A. (1828). Georg Ernst Stahl und Friedrich Hoffmann, von ihrem wissenschaftlich medizinischen Standpunkte aus verglichen und gewürdigt. Zeitschrift für Natur- und Heilkunde 5, 251-293: 291.

115 Kaltschmidt, J.H. (1843/70). Neuestes und vollständigstes Fremdwörterbuch: 114.

116 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 18.

117 Anonymus (1801). [Rez. Juch, C.W. (1800). Ideen zu einer Zoonomie, systematisch dargestellt]. Litteratur-Zeitung (hg. v. J.G. Meusel) 6 (Nr. 135, Juli 1801), 1073-1077: 1077; Geiger, P.L. (1827). [Zwischenüberschrift]. Magazin für Pharmacie und die dahin einschlagenden Wissenschaften 18: 288; Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 2; Schlossberger, J. (1858). [Rez. Lehmann, C.G. (1858). Handbuch der Chemie, Bd. 8. Zoochemie]. Kritische Zeitschrift für Chemie, Physik und Mathematik 1858, 273-281; 337-342: 279; Marwedel, E. (1889). Conscious Motherhood, part 2: 552: »zoophysics«; Prochnow, O. (1907). Die Lautapparate der Insekten: ein Beitrag zur Zoophysik und Deszendenz-Theorie.

118 Preyer, W. (1878). Ueber den Lebensbegriff. Kosmos 2, 204-217: 209.

119 Pearson, K. (1892). The Grammar of Science: 470.

120 Ergebnisse der Physiologie, Abt. Biophysik und Psychophysik (Wiesbaden) 1.1902-3.1904; d'Arsonval, A. (1903). Traité de physique biologique; Zentralblatt für Biochemie und Biophysik (Berlin) 1.1910-; Oppenheimer, C. (1919). Biophysik.

121 Vgl. Rajewsky, B. (1948-49). Biophysik, 2 Bde.

122 Vgl. auch Keller, E.F. (1990). Physics and the emergence of molecular biology: a history of cognitive and political synergy. J. Hist. Biol. 23, 389-409.

Literatur

Teich, M. (1965). On the historical foundations of modern biochemistry. Clio Medica 1, 44-57.

Cairns, J., Stent, G.S. & Watson, J.D. (eds.) (1966). Phage and the Origins of Molecular Biology.

Teich, M. & Needham, D.M. (eds.). A Documentary History of Biochemistry 1770-1940.

Needham, J. (ed.) (1970). The Chemistry of Life. Eight Lectures on the History of Biochemistry.

Fruton, J.S. (1972). Molecules and Life. Historical Essays on the Interplay of Chemistry and Biology.

Florkin, M. (ed.) (1972-86). A History of Biochemistry.

Kohler, R.E. Jr. (1973). The enzyme theory and the origin of biochemistry. Isis 64, 181-196.

Leicester, H.M. (1974). Development of Biochemical Concepts from Ancient to Modern Times.

Kohler, R.E. Jr. (1975). The history of biochemistry: a survey. J. Hist. Biol. 8, 275-318.

Hickel, E. (Hg.) (1989). Biochemische Forschung im 19. Jahrhundert.

Kay, L.E. (1993). The Molecular Vision of Life. Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology.

Morange, M. (1994). Histoire de la biologie moléculaire.

Hausmann, R. (1995). ... und wollen versuchen, das Leben zu verstehen ... Betrachtungen zur Geschichte der Molekularbiologie.

Sarkar, S. (ed.) (1996). The Philosophy and History of Molecular Biology. New Perspectives.

Rheinberger, H.-J. (1998). Kurze Geschichte der Molekularbiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 642-663.

Hunter, G.K. (2000). Vital Forces. The Discovery of the Molecular Basis of Life.

Chadarevian, S. de (2002). Designs for Life. Molecular Biology after World War II.

Brandt, C. (2004). Metapher und Experiment. Von der Virusforschung zum genetischen Code.

Ronsin, C. (2005). L'histoire de la biologie moléculaire. Pionniers et héros.

Morphologie

Der Terminus »Morphologie« wird von J.W. von Goethe geprägt. In seinen Tagebüchern und Briefen verwendet er den Ausdruck seit dem September 1796.¹ Er definiert ihn als »Lehre von der Gestalt der Bildung und Umbildung der organischen Körper«.² Veröffentlicht wird der Text mit dieser Passage erst 1817. Wohl unabhängig von Goethe erfolgt daher die Begriffsprägung durch K.F. Burdach im Jahr 1800. Burdach versteht unter der »Morphologie des Menschen« die »Lehre von der Form des menschlichen Körpers«.³

Goethes Begründung der Morphologie

Goethe beschreibt die Morphologie als eine »Hilfswissenschaft der Physiologie«⁴, insofern diese es allgemein mit der Analyse eines Ganzen in der Natur zu tun habe. Weil die Morphologie »nur darstellen und nicht erklären will«, sei sie von den anderen Hilfswissenschaften der Physiologie, insbesondere der Physik und der Chemie, unterschieden. Im Gegensatz zu diesen allgemeinen Lehren werde die Morphologie »durch ihre Beschränkung eigentlich nur zur besondern Lehre«⁵. In ihr soll offenbar die Anwendung der allgemeinen »Kraft- und Ortsverhältnisse« der Physik und der »Stoff- und Mischungsverhältnisse« der Chemie auf einen besonderen Körper dargestellt werden. Weil die *Erklärung* auf die Prinzipien von Physik und Chemie verweisen, ist in der Morphologie also nur eine *Beschreibung* eines besonderen, gestalteten Körpers gegeben. Goethe sieht die Morphologie auch nicht im Kontrast zu der auf Sektionen beruhenden Anatomie, sondern versteht sie als eine Lehre, die selbst auf der Anatomie und Zootomie aufbaut. Und auch der Physiologie setzt Goethe die Morphologie nicht streng entgegen, denn auch die Morphologie ist für ihn nicht allein eine Lehre der (statischen) Gestalten, sondern auch der dynamischen Verhältnisse der Metamorphose, d.h. der Umwandlung der organischen Formen (↑Metamorphose; Typus).

Goethes Sprache in seinen morphologischen Schriften weist einige Besonderheiten auf: Bemerkenswert ist einerseits sein Verzicht auf die Verwendung einer strengen Terminologie. Statt terminologischer Wendungen gebraucht er für die gleiche, seinem Verständnis nach sich ständig wandelnde Sache häufig verschiedene Worte (»Synonymvariation«). Dieser »Variationsstil« ermöglicht ihm, die Sache von ver-

Die Morphologie ist die biologische Teildisziplin, die von den Gestalten und (äußeren) Formen der Organismen handelt.

Symmetrie (Pascal ca. 1662) 642
 Korrelation (La Mettrie 1751) 639
 Formbildung (Herz 1782) 638
 Morphologie (Goethe ca. 1796) 624
 deskriptive Anatomie (Anonymus 1798) 635
 Kormus (Willdenow 1802) 647
 Morphografie (Burdach 1810) 631
 bilaterale Symmetrie (Schlegel 1827) 643
 physiologische Morphologie (Purkinje 1833) 636
 Funktionsanatomie (Anonymus 1836) 635
 Phytion (Gaudichaud 1841) 646
 Morphogenese (Lotze 1842) 638
 theoretische Morphologie (Hooker 1849) 638
 Biostatik (Walser 1850) 628
 Antimer (Haeckel 1866) 646
 Epimer (Haeckel 1866) 646
 Metamer (Haeckel 1866) 646
 Paramer (Haeckel 1866) 646
 Bilateria (Haeckel 1874) 643
 idealistische Morphologie (Goebel 1893) 632
 Funktionsmorphologie (Anonymus 1899) 634
 evolutionäre Morphologie (Anonymus 1900) 638
 dynamische Morphologie (Naef 1913) 636
 Konstruktionsmorphologie (Weber 1954) 636
 Morphometrik (Stower, Davies & Jones 1960) 639
 Modul (Harper & White 1974) 647
 Morphoraum (McGhee 1980) 639
 rationale Morphologie (Webster & Goodwin 1982) 634
 Kohärenzmorphologie (Richter 2007) 637

schiedener Seite zu beleuchten und zu umkreisen, und sie damit in gewisser Weise offen zu lassen, statt sie zu fixieren.⁶ Außerdem ist für Goethes Sprache in diesem Zusammenhang kennzeichnend, dass er die morphologischen Dinge häufig nicht mittels intrinsischer Merkmale benennt, sondern relationale Bestimmungen vornimmt, ein morphologisches Element also unter Bezug auf andere benennt (z.B. verwendet er in seinen botanischen Studien viel die Ausdrücke »Teil« und »Organ«).⁷ In die Morphologie ist also mit Goethes beschreibender Sprache immer schon ein Bezug zu dem Ganzen des Organismus hergestellt. Die Morphologie ist ausgerichtet auf eine Analyse funktionaler Aspekte des Zusammenwirkens der Teile im Ganzen des Organismus. Abgelehnt wird in der morphologischen Perspektive also die Interpretation der Organismen als bloße Aggregate von Teilen, die frei miteinander kombiniert werden können, und betont wird die wechselseitige Abhängigkeit der Teile und die Geschlossenheit des gesamten Systems des Organismus (die »Korrelation der Teile«; s.u.).

Über die Botanik und Zoologie hinausgehend, ist das Konzept der Morphologie bei Goethe auch auf die anorganische Natur auszuweiten. Was Goethe im Auge hat, ist insgesamt eine Morphologienlehre der

Natur.⁸ Auch für die Gestalt der Mineralien ließe sich daher mit Goethe eine Morphologie formulieren.⁹

Goethes »Gesetze des organischen Typus«

Obwohl Goethe in der Morphologie den Schwerpunkt auf einen beschreibenden Ansatz legt, versucht er es doch, diese Lehre als eine Gesetzeswissenschaft zu etablieren. So ist er der Auffassung, in der »Metamorphose der Pflanzen« sei die Grundlage einer Physiologie der Formbildung gegeben, von der Goethe sagt: »Sie zeigt uns die Gesetze wornach die Pflanzen gebildet werden. Sie macht uns auf ein doppeltes Gesetz aufmerksam [...] 1. Auf das Gesetz der innern Natur, wodurch die Pflanzen konstituiert werden. 2. Auf das Gesetz der äußern Umstände wodurch die Pflanzen modifiziert werden.«¹⁰

Goethe trennt hier die gesetzesmäßige Konstitution des ↑Typus von seiner gesetzesmäßigen Modifikation in mannigfaltige Formen. Die Gestaltbildung wird in den begrifflichen Rahmen von idealtypischen Gestalten, die die Einheit des Typus verkörpern, und modifizierenden Metamorphosen, die die Mannigfaltigkeit der Abwandlungen ermöglichen, gestellt. B. Hassenstein interpretiert die beiden Gesetze Goethes im Licht der Evolutionstheorie. Danach betrifft das erste Gesetz *Organisationsmerkmale* des Organismus, die sich aus seiner inneren Organisation ergeben und deshalb konstant erhalten bleiben. Das zweite Gesetz betrifft *Anpassungsmerkmale*, die sich aus der Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt ergeben, und die sich daher mit den jeweiligen Umwelten, in denen verwandte Organismen leben, ändern können¹¹ (für diese auf C. Nägeli zurückgehende Unterscheidung ↑Analogie). Der einheitliche Typus eines Blattes zeigt sich z.B. in den äußeren Teilen einer Pflanze in bestimmten Modifikationen, die zueinander in einer »geheimen Verwandtschaft« stehen: Spross-, Kelch-, Kron- und Staubblätter einer Blütenpflanze haben sich nach Goethe in einer Reihe auseinander entwickelt und als ihnen gemeinsames Grundmuster lässt sich der Typus des Blattes angeben.

Auch für die Tiere entwickelt Goethe Vorstellungen von einem anatomischen Typus der Tiere, der einen Vorschlag enthält »zu einem allgemeinen Bilde, worin die Gestalten sämtlicher Tiere, der Möglichkeit nach, enthalten wären und wornach man jedes Tier in einer gewissen Ordnung beschreibe«.¹² Ausführlicher formuliert Goethe in der nachgelassenen Arbeit »Versuch über die Gestalt der Tiere«: »Wie nun aber [...] die Wissenschaft auf einmal zur Konsistenz gelang, ein allgemeiner Leitfaden durch das Labyrinth der Gestalten gegeben ein allgemeines Fachwerk,



Abb. 322. Randzeichnung Goethes in seinem Manuskript »Zu den Gesetzen der Pflanzenbildung« (1788) (aus: Kuhn, D. (Hg.) (1964). Goethe. Die Schriften zur Naturwissenschaft. Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Bd. 1, 10, Taf. VIII, 2).

worin jede einzelne Beobachtung zum allgemeinen Gebrauch niedergelegt werden könne, aufzubauen wäre, scheint mir der Weg zu sein wenn ein allgemeiner Typus, ein allgemeines Schema ausgearbeitet und aufgestellt würde, welchem sowohl Menschen als Tiere untergeordnet blieben, mit dem die Klassen, die Geschlechter und Gattungen verglichen, wornach sie beurteilt würden«.¹³

Goethe schwebt hier das Konzept des später in der Biologie so genannten *Bauplans* vor (↑Typus): ein idealisiertes Modell für die räumliche Anordnung der Körperteile eines Organismus, ein Schema der relativen Lageverhältnisse seiner Körperteile. Goethe verbindet mit dem Konzept des Bauplanes weniger die These einer verwandtschaftlichen Abstammung der Tiere; der Bauplan hat vielmehr die Funktion, den Organismus in seiner Ganzheit und korrelativen Einheit seiner Teile darzustellen. Es geht dabei um zweierlei: die Kopplung der strukturellen Komponenten untereinander und das Verhältnis der strukturellen zur funktionalen Organisation des Organismus.

Die Grundlage für die Aufstellung eines Typus ist bei Goethe aber nicht die funktionale Einheit der Teile, sondern der strukturelle Aspekte der Konstruktion des Organismus (»ausgehend von der Osteologie«). Der Vergleich von Bauplänen zeigt eine korrelative Änderung der strukturellen Komponenten des Ganzen: Die Veränderung des einen Teils zieht eine Veränderung eines anderen nach sich. Größenzunahme des einen Körperteils geht z.B. mit der Größenabnahme eines anderen einher. Goethe formuliert diesen Zusammenhang als das »Gesetz des Etats« (s.u.).

Die konkreten von Goethe angeführten »Gesetze des organischen Typus«¹⁴ machen den vagen Charakter dieser »Gesetze« deutlich. Es handelt sich bei

ihnen nicht um Kausalgesetze, die einen zeitlichen Verlauf bestimmen oder einen konstitutiven Zusammenhang zwischen Größen etablieren, sondern lediglich um komparative Verallgemeinerungen, die die Fülle des Materials ordnen. Die »typologischen Gesetze« bilden also nicht eigentlich Gesetze, sondern bloß mehr oder weniger gültige Prinzipien des Vergleichs. Dies wird auch daran deutlich, dass ein Typus nicht nach strengen Kriterien identifiziert wird, sondern seine Konstruktion in der Regel mit der Leistung des Gestaltsehens in Verbindung gebracht wird: Bei Goethe heißt es 1795, es erscheine »das ganze Tierreich unter einem einzigen großen Bilde«, wenn wir es »mit Augen des Geistes sehen«.¹⁵

Der begriffliche Rahmen der Naturwissenschaft wird hier also insofern gesprengt, als zur Explikation des Typus auf einen Grundbegriff der Ästhetik verwiesen wird. Das Verhältnis zwischen Ästhetik und Naturwissenschaft bleibt bei Goethe in einer gewissen Unschärfe. Einerseits lässt sich sagen: Die Ästhetik dient in Form einer Harmonienlehre als Hilfswissenschaft der Morphologie. Auf der anderen Seite steht im Zentrum von Goethes Bestreben weniger die Etablierung einer methodisch sauberen Zoologie als die versuchsweise Erweiterung der Ästhetik auf die Natur. So betitelt er programmatisch ein Schreiben an Schiller: »Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne« (1794).¹⁶ Das Verhältnis ist hier das einer Anwendung: Der Wertbegriff der Ästhetik ermöglicht in seiner Anwendung auf die Biologie eine Ordnung der Organismen. Die Morphologie wäre demnach also konstitutionell auf die Ästhetik angewiesen, sie könnte sich nur nach Maßgabe ästhetischer Begriffe entfalten. Treffend charakterisiert wohl W. Benjamin die Stellung von Goethes Naturwissenschaft: »Goethes naturwissenschaftliche Studien stehen im Zusammenhang seines Schrifttums an der Stelle, die bei geringeren Künstlern oft die Ästhetik einnimmt. [...] Goethe gehört zur Familie jener großen Geister, für welche es im Grunde eine Kunst im abgezogenen Sinne nicht gab. Ihm war die Lehre von dem Urphänomen als Naturwissenschaft zugleich die wahre Kunstlehre, wie es für Dante die Philosophie der Scholastik und für Dürer die technischen Künste waren«.¹⁷

Ob sich die von Goethe intendierten morphologischen »Gesetze der Form« aber wirklich formulieren lassen, ist seit Goethes Zeiten sehr umstritten. Hassenstein kritisiert Goethe 1950 dafür, dass seine Materialbasis nicht dafür ausgereicht hätte, morphologische Gesetze zu formulieren¹⁸, und er hält zusammenfassend fest: »Mehr, als daß etwas Wahres

daran ist«, darf der exakte Naturwissenschaftler von morphologischen Gesetzmäßigkeiten ohnehin nicht erwarten«.¹⁹

Vorläufer Goethes

Auch vor Goethe spielt die Morphologie eine grundlegende Rolle in der Botanik und Zoologie: Die Beschreibung der Tiere nach ihrer äußeren Gestalt (↑Form) und ihre Ordnung nach morphologischen Merkmalen (↑Systematik) bildet seit der Antike ein zentrales Thema der wissenschaftlichen Beschäftigung mit den Lebewesen. Und auch allgemeine morphologische Zusammenhänge im Sinne von Gesetzen der »Korrelation« werden bereits in der Antike formuliert (so von Aristoteles; s.u.). Von der Antike bis zur Renaissance ist die Morphologie allerdings in erster Linie eine Hilfswissenschaft der für praktische Anwendungen relevanteren ↑Physiologie.

Cuvier: Morphologie als Ganzheitslehre

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erlangen die typologischen Formgesetze eine zentrale Bedeutung für die Morphologie. Sie tragen auch dazu bei, den Begriff des ↑Organismus als ein vereinheitlichendes Konzept der Biologie zu etablieren: Ein Organismus wird als eine morphologische und physiologische Ganzheit von Teilen gesehen, die nicht beliebig verändert und miteinander kombiniert werden können, sondern in einem Verhältnis der wechselseitigen zeitlichen und räumlichen Beeinflussung stehen.

Der vergleichende Anatom G. Cuvier, der in Vielem die von Goethe beabsichtigte Typologienlehre weiter entwickelt und auf eine breite empirische Grundlage stellt, formuliert 1812 allgemeiner und damit vorsichtiger als Goethe sein *Korrelationsgesetz* (»la corrélation des formes dans les être organisés«), dem zufolge jedes Lebewesen ein Ganzes bildet, ein einheitliches und geschlossenes System, in welchem alle Teile einander gegenseitig entsprechen und sich nur unter gleichzeitiger Veränderung anderer Teile verändern können, so dass in gewisser Weise mit jedem Teil alle übrigen gegeben sind: »Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi; et par conséquent chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres«.²⁰ Für Cuvier als praktizierenden Paläontologen ist dabei besonders wichtig, dass sein Gesetz in der Weise angewandt werden kann, dass aus einem einzelnen überlieferten Teil eines Organismus weitreichende Schlüsse auf

seinen gesamten Körperbau gezogen werden können (s.u.).²¹

Homologiebegriff

Im Rahmen einer vergleichenden Morphologie (↑Anatomie) wird die Abwandlung der Gestalten besonders mittels des sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts etablierenden Begriffs der ↑Homologie untersucht. Dieses Konzept ermöglicht es, ausgehend von dem Verständnis des Organismus als systemisches Gefüge, die Abwandlung der Teile zu verfolgen, auch wenn diese Teile in Organismen verschiedener Arten jeweils andere Formen oder Funktionen aufweisen. Die Morphologie liefert mit diesem Ansatz entscheidende Impulse für die Vorstellung einer ↑Phylogenese und genealogischen Klassifikation (↑Systematik), in der die Gruppierung nicht nach der Kombination von einzelnen Merkmalen und nicht nach Funktionen, sondern nach der Abwandlung des gesamten »Bauplans« vorgenommen wird.²²

Form und Funktion

Als relativ wenig veränderlich erweisen sich in der komparativen Sicht vielfach die Formen der strukturellen Einheiten der Organismen (der Körperteile) sowie deren relative Lageverhältnisse. Einer größeren Variation unterliegen dagegen die von den Teilen wahrgenommenen Funktionen. Archetypische Baupläne werden daher meist allein auf der Grundlage der Form und Lage der Körperteile konstruiert. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts betont dies insbesondere É. Geoffroy St.-Hilaire in einer Auseinandersetzung mit Cuvier: Die vielen Beispiele von morphologisch ähnlichen Organen mit ganz anderen Funktionen weisen nach Geoffroy darauf hin, dass nicht die Funktionen, sondern die Formen und die Annahme eines gemeinsamen Bauplans den entscheidenden Schlüssel zur Interpretation der organischen Strukturen liefern.²³ Die damit begründete Strukturfixiertheit der Bauplanforschung hat aber zumindest noch insofern eine funktionale Komponente, als es doch die funktionale Organisation eines Organismus ist, die den Grund für die biologische Bedeutung der Formen enthält und die damit die Ursache für die Möglichkeit zur Formulierung typologischer Gesetze wie dem Korrelationsprinzip darstellt.

Vielfach beschrieben wird in der vergleichenden Morphologie des 19. Jahrhunderts das Phänomen des Wechsels einer Funktion bei einem morphologisch einheitlichen Teil von verwandten Organismen (Dohrn 1875: »Funktionswechsel«; ↑Funktion). Diese Erscheinung zeigt, dass die morphologische Gliederung des Organismus nicht parallel zu einer

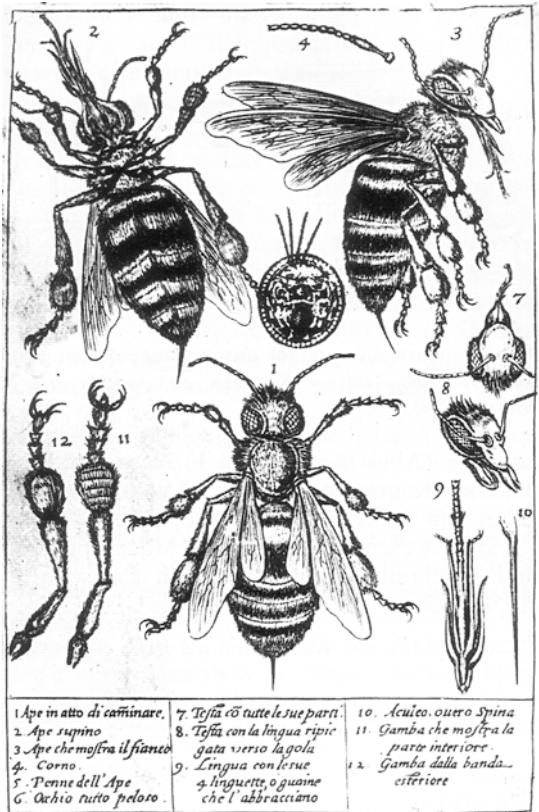


Abb. 323. Morphologie der Honigbiene und ihrer Organe. Eine der ersten mit Hilfe des Mikroskops angefertigten biologischen Darstellungen (aus Stelluti, F. (1625). *Apiarium* [Einblattdruck]).

funktionalen Systematik verläuft. Die Systematik der Formen und der Funktionen eines Organismus lässt sich nicht immer einfach aufeinander abbilden (Benninghoff 1935: »Funktionelle Systeme decken sich nicht vollständig mit den Bauplangliedern«²⁴). So wie eine Funktion durch verschiedene Formen wahrgenommen werden kann (z.B. die Temperaturregulation durch Transpiration oder Stoffwechselaktivität), kann auch eine Form mehrere Funktionen abdecken (z.B. die Leber). Funktionelle Systeme eines Organismus müssen sogar an überhaupt keine klar räumlich umrissene Form gebunden sein, wie das Beispiel des Immunsystems zeigt.

Mitte des 19. Jh.: »disziplinärer Zusammenbruch«

Mit dem Aufblühen der Physiologie seit Mitte des 19. Jahrhunderts ist ein korrespondierender Niedergang der Morphologie verbunden, der bis in die Gegenwart anhält (↑Biologie: Abb. 65). L. Nyhart spricht

in diesem Zusammenhang von einem »disziplinären Zusammenbruch« der Morphologie.²⁵ Die Morphologie gerät u.a. in eine Krise, weil viele ihrer Konzepte im Rahmen einer naturphilosophischen Einstellung gewonnen wurden – diese gilt aber im Laufe des 19. Jahrhunderts zunehmend als überholt, weil nicht empirisch fundiert. Mit dem Erfolg der Zellentheorie wird außerdem eine einheitliche Basis zur Erklärung und Beschreibung der Organismen ermöglicht, die die übergeordnete Ebene der Morphologie überflüssig zu machen droht.

Einen zumindest zeitweiligen Aufschwung erlebt die Morphologie aber unter dem Einfluss der Evolutionstheorie, insofern sie entscheidend an der Rekonstruktion phylogenetischer Transformationsreihen beteiligt ist. Der vergleichende Morphologe C. Gegenbaur deklariert es 1875 zum ausdrücklichen Programm der Morphologie, die Abstammungsverhältnisse zwischen den verschiedenen Formen zu klären und damit der Anatomie, Entwicklungsbiologie und Paläontologie einen übergeordneten Rahmen zu geben.²⁶ Am Ende des Jahrhunderts nimmt die Entwicklung dennoch eher den umgekehrten Lauf, indem sich die Lehren von der Struktur und Genese der Organismen (z.B. die Zytologie und Entwicklungsphysiologie) von der Morphologie emanzipieren und diese zu ihrer Hilfswissenschaft machen.²⁷

Morphologie als Hilfswissenschaft der Physiologie

Für die Zoologen C. Bergmann und R. Leuckart bildet es 1852 ein Programm für die Zukunft, die Morphologie »zu einem Theile der Physiologie« werden zu lassen; Ziel sei es, eine »Physiologie der Plastik« zu entwickeln.²⁸ Eine ausdrückliche Priorität der Physiologie gegenüber der Morphologie und Anatomie wird 1865 von dem französischen Physiologen C. Bernard behauptet. Die Physiologie ist für ihn gegenüber der Anatomie die tiefere (»plus profonde«²⁹) und komplexere³⁰ Wissenschaft; die Anatomie sollte ihr daher als Hilfswissenschaft untergeordnet werden³¹: »l'anatomiste ne sait rien interpréter par l'anatomie seule«³²; »l'anatomiste ne peut jamais aller au delà de ce que lui apprend la physiologie«³³. Der einzige Wert der Anatomie bestehe darin, Gewebe und andere Teile eines Organismus identifizieren und wiedererkennen zu können.

Die Etablierung der Physiologie im 19. Jahrhundert zieht es auch nach sich, dass viele Aspekte, die anfangs als Thema der Morphologie gesehen wurden, später der Physiologie (und Entwicklungsbiologie) zugerechnet werden. Dies betrifft v.a. alle dynamischen Aspekte der Veränderung der Gestalten. Die Morphologie wird in der zweiten Hälfte des 19.

Jahrhunderts damit zu einer reinen Lehre der statischen Bauverhältnisse der Organismen. So sieht es auch E. Haeckel, indem er 1866 die Morphologie als **Biostatik** (»organische Morphonomie«) bezeichnet und ihr die Physiologie als **Biodynamik** (»organische Phonomie«) gegenüberstellt.³⁴ Beide Ausdrücke erscheinen bereits vor Haeckel in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts: Biostatik seit 1817 (Niemann 1817) und Biodynamik seit 1820 (↑Physiologie). Bis zur Jahrhundertmitte wird »Biostatik« aber meist im Sinne einer statistischen Bevölkerungslehre, also einer Biostatistik verwendet (↑Population).³⁵ Erst seit den 1850er Jahren wird der Ausdruck in Abgrenzung von der Physiologie auf die statischen Verhältnisse eines lebendigen Körpers und seiner Bestandteile angewandt (Walser 1850: Es müsste »Aufgabe der Biostatik sein, die allgemeinen Gesetze der Mechanik auf die Lebenserscheinungen anzuwenden«³⁶; Kletzinsky 1857: »Biostatik und Biodynamik des Chinins«³⁷).

Sich dem Zeitgeist entgegenstellend, wehrt sich Haeckel gegen eine methodische Gegenüberstellung, in der der Physiologie der »höhere Rang« einer erklärenden Wissenschaft, der Morphologie aber lediglich die Rolle einer »untergeordneten Hilfswissenschaft« zugeschrieben wird.³⁸ Er behauptet dagegen eine strenge Koordination der beiden Wissenschaften: »Die Physiologie oder Biodynamik beschreibt und erklärt die Leistungen (Functionen, Bewegungen, Kräfte) der Organismen. Die Morphologie beschreibt und erklärt die Formen (äussere Gestalt und innere formelle Zusammensetzung) der Organismen.«³⁹ In einer gewissen Spannung steht diese Nebenordnung aber doch mit einem von Haeckel formulierten Grundsatz: »Jedes Sein wird nur durch sein Werden erkannt«.⁴⁰ Auch das Werden der organischen Gestalten ordnet Haeckel offensichtlich der Morphologie zu, so dass diese keine reine Lehre der statischen Formen bleibt: In Haeckels Systematik der biologischen Teildisziplinen wird die Morphologie zunächst in *Anatomie* und *Biogenie* geschieden, erstere dann weiter unterteilt in *Tektologie* (Strukturlehre) und *Promorphologie* (Grundformenlehre) und letztere in *Ontogenie* (Individualentwicklung) und *Phylogenie* (Stammesentwicklung) (↑Biologie: Abb. 57).

Trotz dieser Bemühungen Haeckels und anderer Morphologen findet die beherrschende Stellung der Morphologie innerhalb der biologischen Forschung am Ende des 19. Jahrhunderts ein Ende. Beschrieben wurde dieser Prozess durch eine Bewegung der »Revolution gegen die Morphologie«.⁴¹ Nicht mehr allein die vergleichende Perspektive der Beschreibung von organischen Formen, sondern die Erklärung ihrer

Entstehung im Rahmen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung und ihrer Weitergabe von einer Generation zur nächsten durch Mechanismen der Vererbung bilden die entscheidenden Fragen, die zur Formulierung neuer experimentell orientierter Forschungsprogramme der ↑Entwicklungsbiologie, ↑Evolutionsbiologie und ↑Genetik führen.

Der Botaniker K. Goebel erkennt der Morphologie zu Beginn des 20. Jahrhunderts keinerlei Selbstständigkeit mehr zu; er hält sie für eine vorläufige, bloß beschreibende Disziplin: »Morphologisch ist das, was sich physiologisch noch nicht verstehen lässt«⁴². Und der Zoologe A. Meyer behauptet 1926, die Morphologie sei »überall da erledigt und entbehrlich, wo die von ihr beschriebenen Formverhältnisse physiologisch durchschaut sind«.⁴³ Die Morphologie erscheint insofern als Krücke für eine noch nicht vollendete Physiologie.

Selbst Vertreter des Faches treten im 20. Jahrhundert zurückhaltend und meist ohne weitreichende Ansprüche auf. H. Weber leitet seine Darstellung der »Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart« 1955 mit der Feststellung ein: »Es ist ein Wagnis, in der Gegenwart [vor einem Auditorium von Zoologen] über Morphologie zu sprechen«; denn die Morphologie sei in der Wahrnehmung der meisten Biologen »günstigenfalls ein Mann auf verlorenem Posten – bemitleidenswert und ein wenig lächerlich«. Wohl zutreffend charakterisiert Weber die verbreitete Sicht auf die Morphologie, wenn er schreibt, sie sei »bei milder Beurteilung eine im wesentlichen abgeschlossene Disziplin mit einer unbestreitbaren Bedeutung für die zoologische Propädeutik, weniger wohlwollend betrachtet eine Pseudowissenschaft ohne die Möglichkeit exakter Problemlösungen und daher selbst im Unterricht mit Nichtachtung zu strafen«.⁴⁴

Renaissance im Rahmen der Gestalttheorien

Parallel zu ihrem Niedergang auf breiter akademischer Front erlebt die Morphologie allerdings in einigen akademischen Nischen eine gewisse Renaissance, die u.a. von den organischen Gestalt- und Ganzheitslehren der ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts ausgeht (↑Ganzheit) und in der manche Biologen ihre Untersuchungen direkt an Goethe anzuschließen versuchen. Diese Renaissance ist aber zugleich mit der Einsicht in das Ende der Morphologie als erkländer Wissenschaft verbunden. Der Botaniker W. Troll konstatiert gleich zu Beginn seiner grundlegenden Arbeit über »Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte« (1928), dass die Morphologie »als selbständige Disziplin ihrem Ende entgegenzugehen scheint«.⁴⁵

Sein Versuch der Rettung der Morphologie besteht darin, sie als Gestalttheorie zu konstituieren. Als solche sieht er sie als »immanenterweise idealistische Wissenschaft«.⁴⁶ Ihre Aufgabe sei es nicht, die Entstehung der Gestalten kausal zu erklären, sondern sie »abzuleiten«⁴⁷, d.h. ihre Arbeit bestehe darin, eine gegebene Gestalt durch eine Reihe von Transformationsschritten in andere Gestalten zu überführen. Die Morphologie als Lehre der Gestalten hat nach Troll »das Bleibende« zum Gegenstand: »der Strom von Ursache und Wirkung geht bloß durch sie hindurch [...]. Die Form, als Erscheinung der Idee, besteht also zwar in der Ebene der Kausalität, ist aber nicht von dieser Ebene und kann, als außer ihr liegend, aus ihr heraus nicht begriffen werden. Morphologisch ist demnach das, was sich physiologisch, das ist kausal, überhaupt nicht verstehen lässt«.⁴⁸ Die Morphologie ist in den Augen Trolls demnach ausdrücklich keine erklärende Kausalwissenschaft, sondern eine anschauende Vergleichswissenschaft: »An die Stelle der kausalen Erklärung tritt in ihrem Bereich, wo das Auge allein regiert, die Ableitung«.⁴⁹ Die Ableitung besteht hier nicht in dem Nachweis einer entwicklungsgeschichtlichen Reihe – diese wäre ja wieder kausal –, sondern in der Anwendung einer ästhetisch-typologischen Klassifikation. Der Erfolg der Ableitung sei daher als Evidenz mit dem Charakter einer Offenbarung zu verstehen: »Es ist das Gelingen einer Ableitung, wie wenn die Sonne aufgeht«.⁵⁰ Die Morphologie ist für Troll damit keine rein auf das empirische Material bezogene Wissenschaft, sondern sie enthält stets auch idealistische Bezüge: »Die Morphologie betrachtet die Gestalt nicht als Materie, sondern als in ihr ausgedrückte Erscheinung, die sich allein dem Sinne des Auges erschließt. Gestalt ist für sie die anschaulich erfaßte Ganzheit des Organismus und als solche unanalysierbar, d.h. sie geht, wie die exakten Wissenschaften vom »Element« (ob dieses nun Elektron, Atom oder Mizell heißt), aus von der Gestalt und sucht deren Wesen, ihre innere Einheit, im gegenseitigen Vergleich mit anderen Gestalten zur Anschauung zu bringen«.⁵¹

Verwandte Auffassungen zur Morphologie vertritt Mitte des 20. Jahrhunderts der Zoologe A. Portmann in Bezug auf die »Tiergestalt«.⁵² Portmann bringt die Morphologie insbesondere in Zusammenhang mit der ↑Selbstdarstellung des Organischen: »Die Morphologie [...] ist die Wissenschaft von der Selbstdarstellung der Organismen und klärt gemeinsam mit der Physiologie die besonderen Formmerkmale der Organismen, die als Anpassungen an die Umgebung, an den Stoffwechsel oder an die Arterhaltung zu verstehen sind.«⁵³

In einer Zeit, in der Genetik und Entwicklungsbiologie rasante Fortschritte mit ihrer kausal-analytischen Methodik machen, hängt allerdings kaum mehr ein Biologe einer akausalen Morphologie an. Fraglich ist es v.a., ob die Morphologie es zur Aufstellung allgemeiner Gesetze der Formen und Formbildungen bringen wird.

Grundformenlehre

Ein immer wieder aufgegriffenes Programm der Morphologie besteht darin, organische »Grundformen« zu identifizieren, die als wiederkehrende Strukturelemente in Organismen erscheinen. Insbesondere ausgehend von den Symmetrieverhältnissen von Organismen sind diese Grundformen in ein System gebracht worden (s.u.). Kritisch ist gegen diese »Grundformenlehre« angeführt worden, dass die äußere Beschreibung der Organismen nach ihren Symmetrieverhältnissen die eigentlichen formgebenden Prozesse, die im Laufe der Ontogenese ablaufen, außer Acht lässt. Morphologisch interessant sind nicht allein die resultierenden äußeren Formen der Organismen, sondern vielmehr die möglichen Gesetzmäßigkeiten in den Ursachen dieser Formen. Es bleibt ein bisher nur unvollständig eingelöstes Programm der vergleichenden Morphologie, nicht nur geometrische Figuren anzugeben, die den Organismen ähneln, sondern die Gesetze der Individualentwicklung, die zu diesen Formen führen, selbst zu formulieren. Bei der Komplexität der betrachteten Prozesse kann aber auch bezweifelt werden, dass diese überhaupt sich dem Schema allgemeiner Gesetze fügen und damit eine eindeutige Systematik ergeben.

Als Leitbild für die systematische Erfassung der Gestalt der Organismen und Organe findet sich in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts im Periodensystem der chemischen Elemente. In den Worten des Pioniers M. Nowikoff ist es das Ziel, die Gestalten der Organismen als »Ausdruck allgemeiner, in der lebenden Natur liegender Gesetze der Formbildung« zu interpretieren.⁵⁴ Nowikoff präsentiert »periodische Tabellen«⁵⁵, die als Grundlage für eine Klassifikation der organischen Formen bei sehr unterschiedlichen Tieren fungieren. Nowikoff bezieht sich dabei auf die Formen von Gehäusen, Zentralnervensystemen, Augen, Leuchtorganen und Bewegungseinrichtungen. Die einzelnen Formtypen, so z.B. die Gehäuse in Form von Becher, Röhre oder Spirale oder die Nervensysteme in Form von Netz, Markstrang oder Ganglien treten in jeweils verschiedenen phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen auf und bilden so jeweils eine Periode.

Auch in der heutigen Debatte um die Gesetze der Formbildung taucht der alte morphologische Traum eines Periodensystems der organischen Formen immer wieder auf. Im Programm der strukturalistischen Entwicklungsbiologie erscheint er z.B. bei B. Goodwin in den 1980er Jahren. Nach Goodwin soll sich eine »rationale« Systematik der Formen von dem historischen Ansatz der durch die Evolutionstheorie dominierten Biologie befreien und stattdessen die Formen nach ahistorischen »idealen Gesetzen der Formbildung« klassifizieren: »The rational taxonomy which could emerge from a logical classification of these forms would be quite independent of the actual historical sequence of appearance of species, genera and phyla, just as the periodic table of the elements is independent of their historical appearance, and is compatible with a great variety of possible sequences«.⁵⁶ Auch den Begriff der Homologie will Goodwin in diesem Sinne nicht mehr als genealogisches, sondern als rein morphologisches Konzept verstehen (»homological equivalence is independent of history. [...] it provides the basic tool for a logical classification of forms in terms of their generative principles«).⁵⁷

Mit dem strukturalistischen Ansatz der Entwicklungsbiologie tritt an die Stelle des älteren Forschungsprogramms, dem zufolge die *Ergebnisse* der ontogenetischen Prozesse, d.h. die am Ende der Entwicklung stehenden Gestalten, systematisiert werden, ein neuer Ansatz, der von den *Prozessen* der Morphogenese ausgeht, um die möglichen Gesetze der Gestaltbildung zu formulieren. Auf genetischer und molekularbiologischer Ebene können dabei in der Eireifung und frühen Morphogenese spezifische Gene und konstante Mechanismen gefunden werden, die bei sehr unterschiedlichen Tierformen vorkommen. Insgesamt stecken die Versuche zur systematischen Klassifikation der organischen Formen und Formbildungsprozesse aber noch in den Anfängen.

Methodik der Morphologie

Strittig sind bis in die Gegenwart die methodische Grundlage und die Abgrenzung des Gegenstandes der Morphologie. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird eine Diskussion darüber geführt, inwiefern die Morphologie allein an Strukturen orientiert sein soll oder auch funktionale Aspekte darzustellen habe. R.E. Snodgrass plädiert 1935 für die zweite Alternative: »Morphology [...] must be intimate with function, since it must see forms as plastic physical adaptations to the work to be performed«.⁵⁸ G.F. Ferris hält dagegen 1948 eine nicht auf die Funktion der organischen Teile bezogene Morphologie für den

methodisch saubereren Ansatz: »We postulate that it is not the business of the student of comparative morphology, to inquire into the function of a structure. It is his business merely to trace the history of a structure«⁵⁹. Von philosophischer Seite wird darauf hingewiesen, dass viele der morphologischen Konzepte an sich bereits auf physiologischer Grundlage beruhen und daher eine funktionsfreie Morphologie kaum möglich erscheint. M. Beckner stellt daher 1959 fest, dass die morphologischen Konzepte immer schon im Hinblick auf physiologische Vorgänge entworfen würden: »[T]he morphologist chooses his concepts in order that his descriptions convey as much as possible of the workings of the organism being described. Physiology is the theory that mediates these inferences, and physiology is the theory which must inform the building of morphological concepts«⁶⁰. »Herz« ist z.B. eine morphologische Kategorie, die weitgehend unabhängig von der Gestalt des damit bezeichneten Körpers ist, sondern sich auf seine Wirkung innerhalb des Organismus bezieht. In Organismen ganz unterschiedlicher Klassen können daher einander funktional analoge, aber strukturell verschiedene Teile als »Herzen« beschrieben werden.

Von einer Eigenständigkeit der Morphologie gegenüber der Physiologie kann also nicht die Rede sein. Die Bestimmung morphologischer Einheiten erfolgt nicht einfach durch die Beschreibung ihrer äußeren Form und inneren Struktur, sondern unter Bezug auf ihre Relation, die sie zu den anderen Einheiten haben. Oder, wie es A. Benninghoff 1935 formuliert: »Es gibt im Organischen keine freien autonomen Formen, sie stehen alle unter einer Art von gegenseitigem Formdruck. [...] Jede Form mit ihrer Funktion bekommt erst dann Sinn, wenn ich sie auf ein höheres System beziehe«⁶¹. Die Inbezugsetzung einer Form auf ein übergeordnetes System erfolgt in der Regel dadurch, dass ihr eine Funktion zugeschrieben wird: Herz, Niere, Lunge, Magen etc. sind morphologische Einheiten, die ihre Bestimmtheit in ihrer Funktion relativ zu anderen Organen eines Organismus verdanken.

Trotz dieser funktionalistischen Bezüge gilt aber die Vergleichung der Formen bis in die Gegenwart als die grundlegende Methode der Morphologie. Die Morphologie wird außerdem vielfach nicht als bloße »Formenkunde« verstanden, sondern als vergleichende »Homologienforschung«⁶². Eine rein beschreibende Formenlehre wird seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhundert *Morphografie* genannt (Burdach 1810: »Die Morphographie des menschlichen Körpers [...] untersucht die mechanischen Eigenschaften und Verhältnisse der einzelnen Theile«⁶³). Für K.F.

Burdach bildet die »Morphographie« 1814 nach der »Technik der Morphologie« den zweiten Schritt der Morphologie, insofern sie nicht mehr auf das Einzelne gerichtet ist, sondern »synthesirt«, d.h. die Ergebnisse der Analysen zusammenfasst und »ein getreues Bild von den räumlichen Verhältnissen des Körpers« schafft.⁶⁴ Den letzten Schritt der Morphologie bildet nach Burdach die »Morphotheorie«, in der funktionale Beurteilungen im Zentrum stehen, insofern sie »den Grund und den Zweck von jeder Besonderheit der Form« erforscht.⁶⁵ Der Zoologe K.V. von Heusinger versteht unter der Morphografie 1822 »die Struktur-Beschreibung, die sich mit der Beschreibung der größeren, leichter in die Augen fallenden Theile des Thierkörpers beschäftigt«⁶⁶. Für die Morphografie der Pflanzen und Tiere schlägt von Heusinger die Ausdrücke *Phytografie* bzw. *Zoografie* vor (↑Biologie).

Als eine klassische Teildisziplin der Biologie kann die Morphologie angesehen werden, weil in ihr – anders als in der Evolutionstheorie – der individuelle Organismus den methodischen Grundbegriff bildet. In der Morphologie wird der Organismus nicht als Element in eine sich verändernde Population gestellt, sondern die Verhältnisse in dem sich bildenden und erhaltenden Organismus selbst bilden den Gegenstand der Analyse. In der Morphologie werden die Aspekte der internen Herstellung und der Erhaltung der konkreten Formen untersucht, zu denen der Transformationsprozess der Evolution geführt hat und die den Ausgangspunkt für weitere Transformationen bilden. Die Gestalt der Organismen, wie sie in der Morphologie untersucht wird, stellt damit ein die Perspektiven der Biologie vermittelndes Phänomen dar. In ihr ist enthalten: der Organismus als Einheit der Organisation und Regulation und der Organismus als historisches Produkt, als Glied einer Transformationskette, das nach Ähnlichkeiten des Baus, der Lebensweise und der Verwandtschaft klassifiziert werden kann. Insofern die Gestalt und das Verhältnis der Teile zueinander den besonderen Fokus der Morphologie bildet, kann sie als die der ↑Anatomie übergeordnete Teildisziplin der Biologie gelten: Die Morphologie betrachtet nicht nur die Form der inneren Organe eines Organismus, sondern primär den ganzen Organismus in seiner Einheit und Geschlossenheit. Ein zentrales Thema der Morphologie bilden daher auch die seit der Antike aufgestellten Prinzipien der »Korrelation« und »Konnexion« sowie der »Einheit des Plans« (s.u.).

Der organismuszentrierte Ansatz der Morphologie bedingt auch die anfängliche Distanz vieler Morphologen zur Evolutionstheorie, die sich bis zur Mitte

des 20. Jahrhunderts hält und später kritisch kommentiert wird. Besonders M. Ghiselin beschreibt diese Distanz als ein *Versagen* der Morphologie, ein Versagen sowohl hinsichtlich der Annahme der Evolutionstheorie als auch hinsichtlich eines positiven Beitrags zu ihrer Etablierung (1980: »The failure of morphology to assimilate Darwinism«⁶⁷; 2006: »The failure of morphology to contribute to the modern synthesis«: »morphology contributed virtually nothing to the Synthesis«⁶⁸). Gestützt wird diese Einschätzung u.a. durch die Tatsache, dass die Begründer der Synthetischen Theorie der Evolution, T. Dobzhansky, E. Mayr, G.G. Simpson und J.S. Huxley, in ihren zentralen Schriften zur Begründung der Synthese die Morphologie kaum behandeln und zu integrieren versuchen – selbst dann nicht, wenn sie selbst morphologisch gearbeitet haben.

Ghiselin versteht die Morphologie als eine bloß formale beschreibende Disziplin (»a formal, descriptive science«), die lediglich Daten für andere Disziplinen, die kausale Erklärungen liefern können, zur Verfügung stelle.⁶⁹ Viele Morphologen des 20. Jahrhunderts bemühen sich allerdings darum, die Morphologie selbst als eine Erklärungswissenschaft zu etablieren (s.u.).

Im 20. Jahrhundert zerfällt die Morphologie in verschiedene Schulen, die einen jeweils eigenen Ansatz pflegen und eine eigenständige Terminologie entwickeln. Gemeinsam ist den meisten Ansätzen die Betonung der engen Verbindung der Morphologie mit der Physiologie. Die wichtigsten Strömungen der Morphologie sind die *idealistische Morphologie*, die *Funktionsmorphologie*, die *Konstruktionsmorphologie* und die *Evolutionsmorphologie*.

Idealistische Morphologie

Eine Kennzeichnung der Morphologie (der Pflanzen) als »idealistisch« nimmt der Botaniker A. Braun 1862 vor: »Die Morphologie ist ihrer Natur nach idealistisch; ohne die Idee des Lebens fehlt ihr das innere Band ihrer Anschauungen«.⁷⁰ Was genau damit gemeint ist, bleibt bei Braun etwas unscharf. Der Begriff steht bei Braun im Zusammenhang mit Überlegungen zu dem »hervorstechendsten Charakter aller Organisation«, nämlich der »nicht zufälligen, sondern gesetzlichen Harmonie des organischen Baus«, die einen »Plan« und dieser wiederum einen »Gedanken, der ihn erfaßt«, voraussetze, so dass die »lebendigen Geschöpfe« zu Recht als »Natur- oder Schöpfungsgedanken« bezeichnet werden könnten.⁷¹ In der Morphologie geht es nach Braun darum, den »lebendigen Zusammenhang der Erscheinungen zu

erfassen, in der Gestalt überall den Ausdruck, in der Entwicklung die Geschichte des Lebens zu erkennen«.⁷²

Die Abhebung einer modernen empirischen Morphologie von einer älteren, idealistischen Morphologie geht auf den Botaniker und Botanikhistoriker J. Sachs zurück. Die ältere Strömung der Morphologie der Pflanzen nimmt nach Sachs' Meinung von 1875 ihren Ausgang von Goethes Metamorphoselehre, und zu ihr rechnet er auch C.F. Schimpers und A. Brauns Blattstellungslehre.⁷³ Diese ältere Morphologie sei Ausdruck einer »idealistisch platonisierenden Naturbetrachtung«.⁷⁴ Ihr stellt er die moderne »inductive Morphologie« gegenüber, die seit der Jahrhundertmitte von H. von Mohl, M.J. Schleiden, C. von Nägeli, F.A.N. Unger und F.W.B. Hofmeister getragen werde. Unterschieden seien die beiden Richtungen in ihrem methodischen Ansatz: Während die idealistische Lehre »die neuen Tatsachen einem Schema alter Begriffe einordnet«, bediene sich die induktive Morphologie einer Methode, die »aus neuen Tatsachen neue Begriffe ableitet«.⁷⁵ Das Verfahren der idealistischen Morphologie charakterisiert Sachs als dogmatisch, intolerant und konservativ. Es behindere aufgrund seines teleologischen Ansatzes den empirischen Fortschritt, weil es die Kausalität verwerfe und stattdessen die Natur aus Zweckbegriffen erklären wolle.⁷⁶ Dieser Einschätzung schließen sich im 20. Jahrhundert die meisten Botaniker an, so dass die Morphologie alten Stils nachhaltig diskreditiert bleibt.

Die Quellen der idealistischen Morphologie können in der Vorstellung konstanter Arten und der Formung jedes Individuums nach dem Modell eines Arttypus gesehen werden. Neben der platonisch-christlichen Tradition ist es die vergleichende Morphologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts, die ein solches Bild von Arten zeichnet, im Besonderen z.B. Buffon – und zwar trotz seiner Ablehnung eines realistischen Artbegriffs (↑Typus; Art).

Die Bezeichnung »idealistische Morphologie« (engl. »idealistic morphology«) erscheint 20 Jahre nach Sachs' vehementer Kritik des Ansatzes im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.⁷⁷ Sie wird auch zu dieser Zeit meist in disqualifizierender Absicht gebraucht, um die nicht phylogenetische, sondern typologische Grundlage einer Morphologie herauszustellen.⁷⁸ So urteilt K. Goebel, der den Ausdruck wohl als erster 1893 verwendet, die »idealistische Morphologie« habe »seit 30 Jahren statt neuen Gedanken höchstens neue Namen hervorgebracht« und »die vor ihrem Auftreten schon vorhandenen Anfänge einer experimentelle Morphologie zurückgedrängt«.⁷⁹

Von Anhängern der Evolutionstheorie, insbesondere aus dem englischsprachigen Raum, dient die Bezeichnung ›idealistische Morphologie‹ im 20. Jahrhundert allgemein zur Bestimmung einer Position, die als Gegenentwurf zu einer auf der Evolutionstheorie aufbauenden Interpretation der Morphologie verstanden wird.⁸⁰ Abgelehnt wird das idealistische Moment, das in der Bildung von Einheiten (↑Typen) besteht, die keine wirkliche Entsprechung in der Natur haben. Die objektive Geltung der Typen könne durch keine klare empirische Methodik garantiert werden. Explizit bezeichnet auch A. Naef 1919 die gesamte Morphologie vor der Durchsetzung der Evolutionstheorie als ›idealistisch‹. In ihr seien typologische Zusammenhänge erkannt, jedoch in »ideeller, d.h. mit der Annahme realer Abhängigkeit zunächst nicht verknüpfter« Weise vorgestellt worden.⁸¹

Vereinzelte Versuche der Begründung einer unabhängig von der Evolutionstheorie stehenden Morphologie entwickeln sich seit dem zweiten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts ausgehend von der Gestalttheorie und mathematischen Analysen der Formbildung. Im Rahmen dieser Ansätze werden nicht Anpassungen an die Umwelt als letzte Ursache der Form gesehen, sondern diese werden als Ausdruck allgemeiner organischer »Gestalten« oder physikalisch-chemischer Gesetze gesehen. Für die zweite Möglichkeit plädiert D'Arcy Thompson, insofern er der Auffassung ist, »dass die Formen vom Spiel physikalischer Kräfte abhängig und die Formvarianten eine direkte Folge einfacher quantitativer Änderungen im Bereich dieser Kräfte sind«.⁸² Daher sei auch für die Biologie eine Systematik der Formen möglich, die nicht den historischen Aspekt der genealogischen Verwandtschaft als Kriterium der Einteilung verwendet, sondern die stattdessen nach einem strukturellen System verfährt, das dem ähnelt, welches der Physiker zur Ordnung der Formen von Tropfen oder der Struktur der Kristalle verwendet.⁸³ Ausgangspunkt der methodischen Analyse der Formen müsse dabei die Gestalt des Organismus als Ganzer sein. Das Verfahren der Genetik, einzelne »Merkmale« zu isolieren und miteinander zu vergleichen, bleibe daher immer Stückwerk. Eine Untersuchung der Transformation der organischen Formen müsse stets die Korrelation der einzelnen Merkmale, ihre wechselseitige Beziehung zueinander berücksichtigen: »[W]enn der Morphologe ein Tier Punkt um Punkt, Merkmal um Merkmal mit einem andern vergleicht, sind diese Vergleiche zu oft nur das Ergebnis künstlichen Sezierens und Analysierens. Denn der lebende Körper ist ein einheitliches und unteilbares Ganzes, bei dem wir keine scharfe Grenze selbst zwischen dem Kopf und dem

Rumpf, dem Muskel, der Sehne und dem Knochen entdecken können«.⁸⁴ Zum Vergleich der Organismen in ihrer ganzen Gestalt entwickelt D'Arcy Thompson ein eigenes Verfahren, die »Koordinaten-Methode«⁸⁵, die darin besteht, die äußere Gestalt des Organismus einem kartesischen Koordinatensystem einzubeschreiben und durch Deformationen dieses Systems seine mögliche Transformation in andere, verwandte Formen nachzuzeichnen und anschaulich zu machen. Bekannt geworden sind v.a. die so entstehenden grafischen Darstellungen der Gestalt von Fischen, die aus den verschiedenen Deformationstypen einer Ausgangsform abgeleitet sind (↑Form: Abb. 132).

Einen gestalttheoretischen Hintergrund haben die Versuche des Botanikers W. Troll zur Wiederbelebung der idealistischen Morphologie. Troll will die immer wieder als Musterbeispiel für Analogien behandelte Ähnlichkeit zwischen Beuteltieren und höheren Säugetieren nicht als Anpassungsähnlichkeiten, sondern als gemeinsame *Gestalttypen* erklären. Er führt 1928 zu diesem Beispiel aus: »Es ist hier aber doch sehr die Frage, ob die Mannigfaltigkeit dieser Typen nicht größer ist als die der Lebensbedingungen und ob hier nicht etwa Gestalttypen vorliegen, so daß man sogar sagen könnte: der Marder, die Maus, der Maulwurf in der Organisation des Beuteltieres. Danach besäße die Natur gleichsam eine »Musterkarte«, welche sie ihren Gestaltungen zugrunde legt«.⁸⁶ Marder, Maus und Maulwurf stellen für Troll also Gestalttypen dar, die auf verschiedene Weise mehrmals in der Evolutionsgeschichte der Lebewesen entstanden sind. Die Ähnlichkeiten dieser Gestalten sind dabei nicht als Anpassungsähnlichkeiten zu deuten, weil sie nicht das Ergebnis der Anpassung an die Umwelt zu interpretieren seien, sondern als morphologische Typen, die einem jeweils eigenen Entwicklungsgesetz folgen. Der Typus ist für Troll das Ursprüngliche; er ist Idee und nicht selbst wieder Produkt einer Abbildrelation zur Umwelt.

Für eine idealistische Morphologie argumentiert 1936 auch B. Steiner. Er ist der Auffassung, der Begriff der Morphologie müsse »ganz unabhängig von der Dynamik der Lebenserscheinungen festgehalten werden«⁸⁷ und sei methodisch und sachlich klar unterschieden von der »Stammbaumbiologie«⁸⁸. Er definiert allgemein: »Idealistische Biologie [...] ist die Erforschung systematischer Zusammenhänge unter dem Begriff der Methexis, der Verkörperung einer vorbildlichen Idee, mit bewußter Ausschaltung real genetischer Theorien, d.i. dem Abstimmen von einem wirklich existierenden Urtier. Systematische Beziehungen, die die Erforschung des Einen, das in

Vielem ist und von Vielem ausgesagt werden kann, sind logischer Art [...]: in der Zeit erfolgt nur ihre verschiedene Realisierung«⁸⁹. Weil die Morphologie damit auf eine reine Gestaltlehre festgelegt ist, kommt er zu folgender radikaler Einschätzung: »Morphologie läßt sich [...] nur dann voraussetzungslos und unverfälscht betreiben, wenn jeglicher Gedanke an die deszendenztheoretische Phylogenese wegfällt«.⁹⁰

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts betonen dagegen verschiedene Autoren die Vereinbarkeit von »idealistischer« und evolutionstheoretisch orientierter Morphologie. Daher empfiehlt A. Remane 1956, statt von »idealistischer Morphologie«, angemessener von *reiner Morphologie* zu sprechen.⁹¹ Und auch H.A. Froebe hält 1971 die Unterscheidung von »idealistisch« und »realistisch« in diesem Zusammenhang für »unnötig«. Eine typologische »Theorie der Beziehung« und eine phylogenetische »Theorie der Abstammung« müssten sich nicht ausschließen, sondern könnten sich gegenseitig erhellen.⁹²

Rationale Morphologie

Als »rationale Morphologie« wird von B. Goodwin und G. Webster 1982 eine Richtung innerhalb der Morphologie bezeichnet, die den Ansatz der idealistischen Morphologie von entwicklungsbiologischer Seite verteidigt, insofern in der Entwicklung allgemeine, vom konkreten Verlauf der Evolution unabhängige »Gesetze der Transformation« angenommen werden.⁹³ Zu dieser Terminologie ist bemerkenswert, dass schon Goethe ein Verfahren der Morphologie als »rationell« bezeichnet, bei dem nicht »empirisch« von »der besondern Bildung eines Geschöpfes« ausgegangen wird, sondern vielmehr die Betrachtung der »vollkommensten Tiere« am Anfang steht⁹⁴ (vgl. auch Canstatt 1845: »rationelle Morphologie der Hautkrankheiten«⁹⁵).

Der programmatische Anspruch der rationalen Morphologie Goodwins und Websters besteht im Wiedergewinn des Organismus als der fundamentalen Einheit der Biologie. Sie stellen sich dem Darwinismus insofern entgegen, als dieser Organismen wesentlich als eine Sammlung von Merkmalen konzipiert, die jeweils seine Anpassung an verschiedene Umweltfaktoren sicherstellen. Das Programm der rationalen Morphologie ist demgegenüber ein Vorschlag für eine von der Einheit des Organismus ausgehende Theorie der ganzheitlichen Gestaltbildung. Eine solche Theorie erscheint den Autoren notwendig, wenn die Biologie in diesem Bereich nicht lediglich in dem Status einer historischen Erzählung und in einer Beschreibung von Einzelfällen verharren soll:

»We argue that the theory of evolution provides only limited insight into the problem of form as regards both the causal explanation of form and the relations between forms. We suggest that what is required is the development of a specific causal-explanatory theory of form, a theory of morphogenesis in the most comprehensive sense, and that such a theory will be as fundamental to biology, if not more so, at least as the theory of evolution«.⁹⁶

Hinter dem Programm der rationalen Morphologie steht die These, dass sich die Erklärung struktureller Ähnlichkeiten von Organismen nicht in der Alternative von ↑Homologie (Verwandtschaft) oder ↑Analogie (Umweltanpassung) erschöpft. Neben diesen beiden Erklärungsbegriffen tritt die Vorstellung eines *inneren Entwicklungsgesetzes*, das für die Ausbildung der Formen angenommen wird. Ähnliche Organismen können daher neben der Verwandtschaft und als Anpassung verstandener Lebensform auch aufgrund eines gleichen inneren Formgesetzes strukturelle Ähnlichkeiten aufweisen. Im Laufe des 20. Jahrhunderts werden diese Entwicklungsgesetze verschiedentlich auf einen Begriff gebracht: H. Bergson spricht 1907 von einem internen Prinzip der Entwicklungsrichtung (»principe interne de direction«⁹⁷), das für die gleichgerichtete Ausbildung eines Auges bei Wirbeltieren und Weichtieren verantwortlich sei. Ein entwicklungsbiologisches Modell entwirft C.H. Waddington 1957 mit dem Begriff der *Creode* für stabilisierende Prozessketten, in denen sich die Entwicklung von Organismen vollzieht. Er beschreibt die Entwicklung allgemein als einen durch interne Prozesse stabilisierten Pfad (»pathway of change which is equilibrated in the sense that the system tends to return to it after disturbance«) (↑Regulation).⁹⁸ Die entwicklungsbiologische Forschung hat inzwischen zahlreiche solcher Entwicklungspfade auf molekularer und genetischer Ebene beschrieben.

Funktionsmorphologie

Der Ausdruck »Funktionsmorphologie« erscheint am Ende des 19. Jahrhunderts, und zwar zuerst in der Form *funktionelle Morphologie* (Anonymus 1899: »The theory of the functional morphology of bones can be demonstrated mathematically«⁹⁹) in einer Besprechung von J. Wolffs »Lehre von der funktionellen Knochengestalt« aus demselben Jahr¹⁰⁰ (vgl. auch Landacre 1911: »functional morphology«¹⁰¹).

Nach L. von Bertalanffy betrachtet die funktionelle Morphologie »die organischen Formen im Zusammenhang mit ihrer Funktion als bestimmten Funktio-

nen angepaßte, einer bestimmten Umwelt angepaßte Werkzeuge«. ¹⁰² Die Funktionsmorphologie untersucht demnach also besonders Strukturen, sofern sie eine auf die Umwelt bezogene Leistung betreffen. Aber auch die Bedeutung eines Organs in Bezug auf seine Funktion im Organismus kann im Rahmen der Funktionsmorphologie analysiert werden. ¹⁰³ Seit den 1970er Jahren wird der Terminus »Funktionsmorphologie« weitgehend synonym mit dem verbreiteteren *Konstruktionsmorphologie* (s.u.) verwendet. ¹⁰⁴

Als erste systematische Untersuchungen zur Funktionsmorphologie gelten J.A. Borellis Studien aus dem 17. Jahrhundert zu den mechanischen Grundlagen der Fortbewegungsweisen der Tiere auf dem Land, im Wasser und in der Luft. ¹⁰⁵ Borelli vergleicht die Lokomotionsorgane mit mechanischen Werkzeugen, z.B. den Schwanz der Fische mit einem Wrick- oder Steuerruder. Aufgegriffen und weiterentwickelt werden diese Ansätze seit Ende des 18. Jahrhunderts von T.J. Barthez ¹⁰⁶ und J. Müller ¹⁰⁷. Eine genaue mechanische Analyse des Gehens des Menschen unternehmen die Brüder W. und E. Weber 1836. ¹⁰⁸ Einen Überblick über die Arbeiten zur terrestrischen Lokomotion von Säugetieren gibt S. Haughton 1873. ¹⁰⁹ Fortschritte werden am Ende des 19. Jahrhunderts durch den Einsatz der Momentfotografie als Mittel der Bewegungsanalyse erzielt. ¹¹⁰ Eine erste richtungsweisende funktionsmorphologische Studie zu Pflanzen veröffentlicht S. Schwendener 1874. ¹¹¹ Am Ende des 19. Jahrhunderts wird der funktionsmorphologische Ansatz auch auf solche Körperteile der Tiere ausgeweitet, die nicht der Lokomotion dienen, z.B. die Mundwerkzeuge, Klammer- und Haftorgane oder die Verdauungsorgane mit ihren Bewegungen. Seit dem Beginn des 20. Jahrhunderts steht die Funktionsmorphologie in besonderer Verbindung zu technischen Anwendungen (↑Kultur/Biotechnik).

Funktionsanatomie

Vor der Etablierung der Funktionsmorphologie verbreitet sich das Wort **Funktionsanatomie**, das seit Mitte des 19. Jahrhunderts im englischen Sprachraum erscheint (Anonymus 1836: »the functional anatomy of the human body« ¹¹²; Gardner 1856: »functional anatomy« ¹¹³; Gowers 1885: »functional anatomy«: »the consideration of the structural arrangements that subserve special functions« ¹¹⁴; dt. Übers. 1886: »funktionelle Anatomie« ¹¹⁵). J. Schaxel verwendet 1922 den zusammengezogenen Ausdruck »Funktionsanatomie«. ¹¹⁶ H. Böker fasst 1937 alle funktional orientierten Disziplinen der Biologie als *funktionelle Anatomie* zusammen, nämlich die Physiologie, Ethologie und Ökologie; er differenziert

diese von den historischen Disziplinen, der Genetik und Deszendenzlehre, die er als *genetische Anatomie* bezeichnet, und den beschreibenden Disziplinen, die er *deskriptive Anatomie* (Bauplanlehre) nennt ¹¹⁷ (vgl. Anonymus 1798: »anatomie descriptive« ¹¹⁸; Anonymus 1802: »descriptive anatomy« ¹¹⁹; Anonymus 1803: »beschreibende Anatomie« ¹²⁰). Seit Ende der 1930er Jahre wird der Ansatz der Funktionsanatomie besonders von H. Weber für eine eigene Richtung der Anatomie ausgebaut (s.u.).

H. Weber führt den Begriff der *vergleichenden Funktionsanatomie* 1939 ein. ¹²¹ Er beabsichtigt mit ihm eine Überwindung der alten Trennung von morphologischen und physiologischen Fragestellungen. Nach Weber geht es in der Funktionsanatomie um eine zusammenhängende Darstellung von Formen und Funktionen, einschließlich ökologischer Gesichtspunkte. Insbesondere soll deutlich gemacht werden, inwiefern die verschiedenen Strukturen eines Organismus in einem wechselseitigen, auf »Korrelationen« (s.u.) beruhenden Verhältnis zueinander stehen. Weber zielt damit auf die Erforschung des Organismus als eine Ganzheit: »Gerade weil derartige Untersuchungen dazu zwingen, den Bau, die Physiologie und die Umweltabhängigkeiten der Untersuchungsobjekte gleichermaßen zu berücksichtigen, liefern sie die methodische Möglichkeit, dem programmatisch so oft betonten Ganzheitsgedanken auf nüchtern naturwissenschaftlichem Wege näherzukommen«. ¹²²

Andere Bezeichnungen

Bestrebungen, Physiologie und Anatomie möglichst eng miteinander zu verknüpfen, bestehen seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Bei A. Bethe heißt es 1917: »Die Gestalt ist das Substrat, an dem sich die Funktion abspielt; das Wesentliche ist aber die Funktion«. ¹²³ Mit der Einsicht in die funktionalen Aspekte auch der morphologisch bestimmten Einheiten gilt die alte Gegenüberstellung von Morphologie und Physiologie vielfach als überholt. Verschiedene Autoren rufen seit Ende des 19. Jahrhunderts daher eine neue Disziplin aus, die gerade die Einheit von Morphologie und Physiologie zu ihrer Grundlage macht. Zu ihnen gehört der Haeckel-Schüler W. Haacke, der die Wissenschaft, die Statik (Morphologie) und Dynamik (Physiologie) der Organismen umfasst, *Bionomie* nennt (↑Biologie). ¹²⁴ Haacke argumentiert, beide könnten nicht in Isolation voneinander studiert werden, denn »[d]ie Funktionen können nicht unabhängig von den Formen bestehen«. ¹²⁵ Die Morphologie als Lehre der Statik ist für Haacke nur ein spezieller Fall der Physiologie, nämlich der, bei dem sich verschiedene Kräfte im Gleichgewicht halten.

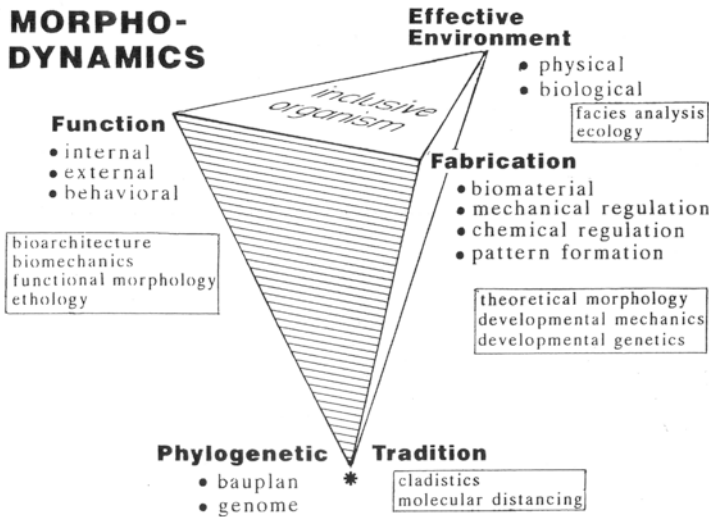


Abb. 324. Der begriffliche Rahmen der Konstruktionsmorphologie (aus Seilacher, A. (1991). *Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution*. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). *Constructional Morphology and Evolution*, 251-271: 252).

Explizit auf die Zusammenführung von Morphologie und Physiologie gerichtet, ist auch die Lehre der **physiologischen Morphologie**. Der Ausdruck erscheint seit den 1830er Jahren (Purkinje 1833: »Wir stellen folgenden Zyklus der physiologischen Doktrinen auf: Naturphilosophie, oder allgemeine Physiologie, physiologische Morphologie, physiologische Physik [...] physiologische Chemie, physiologische Dynamik, physiologische Psychologie«¹²⁶; Schultz-Schultzenstein 1846: »die botanischen Systematiker müssen mehr Pflanzenphysiologie und physiologische Morphologie studiren«¹²⁷). Der mit dem Ausdruck bezeichneten Disziplin wird anfangs aber auch mit Skepsis begegnet (Gorup 1853: »Eine physiologische Morphologie, eine physiologische Physik, eine physiologische Chemie giebt es, streng logisch genommen, nicht, denn die Gesetze des lebenden Organismus sind weder Zweck der Chemie, noch Zweck der Physik, endlich keinesfalls Hauptzweck der Morphologie«¹²⁸). Am Ende des Jahrhunderts wird der Ansatz der physiologischen Morphologie u.a. 1888 von B. Hatschek und wenig später von J. Loeb propagiert.¹²⁹ Loeb untersucht unter diesem Titel insbesondere Entwicklungsprozesse, z.B. die Bildung von Strukturen an typischen und untypischen Orten (»Heteromorphosen«; ↑Entwicklung). Aufgegriffen wird die Bezeichnung 1942 von E. Ungerers: In der Lehre der »Physiologischen Morphologie« geht es nach Ungerer um die »Beziehung der Form-

teile auf den »Leistungsplan« des Organismus.«¹³⁰

Verwandt mit dem Konzept der Funktionsmorphologie ist der Begriff der **dynamischen Morphologie**, den A. Naef seit 1913 verwendet. Die »dynamische Morphologie« unternimmt es nach Naef, das organische »Geschehen kausal zu analysieren«.¹³¹ In den 1940er Jahren gebraucht auch L. von Bertalanffy diesen Ausdruck und stellt ihn neben die typologische, phylogenetische, funktionelle und entwicklungsgeschichtlich-entwicklungsmechanische Morphologie. In der »dynamischen Morphologie« werde der Organismus betrachtet »als Ausdruck eines geordneten Geschehensflusses, als Ausdruck eines geordneten Systems von Kräften«.¹³² Kritisiert wird die Bezeichnung allerdings gerade

auch, weil mit ihr die traditionelle Differenzierung zwischen Morphologie und Physiologie aufgehoben wird. So hält A. Fry-Wyssing 1938 den Ausdruck »dynamische Morphologie« für »sinnstörend«, »denn definitionsgemäß kann Morphologie nach wie vor nur gegebene räumliche Beziehungen beschreiben oder erklären, und wenn man dazu übergeht, räumliche Veränderungen zu untersuchen, begibt man sich eben auf das Gebiet der Physiologie«.¹³³

Konstruktionsmorphologie

Der Terminus »Konstruktionsmorphologie« wird 1954 von H. Weber geprägt.¹³⁴ Weber erläutert: »Unter Konstruktion ist dabei die Einheit aus Bau und Leistung zu verstehen, mit Einschluß ihrer Dynamik, ihres Werdens und der Dynamik ihres Werdens«.¹³⁵ Weber hofft mit diesem neuen synthetischen Ansatz, die alte »unglückselige vermeintliche Antinomie Morphologie gegen Physiologie«¹³⁶ zu überwinden. Der neue Terminus wird von Schülern Webers aus Tübingen in den 1950er Jahren aufgegriffen.¹³⁷

In einem einflussreichen kleinen Aufsatz aus dem Jahr 1970 konzipiert A. Seilacher die Konstruktionsmorphologie als »Zusammenschau« der drei grundlegenden Aspekte der Morphologie: des »historisch-phylogenetischen Aspekts«, des »ökologisch-adaptiven Aspekts« und des »bautechnischen Aspekts«.¹³⁸ Betont wird mit dieser Dreiteilung der

Aspekte, dass nicht alle morphologischen Merkmale als einfache funktionale »Anpassungen« zu werten sind. So weisen nach Seilacher viele Merkmale Eigenschaften auf, die allein als Nebenprodukt ihrer morphologischen Bildung oder ihrer phylogenetischen Vergangenheit, nicht aber als Funktionen zu deuten sind. Wegen dieser Betonung der morphologischen Einschränkungen (»constraints«; ↑Typus) wird der Ansatz der Konstruktionsmorphologie vielfach von den Kritikern des biologischen »Adaptationismus« (↑Anpassung) zitiert. Seilacher erweitert seine Dreiteilung der Aspekte der Konstruktionsmorphologie später um einen vierten Aspekt, in dem es um das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt geht (die *Biomorphodynamik*; vgl. Abb. 324).¹³⁹

Seit den 1970er Jahren wird Webers Ansatz v.a. von Biologen, die am Frankfurter Senckenberg-Museum tätig sind, weiterentwickelt. Sie bedienen sich für ihr Programm des Titels der *Konstruktionsmorphologie*¹⁴⁰ oder *Bionomie*¹⁴¹ (↑Biologie). Nach W.F. Gutmann, einem der Hauptvertreter dieser Richtung, hat es die Konstruktionsmorphologie mit der »mechanischen Kohärenz organischer Konstruktionen« zu tun.¹⁴² Im Mittelpunkt der Konstruktionsmorphologie steht die Betrachtung des Organismus als ein System, das mechanischen Gesetzen und Zwängen unterworfen ist. Zur Erklärung der Veränderung der Organismen in der Evolution wird aus konstruktionsmorphologischer Sicht besonderes Gewicht auf die internen Bedingungen gelegt. Anpassungen werden – sofern der Ausdruck überhaupt verwendet wird – als Ergebnis interner (mechanischer) Konstruktionsbedingungen und nicht als Reaktionen auf die Umwelt interpretiert.

Die Konstruktionsmorphologie gilt heute als wichtige biologische Disziplin im Rahmen eines evolutionstheoretischen Verständnisses der Organismen.¹⁴³ Seit 1976 erscheint ein eigenes Organ zur Publikation konstruktionsmorphologischer Arbeiten.¹⁴⁴ Ihr ursprünglicher synthetischer Ansatz aber, der sowohl die funktionale als auch die theoretische Morphologie in sich vereinen sollte, gilt heute nicht als realisiert. Die Konstruktionsmorphologie wird vielmehr als ein heuristisches Programm oder eine Arbeitshypothese verstanden, die gleichberechtigt neben anderen Ansätzen steht.¹⁴⁵ Der funktionale, bautechnische und historische Aspekt der Morphologie, die Seilacher in einer Disziplin zusammenführen wollte, werden auch heute noch meist getrennt voneinander untersucht.

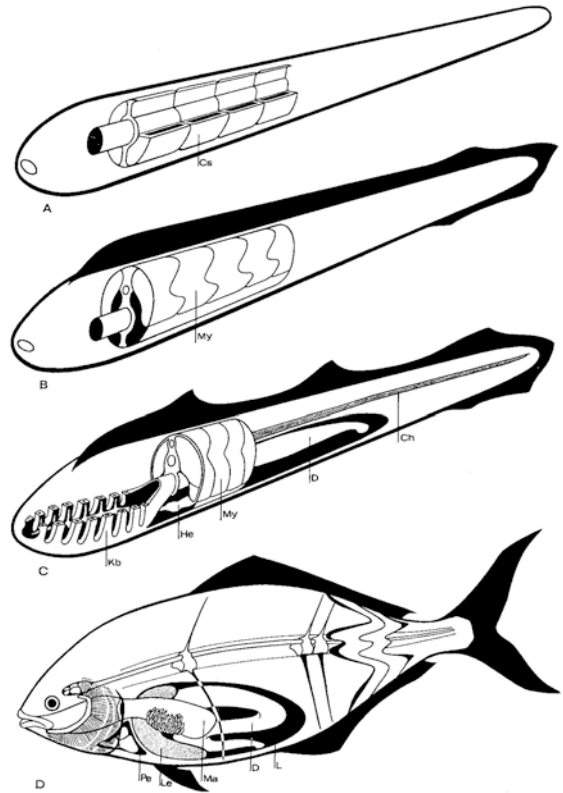


Abb. 325. Konstruktionsmorphologisches Modell der Wirbeltier-Entstehung. Den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet ein Wurm (A) mit einer Hydroskelett-Konstruktion aus einem flüssigkeitserfüllten Coelom, das in Coelom-Segmente (Cs) metamer gegliedert ist; die Bildung von Muskelblöcken (My) und Chorda (Ch) als Stützskelett macht die Ringmuskulatur allmählich überflüssig und die Flüssigkeitsfüllung funktionslos (B, C), so dass ein in Organe differenzierter Körperinnenraum mit einem steif gestellten Kopfabschnitt und einer auf den Antrieb spezialisierten Schwanzflosse entstehen kann (D) (aus Gutmann, W.F. (1969). *Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen*, 9. Die Entstehung der Wirbeltiere. *Natur und Museum* 99, 45-55: 53).

Teilweise in sachlicher Überschneidung mit der älteren Konstruktionsmorphologie konzipiert S. Richter 2007 eine Abteilung der Morphologie, die er **Kohärenzmorphologie** nennt. Diese betreffe den zur Funktionsmorphologie komplementären Aspekt der Kausalen Morphologie, der die »Kohärenzen zwischen Strukturen« innerhalb eines Organismus behandelt: Es gehe in der Konstruktionsmorphologie um die »Aufdeckung von Kohärenz, die zwischen den Elementen des strukturellen und funktionellen Netzwerks eines Organismus bestehen, und die entweder genetisch (und epigenetisch) verankert oder

		zeitliche Dimension	
		Gegenwart (Nutzen)	Vergangenheit (Herstellung)
Räumliche Dimension	Aspekte des einzelnen Organismus	<i>Physiologie</i> (funktionaler Aspekt)	<i>Ontogenese</i> (bautechnischer Aspekt)
	den einzelnen Orga- nismus überschreitende Aspekte	<i>Umweltanpassung</i> (ökologischer Aspekt)	<i>Phylogenese</i> (historischer Aspekt)

Tab. 193. Kreuzklassifikation von vier Aspekten der Morphologie (in Anlehnung an Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia* 3, 393-396; ders. (1991). *Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution*. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). *Constructional Morphology and Evolution*, 251-271: 252).

historisch bzw. architektonisch bedingt sein kann¹⁴⁶. Richter verfolgt die Absicht, die Morphologie insgesamt als »Erklärungswissenschaft« zu konstituieren; die »rein deskriptive Morphologie« bezeichnet er demgegenüber als »Anatomie«.¹⁴⁷

Evolutionäre Morphologie

Die Bezeichnung »evolutionäre Morphologie« erscheint an der Wende zum 20. Jahrhundert (Anonymus 1900; Bower 1904: »evolutionary morphology«).¹⁴⁸ Sie wird in den 1920er und 30er Jahren v.a. von russischen Wissenschaftlern viel verwendet; in der Russischen Akademie der Wissenschaften wird in dieser Zeit ein »Institut für Evolutionsmorphologie« gegründet.¹⁴⁹ A.N. Sewertzoff versteht unter der »Evolutionsmorphologie« 1931 die »morphologische Theorie des Ganges der Evolution«.¹⁵⁰ Auch in der englischen Sprache verbreitet sich der Ausdruck bereits in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (z.B. Dobzhansky 1937: »evolutionary morphology«).¹⁵¹ In einem allgemeinen Sinn wird darunter die Untersuchung der Gestaltungen der Lebewesen unter einer evolutionären Perspektive verstanden.

Die evolutionäre Morphologie ist durch eine ökologisch-selektionstheoretische Perspektive gekennzeichnet. Anstatt der Rekonstruktion von Stammbäumen in einem vergangenheitsorientierten Ansatz geht es in der evolutionären Morphologie um die Darstellung und Erklärung der Potenziale eines Bauplans für die Entwicklung in verschiedenen Lebensformen.¹⁵²

Morphogenese

Den Ausdruck »Morphogenese« verwendet H. Lotze

seit 1842 (»die Morphogenese des Körpers«).¹⁵³ E. Haeckel fasst 1866 die »Entwicklungsgeschichte der Organismen« und die »Entwicklungsgeschichte der Stämme« als »Morphogenese« zusammen.¹⁵⁴ Wie die Morphologie ist nach Haeckel auch die Morphogenese »weit mehr eine descriptive als eine erklärende Disziplin«, auch wenn Erklärungen ihr Ziel seien.¹⁵⁵ Später wird der Ausdruck v.a. auf die individuelle Gestaltbildung eines

Organismus im Laufe seiner Ontogenese bezogen. Vornehmlich die Entwicklung einzelner Strukturen im Laufe des individuellen Lebens eines Organismus werden als »Morphogenese« beschrieben.¹⁵⁶ A. Naef gibt 1913 als Aufgabe der Morphologie aus, nicht allein die ausgewachsenen »terminalen« Formen zu betrachten, sondern vielmehr den ganzen Entwicklungszyklus von verschiedenen Ontogenesen, also die Morphogenese, zum Gegenstand einer vergleichenden Betrachtung zu machen.¹⁵⁷

Der ältere deutsche Ausdruck für Morphogenese lautet **Formbildung**. Das Wort erscheint seit Ende des 18. Jahrhunderts in biologischen Abhandlungen (Herz 1782: »Die zweyte Erklärungsart der Formbildung, die Entwicklung, ist leichter und einfältiger. Dieser zufolge, ist der Anfang der Frucht bereits vom Schöpfer selbst gebildet, und bedarf nur eines Mittels zur Vervollkommen und zum fernem Wachsthum«¹⁵⁸; von Humboldt 1797¹⁵⁹); der Ausdruck erlangt aber erst Mitte des 19. Jahrhunderts einen spezifischen entwicklungsbiologischen Sinn.¹⁶⁰

Theoretische Morphologie

Die Bezeichnung »theoretische Morphologie« erscheint vereinzelt und meist beiläufig bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts (Hooker 1849: »theoretical morphology«).¹⁶¹ Auch E.S. Russell verwendet sie in seinem bekannten Werk »Form and Function« von 1916.¹⁶² Ein einheitliches Forschungsprogramm unter diesem Titel entwickelt sich aber erst in den 1960er Jahren. Die Ziele dieses Programms sind vor allem zweierlei: (1) die mathematische Simulation der Morphogenese lebender Organismen und (2) die Analyse des Spektrums möglicher organischer For-

men mittels der Konstruktion hypothetischer »morphologischer Räume«. ¹⁶³

Der Schwerpunkt der frühen theoretischen Morphologie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts liegt auf Versuchen zur Modellierung der Formen real existierender Organismen, ausgehend von wenigen Parametern und mittels einfacher mathematischer Ansätze. Die Absicht der Modellierung besteht darin, viele verschiedene morphologische Strukturen auf gemeinsame einfache geometrische Prinzipien zurückzuführen. Im Gegensatz zu diesen frühen Ansätzen bemüht sich die theoretische Morphologie seit den 1960er Jahren um die Rekonstruktion der tatsächlichen Prozesse der biologischen Gestaltbildung. Dabei steht anfangs das zweite Ziel der beiden oben genannten im Mittelpunkt: Es wird der Raum möglicher Formen ermittelt, indem einzelne Parameter in dem mathematischen Modell variiert werden. Eine zentrale Rolle spielt bei diesen Modellierungen das Konzept des *morphologischen Raums* oder **Morphoraums**, das ebenfalls vereinzelt bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet wird (Parker 1877: »The morphological space traversed by a Salamander or Newt passing from the first fixation of the cartilaginous beams and bars that form its first chondroskeleton [...] to its adult state is immense«¹⁶⁴; Raup & Gould 1974: »the incomplete filling of potential morphological space by related clades«¹⁶⁵ McGhee 1980: »morphospace«¹⁶⁶). Der ausgehend von den möglichen Formen gebildete *theoretische Morphoraum* wird definiert als mehrdimensionaler geometrischer Hyperraum, der sich aus der systematischen Variation der Parameterwerte eines geometrischen Modells einer Form ergibt.¹⁶⁷ Die realen Formen der Natur können in der mathematischen Modellierung des Morphoraums im Verhältnis zu den möglichen, nicht realisierten Formen untersucht werden. Diesen Ansatz verfolgt seit Mitte der 1960er Jahren insbesondere D.M. Raup, der mit einem Aufsatz (verfasst zusammen mit A. Michelsen) über die Morphologie der spiraligen Windungen von Schneckenhäusern aus dem Jahr 1965 als Begründer der theoretischen Morphologie gilt.¹⁶⁸

Auch wenn es meist in das Feld der Morphometrik (s.u.) gestellt wird, spielt auch in der theoretischen Morphologie die mathematische Modellierung der Morphogenese realer Organismen eine gewisse Rolle. Im Gegensatz zum theoretischen Morphoraum, der die möglichen und meist bloß hypothetischen Formen und Bildungsprozesse modelliert, wird der Raum, in dem die realen Gestalten und Prozesse dargestellt werden, *empirischer Morphoraum* (»empirical morphospace«) genannt.¹⁶⁹ Als letztes Ziel

und ultimativer Triumph der theoretischen Morphologie wird ein Verständnis der biologischen Diversität, ausgehend von den Grenzen zwischen dem Möglichen und dem Realisierten und dem Möglichen und dem Unmöglichen, angesehen.¹⁷⁰

Eine besondere Verbindung hat die theoretische Morphologie zur Funktionsmorphologie (s.o.). Denn es wird als ein allgemeines Ziel für die theoretische Morphologie angegeben, nicht nur den Raum des möglichen Designs mit dem theoretisch möglichen zu vergleichen, sondern darüber hinaus aus diesem Vergleich auch Hypothesen zur Funktion der Strukturen zu entwickeln.¹⁷¹ Zu diesem Zweck ist die Methode des »Paradigmas« entwickelt worden: Über die Modellierung mittels mechanischer Analogien wird diejenige Struktur ermittelt, die das optimale Design (das Paradigma) im Hinblick auf eine bestimmte Funktion darstellt.¹⁷²

Morphometrik

Der Ausdruck »Morphometrik« (engl. »morphometrics«) erscheint als Bezeichnung für die numerischen Aspekte der Formen von Organismen seit den 1960er Jahren.¹⁷³ Die Morphometrik befasst sich im Gegensatz zur theoretischen Morphologie (s.o.) mit der Messung und Modellierung der Gestalten und Gestaltbildungen realer Organismen, und nicht ihrer Verortung in einem Raum möglicher Formen. Einen nachhaltigen Einfluss auf die Morphometrik übt W. D'Arcy Thompson mit seinen vergleichenden quantitativen Untersuchungen zum Umriss von Organismen und dessen Transformationen aus (↑Form: Abb. 132).¹⁷⁴

Korrelation

Der allgemeine Begriff der Korrelation (lat. »conferre« »zusammenbringen«) wird Mitte des 18. Jahrhunderts in die Biologie eingeführt. Bezeichnet wird damit die Ganzheitlichkeit der Organismen aus morphologisch-physiologischer Perspektive: Eine vergleichende Betrachtung zeigt, dass die Veränderung eines Teils die Änderung anderer Teile eines Organismus bedingt.

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts erscheint das Wort allerdings selten im biologischen Kontext; außerdem wird es anfangs, im Gegensatz zur später dominanten Bedeutung, weniger für die morphologische als vielmehr für die physiologische Wechselwirkung zwischen den Organen verwendet (La Mettrie 1751: »[le cœur & le cerveau] se tiennent dans une relation & corrélation perpetuelle«¹⁷⁵; de Grimaud 1791: »il

y a une corrélation bien manifestement établie entre l'organe de la peau et les organes digestifs«¹⁷⁶).

Häufiger in Gebrauch ist der Ausdruck seit Beginn des 19. Jahrhunderts; er wird im ersten Jahrzehnt dieses Jahrhunderts meist auf die wechselseitige Abhängigkeit der Funktionen in einem Organismus bezogen (Tourlet 1801: »l'organisation plus parfaite est due à l'assemblage de molécules qui se combinent selon des fins déterminées pour chaque espèce d'organes et pour sa corrélation avec un centre unique, ou avec plusieurs foyers«¹⁷⁷; Marie de Saint-Ursin 1804: »la corrélation des organes fonctionnaires«¹⁷⁸; Geoffroy St. Hilaire 1805: »corrélation entre leurs principaux organes«¹⁷⁹; Caille 1809: »l'idée des systèmes d'organes renfermant celle d'une corrélation de fonctions entre des organes différens«).¹⁸⁰ Als einen Grundbegriff der Morphologie etabliert G. Cuvier 1812 das Wort (s.u.).

Antike

Seit der Antike steht die Erkenntnis morphologischer Korrelationen im Zusammenhang mit der Annahme von *Kompensationen*: Die besondere Ausprägung einer Struktur (oder einer Fähigkeit) bei einem Organismus geht einher mit dem Abbau einer anderen Struktur (oder Fähigkeit), die bei ähnlichen Organismen hervortritt.¹⁸¹ Kompensationen dieser Art werden von Platon und Aristoteles beschrieben. Platon (und vor ihm Herodot) bemerkt einen Zusammenhang zwischen der physischen Schwäche der Lebewesen einer Tierart und ihrer ausgeprägten Fortpflanzungsfähigkeit, die die Art kompensatorisch vor der Vernichtung bewahrt.¹⁸² Bei Aristoteles heißt es: »[Ü]berall stattet die Natur das eine reichlicher aus auf Kosten des andern, hat sie dem Leib ein dichtes Haarkleid gegeben, so ist es mit dem Schwanz nur dürtig bestellt, wie es den Bären gegangen ist«.¹⁸³ Oder im Vergleich von Krebsen, bei denen in der einen Gruppe eine Vermehrung der Füße durch den Abbau der Scheren ausgeglichen wird: »Diese fehlen, weil sie mehr Beine haben, für deren Vermehrung der Stoff der Scheren verbraucht ist«.¹⁸⁴ Auch eine funktionale Kompensation kennt Aristoteles. Er bemerkt bei den Tieren, »daß die einen eine Lunge haben, die den andern fehlt, bei denen aber die Arbeit, die für jene die Lunge verrichten, dafür ein anderes Glied tut«.¹⁸⁵ Die Kompensationen stehen bei Aristoteles im Kontext eines allgemeinen Harmoniegesetzes, dem zufolge ein Gleichgewicht in den Dingen angestrebt wird.¹⁸⁶

Renaissance und Neuzeit

In der Renaissance ist es u.a. Paracelsus, der die geschlossene Einheit der organischen Körper her-

aus streicht. Er erkennt die inneren Korrelationen zwischen den Teilen eines Körpers und fasst sie als eine Sympathie auf (↑Ganzheit). Statt als kausale Verknüpfung, die sich sukzessive in der Zeit entfaltet, betrachtet er das organische Geschehen in einem Lebewesen als gleichzeitigen Zusammenhang, als geordnete Harmonie, als Mikrokosmos.¹⁸⁷ Vermittelt über Nikolaus von Kues und Leibniz' Konzept von in sich geschlossenen Monaden wird die Vorstellung der Lebewesen als integrierte und geschlossene Ganzheiten für die Korrelationsvorstellungen der Morphologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts wirksam.

Zu neuer Bedeutung kommt das Prinzip der Korrelation mit dem Verständnis des Lebewesens als eines Systems von sich wechselseitig bedingenden Teilen, das seit Mitte des 18. Jahrhunderts entwickelt wird (↑Leben; Organismus). D. Diderot diskutiert die Kompensationen unter dem Stichwort der »Schönheit der Tiere«: »il est d'observation qu'aucune partie du corps ne peut excéder sa mesure, qu'aux dépens des autres«.¹⁸⁸ F. Vicq d'Azyr bemerkt um 1780, dass kein Teil des Körpers eines Lebewesens eine wesentliche Veränderung erfährt, ohne dass die anderen davon betroffen wären.¹⁸⁹ Alle Teile müssen nach Vicq d'Azyr einander und den Lebensgewohnheiten des Organismus entsprechen; die Zähne und der Verdauungsapparat z.B. der Art der aufgenommenen Nahrung.

Goethes »Gesetz des Etats«

Eine zentrale Rolle spielt das Prinzip der Korrelation in der Morphologie Goethes. Der Vergleich von Bauplänen zeigt Goethe zufolge eine korrelative Änderung der strukturellen Komponenten des Ganzen: Die Veränderung des einen Teils ziehe eine Veränderung eines anderen nach sich. Größenzunahme des einen Körperteils gehe z.B. mit der Größenabnahme eines anderen einher. Goethe hat dies als das *Gesetz des Etats* formuliert, nach dem gilt, »daß keinem Teil etwas zugelegt werden könne, ohne daß einem andern dagegen etwas abgezogen werde, und umgekehrt. [...] Der Bildungstrieb ist hier in einem zwar beschränkten, aber doch wohleingerichteten Reiche zum Beherrscher gesetzt. Die Rubriken seines Etats, in welche sein Aufwand zu verteilen ist, sind ihm vorgeschrieben, was er auf jedes wenden will, steht ihm, bis auf einen gewissen Grad, frei. Will er der einen mehr zuwenden, so ist er nicht ganz gehindert, allein er ist genötigt an einer andern sogleich etwas fehlen zu lassen; und so kann die Natur sich niemals verschulden, oder wohl gar bankrott werden«.¹⁹⁰ Diese »Idee eines häuslicherischen Gebens und Nehmens«¹⁹¹ in der Natur – schon Aristoteles spricht in

einem ähnlichen Kontext davon, die Natur verfare wie ein guter Hausverwalter (»οἰκονόμος ἀγαθός«¹⁹²) – erläutert Goethe an einigen Beispielen: In der typologischen (nicht notwendig entwicklungsbiologischen) Reihe von Schlange, Eidechse und Frosch erfolgt eine zunehmende Verkürzung des Körpers, die mit einer Verlängerung der Extremitäten einhergeht. Neben dieser Formenreihe stehe der Krötentypus, der aus dem Froschtypus durch eine Verbreiterung des Körpers, verbunden mit einer kompensatorischen Verkürzung der Beine, entwickelt werden könne.

A. Meyer-Abich bezeichnet Goethes Gesetz 1949 als *Kompensationsgesetz* und sieht in ihm »das erste holistische Grundgesetz der modernen Biologie«.¹⁹³ In Bezug auf die Prioritätsfrage ist aber zu beachten, dass die methodische Auszeichnung von Organismen als Ganzheiten, bestehend aus wechselseitig aufeinander verweisenden Gliedern, vor Goethe mindestens auf C.F. Kielmeyer (1793), der bereits von sich gegenseitig kompensierenden Kräften spricht¹⁹⁴, und natürlich I. Kant (1790)¹⁹⁵ zurückgeht (↑Organismus). Vor Kant hat auch bereits J.F. Blumenbach 1786 ein holistisches, von ihm so genanntes *Gesetz der Homogenität* aufgestellt, nach dem die Variation eines Teils eines organischen Körpers eine korrelative Variation eines anderen Teils nach sich zieht. Blumenbach spricht von einer »genauen Congruenz in der Ausbildung der zu einer individuellen Gestaltung gehörigen Theile«¹⁹⁶. Wie später Cuvier beansprucht auch Blumenbach für sich, aus der Kenntnis eines Knochens eines Organismus auf die Form der anderen schließen zu können. In den 1780er Jahren stellt außerdem J.G. Herder eine reziproke Entsprechung von Reproduktionsfähigkeit und Empfindung auf, die insbesondere für die Ansichten Kielmeyers von Bedeutung ist.¹⁹⁷

Cuvier, Geoffroy – und Darwin

Ein ausdrücklich so genanntes Gesetz der Korrelation formuliert G. Cuvier im Jahr 1812 (»la corrélation des formes dans les être organisés«). Nach diesem Gesetz bildet ein organisiertes Wesen ein einheitliches und geschlossenes System (»un système unique et clos«), in dem alle Teile einander entsprechen (»toutes les parties se correspondent mutuellement«) und aufeinander verweisen (»chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres«).¹⁹⁸ Das Wort »Korrelation« in diesem Zusammenhang verwendet Cuvier offenbar noch nicht in seinen Vorlesungen zur Vergleichenden Anatomie aus dem Jahr 1800, auch wenn er der Sache nach – unter dem Einfluss Kants stehend (↑Organismus) – schon die Wechselseitigkeit der Organe und Funktionen betont

(»dépendance mutuelle des fonctions«; l'harmonie convenable entre les organes qui agissent les uns sur les autres«).¹⁹⁹

Auch Cuviers Freund und akademischer Gegenspieler, É. Geoffroy St.-Hilaire, entwickelt die Vorstellung eines Korrelationsprinzips im Sinne einer wechselseitigen Anpassung von Organen eines Körpers aneinander und nennt dieses Prinzip *Gleichgewicht der Organe* (»balancement des organes«).²⁰⁰ Nach diesem Prinzip ist die stärkere Ausprägung eines Merkmals stets begleitet von der Reduktion anderer Körpermerkmale.

C. Darwin diskutiert das Phänomen der Korrelation in seinem Hauptwerk unter Verweis auf einige wunderliche (»whimsical«) Fälle. Als Ausdruck von Korrelationsgesetzen (»mysterious laws of correlation«) versteht Darwin z.B. den Fall, dass weiße männliche Katzen mit blauen Augen taub sind.²⁰¹ Hier stehen die Korrelationsgesetze nicht mehr im Zusammenhang von Überlegungen zu den Prinzipien morphologischer Ganzheit oder Harmonie in einem Organismus, sondern repräsentieren lediglich kuriose Verknüpfungen von Merkmalen. Auch aus der züchterischen Praxis sind Darwin Fälle der Korrelation bekannt: die Veränderung eines Organs zieht hier die Veränderung anderer Organe nach sich. Bezeichnenderweise verliert das Korrelationsprinzip gerade bei Darwin seine für die Morphologie zentrale Stellung. Ist doch für Darwins Ansatz die Dekomponierung des Organismus in einzelne Merkmale, die jeweils einer Selektion unterliegen und eine eigene Anpassung an ihre Umwelt zeigen, zentral. Insbesondere in der deutschsprachigen Morphologie hält sich aber das Korrelationsprinzip als wichtiger Grundsatz bis ins 20. Jahrhundert (einen Überblick über die morphologischen Theorien der Korrelation gibt E. Rádl 1901).²⁰²

20. Jh.: Funktionsanatomie

Seit den 1920er Jahren wird der Begriff der Korrelation im Rahmen funktionsanatomischer Untersuchungen wiederbelebt. F. Eggers beobachtet bei Insekten eine parallele Variation von Strukturen, die ohne direkte funktionale Beziehung zueinander stehen, und er bezeichnet dieses Phänomen 1923 als *Korrelation*.²⁰³ Später spricht er von »phyletischen, endogen geleiteten Korrelationssystemen«, die darin bestehen, dass völlig »heterogene Organe« in verschiedenen Insektenarten gemeinsam auftreten. Eggers erklärt dieses Phänomen damit, dass eine phylogenetisch zuerst auftretende »primäre Organumbildung« später »eine Kette teils nacheinander, teils nebeneinander statthabender Körperveränderungen nach sich zog«²⁰⁴.

Auch Für H. Weber bildet der Begriff der Korrelation ein wichtiges Konzept für seine morphologisch-physiologischen Untersuchungen im Rahmen einer Funktionsanatomie (s.o.). Er spricht in diesem Zusammenhang von den »funktionellen und anatomischen Korrelationen der an einer einheitlichen Gesamtfunktion beteiligten Organe.«²⁰⁵

Neben den morphologischen Korrelationen werden in der Lebensgeschichtsforschung (↑Lebensgeschichte) und Ethologie auch Korrelationen zwischen Körperbau und Verhalten festgestellt. So wird die Korrelation zwischen unscheinbarer Erscheinung und komplexem Gesang bei Singvögeln als ein Verhältnis der Kompensation beschrieben.²⁰⁶

Gründe für die korrelative Einheit des Organismus

Insgesamt lassen sich drei Gründe für die korrelative Einheit der Teile eines Organismus angeben: die funktionale Organisation, Anpassungen an die Umwelt und die Entstehung im Prozess der Selbstorganisation. In Bezug auf die interne *funktionale Organisation* verweisen die Teile eines Organismus wechselseitig aufeinander, weil die essenziellen Lebensfunktionen des Organismus zwar nicht einem bestimmten Teil zugeordnet werden müssen, sondern diese einem Funktionswandel unterliegen können, aber doch von mindestens einem Teil getragen werden müssen. Ein Körperteil kann also nur in dem Maße eine (lebenswichtige) Funktion verlieren, wie diese von einem anderen Teil übernommen wird. In Bezug auf seine externe *Anpassung* an die Umwelt korrelieren die Teile eines Organismus miteinander, weil eine Änderung der Umwelt des Organismus in der Regel eine Veränderung der verschiedenen Funktionssysteme des Organismus nach sich zieht. Dies wird besonders in Extremfällen deutlich: Der Wechsel des Lebensraums einiger Säugetiere (der Vorfahren der Wale und Delfine) vom Land ins Wasser führte zu einer parallelen Veränderung vieler ihrer morphologischen Merkmale. In der Evolutionstheorie werden diese Veränderungen als gemeinsame parallele Anpassung an die Umwelt gedeutet. Schließlich korrelieren die Teile eines Organismus miteinander, weil sie durch wechselseitige Einwirkung aufeinander in einem Prozess der *Selbstorganisation* überhaupt erst gebildet werden. Anders als in einer intentional geplanten Konstruktion (einem Artefakt) ist in der Selbstorganisation eines Systems jeder einzelne Teil Glied eines genetischen Gefüges, das sich selbst organisiert, in dessen Bildung also verschiedene Prozesse an jeweils einem Teil angreifen. Die Veränderung jedes Teils bewirkt also Veränderungen der Prozesse der Selbstherstellung des Organismus an anderen Teilen, d.h. eine Korrelation.

Symmetrie

Das Wort »Symmetrie« erscheint im Griechischen und Lateinischen seit der Antike (abgeleitet von griech. »σύμμετρος« »abgemessen, verhältnismäßig«: »σύμμετρία«; lat. »symmetria« »Proportion«). Theophrast verwendet das Wort bereits im biologischen Kontext²⁰⁷; im klassischen Latein ist es nicht häufig (Plinius um 79: »non habet Latinum nomen symmetria«²⁰⁸). In der Renaissance taucht der Ausdruck u.a. 1532 in der Übersetzung einer Schrift von A. Dürer im Sinne von »Proportion« auf.²⁰⁹ In der Antike und Renaissance bezeichnet er allgemein die Harmonie und Verhältnismäßigkeit der Teile in einem Körper.

Erst Mitte des 17. Jahrhunderts erscheint das Wort in der speziellen Bedeutung der Spiegelsymmetrie. Als einer der ersten verwendet es B. Pascal in diesem Sinn in seinen »Pensées« (posthum 1670). Nach Pascal ist der Ausdruck auf der Gestalt des menschlichen Körpers gegründet und bezieht sich dabei auf die Verhältnisse in der Breite, nicht aber in der Höhe und Tiefe (»Symétrie, ce qu'on voit d'une vue, [...] fondée aussi sur la figure de l'homme, d'où il arrive qu'on ne veut la symétrie qu'en largeur, non en hauteur ni profondeur«).²¹⁰ In dieser Bedeutung gebraucht C. Perrault das Wort im Kontext der Architekturtheorie in einem Kommentar seiner Vitruv-Übersetzung aus dem Jahr 1673: Das Wort bezeichne alles, was die peripheren Teile eines Gebäudes einander ähnlich mache.²¹¹ Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort daneben aber auch noch oft in der alten Bedeutung zur Bezeichnung einer Verhältnismäßigkeit oder Harmonie der Anordnung von Teilen in einem Ganzen gebraucht (Chambaud & Robinet 1776: »Symmétrie, [...] proportion que les parties d'un corps ont entre elles & avec leur tout«²¹²).

Auch im biologischen Zusammenhang erscheint der Ausdruck Mitte des 18. Jahrhunderts, z.B. in den Schriften G.L.L. Buffons, in dieser allgemeinen Bedeutung (1764 in Bezug auf die Streifen des Zebras: »la robe rayée de rubans noirs et blancs, disposés alternativement avec tant de régularité et de symétrie, qu'il semble que la Nature ait employé la règle et le compas pour la peindre«²¹³). Erst am Ende des Jahrhunderts wird er im engeren Sinne für die Bilateralsymmetrie verwendet (La Cépède 1799: »les deux yeux sont situés du même côté de la tête; mais indépendamment de ce défaut remarquable de symétrie, relativement à l'axe longitudinal du poisson, ils en présentent fréquemment un second par une inégalité frappante dans leur volume«²¹⁴; von Sömmerring 1800: »Symmetrie des Hirnes. [...] Alles ist im Hirne doppelt, und selbst diejenigen Theile, welche, weil sie in der Mitte liegen, einfach scheinen,



Abb. 326. Formen und Symmetrien von Organismen. Von links nach rechts sind dargestellt: Asymmetrie, Kugelsymmetrie, Radiärsymmetrie, Disymmetrie, Bilateralsymmetrie und Metamerie. In der oberen Reihe sind Tiere als Beispiele abgebildet: Schnecke (nach Férussac), Radiolar (nach Haeckel), Seestern, Rippenqualle (nach Chun), Schildkröte und Skolopender. In der unteren Reihe sind Pflanzen oder deren Blüten dargestellt: Ulva (nach Thuret), Volvox (nach Klein), Geranium, Dicentra, Consolida und Hippuris (alle Tiere außer dem letzten aus Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). *Lehrbuch der Zoologie*; alle Pflanzen außer den letzten beiden aus Strasburger et al. (1894/1939). *Lehrbuch der Botanik*; der Skolopender und Hippuris aus Troll, W. (1948). *Allgemeine Botanik*; Consolida aus Troll, W. (1928). *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*).

z.B. das Rückenmark, bestehen, genau betrachtet, aus zwey symmetrisch gleichen Hälften«²¹⁵; Pittard 1852: »Symmetry is a word used to express [...] the fact [...] that one half of an animal is usually an exact reversed copy of the other«²¹⁶).

Die Regelmäßigkeit im äußeren Bau der Pflanzen und Tiere ist offensichtlich und wird seit der Antike beschrieben.²¹⁷ Die Einteilung des Reichs der Pflanzen durch C. von Linné und der Tiere durch G. Cuvier orientiert sich in erheblichem Maß an den symmetrischen Lageverhältnissen der organischen Teile (†Taxonomie). Der Botaniker A.-P. de Candolle sieht die Symmetrie (»disposition relative des parties«) zu Beginn des 19. Jahrhunderts als entscheidend für die Taxonomie der Pflanzen an. Er behauptet, es existiere ein Symmetriepan für jede Klasse von Lebewesen (»plan symétrique de chaque classe d'êtres«).²¹⁸

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird versucht, die Formen von Organismen auf der Grundlage ihrer Symmetrieverhältnisse in ein System zu bringen. Über die Symmetrieverhältnisse wird allgemein die Wiederholung von Strukturen in einem Körper dargestellt, es geht um die räumlichen Beziehungen von Körperteilen, die in ihrer Gestalt einander korrespondieren. Die einfachsten globalen Systematiken der Formen von Organismen orientieren sich an der Lage der Symmetrieachsen der Körper. Als die für die höheren Tiere verbreitetste Form der Symmetrie wird dabei das Vorliegen von nur einer Symmetrieebene in den drei Raumachsen, die **Bilateralsymmetrie**, erkannt. Der Ausdruck wird in der Form »bilaterale Symmetrie« offenbar zuerst von A.W. von Schlegel in seiner »Indischen Bibliothek« und seinen Vorlesungen zur Bildenden Kunst von 1827 verwendet.²¹⁹ In beiden Schriften

bezieht Schlegel den Ausdruck auch bereits auf die Symmetrieverhältnisse der höheren entwickelten Tiere. So heißt es in der »Indischen Bibliothek«: Die Architektur »wetteifert mit der großen Baumeisterin der Körperwelt, welche [...] in der Thierwelt die bilaterale Symmetrie [...] durch unzählige Verwandlungen als einen allgemeinen Typus hindurchführt«.²²⁰ Auch in den 1830er Jahren erscheint das Wort im kunsthistorischen Zusammenhang.²²¹ In einem fachwissenschaftlichen Beitrag zur Biologie gebraucht wohl zuerst L. Agassiz die Formulierung, und zwar im Jahr 1834 (»bilateral symmetry«).²²² Im Deutschen erscheint der Ausdruck in den 1850er Jahren in biologischen Schriften, bei H. Schlegel 1852 sowie bei V. Carus und J. Müller 1853 noch in der Form »bilaterale Symmetrie«²²³, bei C. Gegenbaur seit 1856 in der später üblichen Form als »Bilateralsymmetrie«.²²⁴ E. Haeckel nennt die Tiere mit einem bilateralsymmetrischen Bau 1874 **Bilateria**.²²⁵ Dazu gehören nach Haeckel »sämmliche Würmer« und die von diesen abzuleitenden »vier höchsten Thierstämme«, die Weichtiere, Stachelhäuter, Gliederfüßer und Wirbeltiere.

Klassifikationen in der Mitte des 19. Jh.

In seiner Einteilung des Tierreichs nach Kriterien der Symmetrie des Körperbaus unterscheidet H. Burmeister 1854 »reguläre Thiere« (»Polypen und Strahlthiere«), die über ein »centrales Hauptorgan« charakterisiert sind, und »irreguläre Thiere« (»Infusionsthier«), daneben stellt er die »Gliederthiere« und die »Rückgraththiere«.²²⁶ Das System von Burmeister ist also nicht streng an den Formen orientiert, sondern berücksichtigt auch die traditionellen morphologischen Einteilungen.

Konsequenter ist G.H. Bronn, der sich – ebenso wie M.J. Schleiden für die Botanik²²⁷ – bemüht, die organischen Formen der Tiere auf geometrische Grundfiguren wie Kugel, Ei oder Kegel zurückzuführen. Als Grundform der Tiere sieht er den Keil und bezeichnet ihre Form daher als *Sphenoid*, die Grundform der Pflanze ist für ihn das Ei (*Ooid*) und die des Minerals das Prisma (*Prismoid*).²²⁸ Später baut er dieses System aus und unterscheidet bei den Tieren die »Amorphozoen oder Pflanzenthiere, ohne Grund-Form«, die »Aktinozoen oder Strahlen-Thiere, mit Aktinoid-Form« und die »Höheren Thiere mit Hemisphenoid-Form«²²⁹. Den Terminus »Bilateralsymmetrie« lehnt Bronn ab, weil dieser seiner Meinung nach nicht zum Ausdruck bringt, dass keine Symmetrie zwischen dem vorderen und hinteren sowie dem oberen und unteren Körperteil der Tiere besteht.²³⁰

Eine andere Klassifikation, die sich jedoch nicht an geometrischen Grundformen orientiert, entwickelt G. Jäger 1857. Den drei Raumachsen eines Körpers weist Jäger jeweils zwei Flächen zu, die entweder einander ähneln oder voneinander verschieden sind. Im ersten Fall spricht er von parallelen Flächen (Parallelpaar), im zweiten von polaren Flächen (Polpaar). Er definiert dann: »ein symmetrischer Körper ist ein solcher, der zwei Polpaare und ein Parallelenpaar hat. Ein regulärer Körper ist ein solcher, der ein Polpaar und zwei Parallelpaaire hat.«²³¹ Ausgehend von der Anzahl der Raumachsen mit polaren Flächen nennt Jäger die radiären Körper »einaxig«, die symmetrischen dagegen »zweiachsig«. Daneben stellt er als dritte Gruppe die »achsenlosen« Körper. Die Wirbeltiere, Gliedertiere und Weichtiere gehören nach Jägers Einteilung zu den symmetrischen oder zweiachsigen Körpern; die Stachelhäuter und Nesseltiere dagegen zu den radiären oder einachsigen; und die Infusorien und Wurzelfüßer schließlich zu den achsenlosen.²³² Die beiden Pole der polaren Achse der ein- und zweiachsigen Tierkörper bezeichnet Jäger als *Kopfpol* und *Steisspol*. Bei den zweiachsigen Tieren nennt er die beiden Pole der anderen Achse *animalen Pol* (z.B. die Rückenseite der Wirbeltiere) und *vegetativen Pol* (die Bauchseite der Wirbeltiere). Die Konstanz der Symmetrieverhältnisse versucht Jäger in der Embryonalentwicklung der Tiere der einzelnen Gruppen nachzuweisen. Als Erklärung für die Verteilung der Grundformen über die Tiergruppen führt Jäger u.a. ihre Lebensweise an; er ist z.B. der Ansicht, »dass das Festsitzen eines Thieres die Ursache der radiären Körperform desselben ist«²³³.

Zusammenfassend werden in den morphologischen Systemen in der Mitte des 19. Jahrhunderts drei große Gruppen unterschieden: unregelmäßige

Formen, die nicht symmetrisch halbierbar sind (z.B. viele Einzeller), regelmäßige strahlige Formen, bei denen die Symmetrieelemente durch Rotation an einer Symmetrieachse zur Deckung gebracht werden können (z.B. Blüten, Medusen, Seesterne), und bilateralsymmetrische Formen, die über eine Symmetrieebene verfügen (z.B. Weichtiere, Gliedertiere, Wirbeltiere). Die verschiedenen Typen der Symmetrien, Ebenen und Achsen im Körperbau werden in einer variablen Terminologie benannt. Erst Ende des 19. Jahrhunderts setzt sich allmählich eine vereinheitlichte Terminologie durch.²³⁴

Haeckels »Promorphologie«

E. Haeckel entwickelt 1866 eine Klassifikation der morphologischen Gestalten, die auf diesen Einteilungen in die drei großen Gruppen aufbaut. In seiner »Promorphologie als Lehre von den organischen Grundformen«²³⁵ verwendet Haeckel als Einteilungsgesichtspunkte die stereometrischen Verhältnisse der Körperformen der Organismen: den Rahmen der Klassifikation geben die Symmetrieachsen und geometrischen Figuren, die den organischen Formen einbeschrieben werden können (vgl. Tab. 194). Die Promorphologie wird so zu einem Äquivalent der Kristallografie der anorganischen Körper.

Für viele der von Haeckel aufgestellten Gruppen finden sich allein Vertreter einfacher Organismen, wie z.B. der von Haeckel ausgiebig untersuchten formenreichen einzelligen Radiolarien. Bei den Tieren gehören alle hochentwickelten Organismen (d.h. alle Wirbeltiere und Gliederfüßer und auch viele Weichtiere und »Würmer«) zur Gruppe der »Zygopleuren« (Bilateralsymmetrie i.e.S.). Die einfachste geometrische Form, die diesem Typus entspricht, ist eine entlang der Hauptachse halbierte Pyramide von vier Seiten. Ein solcher Körper lässt sich nur durch eine Ebene in zwei symmetrisch gleiche Hälften zerlegen. Diese Symmetrieebene, die durch die Hauptachse (mit den Polen Vorne und Hinten) und die Mittellinie der Basis, d.h. die Dorsoventralachse, gelegt werden kann, ist die Median- oder Sagittalebene des Körpers. Sie teilt den Körper in die beiden symmetrisch zueinander stehenden rechten und linken Hälften. Die zu ihr senkrecht verlaufende Frontalebene (Lateralebene, auch: Transversalebene), die den Körper in eine Rücken- und Bauchseite teilt, und die zu ihr ebenfalls senkrecht liegende dritte Raumbene, die Äquatorialebene (auch: Transversalebene), die den Körper in ein Vorder- und Hinterende teilt, stellen dagegen keine Symmetrieebenen dar.

Körper mit Hohlformen (z.B. Becher und Röhre) werden in Haeckels Systematik nicht als eigene For-

1.	Lipostaura. Grundformen ohne Kreuzachsen und ohne Medianebene (Sagittalebene)
1.1	Anaxonia. Achsenlose Formen. (Klumpen)
1.2	Axonia. Achsenfeste Grundformen.
1.2.1	Homaxonia. Alle Achsen gleich. (Kugeln)
1.2.2	Heteraxonia. Eine oder mehrere konstante Achsen.
1.2.2.1	Polyaxonia. Mehrere konstante Achsen.
1.2.2.1.1	Arrythma. (Irreguläre Polyeder)
1.2.2.1.2	Rhythmica. (Reguläre Polyeder)
1.2.2.2	Protaxonia. Eine Hauptachse. Keine Kreuzachsen (Monaxonia)
1.2.2.2.1	Haplopola. Eine gleichpolige Achse. (Sphäroid oder Zylinder)
1.2.2.2.2	Diplopola. Eine ungleichpolige Achse. (Ei, Kegel, Kegelmantel)
2	Stauraxonia. Grundformen mit einer Hauptachse und Kreuzachsen, aber ohne Medianebene (Sagittalebene)
2.1	Homostaura. Gleichpolige Hauptachse. (Doppel-Pyramiden)
2.2	Heterostaura. Ungleichpolige Hauptachse. (Pyramiden) [viele Seesterne und Medusen]
3	Zeugita (Allopola). Grundformen mit Kreuzachsen und mit Medianebene (Sagittalebene) (Bilateralsymmetrie)
3.1	Amphipleura. Schienige Formen. Hälfte einer Pyramide von $4+2n$ Seiten
3.2	Zygopleura. Jochpaarige Formen. Hälfte einer Pyramide von 4 Seiten [Wirbeltiere, Gliederfüßer, Weichtiere]

Tab. 194. Formen der Symmetrie von Organismen (nach Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*: Bd. I).

men berücksichtigt. In einer späteren Einteilung versucht R. Woltereck auch diese als »biotische Grundformen« zu erfassen; er entwickelt dabei aber keine durchgängige Systematik.²³⁶

Symmetrie und Lebensform

Bereits Haeckel weist auf den engen Zusammenhang zwischen Symmetrieverhältnissen und Lebensformen, insbesondere die Fortbewegungsweisen der Organismen hin. Fast alle auf dem Festland sich bewegenden Organismen zeigen die Symmetrieverhältnisse einer Zygopleuren-Form. Diese ist also unabhängig von den Abstammungsverhältnissen entstanden und offensichtlich als Anpassung an die Lokomotion auf dem Land und in der Luft zu deuten (vgl. Tab. 195; ↑Form: Abb. 133). Auch die meisten der vom Menschen erfundenen Fortbewegungsmittel zeigen in ihrem äußeren Bau diese Symmetriefform (z.B. Fahrräder, Autos, Lokomotiven, Boote, Flugzeuge).²³⁷

Die Bilateralsymmetrie kann also gedeutet werden als eine Anpassung an die Fortbewegung in einem asymmetrischen Krafraum, in einer Umwelt, in der mit dem Gravitationsfeld der Erde ein ausgeprägt gerichtetes Kraftfeld vorliegt. Die einzige Symmetrieebene (die Sagittalebene) liegt bei den bilateralsymmetrischen Tieren in der Regel parallel zu den Kraftlinien des Gravitationsfeldes und parallel zur Fortbewegungsrichtung, aber senkrecht zur Ebene, in der sie sich bewegen. Dies ist die einzige Ebene, in der es keine Vorzugsrichtung gibt; die beiden Körperenden, die senkrecht zu dieser Ebene liegen (rechts

und links), entsprechen einander also spiegelbildlich (zumindest hinsichtlich der äußeren Form). Die Symmetrie der beiden Körperseiten ist im Hinblick auf die Fortbewegung zweckmäßig, denn bei einer ungleichen Verteilung der Fortbewegungsorgane wäre eine geradlinige Vorwärtsbewegung erschwert – weil sich an den beiden Körperseiten die Fortbewegungsorgane befinden. Das vordere und hintere Körperende (die jeweils den anterioren und posterioren Pol der Hauptachse bilden) sind durch die Bewegungsrichtung und die damit einhergehenden morphologischen Strukturen (Lage des Nahrungsaufnahmeorgans und Konzentration der Sinnesorgane am anterioren Ende) asymmetrisch. Die Ober- und Unterseite (die den dorsalen und den ventralen Pol einer Richtachse bilden) sind bedingt durch das Gravitationsfeld und die unterschiedliche Exposition gegenüber der Umwelt asymmetrisch.

Sehr viel schwächer ist die Dorsoventralität bei Tieren ausgeprägt, die sich in einem stärker symmetrischen Krafraum bewegen, z.B. Tiere im Wasser, bei denen der Auftrieb die Gravitationskraft abschwächt (Spindelform vieler Fische, Disymmetrie der Rippenquallen). Organismen, die sich im dreidimensionalen Raum bewegen und für die die Gravitation nicht von großer Bedeutung ist, sind vielfach kugelsymmetrisch (z.B. viele einzellige Algen).

Sesshafte Lebewesen ohne Fortbewegung zeigen häufig einen radialsymmetrischen (radiären) Bau (in Haeckels Terminologie die Protaxonia). Die Ebene der Radialsymmetrie steht hier senkrecht auf der Hauptachse seines Wachstums. Erklärt werden

Symmetriotyp	Lebensform	Beispiel
Anaxonia (achsenloser Klumpen)	langsam bewegliche Landtiere	Schnecken
Homaxonia (Kugel)	kleine Organismen im Wasser	einzellige Algen
Haplopola (Zylinder)	im Boden bohrende Organismen	Fadenwürmer
Heterostaura (Pyramide)	sessile oder wenig bewegliche Organismen	Seesterne, Pflanzen
Amphipleura (Spindel)	unter Wasser schwimmende Tiere	Rippenquallen, Fische
Zygopleura (Bilateralsymmetrie)	auf dem Land laufende und fliegende Tiere	Insekten, Wirbeltiere

Tab. 195. Korrelation der Haupttypen der Symmetrieformen von Organismen (Bezeichnungen nach Haeckel) mit deren Lebensweise.

kann dies damit, dass ein sessiler Organismus symmetrische Beziehungen in den zwei Dimensionen der Ebene, auf der er fest sitzt, aufweist. Denn die Raumrichtungen dieser Ebene sind gleichberechtigt im Hinblick auf ihre Versorgungs- und Entsorgungsfunktion für den Organismus. Die Nährstoffzufuhr für eine Seeanemone im Meer oder die Annäherung einer Biene an eine Blüte beispielsweise ist von jeder Richtung gleichwahrscheinlich – so argumentiert R.S. Lillie 1915.²³⁸ Dass Organismen oder Teile von ihnen, die sich nicht fortbewegen, oft eine ausgeprägte Symmetrie aufweisen, wie z.B. die »dorsiventralen« Blüten von Lippen- und Rachenblütlern, kann auf die Symmetrie der Organismen zurückgeführt werden, mit denen sie in Beziehungen stehen (z.B. die blütenbesuchenden Insekten).

Metamerie

Eine Symmetrie muss nicht in einer Spiegelsymmetrie von Teilen eines Körpers bestehen, sondern kann auch in einer nicht-spiegelsymmetrischen Wiederholung von gleichgeformten Strukturen bestehen. Eine solche »Longitudinalsymmetrie« besteht in der Aneinanderreihung von gleich gebauten Elementen entlang der Medianachse. Die Bauelemente weisen dabei häufig jeweils einen Satz von Organen auf (z.B. ein Paar Extremitäten oder Exkretionsorgane). Auf Haeckel geht die moderne Bezeichnung **Metamerie** für diese Gliederung des Körpers in sich in der Längsachse wiederholende Bauelemente zurück. Ein einzelnes Segment nennt Haeckel ein **Metamer**. Im Anschluss an Bronn betrachtet er die Metamere als zueinander homologe »Folgestücke«. Die Lehre der

Metamere nennt Haeckel »Metamerologie oder Homodynamenlehre«.²³⁹

Neben den Metameren unterscheidet Haeckel noch **Paramere** (Nebenstücke) und **Antimere** (Gegenstücke). Er definiert: »Paramere oder Nebenstücke (homonome Theile) sind [...] entsprechende Theile, welche um eine Kreuzaxe oder Breitenaxe des Körpers (oder um die Hauptaxe eines einzelnen Körpertheils) herum neben einander liegen. Antimeren oder Gegenstücke dagegen sind entsprechende Theile, welche um die Hauptaxe (Längsaxe) des Körpers herum neben einander liegen«²⁴⁰.

Zu den Parameren zählt er z.B. die Zehen der Füße der vierfüßigen Wirbeltiere oder die Blättchen der dreigliedrigen Blätter des Klees; Antimeren sind dagegen die paarigen Körperteile der Wirbeltiere, z.B. ihre Beine, Augen und Ohren. Parallel zu den

Metameren als den »Segmenten der Hauptaxen« bezeichnet Haeckel die »Segmente der Kreuzaxen (oder Breitenaxen)« als **Epimere** oder »homonyme Theile«. Epimere sind z.B. die Abschnitte der Extremitäten der Wirbeltiere, also Oberarm, Unterarm, Carpus, Metacarpus und Phalangen (†Homologie).²⁴¹

Für die Botanik übernimmt J. Sachs 1882 das Wort »Metamer« für sich wiederholende Elemente.²⁴² In der Botanik bezeichnet der Ausdruck einen von mehreren morphologisch einheitlichen Abschnitten, in die ein Trieb eingeteilt werden kann, z.B. ein **Phyton**, d.h. ein Knoten einschließlich seines Blattes, oder ein **Modul** (s.u.).²⁴³ Sachs führt für die Botanik 1873 auch die Einteilung der Blüten nach der Zahl ihrer Symmetrieebenen in mono-, di- und polysymmetrische ein.²⁴⁴

A. Frey unternimmt es 1926, alle Symmetrieverhältnisse durch drei Verfahren der Deckung von symmetrisch gleichwertigen Formelementen zu erfassen.²⁴⁵ Diese grundlegenden »Deckoperationen« sind nach Frey die **Parallelverschiebung** (verwirklicht z.B. bei den Blättern eines Zweiges), die **Drehung** (z.B. die »wirtelige« Stellung der Blüten einer Blume) und die **Spiegelung** (z.B. die Stellung der Gliedmaßen eines Wirbeltiers). Durch Kombination dieser drei Deckoperationen entstehen drei neue Formen der Symmetrie: die Kombination aus Parallelverschiebung und Spiegelung ergibt die **Gleitspiegelung** (z.B. die Metamerie der Articulaten), die Kombination aus Parallelverschiebung und Drehung erzeugt die **Schraubung** (z.B. in der Blattstellung mancher Pflanzen) und die Kombination aus Spiegelung und Drehung resultiert schließlich in der **Drehspiegelung**, die

sich bei Organismen selten verwirklicht findet (z.B. bei der Desmediaceengattung *Staurostrum*).

Schließlich wird der Begriff der Symmetrie nicht allein auf räumliche Verhältnisse bezogen, sondern auch auf zeitliche. W. von Engelhardt definiert die Symmetrie 1949 allgemein als »die räumliche und (oder) zeitliche Wiederholung gleicher Elemente«.²⁴⁶ Alle rhythmisch wiederkehrenden physiologischen und ethologischen Prozesse (Zykloethose; ↑Metamorphose), angefangen beim Herzschlag und Atemrhythmus, über den Zellzyklus und den Schlaf-Wach-Rhythmus bis hin zum Ernährungs- und Fortpflanzungszyklus können als Formen einer »zeitlichen Metamerie« gedeutet werden.²⁴⁷

Modul

Von »Modulen« bei Pflanzen sprechen zuerst J.L. Harper und L. White 1974²⁴⁸, und zwar als Übersetzung des französischen *article*, nachdem der Begriff *Modularität* vorher bereits in einem allgemeineren Sinn im morphologischen Zusammenhang Verwendung fand.²⁴⁹ »Article« wiederum ist eine Bezeichnung, die G. Chauveaud 1921 an Stelle des älteren »Phyton« einführt.²⁵⁰ Die von C.G. Gaudichaud 1841 vertretene *Phytontheorie* betrachtet den *Kormus* – d.h. den in Wurzel, Sproß und Blätter gegliederten Körper einer höheren Pflanze – als Zusammensetzung aus Teilstücken (Phytonen), die jeweils ein Blatt und ein Sproßstück umfassen und als Baueinheiten der Pflanzen angesehen werden (»un végétal original unique«).²⁵¹ Die Phytontheorie hat bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts viele Anhänger²⁵², wird dann aber, besonders nachhaltig auf dem Botanischen Kongress in Cambridge 1930 als unangemessene Vereinfachung kritisiert.²⁵³ (Die Bezeichnung *Kormus* findet sich 1802 bei Willdenow (»Cormus«), wobei er darunter im Gegensatz zur heutigen Auffassung auch die Moosstengel und Blattstiele versteht.²⁵⁴)

F. Hallé und R.A.A. Oldeman, die das Wort »article« 1970 aufgreifen, gebrauchen den Ausdruck nicht im Sinne der alten Phytontheorie, sondern definieren ihn mit Prévost als den Spross einer Pflanze, der alle Differenzierungsphasen bis zur Ausbildung eines Fortpflanzungsstadiums umfasst: »Un article est un axe dont le méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciations propre à l'espèce considérée, depuis son origine jusqu'à la sexualité«.²⁵⁵ Ein *article* ist damit nicht allein eine räumlich-morphologische Einheit, sondern auch eine dynamisch-physiologische. In der englischen Überarbeitung ihres Werks geben die Autoren »article« mit *Modul* wieder und bemerken, dass mit der *modularen*

Konstruktion eines Baumes seine Zusammensetzung aus einer Reihe von äquivalenten morphologischen Einheiten, die unendlich wiederholt werden können, gemeint ist.²⁵⁶

In der Folge dieser Bestimmung werden unter den Modulen in der Botanik architektonische Einheiten von Pflanzen verstanden, die sich innerhalb einer Pflanze wiederholen. White definiert ein Modul 1979 als einen monopodialen Trieb mit einem definierten Ende, wie einer Blüte, einem Dorn, einer Ranke oder einem Meristem (»monopodial shoot terminated by an inflorescence, by a spine or tendril, or by parenchymatization of the apical meristem«²⁵⁷). Dem Modul entspricht also der *Trieb*, der schon lange als Individuum der Pflanze beschrieben wird (↑Individuum/Dividuum).

Insofern mehrzellige Organismen aus vielen sich ähnelnden Zellen aufgebaut sind, kann man bei ihnen insgesamt das Prinzip der Modularität verwirklicht sehen. Ein Vorteil der Modularität besteht in der geringeren Anfälligkeit eines nach diesem Prinzip aufgebauten Körpers gegenüber Störungen, wie H. Simon 1962 in einem bekannten Gleichnis erläutert.²⁵⁸

In den 1990er Jahren etabliert sich ein weites entwicklungsbiologisches Verständnis des morphologischen Modulbegriffs. Module gelten als integrierte und sich relativ autonom verhaltende Elemente in Entwicklungsprozessen: »Modules are building blocks of interacting elements that operate in an integrated and relatively autonomous manner« (Schlosser 2004).²⁵⁹ Solche *Entwicklungsmodule* (»developmental modules«) können auf verschiedenen Organisationsebenen identifiziert werden, von der genetischen Ebene über die Ebene der Gen-Protein-Interaktion bis hin zur Ebene der Organbildung. Auch ein morphogenetisches ↑Feld kann als ein entwicklungsbiologisches Modul beschrieben werden.²⁶⁰ Entwicklungsmodule sind durch ihre Stabilität und weitgehende Konstanz auch in wechselnden Entwicklungsumgebungen gekennzeichnet. Neben ihrer Eigenschaft als Einheiten der Entwicklung werden sie auch als Einheiten der Evolution diskutiert, weil sie aufgrund ihrer Kombinierbarkeit und der Möglichkeit ihrer Einbettung in neue Kontexte Mechanismen der Veränderung von Organismen bereitstellen (Schlosser 2004: »the building blocks of evolutionary transformation«²⁶¹). Module können damit als diejenigen Strukturen verstanden werden, die gleichzeitig für die Stabilität und die Veränderbarkeit von Organismen verantwortlich sind (Walsh 2006: »The very feature that secures the robustness of organisms – their capacity to withstand perturbations by mounting compensatory change – also underwrites their changeability«²⁶²).

Nachweise

- 1 Goethe, J.W. von [1796]. [Tagebucheintrag vom 25. Sept. 1796]. (Tagebücher, Bd. II, 1, hg. v. E. Zehm, Stuttgart 2000): 80; ders. [1796]. [Brief an Schiller vom 12. Nov. 1796]. (Sämtliche Werke, 2. Abt., Bd. 4 (31), hg. v. V.C. Dörr & N. Oellers, Frankfurt/M. 1998, 257-258): 258.
- 2 Goethe, J.W. von (ca. 1796). Betrachtung über Morphologie (LA, Bd. I, 10, 137-144): 140; vgl. Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. *Nova Acta Leopold. N.F.* 2, 597-620: 613.
- 3 Burdach, K.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesamten Heilkunst: 62 (§196).
- 4 Goethe (ca. 1796): 140.
- 5 ebd.
- 6 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 82ff.
- 7 Goethe, J.W. von (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären (LA, Bd. I, 9, 23-61); vgl. Pörksen (1986): 86.
- 8 Vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 105.
- 9 Vgl. Engelhardt, W. von (1990). Morphologie im Reich der Steine? In: Mann, G., Mollenhauer, D. & Peters, S. (Hg.) (1992). In der Mitte zwischen Natur und Subjekt. Johann Wolfgang von Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanze zu erklären, 1790-1800, 33-51.
- 10 Goethe, J.W. von (ca. 1797). Vorarbeiten zu einer Physiologie der Pflanzen (LA, Bd. I, 10, 135-136): 135.
- 11 Hassenstein, B. (1950). Goethes Morphologie als selbstkritische Wissenschaft und die heutige Gültigkeit ihrer Ergebnisse. *Goethe. Jahrb. Goethe-Ges. N.F.* 12, 333-357: 350.
- 12 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 121.
- 13 Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.
- 14 Goethe (1795): 127.
- 15 a.a.O.: 138.
- 16 Goethe, J.W. von (1794). Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne (LA, Bd. I, 10, 125-127): 125.
- 17 Benjamin, W. (1928). Goethe (Gesammelte Schriften, Bd. II, 2, Frankfurt/M. 1991, 705-739): 719f.
- 18 Hassenstein (1950): 352.
- 19 a.a.O.: 346.
- 20 Cuvier, G. (1812). *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes*, 4 Bde.: I, 58.
- 21 Cuvier, G. (1800/35). *Leçons d'anatomie comparée*, Bd. I: 58.
- 22 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 184.
- 23 Vgl. Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. *Stud. Hist. Biol.* 2, 33-56; Appel, T. (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate. French Biology in the Decades Before Darwin.
- 24 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. *Z. gesamte Naturwiss.* 1, 149-160 & 2, 102-114: 160.
- 25 Nyhart, L. (1987). The disciplinary breakdown of german morphology, 1870-1900. *Isis* 78, 365-389.
- 26 Gegenbaur, C. (1876). Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. *Morphol. Jahrb.* 1, 1-19: 16.
- 27 Vgl. Starck, D. (1966). Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere von Gegenbaur bis heute. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 1965, 51-67; Nyhart, L. (1995). *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*.
- 28 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. *Vergleichende Anatomie und Physiologie*: 36.
- 29 Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*: 160.
- 30 a.a.O.: 185.
- 31 a.a.O.: 186.
- 32 a.a.O.: 188.
- 33 a.a.O.: 189.
- 34 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 21.
- 35 Niemann, J.F. (1817). Ueber politische Biostatik und ihre Resultate. In: *Symbiotikon für öffentliche und Privatärzte zur Erinnerung und Erholung*, 200-208; Roth, S. (1821). *Generalia biostatice. Dissertatio inauguralis politico-medica, quam publicae disquisitioni*; Kopp, J.H. (1830). *Denkwürdigkeiten in der ärztlichen Praxis*, Bd. 1: 317.
- 36 Walser (1850). Biostatistische Studien. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 5, 225-252: 229.
- 37 Kletzensky, V. (1857). *Compendium der Pharmakologie*: 332; vgl. Gorup-Besanez, E.F. von (1862). *Lehrbuch der physiologischen Chemie*: 8.
- 38 a.a.O.: I, 19.
- 39 a.a.O.: I, 20.
- 40 a.a.O.: I, 23.
- 41 Bowler, P.J. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. *J. Hist. Biol.* 38, 19-32: 29.
- 42 Goebel, K. (1905). Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. *Biol. Zentralbl.* 25, 65-83: 82.
- 43 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 94.
- 44 Weber, H. (1955). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. *Verh. deutsch. zool. Ges.* 1954 (= *Zool. Anz., Suppl.* 18), 137-159: 137f.
- 45 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 1.
- 46 a.a.O.: 26.
- 47 a.a.O.: 20.
- 48 a.a.O.: 25f.
- 49 a.a.O.: 20.
- 50 ebd.
- 51 a.a.O.: 5.
- 52 Portmann, A. (1948/60). Die Tiergestalt.
- 53 Portmann, A. (1955). Das Lebendige als vorbereitete Beziehung. *Eranos-Jahrbuch* 24, 485-506: 502.
- 54 Nowikoff, M. (1930). Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie. Eine Studie über eine Gesetzmäßigkeit in der Biologie: 11.

- 55 a.a.O.: 16.
- 56 Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. *J. theor. Biol.* 97, 43-55: 51.
- 57 ebd.
- 58 Snodgrass, R.E. (1935). *Principles of Insect Morphology*: 1.
- 59 Ferris, G.F. (1948). The principles of comparative morphology. *Micromentomol.* 13, 49-56.
- 60 Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought* (Berkely 1968): 115.
- 61 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. *Z. gesamte Naturwiss.* 1, 149-160 & 2, 102-114: 155.
- 62 Siewing, R. (Hg.). (1985). *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 2. Systematik: XXX.
- 63 Burdach, K.F. (1810). *Die Literatur der Heilwissenschaft*, Bd. 1: 378.
- 64 Burdach, K.F. (1814). *Anatomische Untersuchungen*, Heft 1: 10.
- 65 a.a.O.: 11.
- 66 Heusinger, K.F. von (1822). *System der Histologie*, Theil 1: 8; vgl. auch Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. *Fortschr. Ergebn. Zool.* 3 (H. 4), 329-462: 333.
- 67 Ghiselin, M. (1980). The failure of morphology to assimilate Darwinism. In: Mayr, E. & Provine, W. (eds.). *The Evolutionary Synthesis*, 180-193.
- 68 Ghiselin, M.T. (2006). The failure of morphology to contribute to the modern synthesis. *Theor. Biosci.* 124, 309-316: 310.
- 69 ebd.
- 70 Braun, A. (1862). Rede zur Feier des acht und sechzigsten Stiftungstages des medicinisch-chirurgischen Friedrich-Wilhelms-Instituts: 13.
- 71 ebd.
- 72 ebd.
- 73 Braun, A. (1835). Dr. Carl Schimpers Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung. *Flora* 18, 145-191; vgl. Baron, W. (1931). Die idealistische Morphologie Al. Brauns und A.P. de Candolles und ihr Verhältnis zur Deszendenztheorie. *Beih. Bot. Centralbl.* 48, I, 314-334; Hoppe, B. (1969). *Deutscher Idealismus und Naturforschung. Werdegang und Werk von Alexander Braun (1805 bis 1877)*. *Technikgesch.* 36, 111-132.
- 74 Sachs, J. (1875). *Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860*: 184.
- 75 a.a.O.: 185.
- 76 ebd.
- 77 Atkinson, G.F. (1897). Experimental morphology. *Science* 6, 538-550: 540; Goebel, K. (1898). Julius Sachs (II). *Science* 7, 695-702: 701.
- 78 Vgl. Starck, D. (1980). Die idealistische Morphologie und ihre Nachwirkungen. *Medizinhist. J.* 15, 44-56.
- 79 Goebel, K. (1893). Zur Geschichte unserer Kenntniss der Correlationsvorgänge. *Flora* 77, 38-42: 38.
- 80 Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 458.
- 81 Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik. *Zur Methodik der systematischen Morphologie*: 13.
- 82 Thompson, D'Arcy W. (1917/42). *On Growth and Form* (dt. *Über Wachstum und Form*, Frankfurt/M. 1983): 248.
- 83 ebd.
- 84 a.a.O.: 333.
- 85 a.a.O.: 328.
- 86 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 92f.
- 87 Steiner, B. (1936). Stilgesetzliche Morphologie. *Zur Logik der organischen Form*: 20.
- 88 a.a.O.: 29.
- 89 a.a.O.: 31f.
- 90 a.a.O.: 37.
- 91 Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 13.
- 92 Froebe, H.A. (1971). Die wissenschaftstheoretische Stellung der Typologie. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 84, 119-129: 128.
- 93 Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. *Journal of Social and Biological Structures* 5, 15-47: 17.
- 94 Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.
- 95 Canstatt, C.F. (1845). *Handbuch der medicinischen Klinik*, Bd. 4: 1031.
- 96 Webster, G. & Goodwin, B. (1996). Form and Transformation. *Generative and Relational Principles in Biology*: ix.
- 97 Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice* (Paris 1948): 77.
- 98 Waddington, C.H. (1957). *The Strategy of the Genes*: 32.
- 99 Anonymus (1899). [Rez. Wolff, J. (1899). The doctrine of the functional form of bones]. *The Philadelphia Medical Journal* 4, 650.
- 100 Wolff, J. (1899). Die Lehre von der funktionellen Knochengestalt. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medizin* 155, 256-315: darin nicht der Ausdruck »funktionelle Morphologie«!
- 101 Landacre, F.L. (1911). The theory of nerve components and the fore brain vesicle of vertebrates. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 30, 57-66: 57.
- 102 Bertalanffy, L. von (1941). Probleme einer dynamischen Morphologie. (Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums, IV.) *Biol. Gen.* 15, 1-22: 1.
- 103 Koeppel, G. (1955). Ein Beitrag zur Funktionsmorphologie der normalen Thrombocyten des Menschen im Nativblut.
- 104 Vgl. Vogel, K. (1975). Funktionsmorphologie als Hilfsmittel paläontologischer Evolutionsforschung; Kull, U., Maier, W., Nachtigall, W. & Seilacher, A. (1996). Funktions- und Konstruktionsmorphologie. In: Teichmann, K. & Wilke, J. (Hg.). *Prozess und Form »natürlicher Konstruktionen«*, 34-51.
- 105 Borelli, J.A. (1680-81). *De motu animalium*; vgl. Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1980). Borelli und die Folgen – kann man die Mechanik in Lebewesen sehen? *Natur Museum* 110, 263-274; Reif, W.-E. (1985). Konzepte und Geschichte der Funktionsmorphologie. *Aufs. Reden senckenb.*

naturf. Ges. 35, 107-131.

106 Barthez, T.J. (1798). *Nouvelle mécanique des mouvements des animaux*.

107 Müller, J. (1822). *Dissertatio physiologiae sistens commentarios de phoronomia animalium*.

108 Weber, W. & Weber, E. (1836). *Mechanik der menschlichen Werkzeuge. Eine anatomisch-physiologische Untersuchung*.

109 Houghton, S. (1873). *Principles of Animal Mechanics*.

110 Vgl. Hendricks, G. (1975). Eadweard Muybridge. The Father of Motion Picture.

111 Schwendener, S. (1874). Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen.

112 Anonymus (1836). On the functional anatomy of the human body. The Magazine of Health 1; vgl. The Literary Gazette 20 (1836), 126; The Lady's Magazine And Museum 8 (1836), 279-280: 280

113 Gardner, A.K. (1856). The Causes and Curative Treatment of Sterility. With a Preliminary Statement of the Physiology of Generation: 25; Hancock, H. (1873). On the Operative Surgery of the Foot and Ankle-Joint: 18; Hardesty, I. (1908). Review: Santee, H.E. (1907). Anatomy of the Brain and Spinal Cord. Science 27, 533-535: 534.

114 Gowers, W.R. (1885). Lectures on the Diagnosis of Diseases of the Brain: 10; ders. (1885). Diagnosis of the Brain and of the Spinal Cords: 9.

115 Gowers, W.R. (1885). Lectures on the Diagnosis of the Diseases of the Brain (dt. Vorlesungen über die Diagnostik der Gehirnkrankheiten, übers. v. J. Mommsen, Freiburg 1886): 12; vgl. Fritsch, J. (1887). [Ref. Gowers, W.R. (1886). Diagnostik der Gehirnkrankheiten]. Jahrbücher für Psychiatrie 7, 217-219: 217.

116 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 128.

117 Böker, H. (1937). Form und Funktion im Lichte der vergleichenden biologischen Anatomie. Folia Biotheor. 1, Ser. B, 27-41: 28.

118 Anonymus (1798). [Rez. Lauth, M. (1798). *Eléments de myologie et de syndesmologie*]. Recueil périodique de la Société de Médecine de Paris 4 (Nr. 23), 381-387: 381; Bichat, X. (1801-03). *Traité d'anatomie descriptive*, 5 Bde.

119 Anonymus (1802). [Obituary X. Bichat]. The London Medical and Physical Journal 8, 382; Wilson E. & Goddard, P.B. (1813). A System of Human Anatomy, General and Special: ix; Home, E. (1818). On a mal-conformation of the uterine system in women. Philos. Trans. Roy. Soc. London 108, 308-315: 309.

120 Anonymus (1803). [Rez. Walter, J.G. (1802). *Museum anatomicum*]. Medicinisch-chirurgische Zeitung 3 (Nr. 55), 33-43: 41.

121 Weber, H. (1939). Vergleichend-funktionsanatomische Untersuchungen an atypischen Beißmandibeln von Insekten. Biol. Zentralbl. 59, 541-566: 541.

122 Weber, H. (1939). Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Fortschr. Zool. N.F. 4, 95-136: 95.

123 Bethe, A. (1917). Die Physiologie in ihrem Verhältnis zu Medizin und Naturwissenschaft. Biol. Zentralbl. 37,

325-333: 330; vgl. Stempell, W. & Koch, A. (1916). *Elemente der Tierphysiologie*; Braus, H. (1921). *Anatomie des Menschen*, Bd. 1: 1ff.

124 Haacke, W. (1886-87). *Biologie, Gesamtwissenschaft und Geographie*. Biol. Centralbl. 6, 705-718: 711.

125 a.a.O.: 710.

126 Purkinje, J.E. (1833). [Rez. Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bearbeitet von Karl. Friedr. Burdach (Schluss)]. Jahrbücher für wissenschaftliche Kritik 1, 793-796: 796.

127 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1846). Ueber den Einfluss eines natürlichen Systems der Physiologie und Morphologie der Pflanzen auf die systematische Feststellung der Gattungen und Arten. Flora, oder, Botanische Zeitung 21, 321-333: 325.

128 Gorup (1853). [Rez. Robin, C. & Veleil, F. (1853). *Traité de chimie anatomique et physiologique normale et pathologique*]. Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medizin 80, 363-367: 363.

129 Hatschek, B. (1888). *Lehrbuch der Zoologie*: 19; Loeb, J. (1891-92). Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere; ders. (1894). On some facts and principles of physiological morphology. In: Biological Lecture Delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Hole in the Summer Session of 1893; vgl. auch schon Schimper, A.F.W. (1888). Die epiphytische Vegetation Amerika's: 155.

130 Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). *Handbuch der Biologie*, Bd. I, 1, 1-94: 67.

131 Naef, A. (1913). Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. *Ergebn. Fortschr. Zool.* 3, 329-462: 344; vgl. auch Bertalanffy, L. von (1941). Probleme einer dynamischen Morphologie. (Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums, IV.) Biol. Gen. 15, 1-22: 1.

132 Bertalanffy (1941): 3.

133 Frey-Wyssling, A. (1938). Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate: 6.

134 Weber, H. (1954). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft 1954 (= Zoologischer Anzeiger Suppl. 18), 137-159: 155; vgl. Reif, W.-E. (1985). Konstruktionsmorphologie als biologisches Arbeitskonzept bei Hermann Weber. *Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges.* 35, 133-142.

135 Weber (1954): 155.

136 a.a.O.: 138.

137 Schmutz, W. (1955). Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Mallophagen. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* 74, 211-316; Klier, E. (1956). Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Psocopteren. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* 75, 207-286.

138 Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia* 3, 393-396; vgl. Thomas, R.D.K. (1979). Morphology, constructional. In: Fairbridge, R.W. & Jablonski, D. (eds.). *Encyclopedia of Paleontology*, vol. 7, 482-487.

- 139** Seilacher, A. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). *Constructional Morphology and Evolution*, 251-271.
- 140** Gutmann, W.F. (1972). Die Hydroskelett-Theorie. *Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges.* 21: 11; vgl. Hertler, C. (2000). Organism and morphology: methodological differences between functional and constructional morphology. In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). *Organisms, Genes and Evolution*, 43-51.
- 141** Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1981). Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen: 114.
- 142** Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1992). Grundlagen von Konstruktionsmorphologie und organismischer Evolutionstheorie. *Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges.* 38, 51-68: 58.
- 143** Vogel, K. (1991). Konstruktionsmorphologie: ein Schlüssel zum Verständnis der biologischen Evolution; Bock, W.J. (1991). Explanations in Konstruktionsmorphologie and evolutionary morphology. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). *Constructional Morphology and Evolution*, 9-29.
- 144** Konstruktionsmorphologie (Chicago, Ill.) 1. 1976-
- 145** McGhee Jr., G.R. (1998). Theoretical Morphology: 8.
- 146** Richter, S. (2007). Aufgaben einer Evolutionären Morphologie im 21. Jahrhundert. In: Wägele, J.W. (Hg.). *Höhepunkte der zoologischen Forschung im deutschen Sprachraum*, 49-57: 55.
- 147** a.a.O.: 50.
- 148** Anonymus (1900). [Rez. Goebel, K. (1900). *Organography of Plants*, vol. 1]. *Gardeners' Chronicle* 28 (3rd ser.), 146; Bower, F.O. (1904). *Plant morphology*. *Science* 20, 524-536: 533; Russell, E.S. (1917). *Form and Function*: 312.
- 149** Sewertzoff, A.N. (1931). *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*: ix; vgl. Levit, G.S., Hossfeld, U. & Olsson, L. (2004). The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936), and the developmental basis of evolutionary change. *J. Exper. Zool. (MOL DEV EVOL)* 302B (4), 343-354; vgl. auch Institut evolvucionnoj morfologii i ekologii zivotnych im A. N. Severcova *Spravocnik* (Moskau 1973).
- 150** Sewertzoff (1931): x.
- 151** Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*: 8.
- 152** Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 468.
- 153** Lotze, H. (1842). *Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften*: 376.
- 154** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 50.
- 155** a.a.O.: 51.
- 156** Vgl. z.B. Schmalhausen, J.J. (1925). Über die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten vom Axolotl durch verschiedene Faktoren. *Arch. Entwicklunsmech.* 105.
- 157** Naef, A. (1913). *Studien zur generellen Morphologie der Mollusken*, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. *Fortschr. Ergebn. Zool.* 3 (H. 4), 329-462: 352.
- 158** Herz, M. (1782). *Grundriß aller medicinischen Wissenschaften*: 214 (§277).
- 159** Humboldt, A. von (1797). *Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern*, Bd. 2: 148; 164.
- 160** Meyer, G.F.W. (1825). *Nebenstunden meiner Beschäftigung im Gebiete der Pflanzenkunde*, 1. Teil. Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten: in Anwendung auf ihre systematische Anordnung zur Nachweisung des allgemeinen Ganges der Formbildung in den untern Ordnungen cryptogamischer Gewächse; Rauber, A. (1880). *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren*.
- 161** Hooker, W.J. (1849). Review: Sprague, I. & Gray, A. (1849). *Genera floræ americanæ boreali-orientalis illustrata*, vol. 2. *Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany* 1, 353-361: 358; Carpenter, W.B. (1884). On the nervous system of the Crinoidea. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 37, 67-76: 74.
- 162** Russell, E.S. (1916). *Form and Function* (Chicago 1982): 33.
- 163** McGhee Jr., G.R. (1998). *Theoretical Morphology*: 2.
- 164** Parker, W.K. (1877). On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia, part I. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 167 529-597: 531.
- 165** Raup, D.M. & Gould, S.J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology – towards a nomothetic paleontology. *Syst. Zool.* 23, 305-322: 308.
- 166** McGhee, G.R. Jr. (1980). Shell form in the biconvex articulate Brachiopoda: a geometric analysis. *Paleobiol.* 6, 57-76: 64.
- 167** McGhee, G.R. Jr. (1991). Theoretical morphology. The concept and its applications. In: Glinsky, N.L. & Signor, P.W. (eds.). *Analytical Paleobiology*, 87-102: 87.
- 168** Raup, D.M. & Michelsen, A. (1965). Theoretical morphology of the coiled shell. *Science* 147, 1294-1295; vgl. Raup, D.M. (1961). The geometry of coiling in gastropods. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 47, 602-609.
- 169** McGhee (1991).
- 170** Hickman, C.S. (1993b). Theoretical design space: a new program for the analysis of structural diversity. In: Seilacher, A. & Chnzei, K. (eds.). *Progress in Constructional Morphology* (=Neus Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. 190), 169-182: 170.
- 171** Hickman, C.S. (1988). Analysis of form and function in fossils. *Amer. Zool.* 28, 775-793: 790.
- 172** Rudwick, M.J.S. (1964). The inference of function from structure in fossils. *Br. J. Philos. Sci.* 15, 27-40; vgl. Lugar, L. (1990). Morphology. In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (eds.). *Paleobiology. A Synthesis*, 307-313.
- 173** Stower, W.J., Davies, D.E. & Jones, I.B. (1960). Morphometric studies of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *J. Anim. Ecol.* 29, 309-339: 309.
- 174** Thompson, D'Arcy W. (1917/42). On Growth and Form; vgl. Lutz, T.M. & Boyajian, G.E. (1995). Fractal geometry of ammonoid sutures. *Paleobiol.* 21, 329-342.
- 175** La Mettrie, J.O. de (1751). Critique d'un médecin du parti des spiritualistes, sur la pièce intitulée Les animaux

plus que machines: 58.

176 Grimaud, J.C.M.G. de (1791). Cours complet de fièvres, Bd. 3: 119.

177 Tourlet (1801). Analyse de l'ouvrage ayant pour titre Principes physiologiques, par Ch. L. Dumas. Mémoires des sociétés savantes et littéraires de la République 1, 58-69: 61.

178 Marie de Saint-Ursin, P.J. (1804). L'ami des femmes: 256.

179 Geoffroy St. Hilaire, É. (1805). Mémoire sur quelques chauve-souris d'Amérique formant une petite famille sous le nom de *molossus*. Annales du muséum d'histoire naturelle 6, 150-156: 150.

180 Caille, J.M.A. (1809). Examens critique des principes de physiologie de M. Dumas. Annales clinique ou journal de médecine 18, 90-107: 102.

181 Vgl. Legée, G. (1973). Les lois de l'organisation d'Aristote à Geoffroy Saint-Hilaire. Histoire et Nature n.s. 1, 3-25.

182 Herodot, Historiae III, 108; Platon, Protagoras 320d ff.

183 Aristoteles, De part. anim. 658a.

184 a.a.O.: 684a; für ein weiteres Beispiel vgl. a.a.O.: 663a.

185 a.a.O.: 645b.

186 a.a.O.: 652a

187 Paracelsus (1570). Volumen paramirum: 105; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien., 2 Bde.: I, 77.

188 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 325.

189 Vicq d'Azyr, F. (1786). Discours sur l'anatomie (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 22.

190 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9. 119-151): 124f.

191 a.a.O.: 126.

192 Aristoteles, De gen. anim. 744b16f.

193 Meyer-Abich, A. (1949). Goethes Kompensationsprinzip, das erste holistische Grundgesetz der modernen Biologie. In: Meyer-Abich, A. (Hg.). Biologie der Goethezeit, 282-302.

194 Kiemeyer, C.F. (1793). Über die Verhältnisse der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse.

195 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): §65.

196 Blumenbach, J.F. (1786/1807). Geschichte und Beschreibung der Knochen des menschlichen Körpers: 85 (I, §108).

197 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin, 1887-1909): I, 90f.; vgl. Proß, W. (1994). Herders Konzept der organischen Kräfte und die Wirkung der »Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit« auf Carl Friedrich Kiemeyer. In: Kanz, K.T. (Hg.). Philosophie des Organischen in der Goethezeit, 81-99; Bach, T. (2001). Biologie und Philosophie bei C.F. Kiel-

meyer und F.W.J. Schelling: 154.

198 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.

199 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée: 47.

200 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines.

201 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 9; vgl. 1. Aufl. 1859: 12.

202 Rádl, E. (1901). Ueber die Bedeutung des Prinzips von der Korrelation in der Biologie. Biol. Centralbl. 21, 401-416; 490-496; 550-560; 585-591; 605-621.

203 Eggers, F. (1923). Über Korrelationen in der Ausbildung der Flügel und der Tympanalorgane bei Insekten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 28, 42-44.

204 Eggers, F. (1938). Das Prinzip der phyletischen, endogen geleiteten Korrelationssysteme. Zool. Anz. 122, 161-165.

205 Weber, H. (1939). Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Fortschr. Zool. N.F. 4, 95-136: 97.

206 Kipp, F. (1942). Das Kompensationsprinzip in der Brutbiologie der Vögel. Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel 18, 52-59: 57.

207 Theophrast, De sensu I, 12.

208 Plinius (um 79). Naturalis historia 34, 65.

209 Dürer, A. (1532). De symmetria partium in rectis formis humanorum corporum (Übers. J. Camerarius); dt. Original: Vier Bücher von menschlicher Proportion (1528).

210 Pascal, B. [ca. 1662]. Pensées (ed. L. Brunschvicg, Paris 1907): 330 (I, 28); vgl. Kambartel, W. (1972). Symmetrie und Schönheit. Über mögliche Voraussetzungen des neueren Kunstbewußtseins in der Architekturtheorie C. Perraults: 43f.

211 Perrault, C. (1673). Les dix livres d'architecture de Vitruve: 10 (Anm. 3); vgl. Kambartel (1972): 47ff.

212 Chambaud, L. & Robinet, J.B. (1776). Nouveau dictionnaire François-Anglois, Et Anglois-François, Bd. 1: 667.

213 Buffon, G.L.L. (1764). Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 12: 2.

214 La Cépède, B. (1799). Histoire naturelle des poissons, Bd. 4: 606.

215 Sömmering, S.T. von (1800). Hirn- und Nervenlehre: 18.

216 Pittard, S.R. (1852). Symmetry. In: Todd, R.B. (ed.). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, vol. 4, 845-862: 845.

217 Theophrast, Historia plantarum 1.1.8.

218 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 89 (§58).

219 Schlegel, A.W. von (1827). Indische Bibliothek, Bd. 2: 458; ders. (1827). Vorlesungen über Theorie und Geschichte der bildenden Künste (Kritische Ausgabe der Vorlesungen, Bd. II, 1, Paderborn 2007, 289-348): 300 (3. Vorl., Punkt 2).

220 ebd.

221 Parthey, G.F.C. (1838). Das alexandrinische Museum: 20; ders. (1840). Wanderungen durch Sicilien und die Levante: 313.

222 Agassiz, L. (1834). Observations on the growth and

- bilateral symmetry of the Echinodermata. *Philos. Mag.* 3. ser., 5, 369-373.
- 223** Schlegel, H. (1852). Ueber die Entstehung des vollkommenen Kleides der Vögel durch Verfärben und Wechseln der Federn, unabhängig von der Mauser. *Naumannia* 2, 19-40: 21; Carus, V. (1853). System der thierischen Morphologie: 310; Müller, J. (1853). Ueber den Bau der Echinodermen. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1853, 175-240: 175.
- 224** Gegenbaur, C. (1856). Studien über Ordnung und Systematik der Ctenophoren. *Arch. Naturgesch.* 22, 163-205: 164; ders. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 146.
- 225** Haeckel, E. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. *Jena. Z. Naturwiss.* 8, 1-55: 33.
- 226** Burmeister, H. (1843/54). Geschichte der Schöpfung: 365ff.; vgl. ders. (1856). Zoonomische Briefe. Allgemeine Darstellung der thierischen Organisation, Teil 1: 26-36; ders. (1837). Handbuch der Naturgeschichte, 2. Abth. Zoologie: 387.
- 227** Schleiden, M.J. (1842-43/49-50). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: II, 4-16.
- 228** Bronn, G.H. (1850). Allgemeine Zoologie: 97.
- 229** Bronn, G.H. (1858). Morphologische Studien über die Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper und der organischen insbesondere: VII.
- 230** a.a.O.: 58
- 231** Jäger, G. (1857). Über Symmetrie und Regularität als Eintheilungsprincipien des Thierreichs. *Sitzungsber. math.-naturwiss. Class. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien* 24, 338-365: 341.
- 232** a.a.O.: 349f.
- 233** a.a.O.: 364.
- 234** Schulze, F.E. (1893). Über die Bezeichnung von Lage und Richtung im Thierkörper. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 3, 6-10.
- 235** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 377ff.
- 236** Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie: 121ff.
- 237** Haeckel (1866): I, 521.
- 238** Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? *J. Philos. Psychol. Sci. Methods* 12, 589-610: 598.
- 239** Haeckel (1866): I, 45.
- 240** a.a.O.: I, 311f.
- 241** a.a.O.: I, 316.
- 242** Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzenphysiologie: 586.
- 243** Vgl. Smirnova, E.S. (1970). Morphological classification of flowering plants according to vegetative characteristics. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* 190, 1243-1245; Nozeran, R., Baneilhon, L. & Neville, P. (1971). Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Adv. Morphol.* 9, 1-66; White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145.
- 244** Sachs, J. (1868/73). *Lehrbuch der Botanik*: 523.
- 245** Frey, A. (1926). Geometrische Symmetriebetrachtung. *Flora* 120, 87-98.
- 246** Engelhardt, W. von (1949). Symmetrie. *Stud. Gen.* 2, 203-212: 203.
- 247** Sitte, P. (1984). Symmetrien bei Organismen. *Biol. in unserer Zeit* 14, 161-170: 162.
- 248** Harper, J.L. & White, J. (1974). The demography of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 419-463: 421.
- 249** Wilson, A.G. (1967). Morphology and modularity. In: Zwicky, F. & Wilson, A.G. (eds.). *New Methods of Thought and Procedure*, 298-313.
- 250** Chauveaud, G. (1921). La constitution des plantes vasculaires relevée par leur ontogénie.
- 251** Gaudichaud, C.G. (1841). Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux: 6; 58.
- 252** Vgl. z.B. Gray, A. (1849). On the composition of the plant by phytons, and some applications of phyllotaxis. *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.* 1849, 438-444; Čelakovský, L. (1901). Die Gliederung der Kaulome. *Bot. Zeitung* 59, 79-114.
- 253** Brooks, F.T. & Chipp, T.F. (eds.) (1931). 5th International Botanical Congress, Cambridge 1930; vgl. Arber, A. (1930). Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. *New Phytol.* 29, 297-315.
- 254** Willdenow, C.L. (1792/1802). *Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen entworfen*: 27.
- 255** Hallé, F., Oldeman, R.A.A. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux: 26f.; vgl. Prévost, M.-F. (1967). Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mém. Soc. Bot., France* 114, 23-36.
- 256** Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. (1978). *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*: 5.
- 257** White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145: 135.
- 258** Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 106, 467-482.
- 259** Schlosser, G. (2004). The role of modules in development and evolution. In: Schlosser, G. & Wagner, G.P. (eds.). *Modularity in Development and Evolution*, 519-582: 519f.
- 260** Vgl. Bolker, J.A. (2000). Modularity in development and why it matters to evo-devo. *Amer. Zool.* 40, 770-776.
- 261** Schlosser (2004): 542.
- 262** Walsh, D. (2006). Evolutionary essentialism. *Brit. J. Philos. Sci.* 57, 425-448: 438.

Literatur

- Russell, E.S. (1916). Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology.
- Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. Nova Acta Leopold. N.F. 2, 597-620.
- Nyhart, L. (1995). Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900.
- Larson, J.L. (1996). Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant.
- Mocek, R. (1998). Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie.
- Hertler, C. (2001). Morphologische Methoden in der Evolutionsforschung.

Mutation

Entlehnt von dem lateinischen Verb ›mutare‹ »bewegen, verändern« ist das deutsche Wort ›mutieren« in der gleichen Bedeutung seit dem 14. Jahrhundert belegt. Die ältere auf biologische Gegenstände bezogene Begriffsgeschichte ist mit dem Terminus **Transmutation** verbunden. Im klassischen Latein ist eine ›transmutatio‹ eine Vertauschung von Buchstaben¹ oder, in der Verbform, allgemein ein Austausch von Gegenständen². Thomas von Aquin spricht sowohl von »mutatio«³ als auch »transmutatio«⁴, um die Veränderung eines Gegenstandes zu bezeichnen. In der Alchemie des Mittelalters wird unter einer Transmutation die beabsichtigte Umwandlung eines Elements in ein anderes verstanden, um auf diese Weise z.B. Gold oder Silber zu gewinnen.

J.C. Scaliger bezieht das Wort 1557 auf die organische Welt und erklärt die vereinzelt beobachtete Transmutation (»transmutatio«) von Arten durch das Vorhandensein einer Pluralität von substanziellen Formen in einem einzelnen Organismus: Bei der Entstehung eines Organismus einer »neuen Art« aus einem anderen trete eine andere, in den Eltern bereits angelegte substanzielle Form in den Vordergrund (†Phylognese).⁵ Auch F. Bacon hält 1627 eine Artentransformation (»Transmutation of Species«) für nicht ausgeschlossen, weil sich dafür viele Belege (»manifest Instances«) anführen ließen.⁶ Im 17. Jahrhundert bezeichnet der Begriff der Mutation meist eine plötzliche und drastische Änderung eines Gegenstandes, z.B. eines Insekts in seiner Metamorphose⁷; es besteht eine semantische Verbindung von ›Mutation‹ und ›Katastrophe‹ (so bei R. Hooke).⁸

Im botanischen Kontext Mitte des 18. Jahrhunderts ändert sich jedoch diese Verbindung und gerade kleine Veränderungen werden als ›Mutationen‹ bezeichnet. So nennt C. von Linné eine Varietät 1751 eine »planta mutata«.⁹ M. Adanson übernimmt diesen Wortgebrauch und versteht unter ›Mutationen‹ (»mutations«) 1769 kleine Veränderungen einer Pflanze, die keine neuen Arten, sondern allenfalls neue Varietäten hervorbringen¹⁰ (und er lehnt dementsprechend auch einen Wandel von Arten, eine »transmutation des espèces«¹¹, ab). Die Mutationen sind nach Adanson aber nicht nur erblicher Natur, sondern können in manchen Fällen auf die Kultivierung, die Standortbedingungen oder das Klima zurückgeführt werden. Adanson verwendet den Ausdruck auch nicht als einen festen Terminus: Neben ›Mutationen‹ spricht

Transmutation (Scaliger 1557) 655
Variation (Bauhin & Cherler posthum 1651) 656
Variabilität (Poirot 1687) 657
Saltation (Huxley 1864) 659
Mutation (Waagen 1869) 655
diskontinuierliche Variation (Bateson 1891) 659
Evolutionstfähigkeit (Vesque 1891) 665
Mutationsrate (Muller & Altenburg 1919) 662
Mutationsdruck (Wright 1929) 662
Selektionsdruck (Wright 1929) 662
hoffnungsvolle Monster (Goldschmidt 1933) 663
Makromutation (Goldschmidt 1940) 662
Mikromutation (Goldschmidt 1940) 662
Mutagen (Auerbach 1946) 663

er meist von ›Veränderungen‹ (»changemens«). J.B. de Lamarck wendet den Ausdruck 1802 auch auf die Umwelt von Organismen an und versteht unter den *Mutationen der Umwelt* (»mutations de circonstances«) Veränderungen (»modifications«) der Umwelt, die den organischen Veränderungen vorausgehen.¹² Auch die Veränderungen der Lebewesen nennt Lamarck aber ›Mutationen‹.¹³ Der Ausdruck hat also zu dieser Zeit noch keinen terminologischen Status. C. Darwin verwendet den Ausdruck ›transmutation‹ vereinzelt seit Ende der 1830er Jahre, um damit die Veränderung von Arten zu bezeichnen.¹⁴

Als terminologische Bezeichnung für die kleinsten, kaum wahrnehmbaren Schritte in der Evolution führt der Paläontologe W. Waagen 1869 das Wort ›Mutation‹ ein.¹⁵ Die Mutationen sind für Waagen die zeitlich hintereinander auftretenden verschiedenen Formen eines Typus. Weil Waagen die Evolutionstheorie in der darwinschen Form für große Veränderungen ablehnt, beziehen sich seine Mutationen allein auf die zeitliche Veränderung von Organismenreihen innerhalb einer Sippe. Er grenzt die Mutationen als die zeitlich aufeinander folgenden Formen von den *Varietäten* als den zeitlich nebeneinander bestehenden Formen eines Typus ab (†Art/Varietät). Bei Waagen sind die Mutationen die veränderten Organismen selbst und nicht die Veränderung; seine »Mutationen« entsprechen also den heutigen *Mutanten*.

Antike

Dass Organismen in Form und Aussehen nicht immer ihren Eltern ähneln, ist seit der Antike bekannt. Sind die Abweichungen umfangreich und mindern sie die Überlebenschancen, werden sie meist unter dem Titel der *Missbildungen* (»τέρατα«) behandelt. Aristoteles räumt aber bereits ein, dass die Abweichung »nicht gegen alle Natur, aber doch gegen das Übliche verstößt«¹⁶; auch das Widernatürliche sei in gewissem Sinne der Natur gemäß. Aristoteles berichtet

Eine Mutation ist eine erbliche Veränderung eines Organismus gegenüber seinen Eltern.

in diesem Zusammenhang z.B. von rauchfarbenem Wein, der zwar einen Übergang zwischen weißem und rotem Wein darstellt, aber für Aristoteles trotzdem nicht naturwidrig ist. Ausführlicher als Aristoteles beschäftigt sich Theophrast mit den Veränderungen von Organismen. Er diskutiert sie entweder als Einfluss unterschiedlicher Umweltbedingungen oder als »Entartung« und Verwilderung bei fehlender Kultivierung; sie steht dann also im Wechselspiel von *physis* und *techné*.¹⁷

18. Jh.: Zufall und Notwendigkeit der Veränderung
Neuzeitliche Theorien der Mutation verstehen diese als eine plötzliche, zufällige Änderung der Eigenschaften eines Organismus gegenüber den Eigenschaften seiner Eltern. Die Bedeutung dieser Änderungen für eine mögliche Entstehung neuer Arten wird von P.L.M. de Maupertuis bereits Mitte des 18. Jahrhunderts gesehen, und er entwickelt darauf aufbauend Ansätze einer Selektionstheorie (↑Selektion) sowie einer Theorie der Transformation der Arten (↑Phylognese).¹⁸ Das plötzliche Auftreten von Organismen mit Eigenschaften, die ihre Eltern nicht haben (z.B. Nachkommen mit weißer Hautfarbe von Eltern mit schwarzer Hautfarbe), erklärt Maupertuis durch eine zufällige Änderung in der Anordnung von Elementarteilchen (»parties élémentaires«), die für die Vererbung verantwortlich sind: »chaque degré d'erreur auroit fait une nouvelle espece: & à force d'écarts répétés seroit venue la diversité infinie des animaux que nous voyons aujourd'hui«¹⁹.

Abgesehen von diesen vereinzelt, modern anmutenden Konzeptionen von zufälligen Variationen ist es bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts üblich, die Veränderungen von Organismen als nützlich im Sinne einer Höherentwicklung zu beurteilen (so z.B. Lamarck; ↑Phylognese). Wie in der Ontogenese wird auch in der Phylognese jeder Schritt der Veränderung als ein Fortschritt angesehen. Gebrochen wird mit dieser harmonischen Vorstellung erst am Ende des ersten Drittels des 19. Jahrhunderts. Es ist der im Allgemeinen fest im typologischen Denken verankerte G. Cuvier, der am Ende seines Lebens feststellt, dass insbesondere die weniger wichtigen, an der Peripherie des Körpers befindlichen Organe einer zufälligen Variation unterliegen können: Eine Modifikation (»modification«) dieser Organe muss nach Cuvier nicht vorteilhaft sein, damit sie vorkommt (»elle n'a pas besoin d'être utile pour être réalisée«); ihr Auftreten darf nur nicht die Ordnung des Ganzen stören (»il suffit [...] qu'elle ne détruise pas l'accord de l'ensemble«).²⁰ Vorbereitet ist damit eine evolutionstheoretische Konzeption, die die Zufälligkeit der

organischen Veränderungen ins Zentrum der Transformationslehre rückt, wie dies bei Darwins Selektionstheorie der Fall ist.

Variation, Varietät und Variabilität

Der ältere, bis zum Ende des 19. Jahrhunderts verbreitete Terminus zur Bezeichnung von Mutationen lautet **Variation** (abgeleitet von lat. »variatio« »Verschiedenheit«). Seit dem 17. Jahrhundert erscheint das Wort, um Merkmale von Pflanzen zu bezeichnen, die nicht durch Umwelteinflüsse, sondern durch Vererbung bedingt sind (Bauhin & Cherler posthum 1651: »Pulmonaria licheni sive Hepaticæ fontanæ similis squammato foliorum incubito, ineffabili laciniarum variatione, quæ qua matri suæ hærent«²¹). Vor dem 17. Jahrhundert wird der Ausdruck in erster Linie auf anorganische Gegenstände bezogen (Giambattista della Porta 1588: »chamæleon [d.i. der Straußfalter, *Carthamus corymbosus* L.] non ex terræ variatione colores mutat, sed cum hæret alicui colorato«²²; vgl. aber den unsicheren Nachweis von Bartholomæus Anglicus aus dem 13. Jahrhundert: »diversitas in foliorum & florum variatione«²³).

Im späten 17. Jahrhundert erscheint »Variation« im Englischen, allerdings ohne Bezug zur Erbllichkeit: R. Hooke erwägt 1668 eine Modifikation von Arten als Reaktion auf Umweltänderungen (↑Phylognese) und nennt diese »Variation« (»variety of Climate and Nourishment doth vary several accidents in their [i.e. in some animal's] shape, if these or any other animated Body be thus transplanted, 'tis not unlikely but that the like variation may follow«²⁴).

Mitte des 18. Jahrhunderts bezeichnet G.L.L. Buffon eine Abweichung vom »Protoyp« (↑Typus) einer Art als »Variation« (»une variation«).²⁵ Buffon nimmt eine dynamische Interpretation der Variationen vor, wenn er von den Bewegungen der Variation (»mouvements de variation«) spricht, die den Bewegungen der Natur (»mouvements de la Nature«) entsprechen (↑Phylognese).²⁶ Buffon unterscheidet zwischen Variationen, die allein dem Klima und der Ernährung zuzuschreiben sind, und solchen, die unabhängig von Umwelteinflüssen von den Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben werden, also erblich sind. Auch C. von Linné verwendet den Ausdruck gelegentlich an Stelle seines regelmäßig verwendeten Terminus »Varietät« (↑Art).²⁷ E.J.C. Esper stellt 1781 die Variationen (»variationes (Abarten)«) den Varietäten (»Varietates (Abänderungen, Varietäten)«) und »Subspezies (Untergattungen, Races)« gegenüber.²⁸

Zu einem festen biologischen Terminus wird der Begriff der Variation jedoch erst in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, v.a. unter dem Einfluss der

Schriften des Botanikers A.-P. de Candolle. Nach der botanischen Terminologie, wie sie de Candolle 1813 begründet und sich im Laufe des 19. Jahrhunderts allgemein verbreitet, ist eine Variation eine nicht erbliche, v.a. durch äußere Einflüsse bedingte Abweichung von den typischen Formen einer Art. De Candolle versteht unter Variationen insbesondere *lokale Varietäten* (»variétés locales«), deren abweichende Wuchsform er z.B. auf die besonderen Bodenverhältnisse zurückführt.²⁹ Eine zweite Form der Variation (»sorte de variation«) nennt de Candolle *permanente Varietäten* (»variétés permanentes par extension«); diese seien zwar für ein einzelnes Individuum und dessen vegetative Ableger typisch, sie vererben sich aber nicht auf die Samen (»ne se conservent point par les graines«³⁰). Erst die dritte Form der Varietäten, die Rassen oder *im Samen permanenten Varietäten* (»variétés permanentes par les graines«) beruhen in der Einteilung de Candolles auf Vererbung (»variétés héréditaires«).³¹ Diese letzte Form der Varietäten nennt de Candolle nicht mehr »Variationen«.

Einen Überblick über die Arten der Variation vor Darwin gibt 1847 P. Lucas.³² Die Variationen umfassen danach ein breites Spektrum von Formen der organischen Veränderung: Sie können nach der Geburt durch Unterschiede in der Ernährung und andere Umwelteinflüsse erfolgen, zwischen Befruchtung und Geburt durch Einflüsse von der Mutter, bei der Befruchtung durch die Einflüsse der beiden Eltern oder weiter zurückreichende Faktoren bedingt sein.

In allgemeiner Bedeutung erscheint der Ausdruck **Variabilität** seit der Scholastik (Thomas von Aquin um 1265: »principium variabilitatis est potentia materiae in eo quod variatur, propter quam ab agente reducitur in aliam dispositionem«³³). In Bezug auf biologische Gegenstände wird das Wort seit Ende des 17. Jahrhunderts verwendet (Poirot 1687: »la variabilité des hommes«³⁴; von Haller 1744 in Bezug auf den Gesang der Nachtigall: »Inter aves autem variabilitate lusciniæ, exiguum animal, omnino excellit«³⁵). Erst seit Ende des 18. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck regelmäßig (Bruguière 1789: »variabilité de leur forme [von Muscheln der Gattung *Chama*]«³⁶; Steevens 1790: »variability in this species of flowers [i.e. the gillyflower, *Dianthus*]«³⁷; Lyell 1832: »Variability of a species compared to that of an individual«³⁸; Reil 1802: »Variabilität [der Seele] in den Individuen, durch ihre verschiedene Cultur«³⁹; von Jäger 1814: »Variabilität der Zahl einzelner Blütenorgane«⁴⁰).

»Variabilität« und »Variation« sind in ihrer Bedeutung selbst sehr variable Begriffe (de Vries 1901: »Nichts ist variabler als die Bedeutung des Wortes Variabilität«⁴¹). In seiner Grundbedeutung bezeich-



Abb. 327. Normalform (oben) und Mutation (unten) einer Erdbeerart (*Fragaria alpina*) (aus De Vries, H. (1901-03). *Die Mutationstheorie*, 2 Bde.: I, 24f.).

net »Variabilität« den Grad der Vielgestaltigkeit von Individuen oder Teilen von Individuen innerhalb eines Taxons (z.B. einer Art). Die Variabilität ist also ein Maß der ↑Diversität.

Darwin: Variation und Evolution

In C. Darwins Theorie der Evolution bildet der Begriff der Variation ein zentrales Konzept. Die terminologische Verwendung des Wortes hat Darwin vielleicht von de Candolle übernommen. Unter Variationen versteht Darwin (ebenso wie T.P. Matthews bereits 1831⁴²) Veränderungen von Organismen, an denen die Selektion angreifen kann.⁴³ Im Gegensatz zur älteren Begriffstradition bezeichnet Darwin mit »Variation« ausdrücklich eine *erbliche* Veränderung (»hereditary modification«⁴⁴), wie sie aus der Züchtungspraxis bekannt sind. Sie bilden Abweichungen der Eigenschaften eines Organismus von denen eines typischen Vertreters seiner Art. Gemäß seiner anfänglichen naturtheologisch-harmonischen Vorstellung von einer »perfekten Adaptation« (↑Anpassung) geht Darwin bis in die 1840er Jahre davon aus, ohne Umweltänderung gebe es nur unwesentliche Veränderungen der Organismen (auch wenn er zugesteht: »a certain amount of variation is consequent on mere act of reproduction«⁴⁵). Jede Veränderung der Organismen hat ihre Ursache danach also außerhalb derselben. Im natürlichen Zustand zeigen die meisten Organismen eine nur geringe Variation (»Most organic beings in a state of nature vary exceedingly little«⁴⁶). Darwin konzipiert eine Population von Organismen außerdem noch nicht als ein Reservoir von einer Vielfalt unterschiedlicher Merkmale: Variation ist für Darwin im Wesentlichen ein individuelles, kein Populations-Phänomen, als das es später im Rahmen der Populationsgenetik behandelt wird.⁴⁷

Die Selektion wird somit allein bei einem Wechsel der Umwelt wirksam.

Nach der später veröffentlichten Version seiner Theorie von 1859 kann es dagegen auch eine Selektion ohne Umweltänderung geben, denn Darwin hat sich nun von der Vorstellung einer perfekten Anpassung gelöst und führt einen relativen Maßstab des Vergleichs ein: Nicht das Verhältnis des einzelnen Organismus zu seiner Umwelt ist nun maßgeblich, sondern sein Verhältnis zu seinen Konkurrenten (↑Umwelt/Umweltdeterminismus).⁴⁸ Das Material der Variation, an dem die Selektion angreifen kann – die später so genannten »Mutationen« –, thematisiert Darwin im Wesentlichen im Hinblick auf das Problem der Anpassung an die Umwelt, d.h. der Nützlichkeit oder Schädlichkeit für den Organismus. Niemals tritt nach Darwin eine Variation auf, weil sie für den Organismus nützlich ist und zu diesem Ziel erschaffen wurde; die Variationen gelten ihm vielmehr als Ergebnis des *Zufalls* (»due to chance«⁴⁹), oder, genauer gesagt, die Gesetze der Variation gelten unabhängig von der Nützlichkeit der Variation (»independently of utility«⁵⁰). Die Zufälligkeit besteht also darin, dass die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Variation unabhängig von ihrer Zweckmäßigkeit ist; nicht gemeint ist damit, dass die Variation gar keine Ursache habe (s.u.).

Wenig beleuchtet werden bei Darwin die im Organismus liegenden Gründe der Variation und mögliche Gesetze ihrer Vererbung. Darwin lehnt damit die zu seiner Zeit verbreiteten Vorstellungen einer orthogonalen ↑Evolution, nach denen ein richtendes Prinzip in den Organismen den Lauf der Transformationen determiniert, ab. Hinsichtlich des Mechanismus der Entstehung unterscheidet er nicht scharf zwischen kleinen Veränderungen und großen Sprüngen, die zu Monstrositäten führen können. Ähnliches gilt für A.R. Wallace, der unabhängig von Darwin eine Selektionstheorie entwickelt: Ihm geht es in der Thematisierung von Variationen zunächst um das Problem der Abweichung eines Individuums von seinem Typus, und nicht um Mechanismen des Auftretens oder der Vererbung der Variationen.⁵¹ Mit der Darstellung von Merkmalsverteilungen in einer Population weist Wallace dem späteren populationsbasierten Verständnis von Variationen den Weg (↑Population: Abb. 418).

Unter Berufung auf die alte Weisheit *Natura non facit saltum* erklärt Darwin die großen Übergänge zwischen den Arten als das Ergebnis der Akkumulation vieler kleiner Schritte, die Summe von vielen kleinen sukzessiven Variationen (»slight successive variations«).⁵² Bei diesem Grundsatz der Kontinuität

in der Natur handelt es sich um ein seit der Antike bekanntes und in der Frühen Neuzeit fest etabliertes Erkenntnisprinzip. Eine der Wurzeln des Prinzips findet sich bei Aristoteles, der in der Vielfalt der Formen »überall Zwischenglieder« erkennt und die Ordnung der organischen Natur daher weniger durch Diskrettheit als durch »Stetigkeit« charakterisiert sieht.⁵³ In der Frühen Neuzeit findet das Prinzip einen Ausdruck in Form von G.W. Leibniz' 1687 formuliertem »Gesetz der Kontinuität«⁵⁴: »il est nécessaire, que tous les ordres des Etres naturels ne forment qu'une seule chaîne, dans laquelle les différentes classes, comme autant d'anneaux tiennent si étroitement les unes aux autres, qu'il est impossible aux sens et à l'imagination de fixer précisément le point, où quelque une commence, ou finit«⁵⁵. C. von Linné, der sich bei der intensiven Beschäftigung mit den von ihm aufgestellten Pflanzensippen damit konfrontiert sieht, Zwischenformen vorzufinden (↑Phylogenese), äußert 1751 den Satz »Natura non facit saltus« (sic!) (in dieser Formulierung wohl als erster).⁵⁶ Allerdings streicht Linné diesen Satz später in seiner eigenen Ausgabe seiner »Philosophia botanica«.⁵⁷

Kontinuierliche und diskontinuierliche Variation

Darwin stellt sich die langfristige Veränderung von Organismen eines Typs zu einem anderen Typ also als sukzessive und kontinuierliche Akkumulation von kleinen Variationen vor (»it is the steady accumulation of beneficial differences which has given rise to all the more important modifications of structure«⁵⁸). Kleine Unterschiede zwischen den Nachkommen der gleichen Eltern (»individual differences«) liefern nach seiner Theorie das Material für die Selektion: »These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited, as must be familiar to every one; and they thus afford materials for natural selection to act on and accumulate«.⁵⁹ Bereits von Darwins Anhängern wird diese kontinuierliche Variation aber um eine andere Form der Variation, die *diskontinuierliche Variation*, ergänzt. So schreibt T.H. Huxley in seiner Rezension des »Origin« von 1860: »We believe [...] that nature does make jumps now and then, and a recognition of the fact is of no small importance«.⁶⁰ Die Unterscheidung dieser zwei Arten von Variationen hat ihre Ursprünge lange vor der an Darwin sich anschließenden Debatte (und wird von Darwin selbst immer wieder erwogen⁶¹). Allein die diskontinuierliche Variation wird in der vordarwinschen Zeit mit einer Transformation der Arten in Verbindung gebracht; die kontinuierlichen Variationen sind nach der älteren Anschauung dagegen lediglich die Ursache individu-

eller und in der Generationenfolge vorübergehender Abweichungen von einem Typus. Auch am Ende des 19. Jahrhunderts wird die in Darwins Theorie postulierte langfristige Wirksamkeit der Akkumulation kleiner Veränderungen zur Transformation der Arten meist bezweifelt. W. Bateson, der den Terminus der *diskontinuierlichen Variation* (»discontinuous variation«) 1891 einführt und viel benutzt⁶², erklärt programmatisch am Ende seiner umfangreichen Arbeit über die organischen Diskontinuitäten die Diskontinuität der Arten aus der Diskontinuität der Variationen: »the Discontinuity of Species results from the Discontinuity of Variation«.⁶³ Die Diskontinuität der Variation führt Bateson nicht auf Diskontinuitäten der Umwelt, sondern auf innere Eigenschaften der Organismen (»the intrinsic nature of organisms themselves«⁶⁴) zurück. Von der Bedeutung dieser diskontinuierlichen Variation für die Evolution sind in den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts die meisten Biologen überzeugt. Huxley führt für diese sprunghafte Variation 1864 die Bezeichnung *Saltation* ein (»We greatly suspect that she [i.e. nature] does make considerable jumps in the way of variation now and then, and that these saltations give rise to some of the gaps which appear to exist in the series of known forms«).⁶⁵ Im Anschluss an diesen Begriff ist später von einer *saltatorischen Evolution* die Rede (Brookds 1883: »saltatory evolution«).⁶⁶

In einer statistischen Argumentation, die sich auf umfangreiche quantitative Erhebungen beruft, versucht F. Galton Ende des 19. Jahrhunderts zu begründen, dass eine langfristige Veränderung von Organismen diskontinuierliche Variationen voraussetzt. Denn nach seinen Messungen liegt die durchschnittliche Ausprägung der Merkmale von Nachkommen zweier Organismen stets näher am Populationsdurchschnitt als der Durchschnitt der Eigenschaften der beiden Eltern. Jede Veränderung wird somit langfristig wieder zum Populationsdurchschnitt zurückführen (»Regressionsgesetz«). Der entscheidende Evolutionsfaktor besteht nach Galton daher in diskontinuierlichen Sprüngen (»sports«).⁶⁷ Entscheidend ist in Galtons Ansatz, dass er die Variationen aus einer statistischen Perspektive als ein Phänomen auf der Ebene von Populationen beschreibt. In Galtons Analyse wird damit, ebenso wie durch A. Weismanns Arbeiten, das alte antagonistische Verständnis von Variation und Vererbung überwunden: Die Variation wird nicht als ein Versagen der Vererbungsmechanismen verstanden im Sinne eines Abweichens vom Prototyp, sondern als ein integraler Bestandteil der Vererbung selbst. Nach der neuen Konzeption leistet gerade die merkmalsgetreue Vererbung die Erhaltung der Merk-

malsvielfalt und damit die Variation innerhalb einer Population.⁶⁸

De Vries: »Mutationstheorie«

Die Sprunghaftigkeit der für die Evolution relevanten Veränderungen betont auch H. de Vries in seiner einflussreichen »Mutationstheorie« zu Beginn des 20. Jahrhunderts. De Vries führt dabei den Begriff der Mutation als einen *terminus technicus* in einer engeren Bedeutung als der später üblichen ein: Im Gegensatz zu einer Variation sei eine »Mutation« die Veränderung eines Organismus, die ihn als Angehörigen einer anderen Art ausweist als seine Eltern, also der Vorgang des »stufenweisen Fortschrittes in der Natur, bei der die neue Art plötzlich aus einer früheren hervorgeh[t]«.⁶⁹ De Vries versteht seine Mutationstheorie nicht als Ergänzung oder als Erläuterung von Darwins Theorie der Variation, sondern sieht sich im Widerspruch zu ihr, weil er der Auffassung ist, Darwins Variationen liege ein anderer Mechanismus zugrunde als seinen – neue Arten generierenden – Mutationen. Dahinter steht bei de Vries die Überzeugung, »dass die Arten nicht fließend, sondern stufenweise aus einander hervorgegangen sind. [...] Die neue Art ist somit mit einem Male da; sie entsteht aus der früheren ohne sichtbare Vorbereitung, ohne Uebergänge«.⁷⁰ Die von Darwin thematisierte individuelle Variation kann nach de Vries dagegen nicht zur Bildung neuer Arten führen. Besonderes Gewicht legt er darauf, dass die Vererbung über isolierte Partikel erfolgt (Partikulartheorie der ↑Vererbung): »Als Mutationstheorie bezeichne ich den Satz, dass die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Diese Einheiten können zu Gruppen verbunden sein, und in verwandten Arten kehren dieselben Einheiten und Gruppen wieder«.⁷¹ De Vries und seine Anhänger sehen eine Stützung ihrer Auffassung in den Regelmäßigkeiten der Vererbung, wie sie in den Gesetzen G. Mendels und deren Annahme diskreter Erbträger beschrieben werden. Die kontinuierliche Variation wird demgegenüber von dieser Seite nicht auf genetische Faktoren zurückgeführt. Der von de Vries behauptete Mechanismus der Evolution durch Mutation schließt außerdem den weiteren Faktor der Selektion ausdrücklich aus; die Selektion wird im Gegenteil als unwirksam für die Entstehung neuer Arten angesehen. Die empirische Basis für die Aufstellung seiner Mutationstheorie bilden für de Vries seine umfangreichen Untersuchungen an der Nachtkerze (*Oenothera*) – eine, wie sich später herausstellte, unglückliche Wahl eines Untersuchungsobjekts, denn die von de Vries beobachteten diskontinuierlichen

Veränderungen stellen nach heutigen Begriffen keine einfachen Mutationen dar, sondern sind auf ein instabiles Chromosomensystem zurückzuführen.⁷²

Genetische Definition des Mutationsbegriffs

Ein Wandel dieser Auffassung von Mutationen und der Unwirksamkeit der Selektion für Prozesse der Artbildung erfolgt durch den Einfluss von zwei Seiten: Auf der einen Seite beschreiben die im Freiland arbeitenden Biologen (»Naturalisten«) überall kontinuierliche Variationen innerhalb von Populationen, selten aber sprunghafte Übergänge und lehnen deshalb eine sprunghafte Evolution ohne Selektion ab.⁷³ Auf der anderen Seite liefern mathematische Analysen des Selektionsmechanismus durch statistisch arbeitende Biologen (»Biometriker«) die Einsicht, dass selbst kleine Selektionsvorteile langfristig umwälzende Veränderungen bewirken können (↑Selektion)⁷⁴. In Verbindung mit der mendelschen Annahme diskreter Merkmalsträger kann auf diese Weise auch dem Einwand begegnet werden, jede vorteilhafte Veränderung werde in der Population durch Rückkreuzung im Laufe der Generationen bis zur Unwirksamkeit verdünnt (»swamping« oder »blending«; s.u.).

Im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts kommt es daher zu einer Redefinition des Begriffs der Mutation: Im Gegensatz zu de Vries, der einen wesentlich evolutionstheoretisch fundierten (auf Prozesse der Artbildung bezogenen) Mutationsbegriff vertritt, wird dem Begriff eine rein genetische Bedeutung gegeben. Jede Änderung auf der Ebene der Gene wird als Mutation verstanden, unabhängig von ihrem Einfluss auf die Entstehung neuer Arten. Unter Voraussetzung der neuen Bedeutung erfolgt die Bildung einer Art also in der Regel nicht durch eine einzige Mutation, sondern durch die Summierung vieler Mutationen. Dieses neue Verständnis des Mutationsbegriffs zeigt sich in den Arbeiten der Genetiker L. Plate, E. Baur, W. Johannsen und T.H. Morgan.

Auch die von Darwin so genannten Variationen, selbst wenn sie keine neuen Arten erzeugen, werden von den Genetikern als *Mutationen* bezeichnet. So ist für L. Plate eine Mutation 1905 einfach eine im hohen Grade erbliche Variation. Er grenzt die Mutationen von den »Fluctuationen« und den »Somationen« ab, wobei erstere eine Erbllichkeit unter 50% aufweisen und letztere überhaupt nicht erblich sind, sondern den späteren umweltbedingten ↑Modifikationen entsprechen. Alle drei Formen fasst Plate als »Variationen« zusammen.⁷⁵ E. Baur argumentiert 1911, dass die Gültigkeit der Evolutionstheorie vom Vorhandensein einer ausreichenden Anzahl von Mutationen

abhängt: »Die Selektionstheorie steht und fällt also damit, ob es sich zeigt, daß die Mutationen wirklich häufig genug vorkommen, um einen wirksamen Selektionsprozeß zu ermöglichen, oder ob dies nicht der Fall ist.«⁷⁶ Ohne eine hinreichende Variabilität könne eine nachhaltige Veränderung der Organismen durch natürliche Selektion nicht gewährleistet werden. Baur versucht dies nicht theoretisch, sondern durch umfangreiche empirische Untersuchungen zu belegen. 1924 kann er zeigen, dass bei der von ihm untersuchten Pflanzenart (dem Löwenmäulchen *Antirrhinum*) tatsächlich viele Mutationen vorkommen, wenn sie auch oft rezessiv und unauffällig sind.⁷⁷ Die Mutationen liefern damit, in den Worten Baur, »genügendes Selektionsmaterial«, und auch »Speziesunterschiede« können als »Summationen von sehr vielen kleinen Mutationsschritten« begriffen werden.⁷⁸ Ähnlich argumentiert später N.W. Timofëeff-Resovsky.⁷⁹ Die Mutationen werden damit als relevant nicht nur für individuelle Variationen innerhalb einer Art, sondern auch für Prozesse der Artbildung eingeschätzt – im Gegensatz zur Auffassung von de Vries wird aber nicht eine einzige, sondern die Akkumulation vieler kleiner Mutationen dafür verantwortlich gemacht. Die kategoriale Unterscheidung zwischen kontinuierlichen und diskontinuierlichen Variationen wird damit insgesamt seit den 1920er Jahren aufgegeben: »The genetic basis of continuous variation is probably similar to that of discontinuous variation«, formuliert T. Dobzhansky 1937⁸⁰. Dies bedeutet in erster Linie, dass das Auftreten von Mutationen nicht mehr als ein alternativer Mechanismus der Evolution verstanden werden muss (wie von de Vries), sondern die Mutationen mit den darwinschen erblichen Variationen identifiziert und damit in die synthetische Theorie der Evolution integriert werden können – die Spannung zwischen mendelscher Genetik und darwinscher Evolution ist überwunden.

Besonders die Ergebnisse der Forschergruppe um Morgan legen auf empirischer Grundlage nahe, dass die Mutationen keine revolutionären Veränderungen sein müssen, sondern in der Mehrzahl der Fälle kleine Variationen darstellen, die zur normalen Variabilität einer Art gehören.⁸¹ E.M. East stellt 1910 fest, dass eine Kombination von mehreren mendelschen Faktoren Typen bilden kann, die über kontinuierliche Übergänge miteinander verbunden sind. Die Veränderung eines einzelnen Faktors kann also gering sein. East plädiert daher bereits 1910 für einen weiten Mutationsbegriff: »the word mutation may properly be applied to any inherited variation, however small«.⁸² C.B. Bridges wendet sich vor diesem Hintergrund 1919 gegen eine Unterscheidung von »Saltationen«,

»Mutationen« und »Variationen« und schreibt: »To us these are all a single class, ›mutations‹, and the term carries no restrictions of degree, covering the most extreme as well as the slightest detectable inherited variation.«⁸³ Die Betonung liegt hier auf der Erbllichkeit der Variationen: Mutationen sind, so wie es H.J. Muller 1922 formuliert, »permanente Veränderungen« eines Gens. Diese Veränderungen stellen nach Muller strukturelle Umgestaltungen dar, sie führen aber dennoch nicht zu einer Veränderung der »autokatalytischen« Fähigkeiten des Gens, d.h. seiner Replikation und Weitergabe in die nächste Generation – als erbliche Variationen liefern sie damit nach Ansicht Mullers die eigentliche Basis der evolutionären Veränderung.⁸⁴ Trotz des Nachweises der Häufigkeit von Mutationen werden diese von Morgan und seinen Schülern meist als schädliche Veränderungen angesehen, die bald nach ihrem Entstehen durch Selektion wieder eliminiert werden.

Für den Nachweis der Erbllichkeit phänotypischer Unterschiede zwischen Individuen einer Art wird häufig ein bestimmter Versuchsansatz verfolgt: Phänotypisch unterschiedliche Individuen, die unter verschiedenen Umweltbedingungen leben, werden an einen Ort mit anderen Bedingungen gebracht und daraufhin die Merkmale der Nachkommen untersucht; die Kontinuität der Merkmale von einer Generation in die nächste wird dann im Sinne ihrer Erbllichkeit interpretiert. Einer der ersten, der diesen Ansatz konsequent verfolgt, ist 1915 F.B. Sumner anhand der kalifornischen Springmaus (*Peromyscus maniculatus*), deren subspezifische Variation (mit rund 40 geografischen Rassen) sich als erblich erweist.⁸⁵ Dass viele der im Labor gefundenen Mutationen bei *Drosophila* tatsächlich auch in der freien Natur vorkommen, zeigt das Ehepaar Timofëeff-Ressovsky 1927.⁸⁶ In ihren Untersuchungen wird auch deutlich, dass viele der Mutationen evolutionär relevant sein können, weil sie einen erheblichen Einfluss auf die Vitalität der Fliegen haben.

»Mendelianer« versus »Biometriker«

In den frühen Arbeiten zur Biometrie im letzten Jahrzehnt des 19. und ersten des 20. Jahrhunderts spielt sich eine Debatte über die Art der in der Evolution wirksamen Variationen ab. Auf der einen Seite argumentiert W. Bateson im Sinne der Erkenntnisse Mendels für den diskontinuierlichen Charakter der Variationen, auf der anderen Seite stehen W.F.R. Weldon, K. Pearson (die »Biometriker«) und später R.A. Fisher, die im Anschluss an Galtons Vererbungsgesetz für einen kontinuierlichen Übergang zwischen den Varianten argumentieren.⁸⁷ Hintergrund der Ausein-

andersetzung ist u.a. die Schwierigkeit der Genetiker, im Anschluss an die von Mendel und seinen Nachfolgern (z.B. de Vries) beschriebenen diskontinuierlichen Variationen die in der Natur zu beobachtenden kontinuierlichen Übergänge innerhalb einer Population zu erklären. Die Debatte hat allerdings in erster Linie polemischen Charakter, und im Nachhinein betrachtet erscheinen die Standpunkte durchaus nicht unvereinbar miteinander.⁸⁸ Der Mathematiker G.Y. Yule bietet bereits 1902 als Vorschlag zur Überwindung der Kontroverse an, die kontinuierlichen Variationen als Überlagerung verschiedener diskontinuierlich variierender Faktoren zu erklären.⁸⁹ Auch Bateson gesteht zu, dass diskontinuierliche Variationen in kontinuierliche übergehen können, wenn verschiedene Faktoren zusammenwirken (und führt dafür, wenn auch in anderem Zusammenhang, den Terminus »epistatische Merkmale« ein; ↑Gen/Epistasis).⁹⁰ Den experimentellen Nachweis für die Möglichkeit der Bestimmung eines kontinuierlich variierenden Merkmals (der Färbung der Samen vom Weizen) über einen Mechanismus der Vererbung nach den mendelschen Gesetzen führt H. Nilsson-Ehle am Ende des ersten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts.⁹¹

Mutation und Variation

Das Verständnis auf der Ebene der Gene wird für die Bedeutung des Mutationsbegriffs im 20. Jahrhundert leitend. Als »Mutation« gilt demnach eine Veränderung des genetischen Materials eines Organismus, die während der frühesten Vorgänge seiner Erzeugung entstanden ist und an seine Nachkommen weitergegeben wird. Nicht notwendig verbunden ist damit eine äußerlich sichtbare Änderung des Organismus, weil nicht jede genotypische Veränderung sich auch phänotypisch auswirkt.

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts gilt *Variation* demgegenüber als der Oberbegriff, der alle Formen der Veränderung von Organismen umfasst: »Der Begriff der Variation bezeichnet jede beliebige organische Abweichung von der Norm«, heißt es 1914 bei L. Plate.⁹² Sowohl genetisch durch Mutationen bedingte Änderungen von einer Generation zur nächsten als auch durch die Umwelt induzierte ↑Modifikationen gelten damit als Variationen (vgl. Tab. 196).

Bis in die erste Hälfte des 20. Jahrhunderts wird auch das Phänomen der Variabilität, d.h. das Vorhandensein verschieden gestalteter Organismen innerhalb einer Art (s.o.), als »Variation« bezeichnet. J. Philpitschenko schlägt demgegenüber 1927 vor, allein den Vorgang der Veränderung *Variation* zu nennen.⁹³

1	Nichtgenetische Variation
1.1	Individuelle Variation in der Zeit
1.1.1	Altersvariation
1.1.2	Saisonale Variation eines Individuums
1.1.3	Saisonale Variation zwischen den Generationen
1.2	Soziale Variation (z.B. soziale Kasten der Insekten)
1.3	Ökologische Variation
1.3.1	Habitatabhängige Variation (Ökophänotypen)
1.3.2	Klimatisch bedingte Variation
1.3.3	Wirtsabhängige Variation
1.3.4	Dichteabhängige Variation
1.3.5	Allometrische Variation
1.3.6	Neurogene Farbvariation (z.B. beim Chamäleon)
1.4	Traumatische Variation
1.4.1	Parasiteninduzierte Variation
1.4.2	Unfalls- und verletzungsbedingte Variation
2	Genetische Variation
2.1	Geschlechtsbedingte Variation
2.1.1	Primäre Geschlechtsunterschiede
2.1.2	Sekundäre Geschlechtsunterschiede
2.1.3	Generationswechsel
2.1.4	Gynandromorphe und Intersexe
2.2	Nichtgeschlechtsbedingte Variation
2.2.1	Kontinuierliche Variation
2.2.2	Diskontinuierliche Variation (genetischer Polymorphismus)

Tab. 196. Einteilung der Typen von Variationen von Organismen in einer Population (nach Mayr, E. (1969). *Principles of Systematic Zoology*: 147).

Populationsgenetik der Mutationen

In populationsgenetischer Hinsicht können die Mutationen eine nachhaltige Veränderung einer Population bewirken, die auch unabhängig von Selektion erfolgt. S. Wright unterscheidet in diesem Zusammenhang 1929 einen **Mutationsdruck** (»mutation pressure«) von einem **Selektionsdruck** (»selection pressure«).⁹⁴ Ein anhaltend hoher Mutationsdruck führt zu nicht-adaptiven Veränderungen von Organismen in einer Population, d.h. zu einer besonderen Form der genetischen Drift (↑Evolution/Drift). Der Selektionsdruck sorgt dagegen für eine Kanalisierung der Veränderungen in adaptive Bahnen.

Zur Erhaltung der genetischen Vielfalt und damit zur Ermöglichung von Evolution sind Mutationen insbesondere in Populationen von asexuell sich fortpflanzenden Organismen von Bedeutung. R.A. Fisher argumentiert 1930, dass es einen optimalen Grad der Mutabilität (»optimum degree of mutability«) gibt, der auf der einen Seite ausreichend groß ist, um »evolutionären Fortschritt« zu ermöglichen und auf der anderen Seite nicht zu groß, um die vorteilhaften Varianten nicht zu zerstören.⁹⁵ Fisher verwendet in diesem Zusammenhang den Ausdruck **Mutationsra-**

te (»mutation rate«) für die Häufigkeit von Mutationen pro Generation auf einem Genort.⁹⁶ Eingeführt wird dieser Terminus 1919 durch H.J. Muller und E. Altenburg (»the difference in mutation rate in different organisms and under different conditions«⁹⁷). Die Autoren bemühen sich um eine Bestimmung der Mutationsrate bei *Drosophila* unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Im Laufe der 1920er Jahre gelingt es Muller, durch Röntgenstrahlung eine erhebliche Steigerung der Mutationsrate zu erreichen (1928: »The mutation rate in some treated cultures was estimated 15,000 times the normal rate«⁹⁸).

Mit Fisher und den anderen Populationsgenetikern etabliert sich ein populationsbasiertes Verständnis von Mutationen, das diese als Ressource zur Evolution im Genpool einer Population beurteilt. Besonders deutlich stellt dies T. Dobzhansky 1937 heraus: Eine Population wird konzipiert als ein Reservoir einer Vielzahl von Variationen, die in geringer Häufigkeit vorhanden sind und sich bei einer Änderung der Umweltbedingungen aufgrund von Selektionsprozessen in der Population ausbreiten können.⁹⁹

Mikro- und Makromutationen

Die alte Differenzierung zwischen Variationen im Sinne kleiner, reformierender Abweichungen und großer, revolutionärer, neue Arten begründender Sprünge findet bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts viele Anhänger. R. Goldschmidt unterscheidet 1940 in diesem Sinne zwischen **Mikromutationen** (innerhalb einer Art) und **Makromutationen** (von einer Art zu einer anderen)¹⁰⁰ und hält – entgegen den bis dahin erreichten Fortschritten in der Einebnung der Unterschiede zwischen kontinuierlichen und diskontinuierlichen Variationen (↑Evolutionsbiologie/Synthetische Theorie) – noch daran fest, dass zwischen beiden ein prinzipieller Unterschied besteht: »the facts of microevolution do not suffice for an understanding of macroevolution«.¹⁰¹ Die für die Makroevolution notwendigen Makromutationen bestehen nach Goldschmidt in Veränderungen, die einen großen Einfluss auf Entwicklungsprozesse haben und plötzlich zu einer neuen stabilen Form führen (»leading at once to a new and stable form, widely diverging from the former«).¹⁰² Goldschmidts Theorie der Makromutationen hängt eng mit seiner Ablehnung des Begriffs des ↑Gens und der Konzipierung der Chromosomen als den eigentlichen Einheiten der Vererbung zusammen. Mutationen sind nach dieser Theorie als Umorganisationen der Chromosomen zu verstehen; Mikromutationen als Änderungen kleinen Ausmaßes, Makromutationen dagegen als eine komplette Neuordnung (»complete repatterning«),

die ein neues »chemisches System« etabliert.¹⁰³ Weil diese plötzlich entstehenden neuen Strukturen Ansatzpunkt eines neuen Evolutionsweges sein können, werden sie von R. Goldschmidt *hoffnungsvolle Monster* (»hopeful monsters«) genannt (»monsters which would start a new evolutionary line if fitting into some empty environmental niche«).¹⁰⁴

Es kann in der Folge aber nicht deutlich gemacht werden, worin dieser prinzipielle Unterschied besteht und auf welchem grundsätzlich neuen Mechanismus die Makromutationen oder *systemischen Mutationen* (»systemic mutations«¹⁰⁵), wie sie von Dobzhansky und anderen auch genannt werden, beruhen. Dobzhansky wendet gegen die Möglichkeit von Makromutationen insbesondere ein, sie seien unwahrscheinlich, weil sie das »harmonische System« des Organismus durcheinander bringen würden.¹⁰⁶ Seit den späten 1940er Jahren – insbesondere unter dem Einfluss der Arbeiten von G.G. Simpson¹⁰⁷ und B. Rensch¹⁰⁸ – wird die Unterscheidung zwischen Mikro- und Makromutation bzw. entsprechend zwischen Mikro- und Makroevolution daher aufgegeben. Rensch stellt 1947 heraus, »daß für die Herausbildung neuer Organe und neuer Baupläne kein prinzipiell anderer Vorgang als für Rassen-, Art- und Gattungsdifferenzierung vorausgesetzt zu werden braucht, d.h. daß Mutation und Selektion auch hier die wesentlichen Evolutionsfaktoren darstellen«.¹⁰⁹ Als Argument gegen die Annahme einer auf zunehmende Höherentwicklung gerichteten orthogenetischen Evolution führt er u.a. an, dass eine »richtungslose Entwicklung auch bei transspezifischer Evolution« weit verbreitet sei.¹¹⁰

S.J. Gould unterscheidet 1982 zwischen »legitimen« und »illegitimen« Formen der Makromutation. Zu den illegitimen Formen rechnet er die plötzliche Entstehung einer neuen Art. Die nach Gould legitimen Formen von Makromutationen bestehen dagegen in der sprunghaften Entstehung neuer Schlüsselmerkmale oder der Veränderung von ontogenetisch frühen Entwicklungsprozessen, die einen kaskadenhaften Effekt in der Morphogenese haben.¹¹¹ Diese Makromutationen können eine Erklärung für den nicht kontinuierlichen, sondern häufig sprunghaften Verlauf in der evolutionären Transformation von Organismen liefern (nach Goulds Theorie des »durchbrochenen Gleichgewichts«; ↑Phylogenese) – auch wenn Gould seine Vorstellung von der diskontinuierlichen Evolution ausdrücklich nicht als eine Theorie der Makromutation verstanden wissen will.¹¹² Auch muss eine Makromutation, so wie sie Gould versteht, nicht notwendig zu einem Speziationsereignis führen, sondern kann sich auch innerhalb einer Art

ereignen. Ähnlich wie vor ihm bereits G.S. Carter¹¹³ bestimmt Gould eine Makromutation allein über die Größe des phänotypischen Effekts.

Andererseits ist es auch verbreitet, Makromutationen gerade über ihren Effekt der Artbildung zu definieren. Solche Mutationen, die eine reproduktive Isolation etablieren, sind insbesondere chromosomale Veränderungen, die die Paarung homologer Chromosomen stören.¹¹⁴ In jedem Fall besteht Einigkeit darüber, eine Makromutation als eine Mutation zu definieren, die große adaptive Sprünge (»major adaptive shifts«) bewirkt und damit neue adaptive Zonen (»adaptive zones«) eröffnet.¹¹⁵

Molekularbiologie der Mutationen

Die künstliche Auslösbarkeit von Mutationen durch radioaktive Bestrahlung und Röntgenstrahlen wird in den 1920er Jahren durch E. Stein¹¹⁶ und durch die besonders bekannt gewordenen Experimente H.J. Mullers¹¹⁷ belegt. Neben radioaktiver Strahlung werden später auch viele chemische Substanzen als Mutagen identifiziert.¹¹⁸ Die Bezeichnung *Mutagen* findet sich erstmals 1946 in einer Arbeit C. Auerbachs (»chemical mutagens«).¹¹⁹ Muller definiert schon vor den Experimenten mit künstlichen Mutagenen eine Mutation als eine (chemische) Veränderung eines Gens.¹²⁰ Besonders prägnant formulieren N.W. Timoféef-Ressovsky, K.G. Zimmer und M. Delbrück 1935 diese chemische Auffassung der Mutation. Danach bildet ein Gen einen »Atomverband«, und eine Mutation besteht in der »Atomumlagerung oder Bindungsdissoziation«¹²¹ – eine visionäre, zu ihrer Zeit wenig beachtete Auffassung.

Mit der Kenntnis von der Natur des genetischen Materials wächst auch die Einsicht, welche Veränderungen dieses Material aufweisen kann. Unterschieden wird zwischen Gen-, Chromosomen- und Genommutationen, je nachdem, auf welche Einheit sich die Veränderung bezieht: Bei Genmutationen wird ein einzelnes Gen verändert, bei Chromosomenmutationen werden ganze Abschnitte eines Chromosoms modifiziert, und Genommutationen betreffen das gesamte Genom eines Organismus, z.B. den Polyploidiegrad. Genmutationen werden seit den frühen 1920er Jahren auch als Faktor- oder *Punktmutationen* bezeichnet (Frost 1921: »factor (point) mutation«).¹²² 1924 stellt E.B. Babcock den Punktmutationen (»point mutations«) die *Chromosomenveränderungen* (»chromosome aberrations«) gegenüber.¹²³ Morgan definiert eine Punkt- oder Genmutation (»point mutation« oder »gene mutation«) 1932 als Veränderung eines einzelnen Elements eines Chromosoms (»a change in only a single element

in a chromosome«).¹²⁴ 1937 findet sich die Unterscheidung von *Genmutationen* (»gene mutations«) und *Chromosomenveränderungen* (»chromosomal aberrations«) auch bei Dobzhansky. Er zählt zu letzteren u.a. »Inversionen« und »Translokationen« von Chromosomensegmenten – beide müssen seiner Meinung nach aber nicht grundsätzlich verschiedene Wirkungen haben und können sowohl innerartliche Variationen als auch Differenzen zwischen Arten ausmachen.¹²⁵ Auch für die dritte Klasse, die Genomveränderungen, führt Dobzhansky Beispiele an: Verdoppelung oder Verlust von Chromosomen oder Teilen von ihnen (»duplication and deficiency«) oder Multiplikation eines ganzen Chromosomensatzes (»polyploidy«).

Mutation und Quantentheorie

Einige physikalisch orientierte Autoren bringen die Mutationen in den 1930er und 40er Jahren mit der physikalischen Quantentheorie in Verbindung. Zu diesen gehört E. Schrödinger. Bei ihm heißt es in seiner bekannten Schrift »What is Life?« (1944): »Die Mutationen sind tatsächlich durch Quantensprünge in den Genmolekülen bedingt«.¹²⁶ Schrödinger erläutert weiter: »Im Lichte heutiger Erkenntnisse steht der Vererbungsvorgang mit der eigentlichen Grundlage der Quantentheorie in enger Beziehung, ja er gründet sich auf sie«.¹²⁷

Diese Auffassung kann sich bei Biologen jedoch nicht durchsetzen. Nach biologischer Anschauung ähneln sich Vererbungs- und Quantenvorgänge allein darin, dass sie nicht in kontinuierlichen, sondern in diskreten Veränderungen bestehen. Im *biologischen* Sinne *zufällig* wäre aber eine Mutation auch dann, wenn sie physikalisch nicht durch Quanteneffekte beeinflusst wäre, sondern mechanistisch determiniert abläuft. Der biologische Begriff des Zufalls bezieht sich nicht auf eine Indeterminiertheit, sondern eine fehlende Funktionsbezogenheit: Zufällig sind die Mutationen, weil sie in keinem gesetzmäßigen Verhältnis zu den von ihnen bewirkten Konsequenzen für den Organismus stehen. N. Hartmann spricht daher 1950 präziser vom »Finalzufälligen« der Mutationen im Gegensatz zum »Kausalzufälligen« der Quantentheorie.¹²⁸

Zufallsprozesse als Ergebnis natürlicher Selektion

Die Populationsgenetik der 1920er bis 40er Jahre hat einen grundlegenden Wandel in der Bewertung des Faktors des Zufalls in der Evolution bewirkt. Während nach älterer Auffassung der Zufall als etwas verstanden wird, das einer Höherentwicklung entgegen gerichtet ist und diese unmöglich macht, wird

in der Populationsgenetik gerade die Bedeutung des Zufalls – besonders deutlich in dem Faktor der Drift (↑Evolution) – betont. In der Konzeption S. Wrights sprengt der Faktor der Drift die traditionelle dichotome Gegenüberstellung von nichtadaptiven Zufallseffekten auf der einen Seite und der auf Anpassung gerichteten Selektion auf der anderen Seite. Drift ist ein Evolutionsfaktor, der zwar eine starke Zufallskomponente enthält, trotzdem aber zu Adaptationen beitragen und diese auch erst ermöglichen kann. Über den Faktor der Drift und andere Zufallseffekte kommt eine Population in die Lage, das Feld möglicher Anpassungen in einer Weise zu erproben, wie es aufgrund von Selektion alleine nicht möglich wäre. Der Zufall wird also zu einem positiven, selbst durch Selektion geförderten Faktor der Evolution. M.J.S. Hodge spricht 1987 von einem *durch die Natur entworfenen Zufall*: »the teleological theory of naturally probabilistic processes: the theory of chance as designed by nature«.¹²⁹

Im Gegensatz zu den älteren Mutationstheorien, nach denen Mutationen im Wesentlichen schädliche Veränderungen eines gesunden Wildtyps sind, zeigt sich mit der Verfeinerung der populationsgenetischen Untersuchungsmethoden seit den 1960er Jahren, dass viele Populationen einen hohen Grad von Polymorphismus zeigen¹³⁰ und viele Mutationen selektiv neutral sind (↑Evolution/Neutrale Theorie der Evolution).¹³¹ Aber nicht nur über selektive Neutralität von Mutationen, auch über Selektion kann eine hohe Variabilität in einer Population aufrechterhalten werden. Einen Mechanismus dazu bildet der Vorteil von heterozygoten Individuen gegenüber homozygoten, den schon Fisher 1930 diskutiert¹³², ein anderer die frequenzabhängige ↑Selektion mit der selektiven Bevorzugung des jeweils seltenen Typs, die zu einem *balancierten Polymorphismus* führen kann (↑Polymorphismus).¹³³

Mutabilität als Grundeigenschaft der Lebewesen

Seit den 1950er Jahren gilt die Mutationsfähigkeit als eine grundlegende Eigenschaft von Lebewesen und taucht als ein Merkmal in vielen Listen zur Bestimmung des Lebensbegriffs auf (↑Leben: Tab. 164). Auch als Kriterium zur Bestimmung des Konzepts der *Selbstreproduktion* wird der Mutationsbegriff diskutiert, um auf diese Weise die einfache Vermehrung von Verbindungen auf chemischer Ebene von der biologischen Selbstreproduktion abgrenzen zu können.¹³⁴ In diesem Zusammenhang wird die Mutation aber auch einfach als eine Konsequenz der strukturellen Komplexität eines sich fortpflanzenden Systems gesehen.¹³⁵

In einem naturphilosophischen Sinn kann die Variation als eines der Grundmomente des Lebens gesehen werden. Kennzeichnend für das Leben ist seine Erscheinung in Form von Individuen, die gegeneinander isoliert sind, aber im gelegentlichen Kontakt stehen, die einander ähneln, aber jeweils verschieden sind, und die nebeneinander stehen und aufeinander folgen. Poetisch drückt dies P. Valéry in dem Gegensatz von Intelligenz und Leben aus: »Die Intelligenz ist vom Typus: *ein für alle Mal*. Sie abstrahiert, erledigt, faßt zusammen, hat immer schon gesehen, schon verbraucht. Das Leben aber *sagt es noch einmal*, rhythmisiert, sprießt und wuchert – will sich ausbreiten wie ein Gas, grenzenlos, ohne eigene Form, erkennt sich nicht einmal wieder, frißt seine eigenen Gliedmaßen«.¹³⁶ Insofern gleichzeitig die Veränderung (↑Evolution) und die Erhaltung (↑Selbsterhaltung) für die Lebewesen kennzeichnend sind, kann das Lebende mit Valéry bestimmt werden als »ein materielles System, das sich durch Umwandlungen erhält«.¹³⁷

In ihren Wurzeln geht die Einsicht in den fundamentalen Charakter und die Tragweite der Variation und Mutation auf Darwin zurück und bildet das eigentlich Revolutionäre seines Denkens¹³⁸: Die Variation bildet nicht eine krankhafte Störung eines Systems, sondern die Grundlage für die Strukturierung der organischen Welt in ↑Individuen, für ihre ↑Diversität und ihren evolutionären Wandel in der ↑Phylogenese. Mit Darwins Theorie wird also eine Absage erteilt an das Modell des älteren Typusdenkens, das E. Sober 1980 als *natural state model* bezeichnet: die Postulierung von einigen Vertretern einer Gruppe als »normal« oder »natürlich« und anderen als »anormal« oder »unnatürlich«. Nach der populationstheoretischen Revolution der Biologie, die mit Darwin beginnt, gilt die Variation nicht mehr als Abnormalität, sondern als grundlegendes Phänomen des Organischen, dem die ganze Dynamik der Evolution zugrundeliegt: »Variation is not thought of as a deflection from the natural state of uniformity. Rather, variation is taken to be a fundamental property in its own right« (Sober 1986).¹³⁹

Seit Ende des 19. Jahrhundert wird die evolutionär zentrale Fähigkeit von Organismen, über ihre Fortpflanzung Variationen ihrer eigenen Organisation hervorzubringen, als **Evolutionsfähigkeit** oder *Evolvierbarkeit* (engl. »evolvability«) bezeichnet. Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck v.a. im Zusammenhang des Militärwesens und in Bezug auf die Ontogenese von Organismen verwendet; er erscheint aber auch bereits in Bezug auf das individuenübergreifende Potenzial der phylogenetischen Entwicklung

(Vesque 1891: »Jede Art [der Sektion Retinostemon in der Pflanzengattung *Clusia* ...] könnte sich [...] in verschiedene Arten zerlegen. Alle sind noch, anders gesagt, evolutionsfähig, [...] während die Arten mit ausgeprägter Epharmonie ihre Evolutionsfähigkeit eingebüsst haben«¹⁴⁰). Der entsprechende englische Ausdruck »evolvability« wird seit den 1930er Jahren verwendet und zur Bezeichnung eines der zentralen Merkmale des Lebens verwendet (Thomson 1931: »evolvability as one of the nine characteristics of organisms«¹⁴¹; »variability – and with it evolvability – must be ranked as one of the fundamental characteristics of living beings«¹⁴²; Muller 1963: »What are these basic principles peculiar to the world of life as seen by the modern biologist? [...] All of them center about life's characteristic of evolvability«¹⁴³). Referenzpunkt für die Definition des Konzepts sind entweder Organismen (Kirschner & Gerhart 1998: »Evolvability is an organism's capacity to generate heritable phenotypic variation«¹⁴⁴) oder die genetische Ebene (Wagner & Altenberg 1996: »Evolvability is the genome's ability to produce adaptive variants when acted upon by the genetic system«¹⁴⁵).

Nachweise

- 1 Quintilian, Institutio Oratoria I, 5, 13; I, 5, 39; IX, 4, 89.
- 2 Vgl. z.B. Lukrez, De rerum natura 2, 488.
- 3 Thomas von Aquin, Summa theologiae: I, 45, 2.
- 4 Thomas von Aquin, Summa theologiae: I, II, 22, 3c.
- 5 Scaliger, J.C. (1557). Exotericarum exercitationum liber xv: fol. 386r; vgl. Blank, A. (2010). Biomedical Ontology and the Metaphysics of Composite Substances 1540-1670: 61ff.
- 6 Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum or Natural History (Works, vol. II, London 1859, 325-680): 507 (§525); vgl. Ray, J. (1686). Historia plantarum, 3 Bde.: I, 42 (I, xxi); ders. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 91.
- 7 G.S. in Hartlib, S. (1655). The Reformed Common Wealth of Bees: 21 (nach OED 1989).
- 8 Vgl. Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 168f.
- 9 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 99 (§ 158).
- 10 Adanson, M. (1772). Examen de la question si les espèces changent parmi les plantes. Mém Acad. Roy, Paris (1772), 31-48: 47; vgl. Stafleu, F.A. (1963). Adanson and the "Familles des Plantes". In: Lawrence, G.H.M. (ed.). Adanson 1, 123-264: 168.
- 11 Adanson (1772): 43; 48.
- 12 Lamarck, J.B. de (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivans: 143.
- 13 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 10 und passim.

- 14 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 227 (B 227).
- 15 Waagen, W. (1869). Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Versuch einer paläontologischen Monographie. In: Benecke, E.W. (Hg.). Geognostisch-Paläontologische Beiträge, Bd. 2, 179-256: 186.
- 16 Aristoteles, De gen. anim: 770b; vgl. Senn, G. (1945). Konstanz und Variabilität der Spezies bei Aristoteles und Theophrast. Arch. Jul. Klaus Stift. Vererbungsforsch. Sozialanthropol. Rassenhyg., Erg.-Bd. 20, 288-299.
- 17 Theophrast, Historia Plantarum: 2.2.4f. und passim; vgl. Capelle, W. (1949). Theophrast über Pflanzenentartung. Mus. Helv. 6, 57-84; Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 74ff.
- 18 Maupertuis, P.L.M. de (1750). Essai de cosmologie (Œuvres, Bd. 1, Lyon 1768, 1-78): 11; vgl. Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83.
- 19 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 164 (§ XLV).
- 20 Cuvier, G. (1800/35). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 59; vgl. Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt.: Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 169.
- 21 Bauhin, C. & Cherler, J.H. (1651). Historia plantarum universalis nova et absolutissima, Bd. 3: 759.
- 22 della Porta, G. (1588). Phytognomica (Neapel 1589): 193 (IV, xxviii).
- 23 Bartholomaeus Anglicus (13. Jh.). Liber de genuinis rerum coelestium, terrestrium et inferarum proprietatibus libri XVIII (hg. v. J. Barthold, Frankfurt/M. 1601): 776.
- 24 Hooke, R. (1668). A Discourse of Earthquakes (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 328.
- 25 Buffon, G.L.L. (1753). Le cheval. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 352-353): 352.
- 26 Buffon, G.L.L. (1753.3). L'âne. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358): 356.
- 27 Linné, C. von (1736). Fundamenta botanica: 19 (§162).
- 28 Esper, E.J.C. (1781). De varietatibus specierum in naturae productis, Sectio I: 19-21 (§XIV-XVI).
- 29 Candolle, A.-P. de (1813). Théorie élémentaire de la botanique: 168; vgl. 2. Aufl. (1819): 202f.; ders. (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: II, 689f.
- 30 de Candolle (1813/19): 203.
- 31 a.a.O.: 205.
- 32 Lucas, P. (1847). Traité philosophique et physiologique de l'hérédité, 2 Bde.
- 33 Thomas von Aquin (um 1265). In Dionysii De divinis nominibus: cap. 9, lectio 2.
- 34 Poiret, P. (1687). L'oeconomie divine, Bd. 4. L'oeconomie du rétablissement de l'homme avant l'incarnation de Jesus-Christ: 365.
- 35 Haller, A. von (1744). [Anmerkung]. In: Boerhaave, H., Praelectiones academicae in proprias Institutiones rei medicae, Bd. V, 1: 202.
- 36 Bruguière, J.G. (1789). Came. In: Encyclopédie méthodique, Histoire naturelle des vers, 385-394: 387.
- 37 Steevens, G. (1790). [Note to 'The Winter's Tale']. The Plays and Poems of William Shakspeare, vol. 4: 203.
- 38 Lyell, C. (1832). Principles of Geology, vol. 2: 36.
- 39 Reil, J.C. (1802). Ueber die Erkenntniss und Cur der Fieber, Bd. 4. Besondere Fieberlehre. Fieberhafte Nervenkrankheiten: 232.
- 40 Jäger, G.F. von (1814). Ueber die Missbildungen der Gewächse. Ein Beytrag zur Geschichte und Theorie der Missentwicklungen organischer Körper: 86.
- 41 de Vries, H. (1901). Die Mutationstheorie, Bd. 1: 32; für einen Überblick vgl. Steenis, G.G.G.J. van (1957). Specific and infraspecific delimitation. In: Flora Malesiana ser. 1, 5, CLXVI-CCXXXIV: CLXXVIIIff.
- 42 Matthew, T.P. (1831). Naval Timber and Arboriculture (In: Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859), 155-159): 158.
- 43 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 1; ders. (1859/72). On the Origin of Species: 9 und passim.
- 44 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 4.
- 45 Darwin [1842]: 15.
- 46 Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. In: Darwin, F. (ed.) (1909). The Foundations of The Origin of Species: 81; vgl. ders. [1842]. [Sketch of 1842]. In: Darwin, F. (ed.) (1909). The Foundations of The Origin of Species: 4.
- 47 Vgl. Bowler, P.J. (1974). Darwin's concepts of variation. J. Hist. Med. 29, 196-212; ders. (2005). Variation from Darwin to the modern synthesis. In: Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (ed.). Variation. A Central Concept in Biology, 9-27: 10.
- 48 Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-59: 85.
- 49 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 131.
- 50 a.a.O.: 144.
- 51 Wallace, A.R. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. J. Linn. Soc. Zool. 3, 53-62.
- 52 Darwin (1859): 194.
- 53 Aristoteles, Hist. anim. 588b.
- 54 Leibniz, G.W. (1687). Principium quoddam generale non in mathematicis tantum sed et physicis utile (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 227-247); ders. (1704). Nouveaux essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, 2 Bde., Frankfurt/M. 1996): II, 534 (IV, 16).
- 55 Leibniz, G.W. [1702]. [Brief an Varignon] (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 259-267): 264.
- 56 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: §77; vgl. Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 204.
- 57 Wilkins, J. (2009). Species. A History of the Idea: 73.
- 58 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 132.
- 59 a.a.O.: 34.
- 60 Huxley, T.H. (1860). The Origin of Species. West.

- Rev. 17, 541-570; vgl. ders (1859). [Brief an Lyell vom 25.6.1859] (Life and Letters of Thomas Henry Huxley, 2 vols., New York 1900): I, 185f.
- 61 Vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 5ff.
- 62 Bateson, W. (1891). On the variation in floral symmetry of certain plants having irregular corollas (Scientific Papers of William Bateson, vol. 1, ed. R.C. Punnett, Cambridge 1928, 126-161): 159; ders. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 15ff.
- 63 a.a.O.: 568.
- 64 a.a.O.: 567.
- 65 Huxley, T. (1864). Criticisms on the "Origin of Species". (Lay Sermons, Addresses, and Reviews, London 1870, 328-350): 342f.
- 66 Brooks, W.K. (1883). The Law of Heredity. A Study of the Cause of Variation and the Origin of Living Organisms: 157; 275.
- 67 Galton, F. (1892). Finger Prints: 20; ders. (1894). Discontinuity in evolution. Mind N.S. 3, 362-372.
- 68 Vgl. Bowler, P.J. (2005). Variation from Darwin to the modern synthesis. In: Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (ed.). Variation. A Central Concept in Biology, 9-27: 21.
- 69 De Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.: I, 7.
- 70 a.a.O., 3.
- 71 ebd.
- 72 Emerson, S. (1935). The genetic nature of de Vries' mutations in *Oenothera lamarckiana*. Amer. Nat. 69, 545-559.
- 73 Rothschild, W.L. & Jordan, K. (1903). Lepidoptera collected by Oscar Neumann in North-East Africa. Novit. Zool. 10, 491-542: 492; Poulton, E.B. (1908). Essays on Evolution: xviii; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 549.
- 74 Weldon, W.F.R. (1895). An attempt to measure the death-rate due to the selective destruction of *Carcinus moenas* with respect to a particular dimension. Proc. Roy. Soc. London 57, 360-379; Norton, H.T.J. (1915). Table. In: Punnett, R.C., Mimicry in Butterflies; vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 138.
- 75 Plate, L. (1905). Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen. Comp. Rend. 6. Congr. Int. Zool. 1904, 203-212: 206.
- 76 Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre: 265.
- 77 Baur, E. (1924). Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*: 143ff.
- 78 Baur, E. (1925). Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre. 37, 107-115: 115.
- 79 Timofëeff-Ressovsky, N.W. (1939). Genetik und Evolution. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre. 76, 158-218.
- 80 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 60; vgl. Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese: 92; 107.
- 81 Vgl. Morgan, T.H. et al. (1915). The Mechanisms of Mendelian Inheritance.
- 82 East, E.M. (1910). A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. Amer. Nat. 44, 65-82: 82.
- 83 Bridges, C.B. (1919). Specific modifiers of eosin eye color in *Drosophila melanogaster*. J. exper. Zool. 28, 337-384: 381
- 84 Muller, H.J. (1922). Variations due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50.
- 85 Sumner, F.B. (1915). Genetic studies of several geographic races of California deermice. Amer. Nat. 49, 688-701.
- 86 Timofëeff-Ressovsky, H. & Timofëeff-Ressovsky, N.W. (1927). Genetische Analysen einer freilebenden *Drosophila melanogaster*-Population. W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. 109, 70-109.
- 87 Vgl. Cock, A.G. (1973). William Bateson, mendelism and biometry. J. Hist. Biol. 6, 1-36.
- 88 Vgl. Frogatt, P. & Nevin, N.C. (1971). The "law of ancestral heredity" and the Mendelian-ancestrian controversy in England, 1889-1906. J. Medical Gen. 8, 1-36.
- 89 Yule, G.Y. (1902). Mendel's laws and their probable relations to intra-racial heredity. New Phytol. 1, 193-207; 222-238: 234f.; vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 81-85.
- 90 Bateson, W. (1902). The problems of heredity and their solution (Scientific Papers, 2 vols., Cambridge 1928, II, 4-28): 24f.; vgl. Provine (1971): 69f.; 115; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 790; Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese: 32.
- 91 Nilsson-Ehle, H. (1908). Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Bot. Notizen 257-294; ders. (1909). Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Univers. Arsskr., NF Afd. 2, Bd. 5, Nr. 2, 1-122; vgl. auch East (1910).
- 92 Plate, L. (1914). Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (=Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 4), 92-164: 124.
- 93 Philpitschenko, J. (1927). Variabilität und Variation: 6.
- 94 Wright, S. (1929). Fisher's theory of dominance. Amer. Nat. 63, 274-279: 277.
- 95 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 122f.; vgl. Dawson, K.J. (1998). Evolutionary stable mutation rates. J. Theor. Biol. 194, 143-157.
- 96 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 122.
- 97 Muller, H.J. & Altenburg, E. (1919). The rate of change of hereditary factors in *Drosophila*. Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine 17, 10-14: 14; vgl. Muller, H.J. (1922). Variations due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50: 45; 46.
- 98 Anonymus (1928). [Report of the Genetics Section of the American Society of Zoologists and the Botanical Society of America at the second Nashville Meeting]. Science 67, 124-125: 125; vgl. Muller, H.J. (1927). Artificial transmutation of the gene. Science 66, 84-87: 84.
- 99 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species.

- 100 Vgl. Dietrich, M.R. (1992). Macromutation. In Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 194-201.
- 101 Goldschmidt, R. (1940). *The Material Basis of Evolution* (New Jersey 1960): 8.
- 102 Goldschmidt, R. (1952). Evolution as viewed by one geneticist. *Amer. Sci.* 40, 84-98: 96.
- 103 Goldschmidt (1940): 203.
- 104 Goldschmidt, R. (1933). Some aspects of evolution. *Science* 78, 539-547: 547.
- 105 Dobzhansky, T. (1937/41). *Genetics and the Origin of Species*: 79f.
- 106 a.a.O.: 53.
- 107 Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*.
- 108 Rensch, B. (1947). *Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution*.
- 109 a.a.O.: 282.
- 110 a.a.O.: 65.
- 111 Gould, S.J. (1982). The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In: Milkman, R. (ed.). *Perspectives on Evolution*, 83-104: 88f.
- 112 a.a.O.: 88.
- 113 Carter, G.S. (1951). *Animal Evolution*.
- 114 Vgl. White, M.J.D. (1978). *Modes of Speciation*.
- 115 Bush, G. (1982). What do we really know about speciation? In: Milkman, R. (ed.). *Perspectives on Evolution*, 119-128: 125.
- 116 Stein, E. (1921). Radiumstrahlen auf Antirrhinum. *Ber. Deutsch. Ges. Vererbungswiss.* 1, 13.
- 117 Muller, H.J. (1927). Artificial transmutation of the gene. *Science* 66, 84-87.
- 118 Vgl. Auerbach, C. (1967). The chemical production of mutations. *Science* 158, 1141-1147; ders. (1976). *Mutation Research*.
- 119 Auerbach, C. (1946). Chemically induced mosaicism in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Royal Soc. Edinb. B.* 62, 211-222: 220.
- 120 Muller, H.J. (1912). The bearing of the selection experiments of Castle and Philips on the variability of genes. *Amer. Nat.* 48, 567-576: 568; ders. (1922). Variations due to change in the individual gene. *Amer. Nat.* 56, 32-50.
- 121 Timofëef-Ressovsky, N.W., Zimmer, K.G. & Delbrück, M. (1935). Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. *Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen Fachgr. VI N.F.* 1, 189-245.
- 122 Frost, H.B. (1921). An apparent case of somatic segregation involving two linked factors. *Amer. Nat.* 55, 461-464: 463.
- 123 Babcock, E.B. (1924). Species hybrids in *Crepis* and their bearing on evolution. *Amer. Nat.* 58, 296-310: 297.
- 124 Morgan, T.H. (1932). *The Scientific Basis of Evolution*: 32.
- 125 Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*: 17.
- 126 Schrödinger, E. (1944). *What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell* (dt. *Was ist Leben?*, München 1989): 74.
- 127 a.a.O.: 93.
- 128 Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 655f.
- 129 Vgl. Hodge, M.J.S. (1987). Law, cause, chance, adaptation and species in Darwinian theory in the 1830s, with a postscript on the 1930s. In: Heidelberger, M. et al. (eds.). *Probability since 1800. Interdisciplinary Studies of Scientific Development* (Report Wissenschaftsforschung 25), 287-329: 326f.
- 130 Vgl. Lewontin, R.C. (1974). *The Genetic Basis of Evolutionary Change*.
- 131 Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217, 624-626; ders. (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*.
- 132 Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*.
- 133 Clarke, B. (1962). Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. In: Nichols, D. (ed.). *Taxonomy and Geography*, 47-70.
- 134 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. *Physiol. Rev.* 32, 403-430: 423.
- 135 ebd.
- 136 Valéry, P. (1900-45). *Bios* (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 263.
- 137 a.a.O.: 262.
- 138 Vgl. Lewontin, R. (1983). Darwin's revolution. *New York Rev. Books* 30, 21-27: 27.
- 139 Sober, E. (1986). Philosophical problems for environmentalism. In: Norton, B.G. (ed.). *The Preservation of Species*, 173-194: 183; vgl. ders. (1980). Evolution, population thinking, and essentialism. *Philos. Sci.* 57, 350-383.
- 140 Vesque, J. (1891). [Referat: Vesque, J. (1891). Les groupes nodaux et les épharmonies convergentes dans le genre *Clusia*. *Comptes rendus de l'Académie des sciences* 1891, 11. Mai]. *Botanisches Centralblatt* 47, 242-244: 243; nicht in Vesque, J. (1891). Les groupes nodaux et les épharmonies convergentes dans le genre *Clusia*. *Comptes rendus de l'Académie des sciences* 112, 1077-1079.
- 141 Thomson, J.A. (1931). *Biology and human progress*. In: Rose, W. (ed.). *Outline of Modern Knowledge*, 203-251: 231.
- 142 Thomson, J.A. (1931). *Life. Outlines of General Biology*, 2 vols.: I, 28; vgl. ders. (1932). *Scientific Riddles*: 33.
- 143 Muller, H.J. (1963). The role of biology in general education. *AIBS Bulletin* 13, 22-30: 24.
- 144 Kirschner, M. & Gerhart, J. (1998). Evolvability. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95, 8420-8427: 8420.
- 145 Wagner, G.P. & Altenberg, L. (1996). Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50, 967-976: 970; vgl. Sterelny, K. (2007). What is evolvability? In: Matthen, M. & Stephens, C. (eds.). *Philosophy of Biology*, 163-178.

Literatur

- Bowler, P.J. (2005). Variation from Darwin to the modern synthesis. In: Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (eds.). *Variation. A Central Concept in Biology*, 9-27.

Nische

Das seit Ende des 17. Jahrhunderts im Deutschen verwendete Wort »Nische« ist abgeleitet von dem französischen »niche« mit der gleichen Bedeutung »Vertiefung in einer Wand«; dieses gehört zu dem altfranzösischen Verb »nichier« »ein Nest bauen«, dem wiederum das lateinische Stammwort »nidus« »Nest« zugrunde liegt.

Als ökologischer Begriff zur Bezeichnung der funktionalen Stellung eines Organismus in einem übergeordneten System wird der Begriff der Nische zu Beginn des 20. Jahrhunderts in die Biologie eingeführt. Im Rahmen einer evolutionstheoretischen Diskussion der Rolle der geografischen Isolation bei der Bildung von Arten verwendet R.H. Johnson den Ausdruck 1910 (»One expects the different species in a region to occupy different niches in the environment«).¹ An dieser Stelle wird die Bezeichnung jedoch nicht eindeutig in einem ökologisch-funktionalen Sinne verwendet und hat noch immer starke räumliche Konnotationen. Der Ausdruck wird von Johnson auch später nicht zu einem festen Terminus ausgebaut.

Der Nischenbegriff J. Grinnells

Als spätere Referenz des Begriffs dient meist nicht die Verwendung bei Johnson, sondern die wohl unabhängig davon erfolgende Wortprägung durch J. Grinnell. In einem Aufsatz aus dem Jahr 1913 geben Grinnell und H.S. Swarth zwar keine genaue Definition des Konzepts, stellen es aber bereits in den Kontext, in dem es später vor allem diskutiert wird: den Ansprüchen der Organismen einer Art an ihre Umwelt: »associations are often capable of subdivision; in fact such splitting may be carried logically to the point where but one species occupies each its own niche«.² Es wird hier also eine Korrespondenz zwischen einer biologischen Art und einer Nische hergestellt.

In späteren Arbeiten spezifiziert Grinnell das Konzept der Nische für eine Art: So bezeichnet er 1917 diejenigen Aspekte der Büsche des kalifornischen Chaparral (einer Buschformation), auf die eine Spottdrossel als Schutz und Neststandort angewiesen ist, als deren »Nische« (»niche«).³ Grinnell versteht den Begriff also im Hinblick auf die Aspekte der Umwelt, die von einem Organismus genutzt werden;

Die Nische ist die ökologische Rolle eines Organismus in einem Ökosystem; sie besteht aus seinen Ansprüchen an die Umwelt (z.B. seine Nahrung) und seinen Wirkungen auf andere Organismen (z.B. als Beute, Feinde, Konkurrenten oder Symbionten).

euryhalin (Möbius 1873) 677
 eurytherm (Möbius 1873) 677
 stenohalin (Möbius 1873) 677
 stenotherm (Möbius 1873) 677
 eurytop (Dahl 1903) 677
 stenotop (Dahl 1903) 677
 eutraphent (Weber 1907) 677
 mesotraphent (Weber 1907) 677
 oligotraphent (Weber 1907) 677
 homocön (Enderlein 1908) 677
 heterocön (Enderlein 1908) 677
 heterotop (Dahl 1908) 677
 Nische (Johnson 1910) 669
 euryök (Hesse 1924) 677
 stenök (Hesse 1924) 677
 ökologische Valenz (Hesse 1924) 677
 Fundamentalnische (Hutchinson 1958) 673
 Realnische (Hutchinson 1958) 673
 Minimalnische (Hurlbert 1981) 673
 Nischenkonstruktion (Odling-Smee 1988) 677
 Anspruchs-nische (Leibold 1995) 675
 Einflussnische (Leibold 1995) 675

er bezeichnet eine Nische gelegentlich ausdrücklich als Einheit des Habitats und spricht von der *ökologischen Nische* (»ecologic niche«) und *Umweltnische* (»environmental niche«).⁴ Eine Nische ist bei Grinnell also im Wesentlichen eine Eigenschaft der Umwelt, nicht von Organismen oder Populationen.⁵ An anderen Stellen verwendet er den Ausdruck allgemein für die Umweltfaktoren, die von einem Organismus genutzt werden, und damit weniger in einem räumlichen Sinne.⁶ Umweltänderungen können nach Grinnell neue Nischen schaffen, und auch das Verlassen einer Art von Organismen hinterlasse eine *unbesetzte Nische* (»a niche is vacated«).⁷ Die Evolution der Organismen folgt nach Grinnell den Änderungen ihrer Umwelt: »Evolution of environments came first – comes first; [...] The course of organic evolution has been molded and is being molded by environmental circumstances«.⁸

Von Bedeutung für die ökologische Theorie ist das Konzept der Nische schon bei Grinnell, insofern er, dem später so genannten Konkurrenzausschlussprinzip (↑Koexistenz) gemäß, der Auffassung ist, Arten von Organismen, die sich in ihren Umweltansprüchen exakt gleichen, könnten nicht am gleichen Ort nebeneinander bestehen: »It is [...] axiomatic that no two species regularly established in a single fauna have precisely the same niche relationships«.⁹

Vorläufer im 18. und frühen 19. Jh.

Frühe Vorstellungen von einer Nische der Lebewesen finden sich in C. von Linnés Bild einer geordneten, von einem Schöpfergott eingerichteten organischen

Natur, in dem jedes Lebewesen einen ihm zugewiesenen *Platz* (»statio«¹⁰) einnimmt. Linné verwendet außerdem das Bild von einem Beruf oder Geschäft (»negotium«¹¹), das jedem Lebewesen in der Ökonomie der Natur zukomme. Die Ordnung in spezielle Aufgaben, die den menschlichen Berufen entsprechen, führt nach Linné dazu, dass jedes Lebewesen eine besondere Rolle in der geordneten Ökonomie der Natur spielt. Auch die als überflüssig und schädlich erscheinenden Räuber und Aasfresser übernehmen in der weise eingerichteten Welt eine Funktion. Den Tieren schreibt Linné insgesamt die Rolle der Reinigung der Natur von toten und faulenden Stoffen zu; sie stünden damit im Dienst der Pflanzen und würden das allgemeine Gleichgewicht aufrechterhalten.¹² Der Theologe J. Bruckner, ein Anhänger Linnés, verwendet in seinen englischen Schriften den Ausdruck »Platz« (»place«), um die spezifische Rolle einer jeweiligen Art in dem vernetzten ökologischen System der Tiere (»animal system«) zu benennen (↑Ernährung/Nahrungsnetz).¹³

Ein Vorläufer des späteren biologischen Nischenbegriffs stellt auch J.G. Herders Konzept der *Sphäre der Tiere* dar. Herder schreibt: »Jedes Thier hat seinen Kreis, in den es von der Geburt an gehört, gleich eintritt, in dem es Lebenslang bleibt, und stirbt: nun ist es aber sonderbar, daß je schärfer die Sinne der Tiere, und je wunderbarer ihre Kunstwerke sind, desto kleiner ist ihr Kreis: desto einartiger ist ihr Kunstwerk«.¹⁴ Der »Kreis« der Tiere bezieht sich hier auf ihren festgelegten Lebensraum und ihre typischen Verhaltensweisen. Auch die Vorstellung, dass die Nische über eine Größe verfügt und somit quantifizierbar ist, ist hierin bereits enthalten: Spezialisierte Tiere verfügen über eine engere Nische als Generalisten. Das Konzept der Sphäre ist bei Herder aber nicht streng ökologisch gedacht, sondern enthält starke ethologische Bezüge, insofern damit das Inventar der Verhaltensweisen eines Tieres bezeichnet ist.

Primär ethologisch orientiert sind auch die stark auf die Umweltlehre von Uexkülls voraus weisenden Ausführungen G.W.F. Hegels zu den »Kreisen« der Tiere¹⁵ (die Metapher des Kreises in diesem Zusammenhang verwendet bereits C. de Bonnet (1765: »cercle naturel« der Organismen¹⁶; ↑Kreislauf). Nach Hegel betrifft ein Instinkt »das Verhältnis des Tieres zu seiner unorganischen, vereinzelter Natur«; für jedes Tier werde »nur ein beschränkter Umkreis der allgemeinen unorganischen Natur der seinige«. In einem Zusatz erläutert Hegel: »Der Trieb im besonderen Tiere ist ein ganz bestimmter Trieb; jedes Tier hat nur einen beschränkten Kreis zu seiner eigenen unorganischen Natur, die allein für es ist, und

die es sich aus Vielem, und zwar vermöge des Instinkts, herausuchen muß. [...] Das Tier kann nur durch seine unorganische Natur erregt werden, denn das Entgegengesetzte ist nur sein Entgegengesetztes; nicht das Andere überhaupt soll erkannt werden, sondern eines jeden sein Anderes, das eben ein wesentliches Moment der eigenen Natur eines jeden ist«.¹⁷ Angesprochen ist damit die enge Korrespondenz von Organismus und jeweiliger Umwelt, die von Uexküll als ein *kontrapunktisches Verhältnis* zu bestimmen sucht (↑Anpassung).

Darwin: Nischen als ökologische »Plätze«

Besonders die Vorläufer des Nischenkonzepts bei Linné werden für die ökologischen Überlegungen C. Darwins von Bedeutung. Deutlich wird der Einfluss des alten Denkens ausgehend von einer Ökonomie der Natur v.a. in den Manuskripten Darwins. Darwin beschreibt die Ökonomie der Natur hier als ein *Netz des Lebens* (»web of life«) (↑Ernährung/Nahrungskette; zu dem Ausdruck auch ↑Phylogenese/Stammnetz). In diesem Netz gebe es definierte *Plätze* (»places in the economy of nature«), die von verschiedenen Lebewesen ausgefüllt werden könnten. Auch das Leerbleiben dieser Plätze erwägt Darwin (»there were places open, which could be filled by other beings«; »unoccupied or not perfectly occupied places«).¹⁸ Die Plätze bestehen in der Vorstellung Darwins also auch unabhängig von den Organismen, die sie ausfüllen. Die natürliche Selektion ist nach Darwin im Wesentlichen ein Kampf um diese Plätze. Der Kampf entsteht aus dem Missverhältnis der begrenzten und konstanten Anzahl der Plätze und des starken Wachstums der Populationen. Die Konstanz der Plätze bedingt es andererseits aber, dass es sich um ein reguliertes System mit einer konstanten Anzahl von Arten handelt. Erst in seinen späteren Entwürfen löst sich Darwin von der Orientierung an der Konstanz und Harmonie der Natur und geht von einer Zunahme der Arten (und damit auch der »Plätze«) im Laufe der Evolution aus (↑Phylogenese).¹⁹ Die Plätze entstehen nach der späteren Auffassung Darwins aus der Interaktion der Organismen selbst, sie sind damit nicht mehr ein von der anorganischen Natur vorgegebener Faktor, sondern werden in der Evolution selbst hervorgebracht.²⁰ Trotz Darwins Einsichten in den Zusammenhang von Diversifizierung und Konkurrenzvermeidung (nach dem Prinzip der Divergenz; ↑Phylogenese) ist aber auch sein späteres Denken noch stark von der Vorstellung eines Ausschlusses von Arten durch Konkurrenz geprägt.²¹

Auch außerhalb des theoretischen Rahmens der Evolutionstheorie ist das Nischenkonzept in der

zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts implizit präsent, und zwar v.a. im Kontext von Argumenten zur Erklärung der begrenzten geografischen Verbreitung von Arten trotz des großen Raums mit vorteilhaften abiotischen Lebensbedingungen.²²

Elton: Nischen als Systemstellen

Der Tierökologe C. Elton greift in seinem einflussreichen Werk »Animal Ecology« von 1927 das seit Beginn des Jahrhunderts verwendete Wort »Nische« auf und bezeichnet die Nische eines Organismus als seinen Platz in der biotischen Gemeinschaft, seine Relation zu seiner Beute und seinen Feinden (»its place in the biotic environment, its relation to food and enemies«).²³ Die Nische wird von Elton also im Rahmen einer Systemvorstellung als eine Beziehung zwischen Organismen bestimmt. Elton verwendet später die Analogie des *Berufs*, um das Konzept der Nische zu erläutern. Er grenzt dies von der *Adresse* ab und wendet sich damit ausdrücklich gegen ein räumliches Verständnis der Nische.²⁴ Nach Elton ist die Nische diejenige Stelle, die ein Organismus im organischen Beziehungskreislauf eines Ökosystems einnimmt; sie ist eine *Systemstelle*. In einem System von Nahrungsbeziehungen, um die es in den Analysen Eltons in erster Linie geht – Elton verwendet als einer der ersten konsequent die Konzepte »Nahrungskette« und »Nahrungskreislauf« (↑Ernährung) –, bildet sie z.B. die Gesamtheit der Beziehungen eines Organismus, die sich aus seiner Eigenschaft als Räuber von anderen und als Beute für andere Organismen ergibt.

In diesem funktionalen (und nicht räumlichen) Sinne etabliert sich der Nischenbegriff in den 1950er Jahren. Eine Nische gilt als ökologische *Position* (»ecological position«) einer Art in einem Ökosystem²⁵ oder als *Status* (»status«) eines Organismus in einer Gemeinschaft und einem Ökosystem, der sich aus seinen Anpassungen und seinem spezifischen Verhalten ergibt²⁶. Diese Interpretation des Nischenbegriffs wird als *funktionale Nische* (»functional niche«) der Grinnellschen Habitat- oder *Platznische* (»place niche«) gegenübergestellt.²⁷ Im Anschluss an

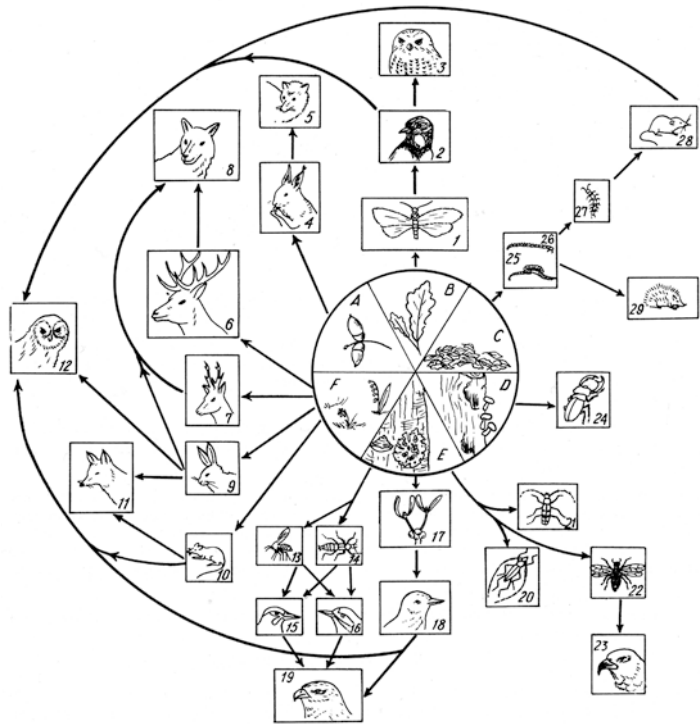


Abb. 328. Die Einflussnische der Stielesche in der osteuropäischen Waldsteppe, dargestellt über die Ketten von Pflanzen- und Tierarten, die von ihrer Anwesenheit abhängig sind (aus Stugren, B. (1972/86). *Grundlagen der allgemeinen Ökologie*: 99).

Elton bezeichnet W. Tischler in den 1970er Jahren die Nische als »das Wirkungsfeld einer Art als Summe aller Lebensäußerungen«.²⁸

G.F. Gause: Nischen und Koexistenz

Für die theoretischen Grundlagen der Ökologie ist das Nischenkonzept von großer Wichtigkeit, weil es in Verbindung zum Konkurrenzausschlussprinzip steht (↑Koexistenz). Bereits J.B.S. Haldane beschreibt dieses Prinzip 1924 in seiner mathematischen Modellierung von Selektionsprozessen²⁹; eine weitergehende Berücksichtigung und zentrale Stellung in der ökologischen Theoriebildung erhält es aber erst seit den 1930er Jahren, beginnend mit den Arbeiten G.F. Gauses.

Implizit besteht eine Verbindung des Nischenkonzepts zu den Theorien der Koexistenz von Organismen seit Grinnells Einführung des Nischenbegriffs. Diese Verbindung wird aber bis in die 1930er Jahre nicht weiter analysiert, und sie spielt insbesondere in den Darstellungen Eltons keine zentrale Rolle. Dies ändert sich erst mit der Anwendung der Niscenthe-

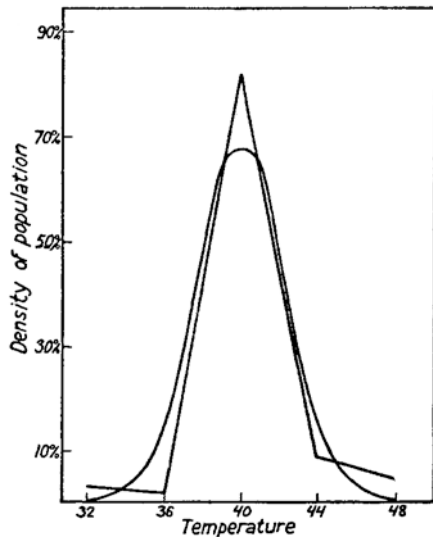


Abb. 329. Anspruchs-nische: Die ökologische Nische von Heuschrecken einer Art (*Acrida turrita*), dargestellt als Populationsdichte entlang eines Umweltparameters (Temperatur). Die tatsächliche Verteilung (spitze Kurve) passt sich fast einer Gaußschen Normalverteilungskurve an (aus Gause, G.F. (1932). *Ecology of populations*. *Quart. Rev. Biol.* 7, 27-46: 33).

orie auf Fragen der Gemeinschaftsökologie durch G.F. Gause. 1934 definiert auch Gause eine Nische als den Platz (»place«), den eine Art in einer Gemeinschaft besetzt, d.h. die Gewohnheiten, Nahrung und Lebensweise der Organismen, die ihr zugerechnet werden (vgl. Tab. 197).³⁰ Gause behauptet weiter, zwei ähnliche Arten könnten aufgrund von Konkurrenz kaum jemals die gleiche Nische besetzen (»It is admitted that as a result of competition two similiar species scarcely ever occupy similar niches, but displace each other in such a manner that each takes possession of certain peculiar kinds of food and modes of life in which it has an advantage over its competitor«).³¹ Gause diskutiert das Nischenkonzept also im Zusammenhang mit der Möglichkeit einer Koexistenz von Organismen verschiedener Arten am gleichen Ort. In der Interpretation von Gause ist ein Gleichgewicht zwischen zwei Arten, die die gleiche Nische besetzen, nach den Lotka-Volterra-Gleichungen ausgeschlossen (»the equation [of two competing species, ...] does not permit of any equilibrium between the competing species occupying the same »niche«, and leads to the entire displacing of one of them by another«; ↑Koexistenz).³² Umgekehrt schließt Gause später: Wenn die Organismen ähnlicher Arten in der Natur zusammen vorkommen,

dann nehmen sie verschiedene Nischen ein: »if two or more nearly related species live in the field in a stable association, these species certainly possess different ecological niches«.³³

1939 stellt Gause fest, dass nicht nur in der Interaktion von Organismen zweier Arten eine langfristige ↑Koexistenz allein durch eine Differenzierung ihrer Umweltansprüche möglich ist, sondern dass auch die Zusammensetzung komplexer biologischer Gemeinschaften durch die ökologische Differenzierung der Organismen, aus denen sie sich zusammensetzen, bestimmt wird: »only a certain definite combination between the concentration of the species living together possess the property of maintaining stability«.³⁴ Wenn Organismen verschiedener Arten in der gleichen ökologischen Gemeinschaft zusammenleben, dann besetzen sie unterschiedliche Nischen (»if two or more nearly related species live in the field in a stable association, these species certainly possess different ecological niches«³⁵) – so formuliert Gause 1939 das Koexistenzprinzip apodiktisch. Mit diesem Prinzip als zentraler Grundlage, so hofft Gause, könne die Regulation der Zusammensetzung komplexer Gemeinschaften auf einfache Weise erklärt werden: »the central ecological problem of regulation in the composition of complex biotic communities [...] reduced to simplest terms«³⁶. Aus diesem Ansatz entwickelt sich ein über Jahrzehnte wirksames Forschungsprogramm der Gemeinschaftsökologie (↑Biozönose).

Die zentrale Bedeutung des Nischenkonzepts ergibt sich dabei aus der Tatsache, dass auf seiner Grundlage eine Erklärung für die Stabilität ökologischer Gemeinschaften gegeben werden kann: Als Folge einer Nischendifferenzierung hat das Populationswachstum einer Art einen größeren hemmenden Einfluss auf das Wachstum dieser Population als das Wachstum von Populationen anderer Arten (weil durch das Populationswachstum einer Art die Ressourcenausbeutung in demjenigen Bereich am größten ist, auf den sich die Organismen dieser Art spezialisiert haben) – erfüllt wird damit die zentrale Stabilitätsbedingung des Lotka-Volterra-Modells von miteinander konkurrierenden Organismen verschiedener Arten. Die Spezialisierung von Organismen auf bestimmte Ressourcen der Umwelt erzeugt also eine Frequenzabhängigkeit des Populationswachstums, die eine stabile Koexistenz von verschiedenen Arten in einer Gemeinschaft ermöglicht.³⁷

Gause argumentiert nicht nur auf theoretischer Grundlage, sondern führt selbst Laborexperimente mit Einzellern und Hefe zur empirischen Untersuchung der theoretischen Konkurrenzmodelle durch.

Die Ergebnisse seiner theoretischen und empirischen Arbeit findet weite Anerkennung, indem das Konkurrenzausschlussprinzip auch als *Gause's Hypothese* («Gause's hypothesis»; ↑Koexistenz) bekannt wird. Kritik entzündet sich allerdings an dem experimentellen Aufbau und der Interpretation seiner Ergebnisse. Umstritten ist, ob diese wirklich als eine empirische »Überprüfung« der mathematischen Modelle gelten können oder ob sie nicht nur das bestätigen, was bereits bekannt ist (↑Population).³⁸

Hutchinson: Nischen als Anspruchsprofile

Als abstrakte Menge von quantitativ bestimmbar Umweltfaktoren wird die Nische seit den 1940er Jahren konzipiert. Diese Faktoren können in einem vieldimensionalen Koordinatensystem der einzelnen Umweltgrößen als mehrdimensionaler Raum dargestellt werden, wie G.E. Hutchinson dies erstmals 1944 vorschlägt (»n-dimensional hyper-space«; vgl. Abb. 330).³⁹ Hutchinson definiert die Nische zunächst als Summe aller Umweltfaktoren, die auf einen Organismus einwirken; später führt er den Begriff der **Fundamentalnische** (»fundamental niche«) ein und fasst darunter den Bereich von Umweltfaktoren, der einer Art eine unbegrenzte Existenz ermöglicht (nach Hutchinson ist es R. MacArthur, der den Begriff der Fundamentalnische prägt).⁴⁰ Er grenzt dieses Konzept ab von der **Realnische** (»realized niche«⁴¹), d.h. den tatsächlich auf einen Organismus einwirkenden relevanten Umweltfaktoren.

Bei Hutchinson ist der Nischenbegriff ausgehend von Modellen zur ↑Konkurrenz entwickelt: Die Spezialisierung auf eine Nische ermöglicht die ↑Koexistenz von mehreren Arten, die ohne Spezialisierung nicht möglich wäre. Der Nischenbegriff kann aber auch unabhängig von Konkurrenzmodellen eingeführt werden. Der Begriff macht auch Sinn für eine einzelne Art ohne Bezug zu interspezifischer Konkurrenz.⁴² In diesem Sinne kann die Nische als intrinsische Eigenschaft einer Population oder Art verstanden werden. Nische als Ausdruck individueller Bedürfnisse an die Umwelt.

Im Sinn von minimalen Bedingungen, die das Überleben eines Organismus ermöglichen, verbreitet sich später der Begriff der **Minimalnische** (Hurlbert 1981: »minimal niche«)⁴³ (vgl. auch Minimalumwelt;

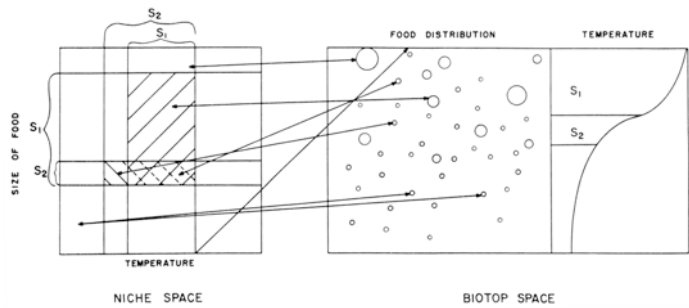


Abb. 330. Die fundamentale Nische von zwei Arten, definiert über zwei Umweltgrößen (Nahrungsgröße und Temperatur) in einem zweidimensionalen Nischenraum. Der Nischenraum (links) gibt das Vorkommen der Organismen der zwei Arten in Abhängigkeit von den Werten der betrachteten Umweltgrößen wieder; der Biotopraum (rechts) stellt die räumliche Verteilung der Umweltgrößen (d.h. der Nischendimensionen) dar. Die Pfeile verbinden äquivalente Punkte in dem Nischen- und Biotopraum miteinander (aus Hutchinson, G.E. (1958). *Concluding remarks*. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427: 421).

↑Umwelt). Auf dieser Grundlage lassen sich Größe und Überlappung der Nischen von verschiedenen Arten bestimmen, und es können in Verbindung mit dem Konkurrenzausschlussprinzip quantitative Aussagen über die Konkurrenz und Koexistenz von Arten sowie die Diversität einer Gemeinschaft gemacht werden. Die Umweltansprüche der Organismen verschiedener Arten werden dabei häufig grafisch als ein- oder mehrdimensionale Räume dargestellt⁴⁴, so dass die Weite und der Grad der Überlappung der Nischen sehr anschaulich wird⁴⁵. In mathematischen Modellierungen wird dieser Ansatz weiter verfolgt, um eine enge Beziehung zwischen der Nischenstruktur und der Struktur einer Gemeinschaft herzustellen.⁴⁶

Unbesetzte (leere) Nischen

Kennzeichnend für den Nischenbegriff bei Hutchinson und seinen Nachfolgern ist, dass eine Nische als eine Eigenschaft von Organismen oder einer Population verstanden wird: Unbesetzte oder leere Nischen kann es daher nicht geben. Die Nische wird damit zu einem Populationskonzept (Colwell 1992: »population niche concept«).⁴⁷ Aber selbst Hutchinson verzichtet doch nicht ganz auf die Vorstellung leerer Nischen (Looijen 2000: »a slip of the pen on Hutchinson's part«⁴⁸). So stellt er fest, die häufig schnelle Ausbreitung von durch den Menschen eingeführten Arten sei eine Evidenz für leere Nischen (»empty niches«).⁴⁹ Es bleibt eine unter Biologen verbreitete Konzipierung der Nische als funktionaler Ort in einem Ökosystem, der unbesetzt sein kann. Bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts ist die Rede von einer

Einflussnische (Systemstelle)

»[A]ssociations are often capable of subdivision; in fact such splitting may be carried logically to the point where but one species occupies each its own niche« (Grinnell & Swarth 1913, 218).

»[T]he status of an animal in its community, to indicate, what it is *doing* [...] the ›niche‹ of an animal means its place in the biotic environment, its relation to food and enemies« (Elton 1927, 63f.).

»The ecological niche [...] is the position or status of an organism within its community and ecosystem resulting from the organism's structural adaptations, physiological responses, and specific behaviour (inherited and/or learned). The ecological niche of an organism depends not only on where it lives but also on what it does« (Odum 1953, 15).

»The niche comprises all the bonds between the population and the community and ecosystem in which it is found« (Clapham 1973, 103).

»[T]he position or role of a species within a given community [...] the intracommunity role of the species« (Whittaker, Levin & Root 1973, 321; 325).

»Die ökologische Nische ist [...] ein multidimensionales (weil viele Wechselbeziehungen umfassendes) Beziehungssystem zwischen einer Tierart und ihrer Umwelt, das hergestellt (gebildet) wird« (Osche 1973, 37-39).

»Das Wirkungsfeld einer Art als Summe aller Lebensäußerungen wird meist ›ökologische Nische‹ genannt, die im Vergleich zum Habitat oder ›Adresse‹ gleichsam dem ›Beruf‹ entsprechen soll. Es beinhaltet aber noch mehr, nämlich die Bedeutung dieses Berufs für das ganze System. [...] Das Wirkungsfeld wird nämlich in einem bestimmten Bezugssystem erst gebildet« (Tischler 1976/79, 22).

Synthese:»[T]he joint description of the environmental conditions that allow a species to satisfy its minimum requirements so that the birth rate of a local population is equal to or greater than its death rate along with the set of per capita effects of that species on these environmental conditions« (Chase & Leibold 2003, 15).

Anspruchsnische (Spektrum genutzter Ressourcen)

»A niche indicates what place the given species occupies in a community, i.e., what are its habits, food and mode of life. It is admitted that as a result of competition two similar species scarcely ever occupy similar niches, but displace each other in such a manner that each takes possession of certain peculiar kinds of food and modes of life in which it has an advantage over its competitor« (Gause 1934, 19).

»The term *niche* (in Gause's sense, rather than Elton's) is here defined as the sum of all the environmental factors acting on the organism« (Hutchinson 1944, 20).

»I define the term ›niche‹ as the ecologic position that a species occupies in a particular ecosystem. The term ›niche‹ includes, therefore, a consideration of the habitat that the species concerned occupies for shelter, for breeding sites, and for other activities, the food that it eats, and all the other features of the ecosystem that it utilizes. The term does not include, except indirectly, any considerations of the functions that the species serves in the community« (Dice 1952, 227).

»The niche of a population is a hypervolume in a space defined by axes representing the biotic and abiotic factors to which populations in the community respond differentially« (Colwell & Fuentes 1975, 283).

»The niche may be thought of as composed of several dimensions [...], each corresponding to some requisite for a species« (Root 1967, 317).

»The ecological niche has [...] become increasingly identified with resource utilization spectra« (Pianka 1976/81, 169).

»Let *b* name an organism of kind (e.g., taxon) *B* with environment *E*. Then the ecological niche of *b* is the set of nomologically possible, i.e., *B*-specific bonding relations of *b* with the items in its environment *E* that have a positive biovalue to *b*« (Mahner & Bunge 1997, 181).

Tab. 197. Definitionen und Erläuterungen des Nischenbegriffs.

Biozönose, die »ungesättigt«⁵⁰ oder einem Biotop, das »unbesetzt«⁵¹ ist, nicht selten. Viele Fälle solcher unbesetzter Nischen werden – insbesondere in populären Darstellungen – angeführt; ein bekanntes und gut untersuchtes Beispiel ist das Fehlen blattminierender Insekten auf dem Adlerfarn in Neu Guinea und Neu Mexiko.⁵² Ein Test der Hypothese, es liege

in einem Fall eine unbesetzte Nische vor, ist allerdings schwierig, wenn auch nicht prinzipiell ausgeschlossen: Die erfolgreiche Einführung einer Art könnte die Hypothese zwar bestätigen; der fehlende Erfolg der Einführung müsste aber nicht als Widerlegung der Hypothese gelten, weil die falsche Art gewählt worden sein könnte oder die richtige Art in der

Evolution noch gar nicht entstanden ist.⁵³ Fraglich ist auch, ob eine eingeführte Art einfach eine freie Nische besetzt und das vorhandene Ökosystem damit wenig verändert oder ob nicht vielmehr mit jeder Nischenbesetzung eine Umstrukturierung des gesamten Systems vorgenommen wird, so dass das Bild einer freien Nische im Sinne eines freien Sitzplatzes unangemessen ist.⁵⁴

Anspruchs- und Einflussnische

In den Nischenbegriffen von Elton auf der einen Seite sowie Gause und Hutchinson auf der anderen Seite liegen zwei sehr unterschiedliche Konzepte vor. Eltons Begriff bezieht sich auf die Integration von Organismen einer Art in ein Ökosystem, ihre ökologische Stellung und *Wirkung* im Verhältnis zu den Organismen anderer Arten; Gauses und Hutchinsons Begriff bezeichnet dagegen primär nicht die ökologischen Wirkungen, sondern die *Ansprüche* und Lebenserfordernisse in Form der Nutzung von Ressourcen durch die Organismen einer Art. Die erste Bedeutung bezeichnet also eine Eigenschaft einer Lebensgemeinschaft oder eines Ökosystems, die zweite dagegen die eines Organismus oder einer Population.⁵⁵ Gemeinsam ist beiden Begriffen, dass sie das funktionale Verhältnis von Organismen zu ihrer Umwelt und dessen ökologische Konsequenzen betreffen. Weil Organismen in zweierlei Hinsicht funktional auf ihre Umwelt bezogen ist: als abhängig von ihrer Umwelt und als notwendig für andere Organismen in ihrer Umwelt, weist auch das Nischenkonzept diese zwei Seiten auf.

Seit den 1970er Jahren werden diese beiden Nischenbegriffe als die beiden zueinander komplementären Umweltverhältnisse von Organismen einander gegenübergestellt und schlagwortartig charakterisiert: von B.C. Patten 1978 als *Eingangs-Umwelt* (»input environment«) und *Ausgangs-Umwelt* (»output environment«)⁵⁶, von B.C. Patten und G.T. Auble 1980 als *Habitatnische* (»habitat niche«) und *Rollen-nische* (»role niche«)⁵⁷ und von M.A. Leibold 1995 als *Anspruchsnische* (»requirement niche«) und *Einflussnische* (»impact niche«)⁵⁸.

Um terminologische Missverständnisse auszuschließen, wird auch vorgeschlagen, die Ambiguität des Nischenbegriffs dadurch aufzulösen, dass für den synökologischen Begriff der Nische, also die Systemstelle eines Organismus (bzw. die komplexe Systemstelle einer Art) innerhalb eines Ökosystems, der Begriff der ökologischen *↑Rolle* verwendet werden sollte.⁵⁹ Der Nischenbegriff sollte dann allein im autökologischen Kontext weiterverwendet werden: Er bezeichnet den Ausschnitt der Umgebung eines

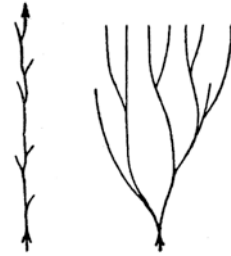


Abb. 331. Veranschaulichung der »Annidation« (Einnischung) (rechts) gegenüber der »Substitution« (links) anhand eines idealisierten Stammbaums. Die Einnischung führt zu einer Diversifizierung der Arten (aus Ludwig, W. (1948). Darwins Zuchtwahllehre in moderner Fassung (Aufs. Reden Senckenb. Naturf. Ges. 6): 29).

Organismus, der seine *↑Umwelt* darstellt, also die Gesamtheit derjenigen Umgebungsfaktoren, die seine Erhaltung und seine Fortpflanzung ermöglichen und gefährden. Unklar ist hierbei, inwieweit auch die gefährdenden Faktoren (wie Räuber und Parasiten) zur Nische zu rechnen sind. Ausgehend von dem Konzept der Nische als einem Raum notwendiger Ressourcen würden sie kein Element der Nische sein.

Die Differenzierung zwischen Nischen und Rollen erlaubt eine Stellungnahme in der mit dem Nischenbegriff lange verbundenen Kontroverse, ob Nischen unabhängig von oder vor den Organismen, die sie ausfüllen, existieren oder ob sie erst mit den Organismen geschaffen werden. Letzteres gilt selbstverständlich für den autökologisch bestimmten Nischenbegriff (Gauses und Hutchinsons): Ohne Organismen mit bestimmten Ansprüchen an ihre Umwelt auch keine (Anspruchs-)Nischen. Für die synökologische Nische (die Rolle eines Organismus oder einer Art in einem Ökosystem) gilt dagegen, dass sie als Systemstelle auch dann vorhanden ist, wenn sie tatsächlich nicht ausgefüllt wird.

Komplexität des Nischenbegriffs

Der Begriff der Nische ist in der heutigen Biologie sehr komplex und wird höchst unterschiedlich definiert (Real & Levins 1991: »No concept in ecology has been more variously defined or more universally confused than »niche«⁶⁰; Trepl 2005: »Man hat den Eindruck, daß sich der Erfolg – im Sinne häufiger Verwendung – des Nischenbegriffs nicht seiner Eindeutigkeit, sondern dem Gegenteil verdankt«⁶¹). Die Komplexität ist durch die unterschiedlichen ethologischen, ökologischen und evolutionstheoretischen Bezüge des Begriffs bedingt: Die ethologischen Bezüge ergeben sich aus einem autökologischen Ver-

ständnis als Spektrum der genutzten Ressourcen, die ökologischen aus der Einbettung eines Organismus in ein Ökosystem und die evolutionstheoretischen aus den Konsequenzen der Ressourcennutzung auf die Dynamik einer Gemeinschaft. Das gesamte »multidimensionale Beziehungssystem« zwischen Organismen einer Art und ihrer Umwelt ist damit im Nischenbegriff zusammengefasst (Osche 1973; vgl. Tab. 197).⁶² Der Begriff dient darüber hinaus nicht nur zur *Beschreibung* der Ansprüche von Organismen einer Art oder ihrer Wirkungen in einem Ökosystem, sondern auch zur *Erklärung* der Eigenschaften von Organismen. So wird die Ähnlichkeit von Organismen sehr unterschiedlicher Verwandtschaftskreise oder geografisch entfernter Orte häufig unter Verweis auf die Ähnlichkeit ihrer Nischen erklärt.⁶³ In der klassischen Argumentation auf der Grundlage einer *begrenzten Ähnlichkeit* (»limiting similarity«) ist es die Differenzierung der Nischen, die eine Koexistenz ermöglicht und die damit für die Erklärung der Unterschiede zwischen Organismen einer Gemeinschaft herangezogen wird.⁶⁴ In einem jüngeren terminologischen Vorschlag werden die Angehörigen verschiedener (auch taxonomisch weit entfernt voneinander stehender) Arten, die ihre Umwelt in ähnlicher Weise nutzen, also in die gleichen Nische besetzen, als eine *Gilde* zusammengefasst (Root 1967; ↑Biosphäre).⁶⁵

Komplex wird der (synökologische) Nischenbegriff auch dadurch, dass ein Organismus in sehr verschiedenen Kontexten in einem Ökosystem Funktionen wahrnehmen kann, ein Vogel z.B. in der Verbreitung von Früchten, der Dezimierung von Insekten, der Vertreibung von Konkurrenten, als Beute von Räubern, Zwischenwirt von Parasiten etc. Jede dieser einzelnen Wirkungen kann als eine getrennte Funktion (Rolle) des Organismus betrachtet werden. Die verschiedenen Mikronischen für jede Funktion können zu einer für die Organismen einer Art typischen Makronische zusammengefasst werden. Und bei Organismen verschiedener Arten können diese Rollen in jeweils anderer Weise miteinander kombiniert sein.

Die Komplexität des Begriffs wird weiter dadurch gesteigert, dass es in der Biologie üblich ist, den Nischenbegriff nicht allein auf Organismen, sondern auch auf Arten zu beziehen.⁶⁶ Weil es die einzelnen Organismen, aber nicht die Arten sind, die in den kausalen Beziehungen stehen, die das Nischenkonzept begründen, erscheint es allerdings empfehlenswert, den Nischenbegriff nur auf Organismen zu beziehen.⁶⁷

Evolutionstheoretische Bezüge weist der Nischenbegriff auf, weil er ein zentrales Konzept im Rahmen

der Koexistenz- und Diversitätsmodelle der Gemeinschaftsökologie bildet (↑Biosphäre; Diversität). Die Differenzierung von Nischen wird damit als ein die Richtung von Evolutionsprozessen bestimmender Faktor konzipiert. Seit den 1950er Jahren gilt die Nische und der Prozess der *Einnischung* (Annidation) als ein zentraler Evolutionsfaktor (↑Evolution). W. Ludwig bezeichnet die *Einnischung* 1950 als den »fünften Evolutionsfaktor« (neben Mutation, Selektion, Abweichungen von der Panmixie durch z.B. Inzucht oder Isolation und Zufall); sie beruht in seinen Worten auf »neuartiger (= zusätzlicher) Ausnutzung eines gemeinsamen Lebensraums«⁶⁸ und verschafft den Individuen, die die neue Nische besetzen, einen Selektionsvorteil, auch wenn sie in anderer Hinsicht benachteiligt sind. K. Günther verwendet 1949 im Zusammenhang der *Einnischung* als Evolutionsfaktor und der Aufteilung der Umwelt in »Adaptationszonen« den Terminus *ökologische Lizenz*.⁶⁹

Aus der Vielschichtigkeit des Nischenbegriffs ergeben sich Meinungsverschiedenheiten über seinen Wert für die ökologische Theorie. Das Spektrum der Einschätzungen reicht von seiner Anerkennung als einem zentralen Begriff der Ökologie (Pianka 1973: »The concept of the niche pervades all of ecology; indeed were it not for the fact that the ecological niche has been used in so many different ways, ecology might almost be defined as the study of niches«⁷⁰) bis zu seiner vollständigen Ablehnung (Williams 1972: »I think it is good practice to avoid the term niche whenever possible«⁷¹).⁷² Um die Komplexität des Begriffs zu reduzieren, werden verschiedene Vorschläge zur Entflechtung der Bedeutungskomponenten gegeben. Ein Vorschlag von R.H. Whittaker, S.A. Levin und R.B. Root aus dem Jahr 1973 sieht vor, den Nischenbegriff allein auf die Rolle einer Art innerhalb einer Gemeinschaft zu beziehen (vgl. Tab. 197), für alle räumlichen Aspekte der Verteilung den Ausdruck »Habitat« zu verwenden und die komplexe Verbindung von Nische und Habitat mit dem Terminus *Ökotope* zu bezeichnen.⁷³

Weil neben die klassischen Modellen zur Koexistenz von Organismen verschiedener Arten mit ähnlichen Ressourcenansprüchen inzwischen andere Modelle getreten sind, die eine Koexistenz auch ohne Nischendifferenzierung ermöglichen (z.B. aufgrund von räumlicher Aggregation, stochastischen Faktoren oder zyklischen Interaktionsformen; ↑Koexistenz: Tab. 133), ist es in der Gegenwart umstritten, ob der Nischenbegriff weiterhin eine zentrale Stellung in der Ökologie beanspruchen kann.⁷⁴

Ökologische Valenz

Mit dem Konzept der Nische verwandt ist der Begriff der ökologischen Valenz. Er wird von R. Hesse 1924 eingeführt. »Die Weite des Spielraums (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart zu gedeihen vermag«, bildet nach Hesse die ökologische Valenz dieser Art.⁷⁵ Arten, bei denen die beiden Grenzwerte der Valenz für möglichst viele Einzelfaktoren weit auseinanderliegen, haben eine große Valenz; die anderen eine geringe Valenz. W. Tischler bezeichnet die ökologische Valenz 1949 auch als »Reaktionsbreite« und bestimmt sie ähnlich wie Hesse als den »Schwankungsbereich der Umweltfaktoren, bei denen eine Art noch lebensfähig ist«. ⁷⁶ Nicht nur Arten, sondern auch einzelnen Organismen schreibt Tischler einen solchen Wert zu, wenn er formuliert, der Begriff bezeichne die »Toleranz, die ein Tier einem Umweltfaktor gegenüber zeigt«. Die Reaktionsbreite ist nach Tischler eine Komponente der »Reaktionsnorm«. Ursprünglich wird der Ausdruck *Reaktionsnorm* allerdings nicht auf Eigenschaften der Umwelt von Organismen oder Arten bezogen, sondern auf Merkmale der Organismen selbst. R. Woltereck führt das Konzept 1909 ein, um damit die »Gesamtzahl der Reaktionszahlen« von Organismen eines Genotyps in verschiedenen Umwelten auf den Begriff zu bringen (↑Genotyp/Phänotyp). ⁷⁷ Die Reaktionsnorm bezeichnet also den Variationsbereich von Organismen des gleichen Genotyps, wenn diese sich in verschiedenen Umwelten entwickeln.

Organismen mit einer großen ökologischen Valenz in Bezug auf viele Einzelfaktoren werden von Hesse *euryök* genannt, solche mit kleiner Valenz bei vielen Faktoren *stenök*. ⁷⁸ Diese Bezeichnungen verlaufen parallel zur Begriffsprägung von F. Dahl, der 1903 *eurytope* (weitverbreitete) und *stenotope* (für ein Biotop charakteristische) Arten einander gegenüberstellt. ⁷⁹ Diese Begriffsbildung wiederum orientiert sich an den älteren, von K. Möbius 1873 eingeführten Unterscheidungen *euryhalin-stenohalin* und *eurytherm-stenotherm* für zwei Typen von Tieren des Meerwassers mit unterschiedlicher Toleranz für den Salzgehalt bzw. die Temperatur des Wassers. ⁸⁰ Tischler identifiziert 1947 die eurytopen mit den euryöken Arten und bezeichnet sie mit einem Ausdruck von Hesse als *tychozöne* Arten; demgegenüber nennt er die stenotopen oder stenöken Arten *euzöne* Arten (↑Biotop). ⁸¹ Neben dieser Terminologie steht die Unterscheidung zwischen »Eurychorie (weite geographische Verbreitung)« und Stenochorie (beschränktes Verbreitungsgebiet)«, die Hennig 1949 verwendet. ⁸²

Tiere, die regelmäßig von einer Biozönose in eine andere übergehen, bezeichnet Enderlein 1908 als *heterocön*; er grenzt sie von den *homocönen* Tieren ab, die zeitlebens in derselben Biozönose bleiben. ⁸³ In Bezug auf die heterozönen Tiere führt Dahl im gleichen Jahr eine Differenzierung ein: Er bezeichnet nur solche Tiere als *heterocön*, deren Wechsel der Biozönose dem Jahreszyklus folgt, weil er parallel zur Veränderung des Organismus von einem Entwicklungsstadium zu einem anderen erfolgt und damit irreversibel ist (z.B. der Biozönosewechsel der Kaulquappe im Wasser zum Frosch auf dem Land). Liegt dagegen ein fortwährender (reversibler) Wechsel des Lebensraums vor, spricht Dahl von *heterotopen* (irrtümlich »heteropen«) Tieren (z.B. die blumenbesuchenden Insekten) (↑Metamorphose).

Für die wichtigen Umweltfaktoren der Temperatur und Feuchtigkeit schlägt A. de Candolle 1874 eine Gliederung der Pflanzen in folgende Typen vor: wärme- und feuchtigkeitsliebende (*Megatherme*), trockenheitsliebende (*Xerophile*), solche, die mittlere Grade von Wärme und Feuchtigkeit bevorzugen (*Mesotherme*), mit wenig Wärme gedeihende (*Mikrotherme*), kälteliebende (*Hekistotherme*) und die v.a. in älteren erdgeschichtlichen Epochen verbreiteten hitzetoleranten *Megistothermen*. ⁸⁴ Warming unterscheidet nach dem Faktor der Feuchtigkeit in ähnlicher Absicht *Hydrophytenvereine*, *Xerophytenvereine*, *Mesophytenvereine* und *Halophytenvereine*. ⁸⁵ Diese Bezeichnungen setzen sich um die Jahrhundertwende durch: Flahault spricht im Jahr 1900 von den *Hydrophyten*, *Xerophyten*, *Halophyten* und *Mesophyten*. ⁸⁶

Für den Nährstoffbedarf bei Pflanzen schlägt C.A. Weber 1907 die Unterscheidung von *eutraphent* (»anspruchsvolle«) *oligotraphent* (»anspruchlos«) und der Zwischenstufe *mesotraphent* vor. ⁸⁷ Diese Einteilung hat sich aber kaum etabliert.

Nischenkonstruktion

Nicht alle Organismen leben in einer Umwelt, die so verbleibt, wie sie von ihnen vorgefunden wird. Einige Organismen sind vielmehr darauf angewiesen, ihren Lebensraum gezielt zu verändern: Sie betreiben ein *Biotopengineering*, und – wenn sie damit auch das Biotop für Organismen anderer Arten gestalten – ein *Ökosystemengineering* (»ecosystem engineering«; ↑Symbiose). Seit den späten 1980er Jahren ist diese umweltverändernde Aktivität als *Nischenkonstruktion* (»niche construction«) bekannt. ⁸⁸ F.J. Odling-Smee, der den Terminus 1988 einführt, erörtert ihn ausgehend von Überlegungen zu einer *ökologischen*

Vererbung, die parallel zur klassischen *genetischen Vererbung* konzipiert ist: Die ökologische Vererbung besteht in der Weitergabe all der Umweltfaktoren, die ein Organismus von seinen Vorfahren »erbt«, z.B. des spezifischen Habitats, in dem er seine Entwicklung vollzieht. Unter »Nischenkonstruktion« versteht Odling-Smee nun die »modifizierende Kraft«, die die ökologische Vererbung in paralleler Weise verändert, wie die Natürliche Selektion die genetische Vererbung steuert. Die Begriffsbildung ist geprägt durch R.C. Lewontins Forderung von 1982, das Verhältnis von Organismus und Umwelt nicht als ↑Anpassung, sondern als *Konstruktion* zu bestimmen.⁸⁹ Das bekannteste Beispiel einer Nischenkonstruktion bildet die Umgestaltung der Umwelt durch den Biber. Durch diese Umgestaltung verändert der Biber seine eigenen Selektionsbedingungen und ist somit nicht länger als passiv, sondern als aktiv gegenüber seiner Umwelt zu sehen. Die Nischenkonstruktion verändert also die Dynamik des Evolutionsprozesses. Das Verständnis von Organismen als aktive Gestalter ihrer Umwelt, das mit dem Konzept der Nischenkonstruktion verbunden ist, wird von manchen als ein wichtiger Paradigmenwechsel in der Ökologie und Evolutionsbiologie beurteilt, der außerdem das Potenzial zur Synthese von ökologischen und evolutionstheoretischen Fragestellungen hat.⁹⁰ Eine besondere Rolle kommt der Nischenkonstruktion in der Evolution des Menschen zu, weil keine andere Spezies eine so weitgehende Umweltveränderung betreibt.⁹¹

Anders als die Anhänger der Theorie des *Erweiterten Phänotyps* (»extended phenotype«; ↑Genotyp/Phänotyp) sehen die Vertreter der Theorie der Nischenkonstruktion mit diesem Konzept den Rahmen der synthetischen Theorie der Evolution gesprengt und betrachten die Nischenkonstruktion als einen neben der Selektion stehenden gleichberechtigten Faktor; es soll auf diese Weise eine *Erweiterte Evolutionstheorie* (»Extended Evolutionary Theory«) begründet werden, die die Disziplinen der Ökologie und Evolution zu einer Synthese zu führen vermag.⁹² Weil in der Nischenkonstruktion die Selektionsbedingungen selbst gesetzt werden, gehe die Selektion nicht der Nischenkonstruktion voraus, sondern stehe als ein Faktor neben ihr. Die Nischenkonstruktion wird damit als eines der definierenden Merkmale von Leben angesehen.⁹³

Nachweise

- 1 Johnson, R.H. (1910). Determinate evolution in the color pattern of the lady-beetles. Carnegie Inst. Washington Publ. 122: 87; vgl. Gaffney, P.M. (1973). Roots of the niche concept. Amer. Nat. 109, 490.
- 2 Grinnell, J. & Swarth, H.S. (1913). An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California. Univ. Calif. Publ. Zool. 10, 197-406: 218; vgl. Grinnell, J. (1914). An account of the mammals and birds of the lower Colorado Valley. Univ. Calif. Publ. Zool. 12, 51-294; vgl. Cox, D.L. (1980). A note on the queer history of "niche". Bull. Ecol. Soc. Amer. 61, 201-202.
- 3 Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. Auk 34, 427-433: 433.
- 4 Grinnell, J. (1924). Geography and evolution. Ecology 5, 225-229: 227.
- 5 Vgl. Colwell, R.K. (1992). Niche: a bifurcation in the lineage. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 241-248: 241.
- 6 Vgl. Udvardy, M.F.D. (1959). Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. Ecology 40, 725-728: 726.
- 7 Grinnell (1924): 227.
- 8 a.a.O.: 226f.
- 9 Grinnell (1917): 433.
- 10 Linné, C. von (1754/59). Stationes plantarum (in: Amoenitates academicae, 64-87).
- 11 Linné, C. von (1767). Fundamenta entomologiae (Uppsala): 4; vgl. Stauffer, R.C. (1960). Ecology in the long manuscript version of Darwin's Origin of Species and Linnaeus' Oeconomy of Nature. Proc. Amer. Philos. Soc. 104, 235-241: 240.
- 12 Linné, C. von (1760). Politia naturae (dt. in: Anker, J. & Dahl, S. (1934). Werdegang der Biologie, Leipzig 1938, 274-279): 279.
- 13 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 133.
- 14 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 22; vgl. Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): III, 3.
- 15 Vgl. Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie: 205.
- 16 Bonnet (1764-65): III, 3.
- 17 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 474f. (§361).
- 18 Darwin, C. (1856-58). Manuscript 10.2 (Chap. 6 »On Natural Selection«), fol. 11; 34; vgl. Stauffer (1960): 237.
- 19 Darwin, C. (ca. 1856). [Manuskript im Darwin-Archiv in Cambridge]: 205.3, 167; vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory: 198; 270.
- 20 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 254.
- 21 Vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 162f.

- 22 Vgl. z.B. Nägeli, C. (1865). Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 2, 228-284.
- 23 Elton, C. (1927). *Animal Ecology*: 64; vgl. ders. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Brit. J. Exp. Biol.* 2, 119-163: 125.
- 24 Elton, C.S. (1933). *The Ecology of Animals*: 28; ebenso Odum, E.P. (1953). *Fundamentals of Ecology*: 15; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 22.
- 25 Dice, L.R. (1952). *Natural Communities*: 227.
- 26 Odum (1953): 15.
- 27 Clarke, G.L. (1954). *Elements of Ecology*: 468.
- 28 Tischler (1976/79): 22.
- 29 Haldane, J.B.S. (1924). A mathematical theory of natural and artificial selection, part 1. *Trans. Cambr. Philos. Soc.* 22, 19-41.
- 30 Nachweise für Tab. 197: Grinnell, J. & Swarth, H.S. (1913). An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 10, 197-406: 218; Elton, C. (1927). *Animal Ecology*: 64; Odum, E.P. (1953). *Fundamentals of Ecology*: 15; Clapham, W.B. Jr. (1973). *Natural Ecosystems*: 103; Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973). Niche, habitat, and ecotop. *Amer. Nat.* 107, 321-338: 321; 325; Osche, G. (1973). Ökologie. Grundlagen, Erkenntnisse, Entwicklungen der Umweltforschung: 37-39; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 22; Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: 19; Hutchinson, G.E. (1944). Limnological studies in Connecticut, VII. *Ecology* 25, 3-26: 20; Dice, L.R. (1952). *Natural Communities*: 227; Colwell, R.K. & Fuentes, E.R. (1975). Experimental studies of the niche *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6, 281-310: 283; Root, J.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317-350: 317; Pianka, E.R. (1976/81). Competition and niche theory. In: May, R. (ed.). *Theoretical Ecology*, 167-196: 169; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 181; Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003). *Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches*: 15.
- 31 Gause (1934): 19.
- 32 a.a.O.: 48.
- 33 Gause, G.F. (1939). Discussion of the paper by Thomas Park, "Analytical population studies in relation to general ecology". *Amer. Midl. Nat.* 21, 255.
- 34 ebd.
- 35 ebd.
- 36 ebd.
- 37 Arthur, W. (1987). The Niche in Competition and Evolution: 56; vgl. Wissel, C. (1989). *Theoretische Ökologie*: 67.
- 38 Vgl. Salt, G.W. (1984). A Round Table on Research in Ecology and Evolutionary Biology.
- 39 Hutchinson (1944): 20; ders. (1958). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427: 416.
- 40 Hutchinson (1958): 416.
- 41 a.a.O.: 418; 421; vgl. auch Parker, B.C. & Turner, B.L. (1961). "Operational niches" and "community-interaction values" as determined from in vitro studies of some soil algae. *Ecology* 15, 228-238: 233.
- 42 Roughgarden, J. (1974). The fundamental and realized niche of a solitary population. *Amer. Nat.* 108, 232-235.
- 43 Hurlbert, S.H. (1981). A gentle depilation of the niche: Dicean resource sets in resource hyperspace. *Evol. Theor.* 5, 177-184: 183.
- 44 Vgl. z.B. MacArthur, R., MacArthur, J.W. & Preer, J. (1962). On bird species diversity. *Amer. Nat.* 96, 167-174.
- 45 Vgl. Levins, R. (1968). Evolution in Changing Environments: 41ff.; Colwell, R.K. & Futuyma, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52, 567-576.
- 46 Sugihara, G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *Amer. Nat.* 116, 770-787: 774.
- 47 Colwell, R.K. (1992). Niche: a bifurcation in the lineage. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 241-248: 242; vgl. Brandon, R.N. & Antonovics, J. (1995). The coevolution of organism and environment. In: Wolters, G. & Lennox, J.G. (eds.). *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences*, 211-232: 211.
- 48 Looijen, R.C. (2000). Holism and Reductionism in Biology and Ecology: 214.
- 49 Hutchinson (1958): 424.
- 50 Herold, W. (1925). Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie einiger Landasseln. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 4, 337-415: 366.
- 51 Harnisch, O. (1926). Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* 51, 1-166: 147.
- 52 Lawton, J.H. (1984). Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken. In: Strong, D.R. et al. (eds.). *Ecological Communities*, 67-101.
- 53 Vgl. Colwell (1992): 244.
- 54 Herbold, B. & Moyle, P.B. (1986). Introduced species and vacant niches. *Amer. Nat.* 128, 751-760.
- 55 Vgl. MacArthur, R.H. (1968). The theory of the niche. In: Lewontin, R.C. (ed.). *Population Biology and Evolution*, 159-167: 160; Schoener, T. (1989). The ecological niche. In: Cherrett, J. (ed.). *Ecological Concepts*, 79-113; Colwell (1992): 241f.; Trepl, L. (2005). *Allgemeine Ökologie*, Bd. 2 *Organismus und Umwelt*: 119.
- 56 Patten, B.C. (1978). Systems approach to the concept of environment. *Ohio J. Sci.* 78, 206-222: 209.
- 57 Patten, B.C. & Auble, G.T. (1980). Systems approach to the concept of niche. *Synthese* 43, 155-181: 155.
- 58 Leibold, M.A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76, 1371-1382: 1380.
- 59 Salt, G.W. (1983). Roles: their limits and responsibilities in ecological and evolutionary research. *Amer. Nat.* 122, 697-705.
- 60 Real, L.A. & Levin, S.A. (1991). The role of theory in the rise of modern ecology. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.). *Foundations of Ecology. Classic Papers with Commentaries*, 177-191: 180.
- 61 Trepl (2005): 119.

- 62 Vgl. Osche, G. (1973). Ökologie. Grundlagen, Erkenntnisse, Entwicklungen der Umweltforschung: 39.
- 63 Price, P.W. (1984). Communities of specialists: vacant niches in ecological and evolutionary time. In: Strong, D.R. et al. (eds.). *Ecological Communities*, 510-524; Giller, P. (1984). *Community Structure and the Niche*: 19.
- 64 MacArthur, R. & Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 51, 1207-1210; dies. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.* 101, 377-385; vgl. Abrams, P. (1983). The theory of limiting similarity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 359-376.
- 65 Root, J.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317-350: 335.
- 66 Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427: 416; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 273.
- 67 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 183f.
- 68 Ludwig, W. (1950). Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. In: Herre, W. (Hg.). *Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschrift; seit 1944 im Druck)*, 516-537: 535; vgl. ders. (1948). Darwins Zuchtwahllehre in moderner Fassung (Aufs. Reden Senckenb. Naturf. Ges. 6): 27.
- 69 Günther, K. (1949). Über Evolutionsfaktoren und die Bedeutung des Begriffs der „ökologischen Lizenz“ für die Erklärung von Formenerscheinungen im Tierreich. In: Mayr, E. & Schütz, E. (Hg.). *Ornithologie als Wissenschaft. Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann*, 23-54: 38; 46; 48f.
- 70 Pianka, E.R. (1973). *Evolutionary Ecology*: 185.
- 71 Williamson, M.H. (1972). *The Analysis of Biological Populations*: 111.
- 72 Vgl. Arthur, W. (1987). *The Niche in Competition and Evolution*: vii; Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003). *Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches*: 1.
- 73 Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. *Amer. Nat.* 107, 321-338: 325; ähnlich auch Looijen, R.C. (2000). *Holism and Reductionism in Biology and Ecology*: 204; 212.
- 74 Vgl. Chesson, P. (1991). A need for niches? *Trends Ecol. Evol.* 6, 26-28.
- 75 Hesse, R. (1924). *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*: 16f.
- 76 Tischler, W. (1949). *Grundzüge der terrestrischen Tierökologie*: 187.
- 77 Woltereck, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 19, 110-172: 135.
- 78 Hesse (1924): 17.
- 79 Dahl, F. (1903). Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Thieren. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin* 1903, 444-475: 453.
- 80 Möbius, K. (1873). Die wirbellosen Thiere der Ostsee. *Jahresber. Commiss. wissenschaftl. Unters. deutsch. Meere Kiel* 1, 97-144: 139.
- 81 Tischler, W. (1947). Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. *Biol. Zentralbl.* 66, 49-56: 53.
- 82 Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Grundbegriffe der phylogenetischen Systematik. *Forsch. Fortschr.* 25, 136-138: 138.
- 83 Enderlein, G. (1908). *Biologisch-faunistische Moor- und Dünen-Studien. Ber. Westpreuß. Bot. Zool. Ver. Danzig* 30, 54-238: 71.
- 84 de Candolle, A. (1874). *Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne. Arch. Sci. Biblioth. Univers.* 1874, 1-19.
- 85 Warming, E. (1895). *Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi* (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896).
- 86 Flahault, C. (1900). *Projet de nomenclature phytogéographique. Actes 1er Congr. Int. Botan. Paris*: 427-450: 435ff.
- 87 Weber, C.A. (1907). *Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. Bot. Jahrb.* 40, Beibl. 90, 19-34: 26f.
- 88 Odling-Smee, F.J. (1988). Niche constructing phenotypes. In: Plotkin, H.C. (ed.). *The Role of Behaviour in Evolution*, 73-132: 80; Odling-Smee, F.J., Laland, K.N. & Feldman, M.W. (1996). *Niche construction. Amer. Nat.* 147, 641-648.
- 89 Lewontin, R.C. (1982). *Organism and environment*. In: Plotkin, H.C. (ed.). *Learning, Development, and Culture*, 151-170: 163.
- 90 Sterelny, K. (2005). The elusive synthesis. In: Cuddington, K. & Beisner, B.E. (eds.). *Ecological Paradigms Lost*, 311-329: 323.
- 91 Laland, K.N., Odling-Smee, J. & Feldman, M.W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. *Behav. Brain Sci.* 23, 131-175; dies. (2001). Cultural niche construction and human evolution. *J. Evol. Biol.* 14, 22-33.
- 92 Odling-Smee, F.J., Laland, K.N. & Feldman, M.W. (2003). *Niche Construction. The Neglected Process in Evolution*.
- 93 Laland, K. (2004). Extending the extended phenotype. *Biol. Philos.* 19, 313-325: 319.

Literatur

- Whittaker, R.H. & Levin, S.A. (eds.) (1975). *Niche. Theory and Application*.
- Arthur, W. (1987). *The Niche in Competition and Evolution*.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003). *Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches*.

Ökologie

Der Ausdruck »Ökologie«, geht auf E. Haeckel zurück, der damit 1866 einen Teil der Physiologie, nämlich den zweiten Teil der »Relations-Physiologie«, die »Physiologie der Beziehungen des thierischen Organismus zur Aussenwelt«, bezeichnet (↑Biologie: Abb. 57). Haeckel gibt verschiedene Definitionen dieser Teildisziplin der Biologie (vgl. Tab. 198).¹

Die seit 1959 kursierende Annahme, H.D. Thoreau verwende den Ausdruck in einem Brief vom 1. Januar 1858², erwies sich als Irrtum.³ Im Englischen erscheint das Wort zuerst als »oecology«; die Form »ecology« wird erst seit dem Botanischen Kongress in Madison im August 1893 verwendet, bleibt aber bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts umstritten.⁴

Haeckels Definition der Ökologie

Die drei Definitionen, die Haeckel 1866 gibt, beziehen sich auf durchaus unterschiedliche Gegenstandsfelder: Haeckel bezeichnet die Ökologie als (1) »Wissenschaft von der Oeconomie, von der Lebensweise, von den äusseren Lebensbeziehungen der Organismen zu einander etc.«, (2) Wissenschaft »von den Wechselbeziehungen der Organismen unter einander« und (3) Wissenschaft »von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt« (vgl. Tab. 198).⁵ Aus heutiger Perspektive ist an der ersten und dritten Definition problematisch, dass sie keine klare Abgrenzung der Ökologie von der ↑Ethologie ermöglichen, weil auch die Ethologie von den Beziehungen des Organismus zu seiner Umwelt handelt. Genauer ist insofern die zweite Definition, die sich auf die »Wechselbeziehungen der Organismen unter einander« bezieht. In der Rede von Wechselbeziehungen wird deutlich, dass es die Ökologie mit organisierten Systemen zu tun hat, die oberhalb der Ebene des einzelnen Organismus stehen (↑Wechselseitigkeit). Haeckel klärt den Begriff der Wechselbeziehung zwischen Organismen jedoch nicht ausdrücklich. Aus seinen Darstellungen wird aber deutlich, dass er dazu nicht nur gegenseitig förderliche, sondern auch antagonistische Beziehungen, wie Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen, rechnet: »Jede Organismen-Art ist abhängig von vielen anderen, welche mit ihr am gleichen Ort leben,

Ökonomie der Natur (Digby 1658) 687
 Netz des Lebens (Bruckner 1768) 688
 Umweltwissenschaft (Robin 1849) 706
 Mesologie (Bertillon 1860) 706
 Ökologie (Haeckel 1866) 681
 autökologisch (Schröter 1902) 705
 Synökologie (Schröter 1902) 705
 Humanökologie (Hayes 1908) 700
 evolutionäre Ökologie (Allee et al. 1949) 698
 funktionale Ökologie (Allee et al. 1949) 698
 Ökophysiologie (Chauvin 1949) 707
 Ökomorphologie (Homès et al. 1951) 707
 Demökologie (Schwerdtfeger 1963) 705
 Holökologie (Schwerdtfeger 1963) 701
 Systemökologie (Odum 1964) 696
 Supraorganismik (Löther 1972) 685

und welche ihr entweder schädlich oder gleichgültig oder nützlich sind. Jeder Organismus hat unter den anderen Feinde und Freunde, solche die seine Existenz bedrohen und solche die sie begünstigen«.⁶ Bezeichnenderweise spricht Haeckel hier einerseits von einer »Organismen-Art«, andererseits von einem »Organismus«, der mit anderen in Beziehung steht. Nach Haeckel lässt sich also in der Ökologie sowohl für Arten (im Sinne von Populationen) als auch für Organismen untereinander eine wechselseitige Abhängigkeit formulieren. Weil es nach Haeckel die »Wechselbeziehung jedes Individuums mit seiner gesamten Umgebung ist«⁷, die die Anpassung des Organismus bedingt, bestehen nach Haeckel nicht nur zwischen Organismen, sondern auch zwischen einem Organismus und seiner Außenwelt Wechselbeziehungen⁸.

Haeckel gibt dieser biologischen Teildisziplin zwar ihren Namen; er führt aber selbst keine ökologischen Untersuchungen durch. Die ersten systematischen Studien zur Ökologie erscheinen überhaupt erst 30 Jahre nach Haeckels Einführung des Begriffs (u.a. von Warming und Schimper; s.u.). Bemerkenswerterweise sind Haeckels Definitionen trotzdem bis in die Gegenwart wirksam, werden vielfach zitiert und können weiterhin als treffende abstrakte Charakterisierungen des Forschungsfeldes gelten.⁹ Haeckels neuer Begriff findet allerdings in den ersten 20 Jahren fast überhaupt keine Resonanz. Erst Mitte der 1880er Jahre erscheint ein Buch, das das Wort »Ökologie« im Titel führt (Reiter 1885).¹⁰ Bis zur Jahrhundertwende sind es fast ausschließlich Botaniker, die ihre Studien unter den Titel »Ökologie« stellen; zoologische Lehrbücher, die die Ökologie als Thema enthalten oder sogar im Titel führen, erscheinen erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts (Adams 1913).¹¹ Bereits seit den 1880er Jahren erscheinen allerdings ökologische

Die Ökologie ist die biologische Teildisziplin, die sich primär mit den wechselseitigen Beziehungen zwischen Organismen und Populationen verschiedener Arten befasst (Synökologie); daneben ist auch die Dynamik von Populationen einer Art (Demökologie) und das Verhältnis eines einzelnen Organismus zu seiner Umwelt (Autökologie) Gegenstand der Ökologie.

Abhandlungen von Zoologen (z.B. von Semper und Forbes), ohne das Wort zu verwenden (s.u.).¹²

Wechselbeziehung Organismen und Populationen

Die einfachsten Formen der Wechselbeziehungen zwischen Organismen liegen in den biologischen Symbiosen vor. In einer ↑Symbiose leben Organismen verschiedener Arten eng zusammen und ziehen jeweils einen Nutzen aus der Anwesenheit des oder der anderen. Die bekanntesten Beispiele hierfür beziehen sich auf eine Wechselbeziehung, bei der jeweils der eine Partner einen Vorteil in der Ernährung durch die Anwesenheit des anderen hat und im Gegenzug dem anderen einen Vorteil in der Abwehr von Räubern und Parasiten verschafft (z.B. bei der Symbiose von Seeanemone und Einsiedlerkrebs oder der Symbiose von Tieren und Bakterien in ihrem Darmtrakt). Durch die wechselseitige Beziehung entsteht eine Organisation höherer Ordnung, die eine eigene funktionale Einheit darstellt und zu Leistungen in der Lage ist, zu der der einzelne Organismus nicht befähigt ist (wie die Flechten als Besiedler extremer Standorte).

Obwohl Symbiosen einer der Definitionen genügen, die Haeckel für den Gegenstand der Ökologie gibt, gelten sie nicht als ökologische Verhältnisse im engeren Sinne. Ökologische Relationen sind dadurch ausgezeichnet, dass zwischen *Populationen* von Organismen verschiedener Arten wechselseitige Be-

ziehungen bestehen. Ökologische Verhältnisse sind also stets demografisch vermittelt. Explizit grenzt G.E. Hutchinson 1948 die Zirkularität ökologischer Beziehungen auf solche biodemografischer Art ein.¹³ Eine ökologische Beziehung hat also über das Ende des Lebens eines einzelnen Organismus hinaus Bestand.

Im Sprachgebrauch der Ökologie kommt dies durch die Beschreibung der Wechselseitigkeit auf der Ebene von *Arten* zum Ausdruck. Kritisiert werden kann dies vor dem Hintergrund, dass nicht die Arten (verstanden als Typen) direkt interagieren, sondern stets nur Organismen.¹⁴ Allerdings geht es in der Ökologie eben nicht um die Interaktion von Organismen als solchen, sondern um Populationen. Der einzelne Organismus, an dem die ökologische Beziehung jeweils hängt, wird lediglich als ein Repräsentant eines Typus, als Ausübender einer ökologischen ↑Rolle betrachtet und ist als solcher austauschbar (also kein Individuum im engeren Sinne).

Die Lösung vom einzelnen Organismus ermöglicht es, nicht allein gegenseitig zuträgliche Beziehungen, sondern auch antagonistische Interaktionen als Wechselseitigkeiten zu beschreiben: Auf Populationsebene beschrieben, bildet z.B. auch eine lineare Räuber-Beute-Beziehung eine Wechselseitigkeit der Abhängigkeit. Auf organismischer Ebene liegt hier ein einseitiges Abhängigkeitssystem vor, weil zwar der Räuberorganismus für sein Überleben von der Beute abhängt, der Beuteorganismus aber nicht vom Räuber. Eine funktionale Geschlossenheit der Wechselseitigkeit besteht hier allein auf Populationsebene, insofern die Populationsgrößen beider Arten sich gegenseitig kontrollieren und ein stabiles ↑Gleichgewicht ausbilden können.

Die einzelnen Organismen werden in Bezug auf die ökologischen Systeme also als (wechselseitig sich bedingende) *Mittel* betrachtet, die durch ihre Interaktion, ihr Leben und ihren Tod, das System aufrechterhalten. Die Organismen üben in einem Ökosystem demnach eine ↑Funktion aus, z.T. gerade dadurch, dass ihr Leben an ein Ende kommt, das System aber über ihr Leben hinaus Bestand hat. In der damit begründeten überorganismischen Perspektive steht die Ökologie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts nicht allein. Auch die Anfänge der Soziologie mit der Etablierung von sozialen Systemen als für sich bestehenden überindividuellen Gefügen fallen in diese Zeit. Nicht nur auf die Soziologie, sondern auch auf die Ökologie ließe sich daher beziehen, was W. Dilthey 1883 von den verschiedenen Systemen in dem »Leben der Gesellschaft« des Menschen behauptet: »Diese Systeme beharren, während die

»Wissenschaft von der Oeconomie, von der Lebensweise, von den äusseren Lebensbeziehungen der Organismen zu einander etc.« (Haeckel 1866, I, 8).

»Wissenschaft von den Wechselbeziehungen der Organismen unter einander« (Haeckel 1866, II, 236).

»Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle »Existenz-Bedingungen« rechnen können. Diese sind theils organischer, theils anorganischer Natur« (Haeckel 1866, II, 286).

»[D]ie Wissenschaft von den gesammten Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, zu den organischen und anorganischen Existenzbedingungen; die sogenannte »Oekonomie der Natur«, die Wechselbeziehungen aller Organismen, welche an einem und demselben Orte mit einander leben, ihre Anpassung an die Umgebung, ihre Umbildung durch den Kampf um's Dasein, insbesondere die Verhältnisse des Parasitismus u. s. w.« (Haeckel 1868/70, 645).

»[D]ie Lehre von der Oeconomie, von dem Haushalt der thierischen Organismen« (Haeckel 1870, 365).

Tab. 198. Definitionen der Ökologie durch E. Haeckel.

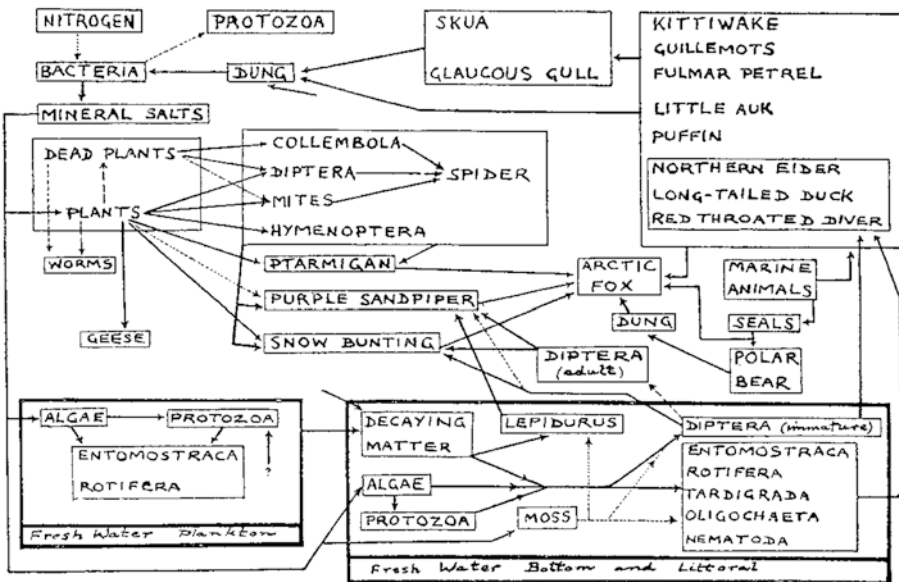


Abb. 322. Der Gegenstand der Ökologie. Das Wirkungsgefüge von sich wechselseitig beeinflussenden Organismen, dargestellt anhand der Nahrungsbeziehungen eines arktischen Ökosystems (durchgezogene Linien: Ernährungsbeziehungen, gestrichelte Linien: Transformationen, gepunktete Linien: nicht nachgewiesene, aber wahrscheinliche Ernährungsbeziehungen) (aus Summerhayes, V.S. & Elton, C.S. (1923). *Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island*. J. Ecol. 11, 214-286: 232).

einzelnen Individuen selber auf dem Schauplatz des Lebens erscheinen und von demselben wieder abtreten.¹⁵ Und ein anderer Soziologe, G. Simmel, betont wenig später, dass die Wechselwirkung die Grundlage für die Bildung von Einheiten bei räumlich nicht zusammenhängenden Systemen darstellt: »Indem alles soziale Leben Wechselwirkung ist, ist es eben damit Einheit; denn was anders heißt Einheit, als daß das Viele gegenseitig verbunden sei und das Schicksal jedes Elementes kein anderes unberührt lasse.«¹⁶ Erst die gegenseitige Abhängigkeit der Glieder voneinander fügt sie in Simmels Augen zu einer funktionalen Einheit zusammen: »Einheit im empirischen Sinn ist nichts anderes als Wechselwirkung von Elementen: ein organischer Körper ist eine Einheit, weil seine Organe in engerem Wechselaustausch ihrer Energien stehen, als mit irgendeinem äußeren Sein.«¹⁷ Wie in sozialen Systemen beruht auch in ökologischen Systemen ihre Einheit auf der Wechselseitigkeit der Komponenten. Die systembegründende Wechselseitigkeit in der Beziehung zwischen Organismen wird daher bis in die Gegenwart als einer der Grundgedanken der Ökologie angesehen, der in vielen Definitionen der Disziplin erscheint (vgl. Tab. 199).¹⁸

Welche Art der Beziehung zwischen Organismen ein ökologisches System begründet, ist für die Geschlossenheit der Organisation nicht von Bedeu-

tung. Es können alle Funktionskreise der Organismus-Umwelt-Relation zu einem Wechselwirkungssystem organisiert sein, also z.B. Ernährungs-, Schutz- oder Lokomotionsbeziehungen (z.B. bei der Blütenbestäubung) oder auch eine Kombination von Beziehungsarten (↑Ökosystem: Tab. 211). Im Vordergrund aller ökologischen Untersuchungen stehen allerdings fast immer Ernährungsbeziehungen.

»Ökologie« und »Biologie«

Wegen des nicht einheitlichen Gebrauchs des Terminus ↑»Biologie« wird die Ökologie bis zum Ende des 19. Jahrhunderts manchmal mit der Biologie insgesamt identifiziert. Haeckel sieht sich daher 1890 veranlasst festzustellen, dass die Begriffe Biologie und Ökologie »nicht verwechselt werden« sollten, weil die Ökologie »nur einen Theil der Physiologie bildet.«¹⁹ Auch die ↑Ethologie wird bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts gelegentlich, u.a. von Haeckel, mit der Ökologie identifiziert.²⁰ J.S. Burdon-Sanderson, der Präsident der »British Association for the Advancement of Science«, setzt die Ökologie 1893 als eine von drei Abteilungen der Biologie neben die Morphologie und Physiologie.²¹ Er definiert die Ökologie (in Anlehnung an Haeckel) als Wissenschaft der externen Beziehungen von Pflanzen und Tieren

»Ecology is the doctrine of reciprocal biological relations and of the adaptations acquired in the struggle for space and necessitated by the existing conditions of soil and climate« (Drude 1906, 186).

»[E]cology is that branch of general physiology which deals with the organism as a whole, with its general life processes, as distinguished from the more special physiology of organs [...], and which also considers the organism with particular reference to its usual environment« (Shelford 1913, 1).

»Ecology is a new name for a very old subject. It simply means scientific natural history« (Elton 1927, 1).

»[D]ie Ökologie [ist] nur eine Fortführung und Ergänzung der physiologischen Anatomie [...]; es werden die Bedingungen der Umwelt mit einbezogen in die gedankliche Verknüpfung der Einzelvorgänge« (Hesse 1927, 944).

»Ecology is the science of communities. A study of the relations of a single species to the environment conceived without reference to communities and, in the end, unrelated to the natural phenomena of its habitat and community associates, is not properly included in the field of ecology« (Shelford 1929, 2).

»Allgemeine Ökologie ist uns überfachliche, verbindende Naturwissenschaft, [...] die Wissenschaft vom Haushalt der Natur« (Thienemann 1939, 279).

»Ecology may be defined broadly as the science of the interrelation between living organisms and their environment, including both the physical and the biotic environments« (Allee et al. 1949, 1).

»Ich definiere [...] Ökologie als die Wissenschaft von den überindividuellen Gefügen (Systemen) oder [...] als die Wissenschaft von den Lebewesen als Gliedern des Naturganzen« (Friedrichs 1957, 124).

»[A]nimal ecology is the scientific study of the distribution and abundance of animals« (Andrewartha 1961, 10).

»The study of the structure and function of ecosystems« (Odum 1962, 108).

»[T]he new ecology deals with the structure and function of levels of organization beyond that of the individual and species« (Odum 1964, 15).

»Ecology is the scientific study of the interactions that determine the distribution and abundance of organisms« (Krebs 1972, 4).

»[T]he study of the relations between organisms and the totality of the physical and biological factors affecting them or influenced by them« (Pianka 1973, 3).

»[T]he study of the natural environment, particularly the interrelationships between organisms and their surroundings« (Ricklefs 1973, 11).

»Ecology is the scientific study of the relationships between organisms and their environment« (McNaughton & Wolf 1973, 4).

»Ökologie ist die Wissenschaft von den Wechselbeziehungen und Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Lebewesen und ihrer Umwelt, vom Stoffhaushalt und den Energieflüssen, die das Leben auf der Erde möglich machen, und von den Anpassungen der Organismen an die Lebensbedingungen« (Larcher 1973, 5).

»Ecology is the scientific study of the processes influencing the distribution and abundance of organisms, the interactions among organisms, and the interaction between organisms the transformation and flux of energy and matter« (Likens 1992, 8).

»[T]he science of the struggle for existence« (Cooper 2003, 4).

Tab. 199. Definitionen der Ökologie.

zueinander und zur ihren Existenzbedingungen unter natürlichen Verhältnissen.

Wohl aus wissenschaftspolitischen Gründen – die neue Wissenschaft sollte als methodisch gesicherte respektable Disziplin etabliert werden – wird die Ökologie bis zu Beginn des 20. Jahrhunderts, nicht nur von Haeckel, sondern u.a. auch von amerikanischen Pflanzenökologen, als Zweig der Physiologie oder sogar als mit ihr identisch angesehen.²² Von anderer Seite, so von den Tierökologen C.C. Adams und C. Elton, wird die Ökologie dagegen als »neue« oder »wissenschaftliche Naturgeschichte« beschrieben.²³ Als solche wird sie auch von vielen aktiven Ökologen selbst gesehen: als eine Teildisziplin der Biologie, die es mit ganzen Organismen zu tun hat, die nicht im Labor, sondern in der freien Natur untersucht werden.²⁴

Die Tradition der Naturgeschichte in der Ökologie bedingt es allerdings auch, dass die Ökologie bis in die Gegenwart eine Wissenschaft eines überaus komplexen Gegenstandes ist und daher in Teilen rein beschreibend vorgeht.²⁵

Definition und Bezeichnung

Übereinstimmend behandeln Physiologie und Ökologie Systeme von sich wechselseitig bedingenden Elementen: die Physiologie das Miteinander der Organe in einem Organismus, die Ökologie das Miteinander der Organismen in einem Ökosystem. Wird die Physiologie den organismuszentrierten Zweigen der Biologie, der *Organismik*, zugeordnet, dann kann die Ökologie als das Studium der überorganismischen biologischen Systeme mit einem Ausdruck R Lölthers

als *Supraorganismik* bezeichnet werden (↑Biologie: Abb. 62).²⁶

Auf systemtheoretischer Grundlage kann die Ökologie verstanden werden als die Lehre von Organisationen zweiter Ordnung, also von Organisationen organisierter (und regulierter) Systeme. Im Gegensatz zu den organisierten Systemen erster Ordnung, den Organismen, müssen die Organisationen zweiter Ordnung, die Ökosysteme, nicht auch über spezifische Regulationseinrichtungen verfügen, um als organisierte Systeme anerkannt zu werden. Zwar können die Teile des Gesamtsystems, die Populationen, durch ihre Wechselwirkung mit anderen Populationen reguliert sein, und aus dieser Regulation der Teile kann auch eine Stabilität des Ganzen folgen. In einem ökologischen System sind aber keine Regulationsmechanismen enthalten, die das Ganze auf Kosten seiner Teile erhalten (weil Ökosysteme als Ganze keiner Selektion unterliegen). Die Erhaltung des Ganzen ergibt sich allein als Resultante der Regulation der Teile. Deutlich wird diese Differenz zwischen Physiologie und Ökologie auch daran, dass die Begriffe der ↑Konkurrenz und ↑Koexistenz Grundbegriffe der Ökologie, nicht aber der Physiologie sind (s.u.: »funktionelle und biozönotische Ordnung«: Tab. 204).

In systemtheoretischer Perspektive kann die Ökologie also insofern von der Physiologie unterschieden werden, als nicht nur das Miteinander, sondern auch der *Wettbewerb* der Systemteile ein wesentliches Moment des betrachteten Systems darstellt. Wird die Physiologie also als *Allelologie* bezeichnet (↑Physiologie), dann könnte eine von der Wortbedeutung treffende Bezeichnung für die Ökologie *Agono-Allelologie* lauten (von griech. ἀγών »Kampf, Wettbewerb« und ἀλλήλων »wechselseitig«).

Ökologie erst seit Darwin?

In welcher Epoche die Ursprünge der Wissenschaft der Ökologie liegen, ist umstritten.²⁷ Einzelne Konzepte und Ideen der Ökologie lassen sich bis in die Antike zurückverfolgen. Weil diese aber nicht in einen kohärenten theoretischen Rahmen eingebettet sind, erscheint es angemessen, diese Darstellungen vor dem Ende des 19. Jahrhunderts, die ökologische Elemente enthalten, als *protoökologisch*²⁸ (Voorhees 1983: »protoecological«²⁹) oder ihre Verfasser als *Präökologen* (Acot 1988: »préécologues«³⁰) zu bezeichnen.

Verbreitet ist die Auffassung, dass es die Wissenschaft der Ökologie erst nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch C. Darwin gibt.³¹ Einerseits trifft dies insofern zu, als Haeckel in seiner Defini-

tion des von ihm eingeführten Konzeptes unmittelbar Bezug auf Darwins Selektionsprinzip nimmt: Gegenstand der Ökologie ist nach Haeckel neben den »Wechselbeziehungen aller Organismen« auch »ihre Umbildung durch den Kampf um's Dasein«.³² Als ein Argument in der Sache kann außerdem gewertet werden, dass nicht allein die *Kooperation* von Elementen eines Systems, sondern in gleicher Weise die von Darwins Theorie betonte *Konkurrenz* ein entscheidender Faktor in der ökologischen Perspektive ist (im Gegensatz zur Physiologie). Außerdem eröffnet die Evolutionstheorie die Möglichkeit, das ökologische Miteinander der Organismen als eine wechselseitige Anpassung durch vergangene Selektion zu erklären. In den Worten von G.E. Hutchinson bildet die Evolution des Lebens das »Theaterstück«, das auf der ökologischen »Bühne« aufgeführt wird (»the ecological theatre and the evolutionary play«³³). Schließlich kann der theoretische Kern von Darwins Selektionslehre selbst als eine ökologische Theorie angesehen werden, weil sie die langfristige Veränderung der Formen als Folge der Interaktion von Organismen in Populationen erklärt.³⁴

Andererseits spielen aber die Theorien Darwins und Haeckels, auch wenn letzterer der Disziplin ihren Namen gegeben hat, in der tatsächlichen Konstitution der Ökologie eine nur geringe Rolle.³⁵ Ausschlaggebend für die Herausbildung eigener ökologischer Fragen und Methoden ist vielmehr die Pflanzengeographie (↑Biogeografie; Biozönose) mit dem Versuch der Bestimmung von ↑»Lebensformen« und der Abgrenzung von »Lebensgemeinschaften« auf der Grundlage der *Assoziation* von Organismen verschiedener Arten. Geradezu entgegengesetzt zu evolutionstheoretischen Erklärungsmodellen ist der ökologische Ansatz, insofern es in der Ökologie nicht um genealogisch-phylogenetische Verhältnisse geht, sondern um die Analyse der funktionalen Beziehungen zwischen Organismen in Systemen, also die Interaktion von Typen von Organismen. Viele Grundkonzepte der Ökologie, wie die Wechselseitigkeit der Beziehungen oder die Integration von Ökosystemen, sind außerdem der Betonung des Antagonismus und der Konkurrenz in evolutionstheoretischen Ansätzen entgegengesetzt.

Ökologische Gedanken seit der Antike

Vorstellungen, die Grundgedanken der Ökologie betreffen, erscheinen seit der Antike.³⁶ Sie schließen z.B. Konzepte des ↑Gleichgewichts in der Natur, der ↑Symbiose von Lebewesen oder der ↑Wechselseitigkeit im Verhältnis von Organismen ein. Zu einem systematisch geordneten Wissensgefüge entwickeln

sich diese Vorstellungen allerdings nicht. Die ökologischen Gedanken haben ihre Wurzeln vielmehr in einer die Vielfalt der Natur beschreibenden *Naturgeschichte*.³⁷ Als Quellen und erste Ansatzpunkte ökologischen Denkens gelten u.a. die Bestrebungen, ein *natürliches System* der Organismen zu entwickeln, das auf ihren realen Ähnlichkeiten beruht (dabei werden z.T. Klassifikationen der Lebewesen nach ihrer ↑Lebensform entwickelt); die *Temporalisierung* der alten Vorstellung einer Kette der Wesen, d.h. die Annahme einer Geschichte der Lebewesen und ihrer Interaktion; die Entwicklung eines *geografischen Wissens* von der Verteilung der Arten im Raum; und ein *teleologisches Denken*, das die Relation zwischen den Organismen verschiedener Arten in Kategorien des einseitigen oder wechselseitigen Nutzens interpretiert.³⁸ Zusammengefasst ermöglichen diese Aspekte das Verständnis der Organismen als historisch in einer bestimmten Umwelt gewordene Wesen, deren Merkmale als Anpassungen an ihre Interaktion mit Organismen anderer Arten und mit Gegenständen ihrer anorganischen Umwelt entstanden sind. Der ursprüngliche weltanschauliche Hintergrund, in dem diese Gedanken formuliert sind, ist ein theologischer: Es ist Gottes Entwurf, der das Miteinander der Lebewesen untereinander und ihre Anpassung an die Umwelt so eingerichtet hat. Nach dem Plan Gottes ist alles miteinander wechselseitig verbunden (Glacken 1967: »modern ecological theory [...] owes its origin to the design argument: The wisdom of the creator is self-evident, everything in the creation is interrelated, no living thing is useless«³⁹).

Eine alte Wurzel ökologischen Denkens ist daneben die Figur des ↑Kreislaufs zur Beschreibung der Interdependenz und Rekursivität organismischer Interaktionen. Allerdings haben Kreislauftheorien ihren allgemeinen Ursprung nicht in ökologischen Einsichten, sondern erscheinen in sehr unterschiedlichen Kontexten. Bereits Anaximanders Schrift »Über die Natur« aus der ersten Hälfte des sechsten vorchristlichen Jahrhunderts – überhaupt die erste griechische Prosaschrift zur Erklärung der Natur, von der allerdings nur ein einziger Satz überliefert ist – enthält einen im Ansatz ökologischen Gedanken. Anaximanders Satz lautet: »Woraus aber den seiden Dingen ihr Ursprung sei, da hinein müßten sie auch wieder vergehen nach Schicksalsfügung, denn sie müßten einander Buße zahlen und Strafe für ihre Ungerechtigkeit nach dem Richtspruch der Zeit.«⁴⁰ Die Ordnung der Natur beruht nach diesem Satz auf der Beziehung, die die natürlichen Dinge zu *einander* haben, sie stellt also eine der Natur immanente Gesetzmäßigkeit dar. (Das entscheidende Wort »einander«

(griech. ἀλλήλοις) ist erst durch H. Diels' Vergleich mit alten Handschriften wieder dem Text hinzugefügt worden.)

Ein wichtiger Vertreter von Kreislauftheorien in der Antike ist Heraklit. Er behauptet einen allgemeinen Kreislauf allen Geschehens, der in einem periodischen Wechsel der Zustände der Welt besteht. Ökologisch sind die Vorstellungen Heraklits auch insofern, als er eine Einheit höherer Ordnung als das Ergebnis eines Antagonismus von selbständigen Wesen (Lebewesen) deutet: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben dieser«, wie es in der freien Übersetzung W. Jaegers heißt.⁴¹ Heraklits komprimierte Kreislaufvorstellung findet sich in vielen Formulierungen antiker Autoren wieder, z.B. bei Seneca in den Worten: »Zwischen allen Elementen besteht ein wechselseitiger Austausch. Was eines einbüßt, kommt dem anderen zugute [»Omnium elementorum alterni recursus sunt; quicquid alteri perit, in alterum transit«]. Die Natur überwacht ihre Bestandteile, als ob sie auf einer Waage lägen, damit die Welt nicht durch Störung der inneren Verhältnisse aus dem Gleichgewicht [aequitate] kommt«⁴² – Sätze, die später C. von Linné am Ende seiner »Oeconomia naturae« teilweise zitiert⁴³.

Bei Aristoteles finden sich ökologische Ansätze weniger durch die Formulierung organischer Kreislauftheorien (diese bezieht Aristoteles in der Regel auf die Kette der Reproduktion; ↑Kreislauf) als durch die Diskussion der Lebensweise verschiedener Tiere und ihr Verhältnis der wechselseitigen Unterstützung (↑Symbiosen) oder der ↑Konkurrenz. Die ökologische Einbindung der Organismen in ihre Umwelt betont der Aristoteles-Schüler Theophrast. Er betrachtet die Pflanzen nicht in Isolation von ihrer Umwelt, sondern diskutiert die Einflüsse von Sonne, Boden, Klima und anderer Organismen. Vor diesem Hintergrund ermahnt Theophrast die Landwirte seiner Zeit, die Boden- und Klimaverhältnisse des Pflanzortes zu beachten, denn »der Standort ist wichtiger als die Kultivierung und Pflege«⁴⁴. Weil die ökologischen Konzepte dieser Autoren aber isoliert für sich stehen und nicht in eine geschlossene Theorie integriert sind, erscheint es doch übertrieben, Aristoteles (wie 1954 von Bodenheimer⁴⁵) oder Theophrast (wie 1979 von Hughes⁴⁶) den »Vater der Ökologie« zu nennen.⁴⁷

Holismus und Weltharmonie in der Frühen Neuzeit
Vorstellungen vom Kosmos als harmonisch geordnete Einheit des Miteinanders aller Teile finden sich bei nicht wenigen christlich-platonischen Autoren der Frühen Neuzeit. So heißt es z.B. in der Platoninterpretation M. Ficinos 1469: »Die Teile dieser Welt

hängen, wie die Gliedmaßen eines Lebewesens, alle von einem Urheber ab und stehen durch die Gemeinschaft ihrer Natur in Zusammenhang. Wie also in uns das Gehirn, die Lunge, das Herz, die Leber und die übrigen Körperteile voneinander etwas empfangen, sich gegenseitig fördern und untereinander in Mitleidenschaft stehen [a se invicem trahunt aliquid seque mutuo iuvant et uno illorum aliquot patiente compatiuntur], so hängen die Teile dieses großen Lebewesens (»ingentis [...] animalis«), d.h. alle Weltkörper in ihrer Gesamtheit, untereinander zusammen und teilen einander ihr Wesen mit.⁴⁸

In ähnlicher Weise bringt B. de Spinoza den holistischen Grundgedanken der Ökologie in einem Brief an H. Oldenburg 1665 auf den Punkt, indem er feststellt, dass jeder Körper als ein Teil des gesamten Universums betrachtet werden müsse, mit seinem Ganzen zusammenstimme und mit den übrigen Körpern zusammenhänge (»ut partem totius universi, considerare debere, cum suo toto convenire, & cum reliquis coherere«).⁴⁹

Shaftesbury: »System of all Animals«

Weil es offenkundig beständige Nahrungsbeziehungen zwischen Organismen gibt, ist die einseitige Abhängigkeit von Organismen bestimmter Arten von denen anderer Arten nie zweifelhaft gewesen. Hasen sind auf Gras angewiesen, Frösche auf Fliegen, Füchse auf Mäuse etc. Alle Tiere ernähren sich entweder direkt von Pflanzen oder von Tieren, die wiederum entweder direkt oder vermittelt über andere Tiere Pflanzen fressen. Die Abhängigkeit der Pflanzen von den Tieren, die einen Abhängigkeitskreislauf begründet, ist allerdings weniger offensichtlich (aber schon Linné und andere Autoren des 18. Jahrhunderts weisen auf sie hin; s.u.). Offensichtlich ist aber die wechselseitige Beziehung, die in der Fortpflanzung von sich sexuell vermehrenden Organismen vorliegt: Organismen des einen Geschlechts sind auf das jeweils andere Geschlecht zu ihrer Fortpflanzung angewiesen. Ende des 17. Jahrhunderts ist Shaftesbury der Auffassung, die Organismen seien aufgrund ihres gegenseitigen Verhältnisses zueinander – als Nahrung und als Geschlechtspartner, letzteres bezeichnet er als »joint-relation« – als Teile eines übergeordneten Ganzen oder Systems anzusehen.⁵⁰ Dieses Ganze vergleicht Shaftesbury mit der Organisation eines Organismus: »[I]n the Structure of each of these Animals, there is as apparent and perfect a relation to the other, as in our own Bodys there is a relation of Limbs and Organs; or, as in the Branches or Leaves of a Tree, we see a relation of each to the other, and all, in common, to one Root and Trunk«.⁵¹ Shaftes-

bury gebraucht zur Bezeichnung dieses auf eine Einheit hingeeordneten, ganzheitlichen Verhältnisses der Organismen zueinander einen Terminus, der später einschlägig sein wird, nämlich den der *Ökonomie*. Er bemerkt: »[T]here is a System of all Animals; an Animal-Order or Oeconomy, according to which the Animal Affairs are regulated and dispos'd«.⁵²

Kreislauftheorien im frühen 18. Jh.

Zu Beginn des 18. Jahrhunderts formuliert G.E. Stahl eine Kreislauftheorie auf der Grundlage der von ihm vertretenen Phlogistonlehre. Phlogiston versteht Stahl als ein Verbindungsglied, das die drei Naturreiche von Pflanzen, Tieren und Mineralien in einen Stoffkreislauf zusammenschließt.⁵³ Das in Verbrennungsprozessen freigesetzte Phlogiston gelangt nach dieser Vorstellung über die Luft in die Pflanzen, von dort entweder über die Tiere oder direkt über Holzkohle und Erz unter Freisetzung des Metalls in den Boden und zurück in die Luft. Wenig später spricht auch L. Bourguet von einem Stoffkreislauf in der Welt (»Circulation des Molecules de Matiere dans le Monde«): »ce que l'industrie des Hommes & le Mechanisme organique ôtent à la Terre, lui est rendu avec le tems d'une autre maniere«.⁵⁴ Es gebe auf diese Weise keine wirkliche Transformation im Innern der Dinge, sondern nur ein Aufnehmen und Abgeben der Stoffe, das einen Kreislauf bildet.

Die Darstellung des Zusammenhangs und der Einheit der verschiedensten Naturprozesse findet sich in den physikotheologischen Ansätzen seit dem Ende des 17. Jahrhunderts. Die wohlgeordnete Harmonie in der Natur wird als Ausdruck der Vorsehung (»providentia«) Gottes gedeutet. Der zu seiner Zeit populäre W. Derham kann vor diesem Hintergrund bereits von der Erhaltung des ↑Gleichgewichts in der animalischen Welt sprechen.⁵⁵ Physikotheologische Vorstellungen werden auch von einflussreichen Biologen des 18. Jahrhunderts vertreten. Vielfach wird nicht ausdrücklich für sie argumentiert, sondern sie werden als mehr oder weniger explizit gemachte Voraussetzung behandelt.

18. Jh.: »Ökonomie der Natur«

Eine erste konzeptionelle Vereinheitlichung ökologischer Gedanken erfolgt mit dem Begriff der *Ökonomie der Natur* (»oeconomia naturae«). Der Ausdruck wird durch C. von Linné Mitte des 18. Jahrhunderts verbreitet.⁵⁶ In zeitgenössischer Übersetzung heißt es 1749 bei Linné: »Unter der Oeconomie der Natur versteht man des höchsten Schöpfers weise Anordnung der natürlichen Dinge, vermöge der sie zur Hervorbringung der gemeinschaftlichen Zwecke und

zur Leistung eines wechselweisen Nutzens geschickt sind.⁵⁷ Der Ausdruck »Ökonomie der Natur« lässt sich zwar mindestens bis zur Mitte des 17. Jahrhunderts zurückverfolgen (zuerst wohl 1658 bei K. Digby: »æconomy of nature«⁵⁸), er steht aber vor Linné fast immer in einem physiologischen Kontext oder als Metapher für den »Lauf der Dinge«. Der Terminus ist parallel zu dem zeitgenössisch verbreiteten Ausdruck »animal oeconomy« gebildet, der im 18. Jahrhundert synonym mit »Tierphysiologie« verwendet wird (↑Physiologie).⁵⁹

Linné steht zwar noch in der theologischen Providentia-Tradition und bekennt sich offen zur Ausrichtung der Naturprozesse auf den einen Endzweck, der mit der Existenz Gottes gegeben sei. Mit dem Begriff der »Ökonomie der Natur« bedient er sich aber andererseits eines eigenen untheologischen Titels für die Organisation der Beziehungen der Organismen. Mit dieser Säkularisierung löst Linné die frühen ökologischen Vorstellungen aus einem kreationistisch-intentionalen Kontext und legt die Grundlage für alle späteren naturwissenschaftlichen Untersuchungen. Das Miteinander der Organismen in der Natur beschreibt Linné als ein Verhältnis der Abhängigkeit und wechselseitigen Unterstützung, das analog zum Verhältnis der Organe in einem Organismus und der Menschen in einer sozialen Gemeinschaft besteht: Es

»Die schwarze Dammerde, womit die Erde allenthalben bedeckt ist, hat ihren Ursprung meistentheils aus abgestorbenen Pflanzen. [...] Das auf solche Weise durch verfaulte Pflanzen zubereitete Erdreich theilt nunmehr wieder alles aus seinem Schoos mit, was es empfängt. Denn der in die Erde gestreute Saamen zieht mit Hülfe der Sonne, der Luft, des Thaues und Regens, die zärtere Theile des Erdreichs in sich, bildet sie nach seinen Eigenschaften und verwandelt sie zur Pflanze. Den höchsten Baum also kann man für nichts anders halten, als für Erde, welche mit Luft und Wasser wunderbarer Weise verbunden, und durch die von dem Schöpfer in ein kleines Saamenkorn gelegte Kraft, verändert worden ist. Aus diesen abgestorbenen Pflanzen, entsteht nun zwar wieder eben die Erde, welche vorher da war; jedoch mit dem Unterschied, daß nun eine größere Menge vorhanden ist, als vor der an diesem Orte geschehenen Vegetation da war. Die Pflanzen vermehren also das schwarze Erdreich und die Fruchtbarkeit bleibt, so lange die Welt stehen wird, unverändert.«

Tab. 200. Die ökologische Beziehung zwischen Pflanzen und Erde im Rahmen von Linnés Ökonomie der Natur (aus Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (dt. Die Ökonomie der Natur. In: Hoepfner, E.J.T. (Hg.) (1777). *Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft*, Bd. 2, 1-56): 26f.).

sei die Natur so eingerichtet, dass die »Geschöpfe« im Verhältnis des »wechselweisen Nutzens« zueinander stehen und »daß alles in der Natur einander die Hände bietet, um jede Gattung von Geschöpfen zu erhalten, daß endlich der Untergang und die Auflösung des Einen allezeit zur Herstellung des Andern diene«.⁶⁰ Insbesondere die Vorstellung einer *wechselseitigen Verknüpfung* (»nexus inter se«) der Lebewesen verschiedener Arten enthält den Kerngedanken der späteren Ökologie.

Eine wechselseitige Verknüpfung besteht für Linné u.a. in dem Verhältnis der Pflanzen zu dem Boden, auf dem sie wachsen (vgl. Tab. 200). Neben diesem Kreislauf sind in anderen Darstellungen Linnés auch die Tiere in einen organischen Kreislauf einbezogen.⁶¹ Bezeichnend ist dabei, dass es nicht die biologische Beziehung von verschiedenen Organismen untereinander ist, die den Kreislauf begründet, sondern die Weitergabe von Stoffen (↑Kreislauf: Stoffkreislauf). Linné arbeitet die stoffliche Grundlage der weitergegebenen Substanz allerdings nicht genau heraus. In kleineren Schriften stellt er die spezifischen Ernährungsbeziehungen zwischen Pflanzen und einzelnen Arten von Tieren dar.⁶²

R. Pulteney beschreibt 1781 das von Linné gezeichnete Bild des geordneten Miteinanders der Organismen verschiedener Arten als eine wechselseitige Erhaltung von Arten, über die das ganze System erhalten wird (»that perfect order and just subordination of all the several parts of nature, by which they are rendered mutually subservient to the conservation of each other, and of the whole«⁶³). Linnés Begriff der Vernetzung erscheint bei seinem Anhänger, dem Theologen J. Bruckner, 1768 in der Formulierung von einem kontinuierlichen *Netz des Lebens* (»one continued web of life«).⁶⁴ Die wechselseitige Abhängigkeit der miteinander vernetzten Arten beschreibt Bruckner als ein System (»animal system«), in dem jede Art ein spezieller *Platz* (»place«, ↑Nische) zukomme. Die Interaktion der Arten bilde eine Ganzheit in einem Gleichgewicht: »Their assemblage forms a complete whole, which supports itself by the reciprocal balance of its parts. By extirping one, you hazard the interest of all«.⁶⁵ Die Wechselwirkung der Arten in dem ökologischen System wird also mit den gleichen Bestimmungen dargestellt wie die Wechselwirkung der Organe in einem Organismus. Analog zu Bruckner beschreibt auch C. Darwin die Ökonomie der Natur später als ein Netz des Lebens. Und auch Darwin bedient sich der räumlichen Metapher von definierten *Plätzen* (»places in the economy of nature«), die von verschiedenen Lebewesen ausgefüllt werden (↑Nische).⁶⁶

Bonnet: »commerce réciproque«

C. de Bonnet erläutert das Verhältnis der Wechselseitigkeit zwischen den Organismen verschiedener Arten 1745 mit einer Analogie von den Beziehungen von Organismen zueinander und der Wirkung von Rädern in einer technischen Maschine: »Il y a [...] une liaison entre toutes les parties de cet Univers. Le système général est formé de l'assemblage des systèmes particuliers, qui sont comme les différentes roues de la machine. Un Insecte, une Plante est un système particulier, une petite roue qui fait mouvoir de plus grandes.«⁶⁷ Diese ökologische Vorstellung steht bei Bonnet allerdings relativ isoliert. Sie findet sich am Ende der Einleitung zu einer Abhandlung, die wesentlich den Nachweis der Parthenogenese bei Blattläusen und Untersuchungen zur Reproduktion von »Würmern« des Süßwassers zum Gegenstand hat. Im näheren Kontext entwickelt er sie im Zusammenhang mit seinen berühmten Überlegungen zu einer *Stufenleiter der Naturdinge* (»idée d'une échelle des êtres naturels«). Offensichtlich ist Bonnet bemüht, die Statik, die im Bild einer Stufenleiter mit wohlabgegrenzten Stufen liegt, zu überwinden, und er führt daher das andere, dynamische Bild ein, in dem das Verhältnis der Naturdinge zueinander als eine Wechselwirkung vorgestellt wird. 1764 erläutert Bonnet die ökologischen Beziehungen zwischen den Pflanzen, Tieren und auch dem mineralischen Reich als einen *wechselseitigen Handel*, der alle Dinge miteinander im gegenseitigen Dienst verkettet: »Un commerce réciproque lie tous les Etres terrestres [...]. Les Animaux & les Plantes s'enchaînent par des services mutuels.«⁶⁸ Vermittelt wird das statische Bild der Stufenleiter und das dynamische Bild des zirkulären Räderwerks durch Bonnets Vorstellungen von einem Stofffluss, der von den Pflanzen über die weniger komplexen hin zu den komplexeren Tieren und schließlich zu den Menschen führt (»La même substance passe successivement dans les trois Regnes: le même composé devient tour-à-tour Minéral, Plante, Insecte, Reptile, Poisson, Oiseau, Quadrupède, Homme«).⁶⁹ Weil der Stoff, aus dem die Organismen einschließlich des Menschen gemacht sind, nach deren Leben wieder in das Reich der Mineralien gelangt, spricht Bonnet ausdrücklich von einem *Kreislauf* (»circulation«).⁷⁰ Die Natur stellt sich Bonnet also nicht nur als ein hierarchisch geordnetes Gebäude, sondern auch als ein großes Räderwerk vor, in dem jeder Organismus seine spezielle Rolle einnimmt: »Il n'est donc rien d'isolé. Chaque Etre a son activité propre, dont la Sphere a été déterminée par le rang qu'il devoit tenir dans l'univers.«⁷¹ Im Denken Bonnets kündigt sich damit ein Metaphernwechsel in

der Beschreibung der Natur an: vom Gebäude zum System, von der linearen Gerichtetheit der Kausalität zum Kreislauf der Interdependenz.

Auch von philosophischer Seite lassen sich weitere Stellungnahmen zu Organisationsformen der Natur oberhalb der Ebene von Organismen im Laufe des 18. Jahrhunderts anführen. So heißt es 1779 bei D. Hume, das Zusammenwirken der lebendigen und leblosen Dinge ähnele insgesamt einem organisierten Körper, in dem die Teile so voneinander abhängen, dass sie sich nur in der Interaktion mit den anderen erhalten können: 1779: »[I]f we survey the universe, so far as it falls under our knowledge, it bears a great resemblance to an animal or organized body, and seems actuated with a like principle of life and motion. A continual circulation of matter in it produces no disorder: a continual waste in every part is incessantly repaired: the closest sympathy is perceived throughout the entire system: and each part or member, in performing its proper offices, operates both to its own preservation and to that of the whole. The world, therefore, I infer, is an animal, and the Deity is the soul of the world, actuating it, and actuated by it.«⁷²

Bereits 1762 beschreibt J.-J. Rousseau das Miteinander der Lebewesen verschiedener Arten in der Natur als Harmonie und Einklang eines Ganzen (»l'harmonie et l'accord du tout«): Jedes lebende Wesen könne in irgendeiner Hinsicht als Zentrum aller anderen angesehen werden (»le centre commun de tous les autres«), um das herum alle so angeordnet seien, dass sie füreinander wechselseitig Zweck und Mittel darstellten (»qu'ils sont tous réciproquement fins et moyens les uns relativement aux autres«).⁷³

Ökonomische Modelle in der Ökologie

Bereits in der Wortwahl wird deutlich, wie weitgehend viele der frühen ökologischen Vorstellungen ausgehend von ökonomischen Modellen zur Organisation, Nutzung und Kontrolle von Ressourcen entwickelt werden: Die Ökologie der Natur folgt dem Modell der Ökonomie des Menschen; jedem Element der Natur fällt eine nützliche Rolle zu, die es im Dienst des Ganzen wahrnimmt.⁷⁴ Diese Konzipierung ist wissenschaftlich nicht zuletzt deshalb von Bedeutung, weil sie das vollständige Verständnis der ökologischen Prozesse im Sinne eines geordneten Miteinanders der Organismen in Aussicht stellt. Die ökologischen Verhältnisse können quasi als eine »kosmische Maschine« beschrieben werden.⁷⁵ Nach D. Worster bildet dieses mechanistische Verständnis der Natur die Grundlage für das *imperiale*, auf die Herrschaft des Menschen zielende Verhältnis zur Natur, das einer anderen Traditionslinie der ökologi-

schen Grundgedanken, die als *arkadisch* bezeichnet werden kann und die die Harmonie der Natur betont, gegenübersteht.⁷⁶

Kant: »System der lebenden Körper«

Aufgrund der Analogie im Verhältnis der Organismen zueinander in ökologischer Betrachtung und der Organe zueinander in physiologischer Betrachtung stellen die ökologischen Verhältnisse in der Terminologie I. Kants ebenso eine Form der *inneren Zweckmäßigkeit* dar wie die Beziehung der Teile in einem Organismus.⁷⁷ Wie in der Physiologie die Organe, so werden in der Ökologie die Organismen verschiedener Arten in ihrer Interaktion betrachtet, und sie können in dieser Betrachtung als füreinander wechselseitig Mittel und Zweck beurteilt werden. Kant weist auf die Möglichkeit derartiger Systeme höherer Ordnung ausdrücklich hin; er bezeichnet ein solches System als »eine gewisse Organisation und ein System aller Naturreiche nach Endursachen«⁷⁸, als »Organisation eines Systems organisirten Wesens« (gemeint wohl: »organisierter Wesen«)⁷⁹, als »Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«⁸⁰ oder als »System der lebenden Körper, in so fern einer zum Leben des andern als Glied gehört (z.B. Rennthier und Moos oder Schaaf und Wolf)«.⁸¹ In seinen Beispielen beschreibt Kant allerdings keine wechselseitigen Abhängigkeiten oder Existenzbedingungen zwischen den Organismen, sondern nur einseitige (z.B. »der Rehe für den Wolf«).⁸² Dass hier aber eine Wechselseitigkeit besteht, macht Kant im Anschluss deutlich: »Die Natur organisirt die Materie nicht bloß zu Körpern sondern auch diese wiederum zu Corporationen die nun auch ihrerseits ihre wechselseitige Zweckverhältnisse haben (Eines um des Anderen willen da ist)«.⁸³ Es besteht nach Kant damit insgesamt eine »Organisation eines Ganzen aus verschiedenen Species für einander und zu ihrer Erhaltung dienenden organischen Wesen«.⁸⁴ Es werde darin »das Ganze der für einander geschaffenen Pflanzen- und Thierarten so organisirt daß sie mit einander als Glieder einer Kette (den Menschen nicht ausgenommen) einen Kreis bilden: nicht bloß nach ihrem Nominalcharacter (der Ähnlichkeit), sondern dem Realcharacter (der Causalität) einander zum Daseyn zu bedürfen«.⁸⁵ Die Interaktionen zwischen den Pflanzen und Tieren stifteten insgesamt »ein gewisses Gleichgewicht unter den hervorbringenden und den zerstörenden Kräften der Natur«.⁸⁶ Auch die unorganischen Teile der Erde sind nach Kant in diese Organisation einbezogen. Nach Kants Auffassung kann der gesamte »Erdglob« selbst als ein »organischer Körper« konzipiert werden (↑Biosphäre/Gaia).⁸⁷

Chemisch-biologische Kreislauflehren

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts werden Vorstellungen des Kreislaufs von Stoffen in der Natur nicht selten als Kritik an den verbreiteten Stufenleitertheorien vorgebracht. Dies gilt etwa für J.F. Blumenbach, für den es in seinem »Handbuch der Naturgeschichte« (1779) ein »ewiger Cirkel von unermesslich weiser Einrichtung« ist, dass »die Pflanzen ihre Nahrung aus der Erde ziehn, und nachher Menschen und Thieren, und ein Thier dem andern, zur Nahrung dienen, und da am Ende Menschen und Thiere und Pflanzen wieder zur Erde werden«.⁸⁸

Ohne den zirkulierenden Stoff genauer zu benennen beschreibt auch G. Forster den ökologischen (Nahrungs-)Kreislauf der Natur – einen »immerwährenden Cirkel« wie er 1781 schreibt⁸⁹ – knapp und konzentriert in einem Satz: »Das Thier, von Pflanzen genährt, die es in seine eigne Substanz verwandelte, stirbt hin, wird aufgelöst, und sein Stoff wird wieder begierig von Pflanzenwurzeln eingesogen«.⁹⁰ Die chemische Theorie des 18. Jahrhunderts erklärt Stoffkreisläufe durch die Phlogistonlehre. Zu einer Synthese chemischer und naturhistorischer Theorien des Kreislaufs kommt es allerdings erst durch die genauere Untersuchung der chemischen Natur der Atmungsvorgänge bei Organismen.

Einen Kreislauf von gasförmigen Stoffen zwischen Organismen weist experimentell erstmals J. Priestley nach. Priestley interessierte sich für die Umwandlung von Luft bei Prozessen wie Atmung, Verbrennung oder anderen chemischen Reaktionen. In seinen zahlreichen Experimenten mit abgeschlossenen Glasgefäßen stellt er fest, dass eine Maus in einem Glas viel länger überleben kann, wenn die Luft in ihrem Gefäß im Austausch mit der Luft in einem anderen Gefäß steht, in dem sich eine wachsende Pflanze befindet. Als Anhänger der Phlogistontheorie interpretiert Priestley diesen Sachverhalt einerseits als Anreicherung der Luft mit Phlogiston durch die Atmung der Luft und andererseits als Reinigung der Luft durch die Pflanze. Die Atmung des Tiers und der Gaswechsel der Pflanze haben somit einen einander genau entgegengesetzten Effekt: »plants, instead of affecting the air in the same manner with animal respiration, reverse the effects of breathing, and tend to keep the atmosphere sweet and wholesome«.⁹¹ Die Beobachtung des Überlebens von Tieren durch den Einfluss der Luft, die von wachsenden Pflanzen gebildet wurde, ergibt zusammen mit der Beobachtung des Gedeihens der Pflanzen in der durch die Atmung der Tiere veränderten Luft den Nachweis eines wechselseitigen positiven Einflusses von Pflanzen und Tieren in Bezug auf den Gaswechsel. Priestley selbst

hat für diese Konsequenz aus seinen Experimenten kein großes Interesse. Sein Augenmerk gilt vor allem der Möglichkeit, die durch die Atmung verunreinigte Luft wieder zu dephlogistieren – dass auch die Pflanzen davon profitieren, scheint ihm weniger von Bedeutung zu sein. Aus heutiger Sicht kann Priestleys Versuchsaufbau als eines der ersten künstlichen Ökosysteme gelten (wenn man davon absieht, dass es sich bei seinen Studienobjekten nicht um Populationen von Organismen, sondern um einzelne Organismen handelt).

Die Vorstellung des engen Zusammenschlusses und Aufeinanderangewiesenseins der Organismen verschiedener Arten leitet auch die Forscher, die durch ihre exakten quantitativen Messungen für die weitere Entwicklung der Chemie richtungsweisend werden, allen voran A.L. de Lavoisier. Lavoisier geht wie die Anhänger der Phlogistontheorie von einer Stoffzirkulation zwischen den »drei Reichen der Natur«, d.h. den Mineralien, Pflanzen und Tieren, aus. Am ausführlichsten formuliert er diesen Gedanken in einer Preisausschreibung der Pariser Akademie der Wissenschaften: »Les végétaux puisent dans l'air qui les environne, dans l'eau et en général dans le règne minéral, les matériaux nécessaires à leur organisation./ Les animaux se nourrissent ou de végétaux, ou d'autres animaux, qui ont été eux-mêmes nourris de végétaux; en sorte que les matériaux dont ils sont formés sont toujours, en dernier résultat, tirés de l'air ou du règne minéral./ Enfin la fermentation, la putréfaction et la combustion rendent continuellement à l'air de l'atmosphère et au règne minéral les principes que les végétaux et les animaux en ont empruntés.«⁹² Die Prozesse der Bildung der Pflanzen und Tiere (»la végétation et l'animalisation«⁹³) stellen damit die umgekehrten Mechanismen (»opérations inverses«⁹⁴) der Zersetzungsprozesse dar. Den Kreislauf der Stoffe zwischen den drei Reichen der Natur stellt sich Lavoisier damit nicht allein als einen Transportprozess vor, sondern auch als einen Antagonismus von Transformationsprozessen. Beschrieben ist damit also nicht nur ein Stoffkreislauf, sondern auch ein Abhängigkeitskreislauf (↑Kreislauf). Die Prozesse der Verlebendigung der Materie in der »Vegetation« und »Animalisation« und die Prozesse der Zersetzung der lebenden Körper stehen in wechselseitiger Abhängigkeit voneinander.

Im Anschluss an Lavoisier finden sich ähnliche Aussagen zur Wechselseitigkeit der chemischen Transformationen bei Pflanzen und Tieren bei anderen Wissenschaftlern der Zeit, so im Jahr 1800 bei X. Bichat. Bichat stellt den Prozess von der Seite der Zersetzung her dar: »Les molécules nutritives, tour

à tour absorbées et rejetées, passent de l'animal à la plante, de celle-ci au corps brut, reviennent à l'animal et en ressortent ensuite.«⁹⁵

Erst die Fortschritte der Chemie im Laufe des 19. Jahrhunderts, u.a. die Überwindung der von Priestley bis zuletzt verteidigten Phlogistontheorie, ermöglichen einen genauen experimentellen Nachweis der Stoffe, die die chemische Natur der Wechselbeziehung zwischen Tieren und Pflanzen ausmachen. Nachdem Lavoisier die Atmung als eine Aufnahme von Sauerstoff erkennt und J. Ingenhousz 1779 in einfachen Untersuchungen sowie N.T. de Saussure 1804 in quantitativ exakten Experimenten die Aufnahme von Kohlendioxid durch die Pflanzen nachweisen, ist es möglich, die beiden Gaswechsel von Pflanze und Tier auf chemischer Ebene als ein reziprokes Verhältnis zu bestimmen. Prägnant bringt dies der materialistisch gesinnte Physiologe J. Moleschott 1852 auf den Begriff des »Kreislaufs des Stoffs«: »Durch den Sauerstoff, den die Pflanze aushaucht, athmet das Thier; von der Kohlensäure, welche das Thier gegen Sauerstoff vertauscht, lebt die Pflanze.«⁹⁶ Angeregt wird Moleschott durch die Untersuchungen J. Liebig's zur Pflanzenernährung. Liebig erkennt dabei nicht nur den Gaswechsel von Pflanze und Tier als ein wechselseitiges Verhältnis, sondern interessiert sich besonders für die Verhältnisse im Boden. So wie sich die Tiere von den Pflanzen ernähren, benutzen nach Liebig auch die Pflanzen die Exkremente und den zersetzten Tierkörper als Nahrung. Liebig kann dabei experimentell die Bedeutung des Düngers nachweisen und stellt folgenden zyklischen Zusammenhang fest: »Die festen und flüssigen Exkremente eines Thieres haben als Dünger für diejenigen Gewächse den höchsten Werth, welche dem Thiere zur Nahrung gedient haben.«⁹⁷

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gehört die Einsicht in die »Wechselwirkung« in der Ernährung von Pflanzen und Tieren zu den wissenschaftlichen Allgemeinplätzen und wird als ein zweiseitiger Stoffwechsel beschrieben, so z.B. 1866 durch E. Haeckel: »Durch diesen »Kreislauf der Stoffe« ist der beständige Gleichgewichtszustand bedingt, den die organische Natur im Grossen und Ganzen zeigt. Die Pflanzen als Reductions-Organismen produciren durch ihre progressive Stoffmetamorphose die zusammengesetzten Kohlenstoffverbindungen (Albuminate, Fette, Kohlenhydrate), welche die Thiere zu ihrer Ernährung brauchen; und indem die Thiere als Oxydations-Organismen durch ihre regressive Stoffmetamorphose die einfacheren »anorganischen« Verbindungen herstellen (Wasser, Kohlensäure, Ammoniak), liefern sie wiederum das Nahrungsmaterial

für die Pflanzen«.⁹⁸ Ähnlich heißt es wenig später bei C. Bernard, die Pflanze lebe dort, wo das Tier stirbt; beide verhielten sich in einer genau umgekehrten Weise und könnten damit ein harmonisches, im Gleichgewicht befindliches und damit dauerhaftes System begründen: »L'être végétal vit donc là où meurt l'animal; ils se comportent précisément d'une manière inverse relativement au milieu, l'un défaisant ce que l'autre a fait, et à eux deux ils constituent un état de choses harmonique, équilibré et par conséquent durable«.⁹⁹

»Humboldtsche Wissenschaft«

Ein eigenes Forschungsfeld der Ökologie beginnt sich seit der Mitte des 18. Jahrhunderts in Konturen abzuzeichnen. Diese Formierung kann beschrieben werden als die Transformation der deskriptiven *Naturgeschichte* in eine erklärende *Geschichte der Natur*.¹⁰⁰ In dieser Transformation ist die Ökologie eng verbunden mit den Disziplinen, die die Verteilung der Organismen im Raum und ihre Entstehung in der Zeit untersuchen, also der ↑Biogeografie und der ↑Evolutionbiologie. Ein eigenes Forschungsprogramm bilden diese Disziplinen insbesondere, weil sie sich explizit gegen das physikalistische Projekt der Erklärung der Organismen mittels analytischer Strategien der Quantifizierung und der Reduktion auf elementare Mechanismen wenden und stattdessen die Untersuchungen an dem ganzen Organismus und seiner holistischen Einbettung in seine Umwelt ansetzen. In diesem Forschungsprogramm spielen also die Konzepte ↑»Ganzheit«, ↑»Wechselseitigkeit«, »Qualität« und »Geschichte« eine zentrale Rolle. Weil dieser Ansatz an der Wende zum 19. Jahrhundert besonders nachhaltig von A. von Humboldt verfolgt wird, ist auch von der *Humboldtschen Wissenschaft* (Cannon 1978: »Humboldtian science«) die Rede.¹⁰¹

Bei von Humboldt stehen ökologische Gedanken zunächst in enger Verbindung mit der ↑*Biogeografie*. Zur Erklärung der Verteilung der Organismenarten auf der Erde werden Umweltfaktoren und historische Gründe angegeben. Die pflanzengeografischen Untersuchungen von Humboldts sind aber darauf gerichtet, dezidiert *ökologische* Typen zu identifizieren, die nicht genealogische Verwandtschaften wiedergeben, sondern Anpassungsformen an bestimmte Umweltbedingungen. Richtungsweisend ist dafür der Ansatz von Humboldts, Landschaften als ganzheitliche Einheiten zu betrachten, in denen sich charakteristische Pflanzentypen finden. Der Botaniker A. Grisebach nennt solche »physiognomisch« charakteristischen Gruppierungen (z.B. »Prärie«, »Wald«) 1838 *Formationen* (↑Biozönose). Häufig sind es einzelne Typen

von Pflanzenformen, die eine Formation dominieren. Diese Typen werden mit der Etablierung der Geobotanik als ↑*Lebensformen* bezeichnet. Auch die Betrachtung von Pflanzenformationen als integrierte Einheiten, in denen Pflanzen verschiedener Arten miteinander vergesellschaftet sind, findet sich bereits bei von Humboldt und Grisebach. Zur Erklärung der Verbreitung von Pflanzen werden bis zum Ende des 19. Jahrhunderts allerdings meist weniger biologische, als vielmehr klimatische Faktoren angeführt. Als »Ökologie« wird dieser auf der Pflanzengeografie aufbauende Teil der Botanik erstmals 1885 durch H. Reiter bezeichnet.¹⁰²

Integration von Biogeografie und Biozönologie

Die eigentliche Geburtsstunde der Ökologie wird in der Verbindung des biogeografischen Ansatzes mit der Erklärung einer Organismengemeinschaft aus den internen Beziehungen der Gemeinschaft, also der Interaktion der Organismen, gesehen.¹⁰³ Diese Integration wird auf botanischer Seite durch das »große Triumvirat der ökologischen Pflanzengeografen«¹⁰⁴ geleistet: A. Schimper, O. Drude und E. Warming. Bei Drude findet sich bereits die Annahme, dass die Erklärung einer Pflanzenformation alle Bedingungen der Existenz zu berücksichtigen habe¹⁰⁵; Schimper hebt die drei Faktoren Temperatur, Niederschlag und Boden besonders hervor¹⁰⁶; Warming führt daneben die ↑Konkurrenz unter den Pflanzen als entscheidenden Faktor zur Erklärung der Zusammensetzung von Pflanzengesellschaften ein¹⁰⁷. Mit Warmings einflussreicher Arbeit, die 1909 unter dem Titel »Oecology of Plants« auf Englisch erscheint, ist der Titel »Ökologie« international etabliert.¹⁰⁸ Warmings Darstellung enthält einen systematischen Überblick über das Forschungsfeld und eine präzise Erörterung der grundlegenden Konzepte der Pflanzenökologie.

Für die Zoologie einflussreich wird die Gliederung des Lebensraums Nordamerikas ausgehend von dem Faktor der Temperatur durch den Ornithologen Merriam im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts (↑Biogeografie).¹⁰⁹

Ende des 19. Jh.: erste ökologische Monografien

Umfassende Arbeiten, die ausdrücklich ökologischen Themen gewidmet sind, erscheinen seit den 1880er Jahren. Der Zoologe K. Semper stellt 1880 in einer umfangreichen Arbeit die wechselseitigen Verhältnisse zwischen Tieren und den »Existenzbedingungen« ihrer Umwelt dar. Er zieht dabei auch die nun bereits etablierte Parallele zwischen der Beziehung der »Arten« (d.h. der Organismen verschiedener Arten) in einer Region und dem wechselseitigen Verhältnis

der Organe in einem Organismus zueinander.¹¹⁰ Die Organismen können nach Semper als »Glieder eines einzigen großen Organismus« angesehen werden.¹¹¹ Das Verhältnis zwischen diesen Gliedern beschreibt Semper als eine wechselseitige Abhängigkeit: »Es liegt auf der Hand, dass alle Thiere ohne Ausnahme in gewissem Grade gleichzeitig abhängig sind von verschiedenen Thieren sowohl als auch von Pflanzen«. ¹¹²

In den USA ist es S.A. Forbes, der mit seiner Studie zum »See als einem Mikrokosmos« (1887) eine Pionierarbeit der Ökologie vorlegt.¹¹³ Viele zentrale Konzepte der späteren Ökologie, u.a. Populationswellen, Räuber-Beute-Interaktionen und das Konkurrenzausschlussprinzip finden sich bei Forbes bereits angedeutet.¹¹⁴ Vor allem aber enthält seine Darstellung die Konzipierung des Miteinanders von Organismen verschiedener Arten als eine funktionale Einheit, als ein *ökologisches System* (»ecological system«), wie er es 1908 selbst nennt¹¹⁵, und er verwendet hierfür ebenso wie Semper den Vergleich mit der Einheit eines Organismus (↑Ökosystem). Forbes ist auch einer der ersten Zoologen Amerikas, der sich selbst als »Ökologen« (»oecologist«) bezeichnet (1894).¹¹⁶

Spencer: »general cooperation«

Biologisch interessierte Philosophen nehmen am Ende des 19. Jahrhunderts die ökologische Perspektive auf. So diagnostiziert H. Spencer 1899 eine *allgemeine Kooperation* zwischen Pflanzen und Tieren und beschreibt diese Verbindung als ein funktionales Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit: »It is needless to do more than name the mutual dependence between these two great divisions. That, as being respectively decomposers [...] of carbon dioxide and exhalers of carbon dioxide, they act reciprocally, as also in some measure by interchange of nitrogenous matters; and that the implied general cooperation serves in an indirect way to unite their lives, and in that sense to integrate the two kingdoms; needs not to be insisted upon«. ¹¹⁷

Spencer hat zwar noch Bedenken, die so zu einer funktionalen Einheit zusammengefügt Pflanzen und Tiere ein »organisiertes Ganzes« zu nennen, weil sie keine morphologische Einheit abgeben, d.h. keinen eigenen, abgegrenzten Körper bilden. Aber er will trotzdem nicht davon abgehen, die Wechselwirkungen von Pflanzen und Tieren als organische Funktionen zu interpretieren. Als Übergangsformen zwischen den organischen Funktionen, die in einem Körper integriert sind, und solchen die auf mehrere Organismen verteilt sind, erscheinen ihm dabei die

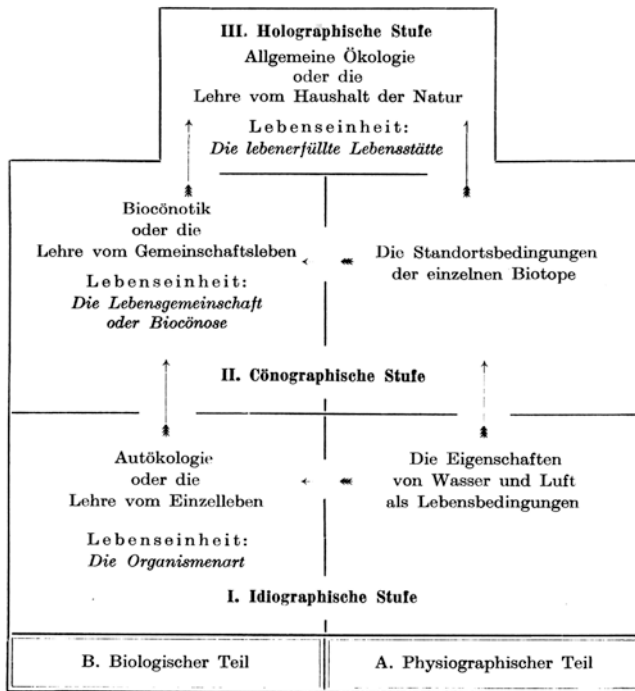
↑Symbiosen, von denen er bereits Kenntnis hat, z.B. die Flechten. Im Hinblick auf ihren funktionalen Bezug liege in Flechten das gleiche Verhältnis vor wie zwischen Pflanzen und Tieren, die nicht in einem Körper vereinigt sind: »[W]hen these vegetal elements and animal elements are separately embodied in plants and animals, which profit by one another, we may still properly regard their respective lives as mutually-dependent organic functions«. ¹¹⁸

Spencer weist darauf hin, dass in dem darwinistisch geprägten Milieu seiner Zeit (zu dem er selbst beiträgt) die mutualistischen Beziehungen zwischen Organismen immer weniger beachtet wurden als die antagonistischen, die z.B. in Verhältnissen der ↑Konkurrenz oder von ↑Räuber und Beute bestehen. Als Beleg für die Verbreitung des Mutualismus zwischen Organismen führt Spencer eine Reihe von Beispielen an. Diese Beispiele betreffen nicht nur Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Tieren, sondern auch zwischen Tieren (oder Pflanzen) verschiedener Arten untereinander. Die Zunahme der funktionalen (ökologischen) Verbindungen zwischen Organismen, die neben der Komplexitätszunahme der einzelnen Organismen steht, ist für Spencer das Gesetz der Evolution »under its most transcendental form«. ¹¹⁹

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird die wechselseitige Abhängigkeit von Organismen untereinander zu einem Allgemeinplatz, der Eingang in die Standardwerke der Biologie findet. Einen eigenen Terminus für die Gemeinschaften von Organismen, die »sich gegenseitig bedingen«, prägt der Meeresbiologe K. Möbius mit dem Begriff der ↑*Biozönose*. Weil der Zusammenhang der Organismen untereinander als eine ganzheitliche Einheit bestimmt ist, werden analog zu den Korrelations- und Konnexionsgesetzen der ↑Morphologie (von Goethe, Geoffroy und Cuvier) auch für die Ökologie solche Gesetze postuliert. Die wechselseitige Abhängigkeit der Teile soll es in dem einen wie in dem anderen Fall ermöglichen, aus der Kenntnis eines Teils auf das Ganze zu schließen (so argumentiert zu Beginn des 20. Jahrhunderts z.B. A. Thienemann¹²⁰).

Ökologische Systeme als Organismen?

Die ersten Systeme, die aufgrund eingehender Untersuchung als ökologische Organisationen beschrieben werden, sind Organismengemeinschaften in Binnenseen. Einen Beziehungskreislauf in diesem System formuliert – in Anlehnung an F.A. Forel (↑Ökosystem) – 1918 A. Thienemann: »Die im Wasser gelösten organischen Stoffe werden in Pflanzenleibern organisiert, die Pflanze dient dem Tier als Nahrung, und das abgestorbene Tier gibt, indem es verwest,



Die drei Stufen der Ökologie.

Abb. 333. »Die drei Stufen der Ökologie« (aus Thienemann, A. (1941). *Vom Wesen der Ökologie. Biologia Generalis* 15, 312-331: 325; vgl. ders. (1925). *Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung*: 18).

diese Stoffe dem Wasser wieder zurück; das ist das große allgemeine Schema dieses Kreislaufs: Aufbau, Wandlung, Abbau, wie im Einzelorganismus«. ¹²¹ Thienemann plädiert auch dafür, ein lokales ökologisches System – und nicht die Erde als Ganzes, wie es seit der Antike und im 19. Jahrhundert besonders von G.T. Fechner vertreten wird (↑Biosphäre) – als »Organismus« aufzufassen.

Bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts dient der Vergleich von ökologischen Systemen mit Organismen nicht nur zur Konzipierung des Gegenstandes – bei einigen Autoren erlangt die Rede von ökologischen Systemen als »Organismen höherer Ordnung« einen geradezu terminologischen Status. Eine allgemein anerkannte einheitliche Terminologie für die überorganismischen ökologischen Einheiten, die durch die gegenseitige Abhängigkeit von Organismen gegeben sind, etabliert sich aber erst in den 1930er Jahren mit dem Begriff des ↑Ökosystems.

Gegen Thienemanns Auffassung eines ökologischen Systems als Organismus wendet sich 1927 K. Friederichs: »es heißt zur Zeit den Begriff »Organismus« ins Wesenlose auflösen, wenn man etwas an-

deres als den lebenden Körper darunter versteht«. ¹²² Nur ein *Vergleich* zwischen Organismen und ökologischen Organisationen sei heuristisch wertvoll, den Organismen kämen aber noch weitere Merkmale zu, die die ökologischen Organisationen nicht aufwiesen. Einig sind sich Thienemann und Friederichs darin, dass eine ökologische Einheit in dem gleichen Sinne eine Organisation ist wie es der Organismus ist: eine Ganzheit, die sich selbst erhält.

Quantitative Methoden

In vielen theoretischen Ansätzen schließt die Ökologie des 20. Jahrhunderts an ältere Vorstellungen der Naturgeschichte an. Eines der deutlichsten Charakteristika zur Unterscheidung der Ökologie von der älteren Naturgeschichte ist der Einsatz quantitativer Methoden. Im »Journal of Animal Ecology« verwenden bereits 1932, im ersten Jahr seines Bestehens, 70% der enthaltenen Studien quantitative Methoden; bis 1970 steigt diese Zahl auf 100%. ¹²³ Systematisch eingesetzt werden quantitative Methoden zunächst in der Bestimmung der Individuendichte von Plankton durch den dänischen Biologen

V. Hensen. ¹²⁴ Ein anderer dänischer Biologe, C.G.J. Petersen, entwickelt Ende des 19. Jahrhunderts eine Einrichtung zum Sammeln der Fauna am Meeresboden und bestimmt auf diese Weise die quantitative Zusammensetzung einer Biozönose auf definierten Planquadraten (↑Biozönose: Abb. 71). ¹²⁵ In die Botanik führen R. Pound und F.E. Clements die Quadratmethode 1898 ein. ¹²⁶

Umstritten bleibt, ob die Daten zur Assoziation bestimmter Arten es rechtfertigen, konstante »Gemeinschaften« oder ↑»Biozönosen« abzugrenzen. Weil der Wandel in der Artenzusammensetzung graduell erfolgt, äußert sich A.C. Stephen 1933 skeptisch zu den Versuchen, für die Nordsee definierte Biozönosen abzugrenzen: »Species are gradually eliminated one after another, but there is no sharp transition and no natural break which would justify a separation into communities«. ¹²⁷ Mit dem Einsatz multivariater Statistik zur Analyse von Gemeinschaften seit den 1950er Jahren tritt an die Stelle der Definition diskreter Gemeinschaften zunehmend die Beschreibung von Kontinua und »Gradienten« in der Änderung der Artenzusammensetzung entlang räumlicher Transekten. ¹²⁸

Neben statistischen und wahrscheinlichkeitstheoretischen Verfahren zur Auswertung von populationsökologischen Untersuchungen spielen quantitative Methoden auch in der Theorie der Ökologie eine grundlegende Rolle. Die Konzepte der ↑Konkurrenz, ↑Koexistenz und ↑Nische werden über mathematische Modelle zu präzisieren versucht. Für G.E. Hutchinson und E.S. Deevey ist die Ökologie Mitte des 20. Jahrhunderts sogar die einzige biologische Disziplin neben der Genetik, die eine eigene quantitative Theorie unabhängig von den physikalisch-chemischen Wissenschaften entwickelt hat.¹²⁹

Unsicherer Status und Konsolidierung

Um die Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert wird die Ökologie von einigen Biologen in einem eingeschränkteren Sinne verstanden, als Haeckel sie konzipiert. F. Dahl will mit ihr allein die Lehre vom Aufenthaltsort der Tiere bezeichnen¹³⁰, und E. Wassmann versteht sie in ähnlicher Weise als »Wohnungslehre«¹³¹. Trotz der zu Beginn des 20. Jahrhunderts vorliegenden vielen ökologischen Studien bleibt der wissenschaftliche Status der Ökologie unklar. Die Ökologie wird von manchen eher als eine in der Tradition der Naturgeschichte stehende, beschreibende Perspektive auf das Miteinander von Pflanzen und Tieren, denn als wissenschaftliche Teildisziplin der Biologie gesehen.¹³² Seit Beginn des Jahrhunderts wird die Ökologie aber von anderer Seite als eigenständige Subdisziplin der Biologie verteidigt¹³³; ihre Etablierung findet in sich verfestigenden Forschungsprogrammen und in neu gegründeten Zeitschriften ihren Ausdruck.¹³⁴

Wichtige Impulse für die wissenschaftliche Konsolidierung der Ökologie gehen von der Erforschung aquatischer Systeme, v.a. von Seen, aus. Als gegenüber der Umwelt relativ stark abgegrenzte Einheiten ermöglichen diese eine isolierte Untersuchung. Die Ökologen sind bemüht, sich in ihren zentralen Konzepten an der allgemeinen Biologie zu orientieren. So heben sie die ↑*Organisation* und ↑*Regulation* ökologischer Systeme hervor. Seit den 1940er Jahren tritt in den ökologischen Studien die Untersuchung der biologischen Wechselwirkung hinter einer qualitativen und quantitativen Analyse von Stoff- und Energieflüssen zurück. Innerhalb dieses Ansatzes erfolgt eine Untersuchung ganzer Ökosysteme – die *Ökosystemforschung* –, die z.T. in großangelegten, langfristigen Programmen organisiert wird (↑*Ökosystem*).

In der Botanik wird in ökologischen Untersuchungen häufig nicht von der tatsächlichen Interaktion von Pflanzen ausgegangen, sondern vielmehr von

dem Einfluss der abiotischen Bedingungen auf ihre Morphologie und Physiologie. Eine allgemeine, in diese Richtung weisende Definition der Ökologie gibt auch L. von Bertalanffy 1927, wenn er als Grundansatz der »Anpassungslehre (Ökologie)« die Frage stellt, »inwiefern der Organismus befähigt ist, sich in seiner Umwelt zu erhalten«.¹³⁵

Elton 1927: Integrierende Konzepte

Wichtige Beiträge zur Einführung vereinheitlichter Vorstellungen und Konzepte in die Ökologie liefert seit den 1920er Jahre der Tierökologe C. Elton.¹³⁶ Den Schwerpunkt von Eltons Untersuchungen bildet die Analyse der Struktur von Tiergemeinschaften zu einem Zeitpunkt, weniger die Transformation und Entwicklung der Gemeinschaften, die die Pflanzenökologie seit Beginn des Jahrhunderts dominiert. Vor allem vier zentrale Konzepte werden auf Elton zurückgeführt¹³⁷: (1) die *Nahrungskette* (↑*Ernährung*) als ein ökologisches Konzept der Abfolge von Organismen, die nicht auf einer Höherentwicklung oder Genealogie beruht, sondern auf linear hintereinander geschalteten Ernährungsbeziehungen; (2) die damit zusammenhängenden Prinzipien der zunehmenden *Nahrungsgröße* entlang der Nahrungskette und (3) der *Nahrungspyramide*, d.h. der abnehmenden Anzahl von Organismen und der Biomasse auf höheren trophischen Ebenen innerhalb eines Systems (»pyramid of numbers«¹³⁸); sowie (4) das organisierende Prinzip der ↑*Nische*, das von Elton zwar nicht eingeführt, aber doch in besonderer Weise interpretiert wird, nämlich nicht über die Ressourcenansprüche eines Organismus, sondern seine ökologische Rolle im System.

Mitte des 20. Jh.: die »Neue Ökologie«

Mit ökonomischen und thermodynamischen Modellen etabliert sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts die *Neue Ökologie* (»the new ecology«¹³⁹), die zunehmenden Abstand von der alten, naturhistorisch-deskriptiv fundierten Ökologie gewinnt. Im Zentrum steht dabei der Begriff des Ökosystems, weshalb E. Odum die Neue Ökologie auch als *Systemökologie* bezeichnet (s.u.). Ziel ist es, allgemeine Prinzipien des Stoffflusses und der Struktur von Ökosystemen zu entwickeln. Quantitative Methoden werden dabei v.a. ausgehend von der Populationsbiologie (↑*Population*) eingeführt. Die Konkurrenz unter Artgenossen und Räuber-Beute-Beziehungen werden in mathematischen Modellen beschrieben. Vor dem Hintergrund der Aussicht, mittels dieser Modelle eine theoretisch einheitliche Basis für die Ökologie etablieren zu können, wird die Zeit zwischen 1923 und 1940 als

das »Goldene Zeitalter der theoretischen Ökologie« beschrieben (Scudo & Ziegler 1978).¹⁴⁰ Der 1935 eingeführte Begriff des ↑Ökosystems fungiert von Anfang an als Basis für eine physikalistisch orientierte Analyse, die nicht von Organismen und Gemeinschaften, sondern von Masse- und Energieumsätzen ausgeht. Grundsätzliche Skepsis gegenüber einerseits der Abgrenzbarkeit von Ökosystemen und andererseits dem Wert von Konkurrenzmodellen im Stile der Lotka-Volterra-Gleichungen für eine realistische Beschreibung und Analyse der Natur kommt erst später auf (↑Koexistenz).¹⁴¹

Insbesondere in ihren produktionsbiologischen Teilen (↑Ökosystem/Produktion) ist die ökologische Begrifflichkeit seit Beginn des 20. Jahrhunderts an der Ökonomie orientiert (z.B. in der Beschreibung der ökologischen ↑Rollen als Produzenten und Konsumenten). Später etablieren sich mit der produktionsbiologischen Analyse von Stoffflüssen quantitative Methoden (↑Kreislauf/biogeochemischer Kreislauf). Bereits 1919 unternimmt H. Schroeder den Versuch, die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke zu schätzen.¹⁴² Weitere Vorläufer in dieser Hinsicht sind in den 1920er Jahren A. Lotka und E. Transeau. Lotka bemüht sich 1925 um eine Berechnung zum Energieumsatz in globalem Maßstab¹⁴³; Transeau versucht 1926, die Menge an Sonnenenergie, die von den Pflanzen eines Kornfelds in Illinois aufgenommen wird, zu berechnen.¹⁴⁴ Eine ähnliche Analyse führt C. Juday 1940 für einen See in Wisconsin durch.¹⁴⁵ Aufgrund der Dominanz von Studien zur Produktivität in Ökosystemen wird die Ökologie bereits Ende der 1930er Jahre als Ausweitung der Ökonomie auf die ganze Welt des Lebens gedeutet (Wells, Huxley & Wells 1939: »the extension of economics to the whole world of life«).¹⁴⁶

Zu seiner Blüte kommt der Ansatz, den Stoff- und Energiefluss in Ökosystemen detailliert zu analysieren in den 1940er bis 60er Jahren.¹⁴⁷ Richtungsweisend sind insbesondere die Untersuchungen R. Lindemans an einem kleinen See in Minnesota zum Energiefluss durch die verschiedenen trophischen Ebenen und der Stabilität des Systems in einem dynamischen Gleichgewicht (↑Ernährung: Abb. 119).¹⁴⁸ Lindeman begründet damit die »trophisch-dynamische« Analyse von Ökosystemen. In den Worten seines akademischen Lehrers G.E. Hutchinson gelingt es Lindeman, alle biologischen Interaktionen auf energetische Terme zu reduzieren.¹⁴⁹ Besondere Aufmerksamkeit widmet Lindeman dem Aspekt der »ökologischen Effizienz« einer trophischen Ebene, d.h. dem Anteil der Energie, den die Organismen einer trophischen Ebene aus der zur Verfügung ste-

henden Energie zu nutzen vermögen. Dieser Aspekt erlangt im Hinblick auf eine praktische Verwertung des ökologischen Wissens für die landwirtschaftliche Produktion große Aufmerksamkeit.

Das zentrale vereinheitlichende Konzept in dieser Phase der Ökologie bildet der Begriff des ↑Ökosystems. In der einflussreichen Darstellung E.P. Odums »Fundamentals of Ecology« (1953) fungiert der Ökosystembegriff als das organisierende Prinzip der ganzen Ökologie: Ausgehend vom Ganzen des Systems ist es das Ziel ökologischer Analysen, die Stoff- und Energieflüsse zu identifizieren.¹⁵⁰ In groß angelegten internationalen Programmen (»Internationales Biologisches Programm«, IBP) werden seit den 1960er Jahren verschiedenste Ökosysteme der Erde interdisziplinär und umfassend untersucht, in Deutschland insbesondere Probeflächen im Solling.¹⁵¹ In einzelnen Studien wird dabei nicht nur der vorhandene Bestand an Organismen erfasst, sondern es werden auch in großem Maßstab experimentelle Untersuchungen mit umfangreichen manipulativen Eingriffen durchgeführt, z.B. um den Einfluss der Vegetation in einem Wald auf die Regulation der biogeochemischen Kreisläufe zu ermitteln.¹⁵² Die begleitende mathematische und modelltheoretische Analyse der organismischen Interaktionen und der Energieflüsse werden in der **Systemökologie** (Odum 1964: »systems ecology«) in einen einheitlichen theoretischen Rahmen gestellt.¹⁵³ In den Worten Odums untersucht die Systemökologie die Struktur und Funktion von Organisation oberhalb der Ebene des Individuums und der Art.¹⁵⁴ In der systemtheoretischen Perspektive erfolgt eine Analyse von ökologischen Phänomenen als Bestandteilen von Gefügen, in denen eine wechselseitige Beeinflussung der Elemente vorherrscht. K.E.F. Watt definiert 1966 in diesem Sinne für die Ökologie ein System als ein Gefüge, das nur als Ganzheit analysiert werden kann: »an interlocking complex of processes, characterized by many reciprocal cause-effect pathways«.¹⁵⁵

Koexistenzmodelle und Diversitätsforschung

Seit Mitte der 1960er Jahre setzt eine Gegenbewegung in der Theorie der Ökologie ein, die nicht mehr die Ermittlung der großen Ströme von Energie und Materie in Ökosystemen untersucht, sondern vielmehr die direkte Interaktion von Organismen erneut zum Ausgangspunkt nimmt. Es wird zum dezidierten Ziel dieses Ansatzes, die Ökologie über die biologischen Interaktionen von Organismen zu einer theoretisch fundierten und ebenso erklärenden wie Voraussagen treffenden Wissenschaft zu machen. Die zentrale Figur dieser Bewegung ist R. MacArthur. Den Schwerpunkt seines Forschungs-

programms bildet die Untersuchung der demografischen Entwicklung einer Population in Raum und Zeit und ihre Beeinflussung durch interne Faktoren wie Reproduktionsrate und Ausbreitungsfähigkeit sowie externe Faktoren wie Konkurrenz, Räuber und Parasiten. Ausgehend von einfachen mathematischen Populationsmodellen formuliert MacArthur die basalen Formen der Interaktion (↑Koexistenz: Abb. 228). Mit diesem neuen thematischen Ansatz in der Ökologie ist auch eine methodische Neuerung verbunden, insofern die neuen Untersuchungen streng an der hypothetisch-deduktiven Methode orientiert sind und die vorgeschlagenen Modelle als empirisch testbare Hypothesen untersuchen (z.B. im Vergleich zu »Nullhypothesen«, nach denen die Struktur der Systeme nicht auf biotischen Interaktionen beruht, sondern Ergebnis von Zufällen ist; ↑Konkurrenz).¹⁵⁶ Um die empirische Testbarkeit der Modelle zu gewährleisten, beschränken sie sich auf wenige miteinander interagierende Arten (z.B. die Populationen von zwei um eine Ressource konkurrierenden Arten). Einen konkreten Anwendungsfall seiner Theorie entwickelt MacArthur zusammen mit E.O. Wilson für die Inselbiogeografie mit einem Modell zur Prognose der Artendiversität einer Insel in Abhängigkeit von der Größe der Insel und ihrer Entfernung vom Festland (↑Biogeografie: Abb. 53).¹⁵⁷ Die ersten Daten zur Entwicklung und zum Test des Modells stammen von der natürlichen Fauna der Inseln der Karibik. Wilson und D. Simberloff unternehmen es Ende der 1960er Jahre, kontrolliertere Bedingungen auf kleinen, künstlich entvölkerten (»defaunierten«) Inseln in den Florida Keys zu schaffen.¹⁵⁸

Experimentelle Methodik

Die Methodik der ökologischen Experimente ist grundsätzlich in der Schwierigkeit gefangen, mit zunehmender Kontrolle der Variablen einen Verlust an Realität zu erkaufen. Weil die Ökologie stärker als andere biologische Teildisziplinen auf die Untersuchung der Organismen in ihrem natürlichen Kontext zielt, gerät die Technik des Experimentierens damit in besondere Kritik. Ökologische Experimente werden z.T. als »inadäquat« zur Erkenntnis der natürlichen Verhältnisse abgelehnt (Redfield 1958: »experiments are always unnatural«¹⁵⁹). Um dieser pauschalen Ablehnung entgegenzuwirken, wird seit den 1920er Jahren eine Unterscheidung zwischen Feld- und Laborökologie und entsprechend zwischen natürlichen oder *Feldexperimenten* und *Laborexperimenten* (»field and laboratory experiments«) eingeführt.¹⁶⁰ Später etabliert sich eine Dreiteilung in *Laborexperimente*, *Feldexperimente* und *natürliche Experimente*¹⁶¹: Bei Laborexperimenten können alle abiotischen Einflussgrößen kontrolliert werden. Bei den Feldexperimenten werden nur wenige Größen verändert, v.a. diejenigen, deren Einfluss untersucht werden soll (z.B. die Populationsdichte oder die Diversität). Bei den natürlichen Experimenten wird keine Größe durch das Experiment verändert, sondern es werden allein verschiedene Standorte mit unterschiedlichen Bedingungen miteinander verglichen (sie stellen also eigentlich keine Experimente, sondern lediglich systematisch vergleichende Beobachtungen dar¹⁶²). Um nicht lediglich Korrelationen von Größen, sondern kausale Zusammenhänge aufzuklären und konkrete Hypothesen zu testen, sind die manipulativen Experimente unerlässlich.

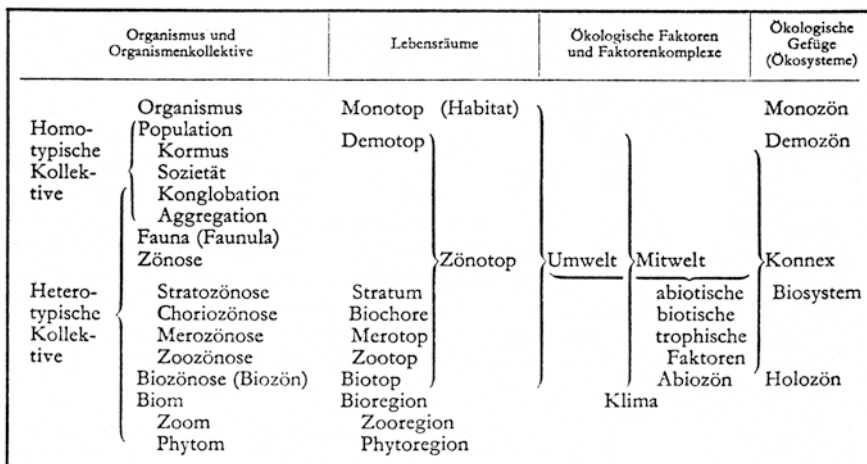


Abb. 334. Ökologische Grundbegriffe (aus Schwerdtfeger, F. (1963). *Ökologie der Tiere*, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 26).

Evolutionäre und funktionale Ökologie

Sowohl der ökosystemzentrierte Ansatz Odums als auch die demografischen Modelle MacArthurs sind an der Vorstellung eines ↑Gleichgewichts der Systeme orientiert. Diese Vorstellung gerät seit den 1970er Jahren zunehmend in die Kritik, nachdem sowohl Nichtgleichgewichtsmodelle für die Interaktion von Organismen formuliert werden als auch die reale Inkonstanz und Instabilität vieler Systeme genauer beschrieben wird. Das Ungleichgewicht der Systeme wird einerseits auf interne Dynamiken zurückgeführt, andererseits auf äußere Einflüsse. *Störung* (»disturbance«) wird als ein nicht anomaler, sondern integraler natürlicher Faktor in vielen Ökosystemen erkannt.¹⁶³ Weil es häufig Zufallseinflüsse sind, die zu einer Veränderung der Gemeinschaften führen, werden zunehmend Modelle mit probabilistischen Elementen zur Beschreibung der realen Verhältnisse verwendet. Die Ökologie wird damit zunehmend zu einer Wissenschaft, die es allein mit probabilistisch zu beschreibenden Systemen zu tun hat.¹⁶⁴ Weil es also häufig nicht allgemeine Gesetze, sondern vielmehr einmalige Einflüsse und Konstellationen sind, die zur Erklärung der Struktur konkreter Ökosysteme herangezogen werden müssen, wird der *historischen* Dimension eine zunehmende Bedeutung für die Ökologie zugemessen. In dieser Linie steht die Begründung einer *evolutionären Ökologie* (»evolutionary ecology«¹⁶⁵) im Unterschied zu einer auf die Gesetze der Interaktion von Populationen zielenden und Ökosysteme nach ihren allgemeinen Prinzipien analysierenden *funktionalen Ökologie* (»functional ecology«¹⁶⁶). In dem verbreiteten Lehrbuch der Tierökologie von W.C. Allee und Mitarbeitern aus dem Jahr 1949, in dem diese beiden Formulierungen wohl erstmals erscheinen, wird die evolutionäre Ökologie auf die Evolution und Anpassung von Populationen bezogen (»evolutionary ecology depends directly upon population systems since selection acts on populations that evolve and become adapted to their environments«¹⁶⁷), die funktionale Ökologie dagegen auf die energetischen Aspekte eines Ökosystems (»All functional ecology is closely related, directly or indirectly, to the capture of radiant energy that originates in the sun«¹⁶⁸). J.S. Huxley bezieht den Terminus »evolutionäre Ökologie« 1954 auf den Ansatz E.T.H. Corners, der die Evolution nicht einzelner taxonomischer Gruppen, sondern ganzer Ökosysteme untersucht (»the course of evolution, not of a particular natural group of plants, but of the ecological complex represented by the tropical forest«).¹⁶⁹

Nichtgleichgewichtsparadigma

Neben die traditionellen Gleichgewichtsmodelle der Koexistenz treten seit den 1970er Jahren Nichtgleichgewichtsmodelle, bei denen die Fluktuation der Populationsgrößen einen integralen Bestandteil der Systembeschreibung bilden. Besonders unter dem Einfluss der Arbeiten R. Mays wird das *Chaos* als ein Faktor in die Modellierung natürlicher Systeme integriert.¹⁷⁰ Aus einfachen Interaktionen zwischen wenigen Komponenten eines Systems kann sich eine nichtlineare Dynamik entfalten, die eine Vorhersage der Entwicklung des Systems unmöglich macht.¹⁷¹

Seit den 1990er Jahren entwickelt sich dieser Ansatz zu einem *Nichtgleichgewichts-Paradigma* der Ökologie.¹⁷² Im Rahmen dieses Paradigmas wird die nur begrenzte Anwendbarkeit allgemeiner Gesetze des Populationswachstums herausgestellt, und es wird die Bedeutung des Zufalls und komplexer Interaktionsformen mit einer nichtlinearen Dynamik als Einflussgrößen gegenüber deterministischen Faktoren betont. Daneben erhalten die einmaligen Bedingungen jedes einzelnen untersuchten Systems eine verstärkte Aufmerksamkeit, und es wird der Wert pluralistischer Ansätze hervorgehoben.

Eine weitere theoretische Neuerung betrifft die Berücksichtigung der räumlichen Ordnung von natürlichen Systemen: Während in älteren Modellen meist von der räumlichen Homogenität des Systems ausgegangen wird, betonen neuere Modelle die räumliche *Heterogenität*: Eine genutzte Ressource liegt oft nicht räumlich kontinuierlich vor, sondern ist in lokale *Flecken* (»patches«) gegliedert. Das Vorliegen einer in Flecken gegliederten Umwelt kann zu anderen Mustern der Interaktion von Organismen führen als in einer homogenen Umwelt. So kann die Unterteilung der Ressource z.B. eine Koexistenz von konkurrierenden Arten ermöglichen, die in homogener Umwelt nach dem Konkurrenzausschlussprinzip unmöglich ist.¹⁷³

Gesetze der Ökologie?

Umstritten ist in der Ökologie seit ihren Anfängen, inwiefern sie Gesetze enthält. Zahlreiche potenzielle Gesetze der Ökologie werden vorgeschlagen und in Listen zusammengeführt.¹⁷⁴ Zu diesen gehören (vgl. Tab. 201): Liebigs Gesetz des Minimums¹⁷⁵, Shelfords Gesetz der Toleranz¹⁷⁶, Merriams Gesetz des Temperatureinflusses auf die geografische Verteilung von Organismen¹⁷⁷, Bergmanns Regel der Größenzunahme in kälteren Regionen¹⁷⁸, Verhulsts und Pearls Gesetz des Populationswachstums (↑Population)¹⁷⁹, Darwins Gesetz der Differenzierung von Populationen (↑Evolution; Phyogenese)¹⁸⁰; Lotkas und Volter-

ras Gesetz der Populationszyklen ($\uparrow$ Koexistenz)¹⁸¹, Sempers Gesetz der Nahrungspyramide ($\uparrow$ Ernährung)¹⁸², Thienemanns biozönotische Gesetze ($\uparrow$ Biozönose)¹⁸³, Gauses Gesetz des Konkurrenzausschlusses ($\uparrow$ Koexistenz)¹⁸⁴ und Hutchinsons Gesetz der begrenzenden Ähnlichkeit (1959)¹⁸⁵. Ob es sich bei allen diesen Regeln aber wirklich um Gesetze handelt, wird kontrovers diskutiert. Viele Ökologen bestreiten dies, u.a. mit dem Argument, dass die für Ökologie fundamentalen Prozesse des Wachstums von Populationen keine allgemeingültigen Regelmäßigkeiten aufweisen.¹⁸⁶ Das Fehlen einer allgemeinen ökologischen Theorie mit klaren Gesetzen wird auf die Komplexität und Vielgestaltigkeit ökologischer Systeme zurückgeführt.¹⁸⁷

Reduktionismus und Holismus

Die Auseinandersetzungen um die angemessene Methodik der Ökologie sind im 20. Jahrhundert von zwei grundsätzlich unterschiedlichen Orientierungen geprägt: einerseits ausgehend von der Seite der Systemteile, also der einzelnen Organismen und ihrer Ansprüche, andererseits von der Seite des Systemganzen, des Ökosystems, und der Erfordernisse seines Erhalts. Schlagwortartig charakterisiert stehen sich damit der Individualismus oder Reduktionismus und der Organizismus oder Holismus gegenüber.

Im Organizismus oder Holismus werden die Organismen als Organe eines übergeordneten Systems konzipiert. Dieses übergeordnete System bildet eine Funktionseinheit, in dem die Organismen verschiedener Arten jeweils unterschiedliche für den Systembestand relevante $\uparrow$ Rollen oder $\uparrow$ Funktionen ausüben. Die übergeordneten Systeme werden darüber hinaus als reale Einheiten der Natur betrachtet, die durch die Interaktion der Organismen konstituiert werden. Der individualistische Standpunkt sieht die Interaktion der Organismen verschiedener Arten dagegen nicht als den entscheidenden Grund für die Verteilung der Organismen, sondern interpretiert die Vereinigungen von Organismen verschiedener Arten an einem Ort als Aggregationen, die sich lediglich aus Überschneidungen der individuellen Ansprüche ergeben. Diese Aggregationen stellen nach individualistischer Überzeugung damit auch

Autökologie:

1. Liebig's Gesetz des Minimums (1855)

Das Wachstum einer Pflanze (oder allgemein: die Geschwindigkeit eines Prozesses) ist durch denjenigen Faktor bestimmt, der im Minimum vorhanden ist.

2. Shelfords Gesetz der Toleranz (1911)

Die Existenz und Fortpflanzung der Organismen einer Art ist für jeden Faktor der Umwelt allein innerhalb eines bestimmten Bereichs möglich ($\gg$ law of toleration $\ll$): »the presence or absence, or success of a species or group of species, its numbers, sometimes its size, etc., are largely determined by the degree of deviation of a factor or factors from the range of optimum of the species or group of species«.

3. Merriams Gesetz des Temperatureinflusses (1894)

Der Faktor der Temperatur ist entscheidend für die geografische Verteilung von Organismen. Die Grenze zu den Polen wird durch die Jahressummentemperatur bestimmt, die Grenze zum Äquator durch die mittlere Temperatur der wärmsten Jahresperiode.

Demökologie:

4. Verhulst und Pearls Gesetz des Populationswachstums (1838; 1920)

Das Wachstum einer Population folgt dem S-förmigen Verlauf einer logistischen Kurve, mit den höchsten Wachstumsraten bei mittlerer Populationsgröße.

5. Darwins Gesetz der Differenzierung von Populationen (1859)

Aufgrund der Konkurrenz um die gleichen Ressourcen haben die Individuen einer Population einen Vorteil, die sich in ihren Ansprüchen von den Artgenossen am meisten unterscheiden.

6. Lotkas und Volterras Gesetz der Populationszyklen (1925; 1926)

Populationen von zwei Arten, deren Wachstum voneinander abhängt, (durch Konkurrenz, Räuber-Beute-Verhältnisse oder parasitische Beziehungen) durchlaufen periodische Größenschwankungen.

Synökologie:

7. Sempers Gesetz der Nahrungspyramide (1880)

Je höher die trophische Ebene in einer Nahrungskette ist, desto geringer ist die Anzahl oder Masse der Individuen auf dieser Ebene.

8. Thienemanns biozönotische Gesetze (1918)

Eine Biozönose ist umso artenreicher, je näher ihre abiotischen Verhältnisse dem Optimum für die meisten Arten und je variabler ihre Lebensbedingungen sind.

9. Gauses Gesetz des Konkurrenzausschlusses (1934)

Die Organismen zweier Arten mit gleichen ökologischen Ansprüchen können nicht im gleichen Raum dauerhaft koexistieren.

10. Hutchinsons Gesetz der begrenzenden Ähnlichkeit (1959)

In einer Gemeinschaft von Organismen verschiedener Arten mit ähnlichen Umweltansprüchen ermöglicht eine begrenzende Ähnlichkeit zwischen den Organismen (z.B. feste Größenverhältnisse) eine Koexistenz der Arten, die andernfalls aufgrund der Konkurrenz ausgeschlossen wäre.

Tab. 201. Zehn »Regeln« und »Gesetze« der Ökologie.

keine realen Einheiten dar und können nicht mittels objektiver Kriterien abgegrenzt werden (↑Biozönose). Die Wurzeln des ökologischen Organismus liegen in holistischen Ansätzen des 19. Jahrhunderts und finden ihren Ausdruck etwa in Thienemanns Vorstellung von Lebensgemeinschaften als überindividuelle Ganzheiten, Clements Theorie der ↑Entwicklung ökologischer Gemeinschaften zu einer stabilen Klimax oder auch noch Odums Analyse von ↑Ökosystemen als abgrenzbaren natürlichen Einheiten.

Wissenschaftlicher Status

Der wissenschaftliche Status der Ökologie wird seit den 1980er Jahren intensiv diskutiert. Vor allem wegen des weitgehenden Fehlens von Gesetzen wird der Ökologie allgemein attestiert, eine noch »unreife« oder »anomale« Wissenschaft zu sein.¹⁸⁸ Aufgrund ihres starken Bezugs zu Fragen des Natur- und Umweltschutzes gilt sie außerdem nicht als eine Grundlagenwissenschaft, sondern eher als eine *angewandte* Wissenschaft.¹⁸⁹ Der besondere Status der Ökologie wird meist darauf zurückgeführt, dass sie es mit besonders komplexen und vielfältigen Gegenständen zu tun hat, für die sich keine übergreifenden Gesetze formulieren lassen.¹⁹⁰ Die Komplexität bedingt einige methodische Besonderheiten (vgl. Tab. 202), insbesondere die Schwierigkeit, eine Kontrolle der Randbedingungen für Experimente unter Freilandbedingungen und damit die Wiederholung der Experimente sicherzustellen.¹⁹¹ Bei Versuchen mit Modellökosystemen unter Laborbedingungen bleibt dagegen die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf die natürlichen Verhältnisse fraglich.¹⁹² Die Ökologie wird daher als eine Wissenschaft der Fallstudien beschrieben.¹⁹³ Viele ihrer basalen Begriffe sind notorisch unklar und werden mit wechselndem Gehalt gefüllt, z.B. ↑Biozönose, ↑Ökosystem, ↑Gleichgewicht oder ↑Nische.¹⁹⁴

Viele in der Ökologie verwendete Größen (wie »Koexistenz« oder »Gleichgewicht«) stellen aggregierende Parameter dar, d.h. ihr Wert wird von verschiedenen Faktoren gleichzeitig in unterschiedlich starkem Ausmaß bestimmt. In Bezug auf diese Größen wird deshalb von einer »multiplen Verursachung« gesprochen.¹⁹⁵ Eine Anwendung strengen Schließens (Platt 1964: »strong inference«¹⁹⁶) ist unter dieser Voraussetzung erschwert. Denn strenges Schließen setzt immer Hypothesen voraus, die echte Alternativen sind und die Möglichkeiten der Verursachung erschöpfen. Wenn aber simultan wirkende Faktoren zu einer komplexen Größe beitragen, kann kein Schlüsselexperiment zum Ausschluss eines dieser Faktoren führen.¹⁹⁷ Es lässt sich vielmehr zeigen,

dass die Annahme, es liege eine allein hinreichende Bedingung als Ursache vor, bei Prozessen, die durch mehrere notwendige aber allein nicht hinreichende oder mehrere hinreichende aber nicht notwendige (und sich gegenseitig nicht ausschließende) Bedingungen zustande kommen, den Erkenntnisfortschritt aufhalten kann.¹⁹⁸

Trotz dieser methodischen Besonderheiten wird die Ökologie aber doch meist als eine basale Subdisziplin der Biologie mit einem eigenen Gegenstandsbereich angesehen (↑Biologie: Tab. 40). Sie beschreibt Phänomene auf der Ebene der Interaktion von Populationen, auf der emergente Eigenschaften und Gesetze auftreten, die nicht ausgehend von einer niederen Ebene beschreibbar sind.¹⁹⁹

Humanökologie

Studien zu den ökologischen Verhältnissen der Spezies Mensch laufen seit Beginn des 20. Jahrhunderts unter dem Titel *Humanökologie* (Hayes 1908: »human ecology«: »a study of the geographic conditions of human culture«²⁰⁰). Systematische Darstellungen der Veränderungen der Erde unter dem Einfluss des Menschen werden seit Ende des 19. Jahrhunderts geschrieben.²⁰¹ Seit der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden einerseits von Biologen die sozialen Interaktionen des Menschen ausgehend von ökologischen Modellen beschrieben²⁰², und es wird andererseits von Soziologen eine ökologische Perspektive eingenommen²⁰³. Für manche Biologen erscheint dabei die Ökonomie des Menschen als seine Ökologie²⁰⁴; auch die Geografie wird von einigen Autoren als »Humanökologie« bezeichnet (Barrow 1923: »Geography as human ecology«)²⁰⁵.

Ökologie als umfassende Naturwissenschaft

Bereits seit den 1930er Jahren wird der Titel »Ökologie« nicht nur für eine wissenschaftliche Teildisziplin der Biologie in Anspruch genommen, sondern auch für eine umfassende Naturwissenschaft oder Weltanschauung. K. Friederichs ist 1934 der Auffassung, in der Analyse einer Gemeinschaft von Organismen an einem Ort seien alle Naturwissenschaften beteiligt. Insofern die Ökologie auf das Ganze eines Systems abziele, bilde die Ökologie eine »vielen Wissenschaften gemeinsame Methode«.²⁰⁶ Innerhalb der Naturwissenschaften sei die Ökologie als »Lehre vom Verhalten der Naturerscheinungen zueinander« die »oberste Synthese« in Form einer »Wissenschaft von der Natur«.²⁰⁷ In die gleiche Richtungweisend, bezeichnet A. Thienemann die Ökologie 1941 als eine »alle Zweige der Naturkunde verbindende »Brückenwissenschaft« und versteht sie einfach als »die

Lehre »vom Haushalt der Natur«.²⁰⁸ Später nennt Friederichs die Ökologie einen »Überbau über den verschiedenen Disziplinen« oder – im Anschluss an H. Weber – »eine Dachwissenschaft«²⁰⁹; sie bringe einen bestimmten »Gesichtspunkt«, nämlich den Aspekt der Ganzheit und Interaktion der Faktoren, zur Geltung. Als Terminus für die Ökologie in diesem Verständnis verwendet Friederichs den Ausdruck *Holografie* (»Holographie«)²¹⁰ (angelehnt an Thienemanns Begriff der *Holografischen Stufe* für die »Allgemeine Ökologie oder die Lehre vom Haushalt der Natur«²¹¹). F. Schwerdtfeger führt 1963 dafür den Ausdruck *Holökologie* (»Hol-Ökologie«) ein.²¹²

Ökologie als Weltanschauung

Der holistische Ansatz der Ökologie prädestiniert diese biologische Teildisziplin für eine weltanschauliche Inanspruchnahme: Weltanschaulich gedeutet erscheint die Natur im ökologischen Denken als integriertes Gefüge von wechselseitigen Abhängigkeiten, in dem auch der Mensch seinen Platz zu finden hat. Viele moderne Schlagworte wie »Holismus«, »Dezentralismus« und »verteilte Kontrolle« lassen sich unmittelbar mit dem Ansatz der Ökologie verbinden. Mit Ökologie in diesem Sinne ist die Vorstellung eines Gleichgewichts in der Natur verknüpft, das nicht nur deskriptiv beobachtet werden kann, sondern auch normative Konsequenzen für das Handeln des Menschen haben soll. Der Ökologie wird daher schon früh das Potenzial der Integration von Natur- und Geisteswissenschaften zugeschrieben (Lindeman 1940: »Ecology: an instrument for the integration of science and philosophy«).²¹³

Bezweifelt wird aber auch, dass eine einzelne Disziplin diesem Anspruch überhaupt gerecht werden kann. H.-M. Enzensberger stellt 1973 kritisch fest, dass der Ökologie »ein Totalitätsanspruch zugewachsen ist, dem sie in keiner Weise gewachsen ist.«²¹⁴ In ideologiekritischer Perspektive erscheint Enzensberger außerdem »die Beschäftigung mit der ökologischen Krise als ein reines Überbauphänomen, nämlich als Ausdruck der Dekadenz der bürgerlichen Gesellschaft. Die Bourgeoisie kann ihren eigenen bevorstehenden Untergang nur als Weltuntergang begreifen.«²¹⁵ Solche selbst ideologisch geleiteten Einschätzungen finden sich seit Mitte der 1970er Jahre aber kaum noch; denn das Thema der Ökologie wird bekanntlich bevorzugt von der politischen Linken besetzt.

Wegen der Berücksichtigung auch ethischer und ästhetischer Aspekte diskutieren J. Cramer und W.

1. Methodischer Holismus

Kennzeichnend für den methodischen Ansatz der Ökologie ist die Analyse eines Systems vor dem Hintergrund seiner inneren und äußeren Vernetzung, d.h. die Kontextualisierung seiner Komponenten.

2. Integrationsdisziplin

Die Ökologie schließt die Vernetzung und Integration des Wissens aus anderen biologischen Teildisziplinen ein.

3. Dominanz des »schwachen Schließens«

Wegen der komplexen Natur der analysierten Phänomene bestehen in der Ökologie häufig mehrere, sich wechselseitig nicht ausschließende Ursachen nebeneinander.

4. Dominanz des Deskriptiven

Für die Ökologie lassen sich kaum allgemeine Gesetze formulieren; viele Aussagen haben daher eine nur lokale Gültigkeit (»Wissenschaft der Fallstudien«).

5. »Natürliche Experimente«

Aufgrund der Untersuchung von Organismen in ihrem natürlichen Lebensraum bestehen in der Ökologie nur geringe Möglichkeiten zur Kontrolle der Randbedingungen.

6. Konzeptuelle Unschärfe

Viele zentrale Begriffe der Ökologie sind in ihrer Bedeutung unscharf und in ihrem Wert zur Bezeichnung realer Einheiten umstritten (z.B. »Ökosystem«, »Biozönose«, »Umwelt«). Die konzeptuelle Unschärfe manifestiert sich einerseits darin, dass viele Ausdrücke verschiedene nebeneinanderbestehende Bedeutungen haben (Polysemie, z.B. »Gemeinschaft«, »Nische«) und dass andererseits umgekehrt verschiedene Ausdrücke sich in ihrer Bedeutung ähneln (Synonymie, z.B. »Nische«->»Rolle«, »Biotop«->»Habitat«).

7. Enge Bindung an Nachbardisziplinen

Die Ökologie weist eine ausgesprochene Nähe und z.T. Überschneidung mit anderen biologischen Teildisziplinen auf, z.B. der Ethologie, Evolutionsbiologie und Biogeografie; auch zu außerbiologischen Disziplinen besteht nicht immer eine scharfe Abgrenzung, z.B. zur Geografie und Ökonomie.

8. Starker Anwendungsbezug

Ökologisches Wissen weist vielfach einen unmittelbaren Anwendungsbezug auf, z.B. in der (nachhaltigen) Fischerei-, Land- und Forstwirtschaft sowie in Natur- und Umweltschutz.

9. Ausgeprägte weltanschauliche Dimension

Die historischen Wurzeln der Ökologie liegen in einer ganzheitlichen Naturerfahrung (»Humboldtsche Wissenschaft«); später wird ihr Ansatz für eine Haltung des Respekts gegenüber der Natur in Anspruch genommen.

10. Normative Komponente

Für das strategische Handeln des Menschen im Sinne des langfristigen Überlebens seiner Gattung führt das ökologische Wissen unmittelbar normative Implikationen mit sich.

Globaler Biomassebestand	
organisch gebundene Biomasse (kg):	
Meer	3,9x10 ¹²
Land	1,8x10 ¹⁵
Fossil	10 ¹⁹
davon konzentriert in Kohle, Erdöl, etc.	5x10 ¹⁵
Biomasse pro Fläche (kg/m ²):	
Meer	0,01
Land	12
Globale Biomasseproduktion	
Nettoprimärproduktion (kg/a):	
Meer	55x10 ¹²
Land	115x10 ¹²
Energiespeicherung (kJ/a):	
Meer	1,0x10 ¹²
Land	2,0x10 ¹²
jährl. Nettoprimärproduktion pro Fläche (g/m ² a):	
Meer	150
Land	770
Verhältnis Biomasseproduktion zum Bestand	
Wald	0,04
Grasland	0,3
Wasser	17
Nahrungsnutzungseffizienz	
Konsumtionseffizienz	
(Verhältnis der Masse aufgenommenen zur verfügbaren Nahrung):	
Herbivoren	5-25%
Karnivoren	50-100%
Assimilationseffizienz	
(Verhältnis der Masse assimilierter Stoffe zur aufgenommenen Nahrung):	
Herbivoren	30%
Karnivoren	80%
Produktionseffizienz	
(Verhältnis von produzierter Biomasse zur Masse assimilierter Stoffe)	
Wirbellose	30%
Warmblütige Wirbeltiere	1%
Nahrungsketten	
durchschnittliche Länge der meisten Nahrungsketten (in Stufen)	3-4
Anteil der Arten in den Kategorien:	
reine Konsumenten (Top-Räuber)	30%
Intermediäre (Räuber und Gejagte)	50%
reine Beute (basale Konsumenten)	20%
Diversität	
Säugetierarten in Deutschland und Peru	90
Säugetierarten in Peru	469
Sprosspflanzenarten in Deutschland u.	2.500
Sprosspflanzenarten in Peru	18.000

Tab. 203. Ökologie in Zahlen (nach Whittaker, R.H. (1975). *Communities and Ecosystems*; Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986). *Ecology*; IUCN 2006).

van den Daele die Ökologie 1980 als *alternative Wissenschaft*.²¹⁶ Der integrierende Ansatz legt daneben die Propagierung der Ökologie als *Leitwissenschaft* nahe (Amery 1977; zu diesem Begriff ↑Biologie).²¹⁷ Schließlich wird sie darüber hinaus als *säkulare Religion* aufgefasst²¹⁸ (vgl. Bolz & Bosshart 1995: »Natur ist der Götze unserer Zeit, und Ökologie ersetzt zunehmend die Theologie«²¹⁹). In diesem Zusammenhang wird der Ökologie ein *subversives Potenzial* zugeschrieben, insofern sie gegen ein auf bedingungsloses Wachstum gerichtetes Wirtschaften opponiert und zu einer nachhaltigen Wirtschaft ermahnt.²²⁰ Die Ursprünge dieser subversiven Tendenz der Ökologie können in der romantischen Vision einer holistischen Natur gesucht werden.²²¹ Im 20. Jahrhundert findet sie ihren Ausdruck in biozentrischen Ethiken und dem Ideal eines naturverbundenen Lebens, z.B. in A. Leopolds *Land-Ethik* (»Land Ethic«) von 1949.²²² Leopold ruft dort zu einem Umgang mit der Natur auf, der nicht durch Besitz und Ausbeutung, sondern durch Liebe und Respekt (»love and respect«) gekennzeichnet ist.²²³ Neben diesen individuellen, auf den direkten Kontakt mit der Natur setzenden Ansätzen ist die Ökologie heute aber v.a. mit dem staatlich organisierten Management der Ressourcen verbunden.

Entgegen der weltanschaulichen Inanspruchnahme ist allerdings nicht die durchgängige »Solidarität« der Komponenten das alles beherrschende Prinzip der Ökologie. Die Instrumentalisierung der Ökologie für das holistische Bild einer durchweg auf wechselseitigem Angewiesensein und gegenseitiger Unterstützung beruhenden Natur ist daher nicht ganz berechtigt. Von der Systematik der Biologie her geurteilt, wäre es naheliegender, eine solche Weltanschauung *Physiologie* zu nennen. Denn die Physiologie ist eher als die Ökologie als eine reine Lehre der Wechselseitigkeit zu konzipieren; für sie spielen die für die Theorie der Ökologie so zentralen Konzepte der Konkurrenz und der Räuber-Beute-Beziehungen keine fundierende Rolle. Für die weltanschauliche Nutzung einer Wissenschaft scheint aber weniger das methodische Fundament als die mit ihr verbundenen pragmatischen Techniken entscheidend. Diesbezüglich ist die »grüne« Ökologie, die es mit dem Verhältnis von ganzen Organismen untereinander zu tun hat, attraktiver als die auf einem jahrhundertealten tierquälerischen Handwerk aufbauende »rote« Physiologie.

In der Definition der Ökologie als der *Wissenschaft vom Kampf ums Dasein* (Cooper 2003: »the science of the struggle for existence«²²⁴) kommt die begrenzte Eignung der Ökologie für die wissenschaftliche Fundierung einer harmonischen Weltanschauung

zum Ausdruck. Deutlich wird in dieser Formel die Auffassung, dass der Gegenstand der Ökologie organisierte Systeme sind, die selbst wiederum aus organisierten und auf ihr Überleben ausgerichteten Untereinheiten bestehen. Mit dieser Bezeichnung wird betont, dass nicht nur die Symbiose, sondern auch die Konkurrenz unter den Organismen konstitutive Momente von ökologischen Systemen sind (wie dies bereits Haeckel in seinen ersten Definitionen der Ökologie herausstreicht; vgl. Tab. 198). Dieser Bezug der wissenschaftlichen Ökologie zu den Konzepten »Kampf« und »Konkurrenz« markiert genau den Unterschied zur weltanschaulichen Inanspruchnahme der Ökologie, denn, wie L. Trepl 1987 bemerkt: »Im »ökologischen Weltbild« kommt der Kampf ums Dasein eigentlich gar nicht vor.«²²⁵

Einiges spricht dafür, die naturhistorische Herkunft der Ökologie als Grund für ihre Inanspruchnahme als »Leitwissenschaft« anzusehen.²²⁶ Aus ihren naturhistorischen Quellen stammt auch die stark idiografische Färbung mancher Bereiche der Ökologie, d.h. ihr Abzielen nicht auf allgemeine Gesetze, sondern individuelle Verhältnisse. Ein Grund für die Attraktivität der Ökologie liegt daneben in ihrer Wahrnehmung als einer Wissenschaft des Lebens auf globaler Ebene. Nicht die partikularen Verhältnisse einzelner Organismen, sondern ihre Wechselseitigkeit und ihr Zusammenwirken in höher geordneten Systemen, letztlich auf planetarer Ebene, bilden ihren Untersuchungsgegenstand.

Biozönotische und funktionelle Ordnung

Als eine gegenüber der Physiologie distinkte Teildisziplin der Biologie kann die Ökologie gerade deshalb angesehen werden, weil sie die Organisation von bereits organisierten und auf ihre Selbsterhaltung hin stabilisierten Einheiten untersucht. Würde sich die Ökologie in einer funktionalen Beurteilung des positiven gegenseitigen Verhältnisses von Organismen zueinander erschöpfen, dann würde sie lediglich als eine andere Physiologie verstanden, die das im Großen untersucht, was die Physiologie im Kleinen zum Gegenstand hat. Weil die Komponenten ökologischer Systeme, die Organismen, aber durch weitgehende Autonomie und interne Stabilisierung gekennzeichnet sind, ist ihre Wechselseitigkeit durch Phänomene ausgezeichnet, die über eine synergistische Wechselwirkung hinausgehen, nämlich gegenseitige Konkurrenz und Ausbeutung. Konkurrenz und Ausbeutung zwischen organisierten Systemen unterscheiden ökologische Beziehungen grundsätzlich von physiologischen. Anders als die Wechselwirkung der Organe in

einem Organismus erschöpft sich die Wechselwirkung von Organismen untereinander daher nicht in ihrer gegenseitigen Organfunktion; d.h. neben dem auch vorhandenen kooperativen Verhältnis steht in der Ökologie immer ein Konkurrenzverhältnis der Organismen untereinander. Ein solches Konkurrenzverhältnis kann auch zwischen den organisierten Einheiten eines Organismus (z.B. den Zellen) bestehen (wie dies W. Roux 1881 mit seiner Übertragung des darwinschen Gedankens des »struggle for existence« auf den »Kampf der Theile im Organismus« behauptet²²⁷).

Wird die Frage nach Interaktion versus Konkurrenz/Ausbeutung als methodische Unterscheidung verstanden (systembegründende funktionale Beurteilung versus dekomponierende individualistische Perspektive), ließe sich aber auch argumentieren, dass das Verhältnis der Teile in einem Organismus nur soweit Gegenstand der Physiologie (oder Allelologie; ↑Physiologie) ist, als es auf Kooperation beruht. Die Unterscheidung von Physiologie und Ökologie wäre damit eine methodische und keine faktische Frage; sie würde sich an der Perspektive auf einen Gegenstand festmachen, nicht an der Klassifikation von Gegenständen.

Die zentrale Bedeutung der Verhältnisse der Konkurrenz und Ausbeutung für die Ökologie ergibt sich aus der Konstitution von Organismen als offenen Systemen, die ihre Identität nur erhalten können, indem sie *Ressourcen* aus der Umwelt verbrauchen. Bei gemeinsamer Nutzung einer begrenzten Ressource setzt also eine Konkurrenz um diese ein. Neben dem symbiotischen Verhältnis zueinander stehen Organismen in ökologischer Perspektive also immer auch in einem antagonistischen Verhältnis zueinander: Methodisch bildet die Ökologie keine reine Wechselseitigkeitslehre wie die Physiologie (Allelologie), sondern sie behandelt die Wechselseitigkeit von Systemen, die auch ein antagonistisches Verhältnis zueinander haben (und könnte daher »Agono-Allelologie« genannt werden; s.o.).

Aufgrund dieses Unterschieds zwischen dem Mutualismus der Glieder in einem Organismus und dem Antagonismus der Glieder in einer Biozönose konstatiert A. Remane 1950 zwei »Ordnungsformen der lebenden Natur«: auf der einen Seite die »funktionelle Ordnung« des Organismus, der Zelle und der sozialen Organisationen innerhalb einer Organismenart, wie z.B. die Bienen-, Ameisen- und Termitenstaaten; auf der anderen Seite die »biozönotische Ordnung« der Lebensgemeinschaften verschiedener Arten, die durch den »Kampf« der Glieder untereinander bestimmt sei.²²⁸ Die biozönotische Ordnung ist für Re-

mane durch verschiedene Eigenarten gekennzeichnet: In ihr liege keine systeminterne Bildung der Teile, sondern »eine Komposition fertiger Teile« vor²²⁹; die Individuen seien nicht an das einzelne System gebunden, sondern »zum Austausch innerhalb der Systeme fähig«²³⁰, und sie stelle keine »Funktionskette«, sondern eine »Abhängigkeitskette« dar²³¹, weil die Teile nur jeweils im Sinne des Erhalts von sich selbst und nicht vom Gesamtsystem wirkten. Auch in der Art der Regulation unterscheiden sich nach Remane die funktionellen und biozönotischen Ordnungen. Während in dem Organismus die Regulation »an bestehende Regulationsfunktionen geknüpft« sei²³², könne in der Biozönose »nur die Quantität der Teile (Arten) reguliert werden«²³³, so dass eine fortbestehende Koexistenz auf dem Prinzip des »Kampfs ums Dasein« aufbaue und allein »durch die gegenseitige Kompensation von Vermehrung und Vernichtung« ermöglicht werde²³⁴. In der zeitgenössischen deutschsprachigen Tierökologie werden Remanes Vorstellungen zustimmend aufgenommen²³⁵, danach weitgehend vergessen. H.-W. Koepcke sieht die funktionelle Ordnung 1974 durch ein »Miteinander« und »Füreinander« charakterisiert, die biozönotische dagegen durch ein »Gegeneinander«, »Nebeneinander« und »Durcheinander«.²³⁶

Auch die Physiologie eines mehrzelligen Organismus kann als Organisationslehre zweiter Ordnung betrachtet werden, weil auch in ihr eine Organisation von schon in sich organisierten Einheiten, den Zellen, thematisch ist. Der Unterschied zwischen Mehrzeller-Physiologie und Ökologie folgt daraus, dass die Ökologie es mit räumlich zerstreuten, nicht kompakt-gestalthaften und sich nicht reproduzierenden Systemen zu tun hat, in denen aufgrund dieser fehlenden morphologischen Zusammenfassung eine weitgehende Autonomie der Komponenten besteht. Die Konkurrenz zwischen Zellen und Zelllinien im Organismus, die auch möglich ist²³⁷, wird durch ihre ausgeprägte Interdependenz und Mechanismen der Selektion minimiert: Jede einseitige Ausbeutung des Organismus durch seine Teile wirkt unmittelbar auf die Teile selbst zurück, denn jeder Teil erleidet selbst Nachteile, weil alle gemeinsam eine Schicksalsgemeinschaft bilden. Wichtigster Faktor für die Verbindung ist die Unmöglichkeit der Teile, sich unabhängig von den anderen fortpflanzen zu können. Die nur in der Kooperation mögliche Fortpflanzung ist so das Bindeglied, das die organisierten Teile des Organismus aneinander kettet.

Eine der Fortpflanzung analoge Einrichtung findet sich in der ökologischen Beziehung der Organismen

funktionelle Ordnung	Kriterium	biozönotische Ordnung
unmittelbarer räumlicher Zusammenschluss der Teile in einer morphologischen Einheit	<i>räumlicher Zusammenhalt</i>	kein unmittelbarer räumlicher Zusammenhalt der Teile
durchgehende Kooperation	<i>Verhältnis der Teile zueinander</i>	Kooperation und Konkurrenz
kein Verlassen des Systems möglich	<i>Opportunismus der Teile: Systemwechsel</i>	Lokomotion bis zum Verlassen des Systems möglich
Reproduktion der Teile ist an die Reproduktion des Gesamtsystems gekoppelt	<i>Reproduktion der Teile</i>	aufgrund des Systemwechsels ist die Reproduktion der Teile von der Reproduktion des Gesamtsystems entkoppelt
das System verfügt über spezifische Einrichtungen der Regulation und Integration (wie ein Hormon- oder Nervensystem)	<i>Regulation und Integration</i>	Einrichtungen der zentralen Regulation und Integration liegen nicht notwendigerweise vor
Variation und differenzielle Reproduktion bedingt eine Selektion zwischen den Systemen, die zu einer Konkurrenz der Systeme um Reproduktion führt	<i>Selektion</i>	Aufgrund fehlender Reproduktionsmechanismen besteht keine Selektion zwischen Systemen

Tab. 204. Unterschiede der funktionellen und biozönotischen Ordnung der lebenden Natur.

zueinander nicht. Wegen des verbreiteten ökologischen Opportunismus können sich viele Organismen nicht nur in einem System fortpflanzen, sondern sie wandern zwischen verschiedenen Systemen. Dieses opportunistische Verhalten der Organismen, ihr systemübergreifendes Wandervermögen, verhindert eine dauerhafte Abgeschlossenheit von Ökosystemen. Für die Organismen macht es ihr Opportunismus möglich, dass es eine auch über Generationen hinweg erfolgreiche, und damit über Selektion stabilisierte Strategie sein kann, die Ressourcen eines Systems einseitig auszubeuten. Organismen sind daher nicht in dem Maße an ihr ökologisches System gebunden wie die Zellen an ihren Organismus gekettet sind. Letztlich liegt damit in der durch ihre Mobilität ermöglichten Flexibilität der Organismen der Grund dafür, dass sie in Konkurrenz zueinander stehen können und keine harmonische Ganzheit bilden müssen, wie sie im Organismus gegeben ist.

In einem Organismus wirkt jedes nicht-kooperative, ausbeuterische Verhalten eines Teils (als Typ), vermittelt über Selektion, negativ auf diesen Teil selbst zurück; in einem Ökosystem kann sich dagegen ein Organismus (als Typ), der ein ausbeuterisches, systemschädigendes Verhalten zeigt, ebenfalls über Selektion vermittelt, den negativen Rückwirkungen auf sich selbst entziehen, indem er das System verlässt.

Der Grund für die Verbreitung der bis zur Zerstörung reichenden Ausbeutung des Systems durch seine Komponenten im Falle von Ökosystemen im Gegensatz zur physiologischen Situation ist letztlich darin zu sehen, dass Ökosysteme Organisationen darstellen, die keiner Selektion unterliegen, die also nicht im Hinblick auf ihre Regulation und Reproduktion optimiert sind. Ökosysteme sind in vielen Fällen offenbar nicht wie Organismen integriert und reguliert – oder vorsichtiger formuliert: konzeptionell wird darauf verzichtet, die Regulation zu einem notwendigen Kriterium für das Vorliegen eines ↑Ökosystems zu machen. Das Fehlen dieser Regulation ist wahrscheinlich ein kontingentes Faktum des Lebens auf der Erde – das sich in erdgeschichtlichen Zeithorizonten aber noch ändern kann.

Die terminologische Konsequenz daraus könnte folgende sein: Nur organisierte Systeme, die zugleich einer solchen Selektion unterliegen, dass sie als Ganze auf ihre Selbsterhaltung hin reguliert sind und als Ganze ihre Reproduktion optimieren, werden als »Organismen« bezeichnet. Ökosysteme sind dagegen Systeme, die zwar organisiert sind, zwischen denen aber keine starke Selektion etabliert ist, die eine autonome Reproduktion und einen Systemwechsel ih-

rer Teile verhindert. Ökosysteme können daher nicht durch ihre Regulation als Ganze bestimmt werden, sondern müssen sowohl durch die Kooperation wie die Konkurrenz zwischen ihren Teilen charakterisiert werden.

Ein älterer Versuch zur Differenzierung zwischen physiologischen und ökologischen Systemen geht davon aus, dass die Systeme, die in der Ökologie als Organisationen bestimmt werden, keine räumliche Geschlossenheit in einem lückenlosen Körper aufweisen. Im Gegensatz zum »Verbundgefüge« der Teile eines organischen Körpers können die körperlich nicht vereinigten Gefüge von Lebewesen, zwischen denen ökologische Wechselwirkungen bestehen, mit R. Wolterecks Begriff als *Verteilgefüge* bezeichnet werden.²³⁸ Denn die Komponenten dieser Systeme, die Organismen, verfügen über eine Art von Mobilität, Flexibilität und Opportunismus, die keine strenge Bindung an einzelne Systeme voraussetzt. Die Ökologie kann demzufolge als die Organisationslehre von räumlich zerstreuten Systemen, von Systemen, deren Elemente keine dauernde Kontiguität aufweisen und die damit keine Gestalteinheiten bilden, bestimmt werden.

Hinsichtlich der Integration und Regulation könnte damit auch ein Kontinuum zwischen Organismen und Ökosystemen angenommen werden. Die Integration des Systems könnte z.B. mittels V.N. Beklemishevs Konzept des »Grads der Mutualität« gemessen werden: Ein System tendiert umso mehr zur Form eines Organismus, je stärker seine Teile ihre Individualität aufgeben und ihre Tätigkeit und Erhaltung der Erhaltung des Systems unterordnen (↑Organismus: »Organismizität«; Abb. 357).²³⁹

Autökologie, Synökologie und Demökologie

Die Unterscheidung von Aut- und Synökologie ist abgeleitet von der Gliederung der Pflanzengeografie in aut- und synökologische, die C. Schröter 1902 einführt.²⁴⁰ Die Synökologie betrifft nach Schröter die »Oekologie der Pflanzengesellschaften«; die autökologische Pflanzengeografie hat es dagegen mit der »Oekologie der einzelnen Spezies« zu tun.²⁴¹ Schröter trennt mit seiner terminologischen Gegenüberstellung von Autökologie und Synökologie die beiden Hinsichten, die von Haeckel im Begriff der Ökologie vereint wurden: das Studium der Beziehungen des Organismus zu seiner Umwelt und der Wechselbeziehungen der Organismen verschiedener Arten zueinander (s.o.).

Zur Bezeichnung einer dritten grundlegenden ökologischen Disziplin führt F. Schwerdtfeger 1963 den

Terminus *Demökologie* ein.²⁴² Das Bezugsobjekt der Autökologie ist nach Schwerdtfeger der Organismus, das der Synökologie das »heterotypische Organismenkollektiv« und das der Demökologie das »homotypische Organismenkollektiv (Population)«.²⁴³ Die Ökologie von Arten heißt auch mit einem Terminus, den G. Turesson 1923 prägt, *Genökologie* (»genecology«).²⁴⁴

Eine ähnlich gelagerte Unterscheidung führt C.C. Adams 1913 ein, indem er zwischen *Individualökologie* (»individual ecology«), *Aggregatökologie* (»aggregate ecology«) und *Assoziationsökologie* (»associate ecology«) unterscheidet.²⁴⁵ Ein ökologisches Aggregat besteht nach Adams aus Organismen, die zur gleichen Verwandtschaftsgruppe gehören, z.B. den Angehörigen einer Familie; eine ökologische Assoziation setzt sich dagegen aus Organismen verschiedener taxonomischer Einheiten zusammen, die den gleichen Lebensraum bewohnen.

Das Konzept der Autökologie wird 1979 von W. Schwenke vehement abgelehnt, weil es seiner Meinung nach keine eigene Wissenschaft der Umweltbeziehung in der Biologie geben kann: »Die aus dem Zusammenhang gerissenen, den Umwelteinfluß betreffenden Fragen aus allen Disziplinen der Zoologie ergeben, nebeneinandergestellt, noch keine eigene Disziplin.«²⁴⁶ Schwenke fordert daher die »Auflösung« des Begriffs »Autökologie«. Eine Lehre des Umweltbezugs von Organismen hat nach Schwenke keine methodische und systematische Kohärenz. Andere Autoren, wie U. Lundberg, stimmen Schwenke darin zu.²⁴⁷ Es kann aber auch dafür argumentiert werden, die ↑Ethologie als die umfassende Lehre von der Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt zu verstehen (wie dies z.B. bei G. Tembrock oder auch Lundberg der Fall ist). Dass es in der Ethologie zentral um das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt geht, machen bereits die obersten Titel deutlich, mit denen die Ethologen die Verhaltensweisen von Organismen in ein System bringen: Nahrungssuche und -aufnahme, Schutzverhalten, Partnersuche und Paarung sowie Brutpflege (↑Verhalten: Tab. 300). Aufgrund ihrer Ausrichtung auf den Umweltbezug des einzelnen Organismus weist die Autökologie also zumindest erhebliche Überschneidungen mit der Ethologie auf.

Fragwürdig ist es auch, die Demökologie als eine Teildisziplin der Ökologie aufzufassen. Denn einiges spricht dafür, die Populationsbiologie nicht vollständig der Ökologie unterzuordnen (↑Population). Im Gegensatz zur Synökologie, der eigentlichen Ökologie, beschränkt sich die Populationsbiologie auf die Thematisierung der Population nur einer Art:

ihre Struktur und Dynamik, gemessen als Individuendichte, räumliche Verteilung, Merkmalsverteilung der Individuen (z.B. Alter, Geschlecht, Gesundheitszustand), Wachstum etc. Sie zielt damit nicht unmittelbar auf die Untersuchung interspezifischer Systeme von sich wechselseitig bedingenden Organismen – dem eigentlichen Gegenstand der Ökologie.²⁴⁸

Mesologie

Der Terminus »Mesologie« zur Bezeichnung der Lehre vom Umweltverhältnis der Organismen wird 1860 von L.-A. Bertillon eingeführt (abgeleitet von »μέσος« »Mitte, Mittelpunkt, Abstand«; Bertillon übersetzt es als »Milieu«).²⁴⁹ Bertillon bestimmt die Mesologie als »Umweltwissenschaft«: »Science des milieux, ou science qui a pour objet la connaissance des rapports qui relient les êtres vivants aux milieux dans lesquels ils sont plongés.«²⁵⁰ Den Ausdruck **Umweltwissenschaft** führt C. Robin 1849 ein und koordiniert die damit bezeichnete Teildisziplin der Biologie mit der Anatomie und Physiologie (»l'anatomie, la science des milieux et la physiologie«).²⁵¹ Besonders die wechselseitigen Einflüsse (»influences réciproques«) von Organismus und Umwelt und die daraus resultierenden Modifikationen des Organismus (und der Umwelt) bilden nach Bertillon den Gegenstand der Mesologie.²⁵² Die Mesologie steht auch in der Einteilung Bertillons als dritte Grundlagendisziplin der Biologie neben Anatomie und Physiologie.²⁵³ Bertillon weitet die Mesologie auch in Richtung der Soziologie und Pädagogik aus, insofern diese sich mit der Beeinflussung und Veränderung des Menschen durch seine Umwelt befassen. Im Gegensatz zur Ökologie steht im Mittelpunkt der Mesologie im Sinne Bertillons die Untersuchung des einzelnen Organismus in seiner Beeinflussung durch die Umwelt; die Organisation von Organismen verschiedener Arten zu ↑Ökosystemen spielt dagegen eine geringe Rolle.

Der Terminus »Mesologie« kann sich insgesamt nicht durchsetzen und wird im 20. Jahrhundert kaum verwendet. »Umweltwissenschaft« ist dagegen seit den späten 1950er Jahren ein weitgehend synonym zu »Ökologie« gebrauchter Ausdruck (engl. Major 1958: »environmental science«²⁵⁴). Besonders Fragen des Managements der (vom Menschen veränderten) Umwelt und des Umweltschutzes (↑Bioethik) werden seit den 1970er Jahren unter dem Titel der Umweltwissenschaft(en) diskutiert.²⁵⁵

Als alternative Bezeichnung findet sich seit den 1940er Jahren auch der Terminus *Umweltforschung* (Eidmann 1941).²⁵⁶ Der Ausdruck *Umweltlehre*, den J. von Uexküll 1937 verwendet, ist dagegen mit des-

sen spezifischem Verständnis des Umweltbegriffs verbunden (↑Umwelt).²⁵⁷

Ökophysiologie und Ökomorphologie

Die Behandlung physiologischer Fragestellungen vor einem ökologischen Hintergrund wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts »Ökophysiologie« genannt (franz. Chauvin 1949: »ecophysiologie«).²⁵⁸ Bereits Ende des 19. Jahrhunderts erscheint die Bezeichnung *ökologische Physiologie* (MacMillan: »ecological physiology«: »that branch of biological science which treats of the adaptations of bodily or organic functions to outward forces«).²⁵⁹ Botaniker verfolgen ökophysiologische Fragen seit dem 19. Jahrhundert, indem sie die Abhängigkeit des Pflanzenwachstums von den Standortbedingungen, insbesondere den Faktoren Feuchtigkeit, Temperatur und Licht untersuchen. Genaue Messungen dieser Faktoren setzen mit den Arbeiten von F.E. Clements, J. Wiesner und G. Kraus zu Beginn des 20. Jahrhunderts ein.²⁶⁰ Später ist es v.a. der Wasserhaushalt, der im Zentrum ökophysiologischer Studien von Botanikern steht.²⁶¹ Von ihnen werden – ebenso wie von Ökophysiologen im Bereich der Zoologie, bei denen sich der Ausdruck allerdings erst Mitte der 1980er Jahren etabliert²⁶² – die spezifischen Anpassungserscheinungen der Organismen an ihren Lebensraum untersucht.

Eine ähnliche Wortgeschichte weist der Ausdruck **Ökomorphologie** auf. Er erscheint Mitte des 20. Jahrhunderts zuerst im Französischen, allerdings im Rahmen von botanischen Untersuchungen (Homès et al. 1951: »Ecomorphologie«).²⁶³ Bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts ist aber die Formulierung *ökologische Morphologie* in Gebrauch (MacMillan 1898: »ecological morphology«²⁶⁴). Der Pflanzengeograf A. Engler bemerkt 1899: »Die ökologische Morphologie, Anatomie und Pflanzengeographie [...] hat zu zeigen, wie die ganze Organisation einer Pflanze gewissermaßen den Stempel der sie beherrschenden Faktoren zur Schau trägt«.²⁶⁵ C. J. van der Klaauw sieht die Aufgabe der ökologischen Morphologie 1948 in der Untersuchung des Verhältnisses zwischen der Gestalt von Organismen und ihrer Umwelt: »Closely connected with functional morphology, ecological morphology occupies itself with the connection between the shape of the animal in its entirety and its surroundings, the latter to be taken in its widest sense. For the greater part these questions are connected with the animal's way of living and the function of its organs in the surroundings in which it lives«.²⁶⁶

Nachweise

- 1 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 238; vgl. II, 236; Uschmann, G. (1970). *Opređenje Ernstom Haeckelem ponjatija „Ekologija“* [russ.]. In: *Očerki po istorii ekologii*.
- 2 Vgl. Oehser, P.H. (1959). The word "ecology". *Science* 129, 992.
- 3 Vgl. Harding, W. (1965). Thoreau and "ecology": correction. *Science* 149, 707; McIntosh, R.P. (1975). "Ecology": a clarification. *Science* 188, 1258.
- 4 Vgl. Bessey, C.E. et al. (1902). *Science* 15, 593-594; 747-749; 792-793; 971-976; 993.
- 5 Nachweise für Tab. 198: Haeckel (1866): I, 8; II, 236; 286; ders. (1868/70). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*: 645; ders. (1870). Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. *Jenaische Z. Med. Naturwiss.* 5, 353-370: 365.
- 6 Haeckel (1866): II, 234f.
- 7 a.a.O.: I, 154.
- 8 a.a.O.: II, 191ff.; 236.
- 9 Vgl. Cooper, G. (2003). *The Science of the Struggle for Existence*: 6.
- 10 Reiter, H. (1885). *Die Consolidation der Physiognomik als Versuch einer Oekologie der Gewächse*.
- 11 Adams, C.C. (1913). *Guide to the Study of Animal Ecology*.
- 12 Vgl. auch: Jordan, D.S. & Kellogg, V.L. (1901). *Animal Life. A First Book of Zoology*.
- 13 Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.* 50, 221-246: 222.
- 14 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 184.
- 15 Dilthey, W. (1883). *Einleitung in die Geisteswissenschaften. Versuch einer Grundlegung für das Studium der Gesellschaft und der Geschichte* (Gesammelte Schriften, Bd. 1, Stuttgart 1979): 50.
- 16 Simmel, G. (1906/12). *Die Religion* (Gesamtausgabe, Bd. 10, Frankfurt/M., 1995, 39-118): 78.
- 17 Simmel, G. (1908). *Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung* (Gesamtausgabe, Bd. 11, Frankfurt/M. 1992): 18; vgl. ders. (1917). *Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft* (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 70.
- 18 Nachweise für Tab. 199: Drude, O. (1906). The position of ecology in modern science. In: Rogers, H.J. (ed.). [International] Congress of Arts and Science St. Louis 1904, vol 5, 179-190: 186; Shelford, V.E. (1913). *Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology* (Chicago 1937): 1; Elton, C. (1927). *Animal Ecology*: 1; Hesse, R. (1927). *Die Ökologie der Tiere, ihre Wege und Ziele*. *Naturwiss.* 15, 942-946: 944; Shelford, V.E. (1929). *Laboratory and Field Ecology*: 2; Thienemann, A. (1939). *Grundzüge einer allgemeinen Ökologie*. *Arch. Hydrobiol.* 35, 267-285: 279; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*: 1; Friederichs, K. (1957). *Der Gegenstand der Ökologie*. *Stud. Gen.* 10, 112-144: 124; Andrewartha, H.G. (1961). *Introduction to*

- the Study of Animal Populations: 10; Odum, E.P. (1962). Relationship between structure and function in the ecosystem. *Japanese Journal of Ecology* 12, 108-118: 108; Odum, E.P. (1964). The new ecology. *BioScience* 14, 14-16: 15; Krebs, C.J. (1972). Ecology. *The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*: 4; Pianka, E.R. (1973). *Evolutionary Ecology*: 3; Ricklefs, (1973). *Ecology*: 11; McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. (1973). *General Ecology*: 4; Larcher, W. (1973). *Ökologie der Pflanzen*: 5; Likens, G.E. (1992). *The Ecosystem Approach. Its Use and Abuse*: 8; Cooper (2003): 4.
- 19 Haeckel, E. (1890). *Plankton-Studien*. Jena. Z. Naturwiss. 25, 232-336: 250.
- 20 Haeckel, E. (1874/1903). *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*, 2 Bde.: I, 100 (noch nicht in der vierten Auflage von 1891!).
- 21 Burdon-Sanderson, J.S. (1893). Inaugural address. *Nature* 48, 464-472: 465.
- 22 Vgl. Cittadino, E. (1980). Ecology and the professionalization of botany in America, 1890-1905. *Stud. Hist. Biol.* 4, 171-198; McIntosh, R.P. (1983). Pioneer support for ecology. *BioScience* 33, 107-112.
- 23 Adams, C.C. (1917). The new natural history – ecology. *Amer. Mus. J.* 7, 491-494; Elton, C. (1927). *Animal Ecology*.
- 24 Vgl. McIntosh, R.P. (1985). *The Background of Ecology*: 4.
- 25 Peters, R.H. (1980). From natural history to ecology. *Persp. Biol. Med.* 23, 191-203; ders. (1991). *A Critique for Ecology*: 53.
- 26 Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. *Philosophische Grundlagen der Taxonomie*: 49f.
- 27 Vgl. McIntosh (1985): 9ff.; Acot, P. (1988). *Histoire de l'écologie*: 9ff.
- 28 Schramm, E. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). *Arch. Gesch. Naturwiss.* 7, 355-358: 355.
- 29 Voorhees, D.W. (ed.) (1983). *Concise Dictionary of American History*: 317.
- 30 Acot (1988): 48.
- 31 Limoges, C. (1971). *Economie de la nature et idéologie juridique chez Linné*. *Proc. XIII. Int. Congr. Hist. Sci.* 9, 25-30; Oldroyd, D.R. (1980). *Darwinian Impacts*.
- 32 Haeckel, E. (1868/70). *Natürliche Schöpfungs-Geschichte*: 645.
- 33 Hutchinson, G.E. (1965). *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*.
- 34 Stauffer, R.C. (1957). Haeckel, Darwin, and ecology. *Quart. Rev. Biol.* 32, 138-144; Mason, H.L. & Langenheim, J.H. (1961). Natural selection as an ecological concept. *Ecology* 42, 158-165; Harper, J.L. (1967). A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 55, 247-270.
- 35 Acot (1988): 17.
- 36 Vgl. Preus, A. (1997). Some ancient ecological myths and metaphors. In: Robinson, T.M. & Westra, L. (eds.). *The Greeks and the Environment*, 11-18; McGowan Tress, D. (1997). The philosophical genesis of ecology and environmentalism. In: ebd., 33-42; Westra, L. (1997). Aristotelian roots of ecology: causality, complex systems theory, and integrity. In: ebd., 83-98; DeMarco, C.W. (1997). The greening of Aristotle. In: ebd., 99-119; Pietarinen, J. (2004). Plato on diversity and stability in nature. In: Oksanen, M. & Pietarinen, J. (eds.) *Philosophy and Biodiversity*, 85-100.
- 37 Vgl. Ross Kiester, A. (1980). Natural kinds, natural history and ecology. *Synthese* 43, 331-342.
- 38 Trepl, L. (1987). *Geschichte der Ökologie*. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart: 72ff.
- 39 Glacken, C.J. (1967). *Traces on the Rhodian Shore*: 423.
- 40 Anaximander (Diels/Kranz) 12A9; nach Simplicios, zu Aristoteles' *Physik* 24, 17; Übers. nach: Jaeger, W. (1953). *Die Theologie der milesischen Naturphilosophie* (in: Gadamer, H.-G. (Hg.). *Um die Begriffswelt der Vorsokratiker*, Darmstadt 1968, 49-87): 82.
- 41 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. nach Jaeger (1953): 84; vgl. Meyer-Abich, K.M. (1997). *Praktische Naturphilosophie. Erinnerung an einen vergessenen Traum*: 220ff.; Ziegler, S. (2001). Götter gegenüber Menschen: Heraklits Fragment 62. In: Schmidt, M.G. & Bisang, W. (Hg.). *Philologica et linguistica. Historia, pluralitas, universitas*, 512-528.
- 42 Seneca, *Naturales quaestiones* (Darmstadt 1995): 190 (III, 10, 3).
- 43 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (dt. *Die Oeconomie der Natur*, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneiwissenschaft, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, Bd. 2, 1-56): 56.
- 44 Theophrast, *Historia plantarum* II, 2.8.
- 45 Bodenheimer, F.S. (1954). Aristotle, the father of animal ecology. In: Homenaje a Millas-Vallicrosa, vol. 1, 165-182.
- 46 Hughes, J.D. (1979). Ecology in ancient Greece. *Inquiry* 18, 115-125: 122.
- 47 Acot, P. (1988). *Histoire de l'écologie*: 12f.
- 48 Ficino, M. (1469). *De amore* (dt. *Über die Liebe oder Platons Gastmahl*, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r).
- 49 Spinoza, B. (1665). [Brief an Heinrich Oldenburg vom 20. November 1665] (*Opera*, Bd. 4, hg. C. Gebhardt, Heidelberg 1925): 173 (32. Brief); vgl. Cheung, T. (2004). *Die Ordnung des Organischen. Zur Begriffsgeschichte organischer Einheit bei Charles Bonnet, Spinoza und Leibniz*. *Arch. Begriffsgesch.* 46, 87-108: 97.
- 50 Shaftesbury, Third Earl of (A.A. Cooper) (1699/1711). *An Inquiry Concerning Virtue, or Merit* (Standard Edition. *Complete Works, Selected Letters and Posthumous Writings*, vol. II. 2, Moral and Political Philosophy, Stuttgart-Bad Cannstatt 1984): 48.
- 51 a.a.O.: 50.
- 52 ebd.
- 53 Vgl. Strube, I. (1960). Die Phlogistontheorie Georg Ernst Stahls (1659-1734) in ihrer historischen Bedeutung. *NTM Z. Gesch. Naturwiss. Technik Medizin* 1, 27-51: 44; Teich, M. (1982). Circulation, transformation, conservation of matter and the balancing of the biological world in the eighteenth century. In: Montalenti, G. & Rossi, P. (eds.). *Lazzaro Spallanzani e la Biologia del Settecento*, 363-380: 364; Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs. Ideen-

geschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf: 164.

54 Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des cristaux et sur la génération & le mécanisme organique des plantes et des animaux: 165.

55 Vgl. Schramm, E. (Hg.) (1984). Ökologie-Lesebuch. Ausgewählte Texte zur Entwicklung ökologischen Denkens: 30; ders. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). Arch. Gesch. Naturwiss. 7, 355-358.

56 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (lat. in: *Amoenitates academicae*, Bd. 2, 3. Aufl (1787), 2-58; dt. Die *Oeconomie der Natur*, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneiwissenschaft, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, Bd. 2, 1-56).

57 Linné (1749; dt. 1777): 1.

58 Digby, K. (1658). A late discourse made in a solemn assembly [...] touching the cure of wounds by the powder of sympathy (Übers. aus Französ. von R. White): 53; vgl. Kircher, A. (1667). *Magneticum naturæ regnum*: [...] *qua occultæ prodigiosarum quarundam motionum vires & proprietates, quæ in triplici naturæ oeconomia nonnullis in corporibus noviter detectis observantur* [...]; Cosmius, H. (1687). *Magna naturæ oeconomia*; vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. *Quart. Rev. Biol.* 48, 322-350: 335; Schramm, E. (1985). Naturhaushalt. *Arch. Gesch. Naturwiss.* 13, 649-652.

59 Ménuret (1765). *Oeconomie animale*. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). *Encyclopédie*, Bd. 11, 361; Flemyng, M. (1759). An Introduction to Physiology, Being a Course of Lectures upon the Most Important Parts of the Animal *Oeconomy*.

60 Linné (1749; dt. 1777): 1f. (1749, lat. 1787): 2f.; vgl. Egerton (1973): 336.

61 Vgl. Schramm (1997): 149.

62 Linné, C. von (1749). *Pan suecicus*; ders. (1758). *Pandora insectorum*.

63 Pulteney, R. (1781). A General View of the Writings of Linnaeus: 318.

64 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 12f.; vgl. Worster, D. (1977/94). *Nature's Economy. A History of Ecological Ideas*: 47f.

65 Bruckner (1768): 133.

66 Darwin, C. (1856-58). [Manuscript 10.2] (Chap. 6 »On Natural Selection«), fol. 11; 34; vgl. Stauffer, R.C. (1960). Ecology in the long manuscript version of Darwin's Origin of Species and Linnaeus' *Oeconomy of Nature*. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 104, 235-241: 237.

67 Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie* (*Œuvres*, Bd. I, Neuchâtel 1779): xlvii.

68 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (*Œuvres*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 283.

69 a.a.O.: I, 286.

70 a.a.O.: I, 290.

71 a.a.O.: I, 93 (I, 7).

72 Hume, D. (1779). *Dialogues Concerning Natural Religion*. (*Philosophical Works*, vol. II, London 1874, 375-468): 416.

73 Rousseau, J.-J. (1762). *Émile ou de l'éducation* (*Œuvres complètes*, Bd. 4, Paris 1969, 245-877): 580.

74 Vgl. Worster, D. (1977/94). *Nature's Economy*: 37.

75 a.a.O.: 41.

76 a.a.O.: 30.

77 Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 332.

78 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 427.

79 Kant, I., *Opus postumum* (AA, Bde. XXI und XXII): XXII, 505.

80 a.a.O.: XXI, 566.

81 a.a.O.: XXII, 534.

82 a.a.O.: XXII, 505; vgl. Düsing, K. (1968). Die Teleologie in Kants Weltbegriff: 158f.

83 a.a.O.: XXII, 506; vgl. XXI, 566.

84 a.a.O.: XXII, 300.

85 a.a.O.: XXII, 549; vgl. XXI, 570.

86 Kant (1790): 427.

87 Kant, *Opus postumum*: XXI, 196; vgl. 215; XXII, 276; Heimsoeth, H. (1940-41). Kants Philosophie des Organischen in den letzten Systementwürfen. *Bl. deutsche Philos.* 14, 81-108: 102ff.

88 Blumenbach, J.F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*: 14.

89 Forster, G. (1781). Ein Blick in das Ganze der Natur (Werke in vier Bänden, hg. v. G. Steiner, Bd. 2, Frankfurt/M. 1969, 9-32): 21.

90 a.a.O.: 22.

91 Priestley, J. (1772). On different kinds of air. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 62, 147-264: 193.

92 Lavoisier, A.L. de (1792). Prix proposé par l'académie des sciences pour l'année 1794 (*Œuvres*, Bd. VI, ed. É. Grimaux, Paris 1893, 33-38): 33.

93 a.a.O.: 34.

94 ebd.

95 Bichat, X. (1800). *Recherches physiologiques sur la vie et la mor* (Genève 1962): 46.

96 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe: 104.

97 Liebig, J. von (1840/43). Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie: 237.

98 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 230.

99 Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 135.

100 Lyon, J. & Sloan, P.R. (ed.) (1981). From Natural History to the History of Nature. Readings from Buffon and his Critics.

101 Cannon, S.F. (1978). Science in Culture. The Early Victorian Period: 105.

102 Reiter, H. (1885). Die Consolidation der Physiognomik als Versuch einer Oekologie der Gewächse: 5.

103 Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 123.

104 Worster, D. (1977/94). *Nature's Economy*: 198.

105 Drude, O. (1890). *Handbuch der Pflanzengeographie*; vgl. Moss, C.E. (1910). The fundamental units of vegetation: historical development of the concepts of plant association and the plant formation. *New Phytol.* 9, 18-53: 31.

106 Schimper, O. (1898). *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*.

- 107 Warming, E. (1895). *Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi* (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896).
- 108 Zur Wortform vergleiche bereits: Cowles, H.C. (1909). Review "Ecology of Plants". *Bot. Gaz.* 48, 149-152.
- 109 Merriam, C.H. (1892). The geographical distribution of life in North America, with special reference to the Mammalia. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 7, 1-64.
- 110 Semper, K.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, 2 Bde.: I, 33ff.
- 111 a.a.O.: I, 40.
- 112 a.a.O.: II, 160.
- 113 Forbes, S.A. (1887). The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Assoc. Peoria, Illinois*, 77-87.
- 114 Vgl. McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 65; 74f.
- 115 Forbes, S.A. (1908). The mid-summer bird life of Illinois: a statistical study. *Amer. Nat.* 42, 505-519: 507.
- 116 Forbes, S.A. (1894). Illinois State Laboratory of Natural History, Semi-Annual Report for 1893-94: 24; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 17.
- 117 Spencer, H. (1867/99). *The Principles of Biology*, vol. 2: 398f. (noch nicht in der 1. Aufl.!).
- 118 a.a.O.: 400f.
- 119 a.a.O.: 408.
- 120 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 2, 483-553: 485; Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwissenschaftl. Wochenschr. N.F.* 17, 281-290; 297-303: 300; ders. (1925). Der See als Lebensinheit. *Naturwiss.* 13, 589-600: 591.
- 121 Thienemann (1918): 303.
- 122 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebensseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. *Naturwiss.* 15, 153-157; 182-186: 155.
- 123 Taylor, L.R. & Elliott, J.M. (1981). The first fifty years of the *Journal of Animal Ecology*. *J. Anim. Ecol.* 50, 951-971.
- 124 Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen oder Tieren. *Ber. Kommiss. wiss. Unters. Deutsch. Meere Kiel* 5, 1-108; vgl. Lussenhop, J. (1974). Victor Hensen and the development of sampling methods in ecology. *J. Hist. Biol.* 7, 319-337.
- 125 Petersen, C.G.J. (1913). Valuation of the sea, II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Danish Biol. Stat.* 21, 1-44; ders. (1918). The sea bottom and its production of fish-food. *Rep. Danish Biol. Stat.* 25, 1-62.
- 126 Pound, R. & Clements, F.E. (1898). A method of determining the abundance of secondary species. *Minnes. Bot. Stud.* 2, 19-24.
- 127 Stephen, A.C. (1933). Studies on the Scottish marine fauna: quantitative distribution of the Echinoderms and the natural faunistic divisions of the North Sea. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 57, 601-616; 777-787: 784.
- 128 Whittaker, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* 42, 207-264; McIntosh, R.P. (1967). The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.* 33, 130-187.
- 129 Hutchinson, G.E. & Deevey, E.S. Jr. (1949). Ecological studies on populations. *Surv. Biol. Progr.* 1, 325-359: 327.
- 130 Dahl, F. (1898). Experimentell-statistische Ethologie. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 8, 121-131.
- 131 Wasmann, E. (1901). Biologie oder Ethologie? *Biol. Centralbl.* 21, 391-400.
- 132 Adams, C. (1917). The new natural history – ecology. *Amer. Mus. J.* 17, 491-494.
- 133 Drude, O. (1906). The position of ecology in modern science. In: Rogers, H.J. (ed.). [International] Congress of Arts and Science St. Louis 1904, vol 5, 179-190.
- 134 Moore, B. (1920). The scope of ecology. *Ecology* 1, 3-5; vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy 1977/85): 203.
- 135 Bertalanffy, L. von (1927). Studien über theoretische Biologie. *Biolog. Zentralbl.* 47, 210-242: 237.
- 136 Vgl. Cox, D.L. (1979). Charles Elton and the Emergence of Modern Ecology (Diss. Washington Univ., Saint Louis, Missouri).
- 137 Vgl. Worster (1977/94): 295ff.; McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 91; Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 167.
- 138 Elton, C. (1927). *Animal Ecology*: 68.
- 139 Odum, E. et al. (1964). The new ecology. *BioScience* 14, 14-16.
- 140 Scudo, F.M. & Ziegler, J.R. (1978). The Golden Age of Theoretical Ecology, 1923-1940.
- 141 Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The Distribution and Abundance of Animals: 411; Peters, R.H. (1991). A Critique for Ecology.
- 142 Schroeder, H. (1919). Die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke auf der Erde. *Naturwiss.* 7, 8-12.
- 143 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*.
- 144 Transeau, E. (1926). The accumulation of energy by plants. *Ohio J. Sci.* 26, 1-10; vgl. auch schon: Becquerel, E. (1868). La lumière.
- 145 Juday, C. (1940). Annual energy budget of an inland lake. *Ecology* 21, 438-450.
- 146 Wells, H.G., Huxley, J. & Wells, G.P. (1939). *The Science of Life*: 961.
- 147 Vgl. Odum, E.P. (1968). Energy flow in ecosystems: a historical review. *Amer. Zool.* 8, 11-18.
- 148 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-417; vgl. Kozlovsky, D.G. (1968). A critical evaluation of the trophic level concept, I. Ecological efficiencies. *Ecology* 49, 48-60; Cook, R.E. (1977). Raymond Lindeman and the trophic-dynamic concept in ecology. *Science* 198, 22-26.
- 149 Hutchinson, G.E. (1942). Addendum. In: Lindeman (1942), 417-418: 417.
- 150 Odum, E.P. (1953). *Fundamentals of Ecology*.
- 151 Smith, F.E. (1967). First Annual Report of the Analysis of Ecosystems; ders. (1968). The International Biological Program and the science of ecology. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 60, 5-11; Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauer mann, J. (Hg.) (1986). *Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986*.
- 152 Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979). Pattern and

Process in a Forested Ecosystem.

- 153** Odum, E. et al. (1964). The new ecology. *BioScience* 14, 14-16; Patten, B.C. (1966). Systems ecology: a course sequence in mathematical ecology. *BioScience* 16, 593-598; ders. (ed.) (1971-76). *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, 4 vols.; Van Dyne, G.M. (1966). *Ecosystems, systems ecology, and systems ecologists* (in: Shugart, H.H. & O'Neill, R.V. (eds.) (1979). *Systems Ecology*, 67-89); Watt, K.E.F. (ed.) (1966). *Systems Analysis in Ecology*; Jeffers, J.N.R. (1978). *An Introduction to Systems Analysis with Ecological Applications*.
- 154** Odum (1964): 15.
- 155** Watt, K.E.F. (1966). The nature of systems analysis. In: Watt, K.E.F. (ed.). *Systems Analysis in Ecology*, 1-14: 2.
- 156** Vgl. Haila, Y. (1982). Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology. *Ann. Zool. Fenn.* 19, 255-263; Mentis, M.T. (1988). Hypothetico-deductive and inductive approaches in ecology. *Functional Ecology* 2, 5-14.
- 157** MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373-387; MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*.
- 158** Simberloff, D. Wilson, E.O. (1969). Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques. *Ecology* 50, 267-278; Wilson, E.O. & Simberloff, D. (1969). Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology* 50, 278-296.
- 159** Redfield, A.C. (1958). The inadequacy of experiment in marine biology. In: Buzzati-Traverso, A.A. (ed.). *Perspectives in Marine Biology*, 17-26: 18.
- 160** Shelford, V.E. (1929). *Laboratory and Field Ecology*: 3.
- 161** Vgl. Diamond, J. (1986). Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. In: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.). *Community Ecology*, 3-22.
- 162** Vgl. Hairston, N.G. (1989). *Ecological Experiments*.
- 163** Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.) (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*; Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54, 129-136.
- 164** Vgl. Simberloff, D. (1980). A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. *Synthese* 43, 3-39: 13ff.
- 165** Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*: 6; Huxley, J.S. (1954). The evolutionary process. In: Huxley, J.S., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). *Evolution as a Process*, 1-23: 21; Haskell, G. (1955). Man, polyploidy and fruit tree growing in Britain. *Evolution* 9, 291-301: 291; Orians, G.H. (1962). Natural selection and ecological theory. *Amer. Nat.* 96, 257-263: 262.
- 166** Allee et al. (1949): 87; Odum, E.P. (1958). Ecology course at Woods Hole. *AIBS Bulletin* 8, 36.
- 167** Allee et al. (1949): 6.
- 168** a.a.O.: 87.
- 169** Huxley (1954): 21.
- 170** May, R. (1974). Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186, 645-647; ders. (1976). Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459-467; ders. (1986). When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B* 228, 241-266.
- 171** Vgl. Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance variability, history and coexistence. In: Diamond, J.M. & Case, T.J. (eds.). *Community Ecology*, 229-239; DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.* 57, 1-21.
- 172** Vgl. Pickett, S.T.A., Kolasa, J. & Jones, C.G. (1994). *Ecological Understanding*; Capuccino, N. (1995). Novel approaches to the study of population dynamics. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). *Population Dynamics*, 3-18.
- 173** Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50, 461-471; Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37, 306-312; Hanski, I. & Gilpin, M. (1991). *Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain*. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 3-16.
- 174** Vgl. Watt, K.E.F. (1973). *Principles of Environmental Science*.
- 175** Liebig, J. von (1855). *Die Grundsätze der Agricultur-Chemie mit Rücksicht auf die in England angestellten Untersuchungen*: 21 (33. Grundsatz).
- 176** Shelford, V.E. (1911). Physiological animal geography. *J. Morphol.* 22, 551-618: 598; vgl. ders. (1913). *Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region*: 303.
- 177** Merriam, C.H. (1894). Laws of temperature control on the geographic distribution of terrestrial plants and animals. *Nat. Geogr. Mag.* 6, 229-238.
- 178** Bergmann, C. (1847). Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 1, 595-708; vgl. Coleman, W. (1979). Bergmann's rule. Animal heat as a biological phenomenon. *Stud. Hist. Biol.* 3, 67-88.
- 179** Verhulst, P.-F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys. Observ. Bruxelles* 4, 113-121; Pearl, R. & Reed, C.J. (1920). On the rate of growth of the populations of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 6, 275-288.
- 180** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 112.
- 181** Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*; Volterra, V. (1926). *Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi*. *Mem. Accad. Nazionale Lincei* (ser. 6) 2, 31-113.
- 182** Semper, C.G. (1880). *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*, 2 Tle.: I, 63f.
- 183** Thienemann, A. (1918). *Lebensgemeinschaft und Lebensraum*. *Naturwiss. Wochenschr.* N.F. 17, 281-290; 297-303; ders. (1939). *Grundzüge einer allgemeinen Ökologie*. *Arch. Hydrobiol.* 35, 267-285: 275.
- 184** Gause, G.F. (1934). *The Struggle for Existence*.

- 185** Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93, 145-159.
- 186** Van Valen, L. & Pitelka, F. (1974). Commentary: Intellectual censorship in ecology. *Ecology* 55, 925-926; vgl. Margalef, R. (1963). On certain unifying principles in ecology. *Amer. Nat.* 97, 357-374; Levandowsky, M. (1977). A white queen speculation. *Quart. Rev. Biol.* 52, 383-386.
- 187** Whittaker, R.H. & Levin, S.A. (1977). The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theor. Pop. Biol.* 12, 117-139.
- 188** Hagen, J.B. (1989). Research perspectives and the anomalous status of modern ecology. *Biol. Philos.* 4, 433-455; Peters, R.H. (1991). A Critique for Ecology.
- 189** Shrader-Frechette, K.S. & McCoy, E.D. (1993). Method in Ecology: 150.
- 190** Odum, E.P. (1977). The emergence of ecology as a new integrative discipline. *Science* 195, 1289-1293; McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 4.
- 191** Carpenter, S.R. et al. (1995). Ecosystem experiments. *Science* 269, 324-327.
- 192** Lawton, J.H. (1995). Ecological experiments with model ecosystems. *Science* 269, 328-331.
- 193** Shrader-Frechette, K.S. & McCoy, E.D. (1994). Applied ecology and the logic of case studies. *Philos. Sci.* 61, 228-249.
- 194** Peters (1991): 81f.; 261f.
- 195** Hilborn, R. & Stearns, S.C. (1982). On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheor.* 31, 145-164.
- 196** Platt, J.R. (1964). Strong inference. *Science* 146, 347-353.
- 197** Quinn, J.F. & Dunham, A.E. (1983). On hypothesis testing in ecology and evolution. *Amer. Nat.* 122, 602-617.
- 198** Hilborn & Stearns (1982).
- 199** Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 198.
- 200** Hayes, E.C. (1908). Sociology and psychology; sociology and geography. *Amer. J. Sociol.* 14, 371-407: 395; vgl. [Morris, G.J.]. Summer meeting, July 1914. *J. Ecol.* 2, 202-203: 203.
- 201** Marsh, G.P. (1874). The Earth as Modified by Human Action; Ritchie, J. (1920). The Influence of Man on Animal Life in Scotland.
- 202** Allee, W.C. (1931). Animal Aggregation. A Study in General Ecology; Adams, C.C. (1935). The relation of general ecology to human ecology. *Ecology* 16, 316-335.
- 203** McKenzie, R.D. (1925). The ecological approach to the study of the human community. In: Park, R.E., Burgess, E.W. & McKenzie, R.D. (eds.). *The City*, 63-79; Anderson, N. & Lindeman, E.C. (1928). *Urban Sociology*.
- 204** Wells, H.G., Huxley, J.S. & Wells, G.P. (1934). *The Science of Life*: 962.
- 205** Barrow, H.H. (1923). Geography as human ecology. *Ann. Assoc. Amer. Geogr.* 13, 1-14.
- 206** Friederichs, K. (1934). Vom Wesen der Ökologie. *Sudh. Arch. Gesch. Med. Naturwiss.* 27, 277-285: 282.
- 207** ebd.; vgl. ders. (1937). Ökologie als Wissenschaft von der Natur oder Biologischen Raumforschung.
- 208** Thienemann, A. (1941). Vom Wesen der Ökologie. *Biologia Generalis* 15, 312-331: 324; vgl. ders. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. *Arch. Hydrobiol.* 35, 267-285: 279.
- 209** Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. *Stud. Gen.* 10, 112-144: 119; vgl. Weber, H. (1941). Zum gegenwärtigen Stand der Allgemeinen Ökologie. *Naturwiss.* 29, 756-763: 757.
- 210** Friederichs (1957): 118.
- 211** Thienemann (1941): 325.
- 212** Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie: 29.
- 213** Lindeman, E.C. (1940). Ecology: an instrument for the integration of science and philosophy. *Ecol. Monogr.* 10, 367-372; Odum, E.P. (1977). The emergence of ecology as a new integrative discipline. *Science* 195, 1289-1293.
- 214** Enzensberger, H.M. (1973). Zur Kritik der politischen Ökologie. *Kursbuch* 33, 1-42: 2.
- 215** a.a.O.: 21; vgl. Straubinger, J. (2009). Sehnsucht Natur. Ökologisierung des Denkens: 134ff.
- 216** Cramer, J. & van den Daele, W. (1980). Is ecology an 'alternative' natural science? *Synthese* 43, 347-375; Böhme, G. (1980). Alternativen der Wissenschaft.
- 217** Amery, C. (1977). Bekennen Sie sich zu den besten Traditionen des europäischen Katholizismus! An die Deutsche Bischofskonferenz in Fulda. In: Duve, F., Böll, H. & Staack, K. (Hg.). *Briefe zur Verteidigung der Republik*, 11-15: 12; Trepl, L. (1983). Ökologie – eine grüne Leitwissenschaft? Über Grenzen und Perspektiven einer modischen Disziplin. *Kursbuch* 74, 6-27; ders. (1987) *Geschichte der Ökologie*: 226.
- 218** Westoby, M. (1997). What does 'ecology' mean? *Trends Ecol. Evol.* 12, 166.
- 219** Bolz, N. & Bosshart, D. (1995). Kult-Marketing: 35.
- 220** Sears, P. (1964). Ecology – a subversive subject. *BioScience* 14, 11-13.
- 221** Worster, D. (1977/94). *Nature's Economy*: 58ff.
- 222** Leopold, A. (1949). The Land Ethic. In: *A Sand County Almanac*.
- 223** Leopold, A. (1949). *A Sand County Almanac*: xviii.
- 224** Cooper, G. (2003). The Science of the Struggle for Existence: 4.
- 225** Trepl (1987): 192.
- 226** a.a.O.: 27.
- 227** Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus.
- 228** Remane, A. (1950). Ordnungsformen der lebenden Natur. *Stud. Gen.* 3, 404-410; ders. (1954). Ordnungsformen in der lebenden Natur. *Jahrb. Akad. Wiss. Lit. Mainz* 1954, 195-209; vgl. auch ders. (1939). Die Gemeinschaft als Lebensform in der Natur. *Kieler Blätter* 2, 43-61.
- 229** Remane (1950): 407.
- 230** a.a.O.: 408.
- 231** ebd.
- 232** a.a.O.: 409.
- 233** ebd.
- 234** a.a.O.: 410.
- 235** Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 26;

- Thienemann, A. (1956). Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur: 75f.; Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 72ff.; Schwerdtfeger, F. (1975). Ökologie der Tiere, Bd. 3. Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften: 196; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 2f.
- 236** Koepcke (1971-74): II, 1440.
- 237** Buss, L.W. (1987). The Evolution of Individuality.
- 238** Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 208.
- 239** Beklemishev, V.N. (1964). Ob ostchikh principakh organizatsii zhizni. Bulletin MOIP, Otdelenije Biologii 69 (2), 22-38; vgl. Levit, G.S. & Krumbein, W.E. (2001). Eine vergessene Seite der Ökologiegeschichte: die Biosphäre als Morphoprozess in der Theorie von V.N. Beklemishev (1890-1962). Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 199-214: 206.
- 240** Schröter, C. (1902). Die Vegetation des Bodensees, Zweiter Theil: 64f.
- 241** Vgl. Klaauw, C.J. van der (1936). Zur Aufteilung der Ökologie in Autökologie und Synökologie, im Lichte der Ideen als Grundlage der Systematik der zoologischen Disziplinen. Acta Biotheor. 2, 195-241.
- 242** Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 13.
- 243** a.a.O.: 14.
- 244** Turesson, G. (1923). The scope and impact of genecology. Hereditas 3: 172; vgl. Langlet, O. (1971). Two hundred years of genecology. Taxon 20, 653-722.
- 245** Adams, C.C. (1913). Guide to the Study of Animal Ecology: 3ff.
- 246** Schwenke, W. (1979). Auflösung des Begriffes „Autökologie“. Naturwiss. Rundsch. 32, 448-450: 450.
- 247** Lundberg, U. (1981). Ethologie in heutiger Sicht. Biol. Zentralbl. 100, 257-271.
- 248** Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95.
- 249** Bertillon, L.-A. (1860). Revue de biologie. Presse scientifique des deux mondes. Revue universelle du mouvement des sciences pures et appliqués 1, 119-131: 125; vgl. Müller, G.H. (1988). Le terme «mésologie» comme nouvelle détermination de la science des rapports des êtres vivants avec leur milieu. In: Groult, M. (ed.). Transfert de Vocabulaire dans les Sciences, 103-112.
- 250** Bertillon, L.-A. (1873). Mésologie. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales 2e série Bd. 7, 211-266: 211.
- 251** Robin, C. (1849). Du microscope et des injections: 155; Bertillon (1860): 125.
- 252** Bertillon (1873): 212.
- 253** a.a.O.: 214.
- 254** Major, J. (1958). Plant ecology as a branch of botany. Ecology 39, 352-363: 358; Odum, H.T. (1959). Review: Buzzati-Traverso, A.A. (ed.) (1958). Perspectives in Marine Biology. Ecology 40, 745-746: 745.
- 255** Petermanns geographische Mitteilungen. Zeitschrift für Geo- und Umweltwissenschaften (Gotha 1938-2004); Mitteilungen aus dem Ludwig-Boltzmann-Institut für Umweltwissenschaften und Naturschutz (Graz, 1975-77); Gillwald, K. (1986). Tschernobyl als Tag X. Reflexionen über Umweltwissenschaft und Umweltpolitik.
- 256** Eidmann, H. (1941). Lehrbuch der Entomologie: 364.
- 257** Uexküll, J. von (1937). Die neue Umweltlehre: Ein Bindeglied zwischen Natur- und Kulturwissenschaften. Die Erziehung 13 (5), 185-199.
- 258** Chauvin, R. (1949). Physiologie de l'insecte. Les grandes fonctions, le comportement, ecophysiologie; Kreeb, K. (1974). Ökophysiologie der Pflanzen; Bannister, P. (1976). Introduction to Physiological Plant Ecology.
- 259** MacMillan, C. (1898). Observations on the distribution of plants along shore at lake of the woods. Minnesota Bot. Stud. 1, 949-1023: 950.
- 260** Clements, F.E. (1905). Research Methods in Ecology; Wiesner, J. (1907). Der Lichtgenuß der Pflanzen; Kraus, G. (1911). Boden und Klima auf kleinstem Raum.
- 261** Fitting, H. (1911). Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Z. Bot. 3, 209-275; Maksimov, N.A. (1923). Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürresistenz der Xerophyten. Jahrb. wiss. Bot. 62, 128-144; Stocker, O. (1923). Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Z. Bot. 15, 1-41; Walter, H. (1926). Die Anpassung der Pflanze an Wassermangel. Das Xerophytenproblem in kausal-physiologischer Betrachtung.
- 262** Bradshaw, S.D. (1986). Ecophysiology of Desert Reptiles; Nentwig, W. (1987). Ecophysiology of Spiders.
- 263** Homès, J.L., Duvinéaud, P., Balasse, E. & Dewit, J. (1951). Ecomorphologie de la feuille dans une série écophyllétique du genre *Parinari*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 84, 83-90; Kiwak, C. & Duvinéaud, P. (1952). Étude sur l'écomorphologie des graminées des formations herbeuses du Bas-Congo. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 86, 91-105.
- 264** MacMillan (1898): 950; vgl. Luckan, L. (1917). Ecological morphology of *Abutilon Theophrasti*. Kansas Univ. Sci. Bull. 20, 219-228.
- 265** Engler, A. (1899). Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren und weitere Aufgaben derselben. Wissenschaftliche Beiträge zum Gedächtnis der hundertjährigen Wiederkehr des Antritts von Alexander von Humboldt's Reise nach Amerika: 172.
- 266** Klaauw, C.J. van der (1948). Ecological studies and reviews, IV. Ecological morphology. Bibliotheca biotheoretica 4, 27-111: 27.

Literatur

- Worster, D. (1977/94). *Nature's Economy. A History of Ecological Ideas.*
- Egerton, F.N. (1983-85). The history of ecology. Achievements and opportunities. *J. Hist. Biol.* 16, 259-310; 18, 103-143.
- McIntosh, R.P. (1985). *The Background of Ecology. Concept and Theory.*
- Trepl, L. (1987). *Geschichte der Ökologie. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart.*
- Acot, P. (1988). *Histoire de l'écologie.*
- Bramwell, A. (1989). *Ecology in the 20th Century. A History.*
- Drouin, J.-M. (1991). *Réinventer la nature. L'écologie et son histoire.*
- Bowler, P.J. (1992). *The Fontana History of the Environmental Sciences.*
- Deléage, J.-P. (1991). *Histoire de l'écologie. Une science de l'homme et de la nature.*
- Höxtermann, E., Kaasch, J. & Kaasch, M. (Hg.) (2001). *Berichte zur Geschichte und Theorie der Ökologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. Bd. 7.*
- Mittwollen, A. (2002). *Unity in Ecology? An Investigation of Patterns, Problems, and Unifying Concepts of Population Ecology, Systems Ecology and Evolutionary Ecology.* Phil. Diss, Univers. Bremen.
- Cooper, G. (2003). *The Science of the Struggle for Existence.*
- Schwarz, A. & Jax, K. (eds.) (2011). *Revisiting Ecology. Reflecting on Concepts, Advancing Science.*

Ökosystem

Der Ausdruck ›Ökosystem‹ wird vermutlich Anfang der 1930er Jahre von dem Botaniker A.R. Clapham aus Oxford geprägt und von dessen akademischem Lehrer A.G. Tansley bekannt gemacht. Neben ›Ökosystem‹ werden bereits seit Beginn des Jahrhunderts verschiedene andere Termini für die funktionale und räumliche Einheit von Organismenpopulationen und ihrer abiotischen Umwelt verwendet.

Claphams Wortprägung

Die erste gedruckte Verwendung des Wortes erfolgt 1935 durch Tansley, der jedoch nicht auf Clapham verweist (»Providing the word »ecosystem« was a little thing a gentleman did to help another gentleman, without expecting formal recognition«¹). Die vermutliche Wortprägung durch Clapham erfolgt auf Initiative Tansleys, weil dieser seinen 33 Jahre jüngeren Kollegen nach einem angemessenen Wort zur Bezeichnung der Einheit aus den physikalischen und biologischen Komponenten eines ökologischen Systems fragt. Dass Tansley den Ausdruck von Clapham übernommen hat, wird aber erst bekannt, nachdem dieser den Sachverhalt um 1983 in einem Gespräch mit seinem Sohn David aufklärt und David Clapham wiederum erst nach dem Tod seines Vaters (1990) dem Botaniker A.J. Willis, der einen Nachruf auf seinen Vater verfasst, von diesem Gespräch berichtet.² Abgesehen von der mündlichen Mitteilung des Vaters Clapham an seinen Sohn, die 50 Jahre nach dem betreffenden Ereignis erfolgte, gibt es offenbar nur noch eine andere (spätere) Quelle zu diesem Sachverhalt: die im Jahr 2000 erschienene Autobiografie des britischen Naturschützers D.A. Ratcliffe, dem

Aquarium (Gosse 1853) 740
ökologisches System (Forbes 1908) 718
Holozön (Friederichs 1927) 720
Ökosystem (Clapham ca. 1930) 715
Biosystem (Thienemann 1939) 722
Biogeozönose (Sukačev 1944) 740
Biochore (Pallmann 1948) 720
Ökosystemtyp (Brian 1952) 724
Bioökosystem (Antia et al. 1963) 739
Geoökosystem (Leser 1984) 739

gegenüber A.R. Clapham sich auch als Urheber des Wortes zu erkennen gab³.

›Ökosystem‹ bei A.G. Tansley

Der englischen Botaniker A.G. Tansley gebraucht den Ausdruck erstmals in einem Aufsatz von 1935. Tansley nimmt mit dem neuen Konzept Abstand von holistischen Ansätzen, die die Systeme der Interaktion von Organismen selbst wieder als einen Organismus beurteilen. Den unmittelbaren Anlass für die Einführung des Ökosystembegriffs bildet eine Serie von Artikeln des Pflanzenökologen J. Phillips, der einen holistischen Ansatz in der Ökologie verfolgt und auf dieser Grundlage auch das Konzept einer Gemeinschaft (»biotic community«) zu begründen versucht.⁴ Für Tansley stellt ein Ökosystem nicht allein die Wechselwirkung zwischen Organismen dar, sondern ausdrücklich erst die Einheit von interagierenden Organismen mit Elementen ihrer Umwelt. Gegenüber dem *Biom* als der Summe der Organismen einer Region (↑Biosphäre) hält Tansley das Ökosystem für das grundlegendere Konzept, weil es ein reales System der Interaktion bezeichnet: »the whole system (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense«.⁵ Ohne die anorganischen Teile des Ökosystems liegt nach Tansley gar kein System vor (»certainly the inorganic »factors« are also parts – there could be no systems without them«).⁶ Das Ökosystem bildet in der Anschauung Tansleys eine Ebene in der ↑Hierarchie der physischen Welt, die von den Atomen zum Universum reicht.

In dieser Einführung des Ökosystembegriffs im Rahmen einer physikalischen Perspektive zeigt sich die in den 1930er Jahren beginnende Orientierung der ↑Ökologie an produktionsbiologischen Modellen des Stoffflusses und des Energieumsatzes und die Abkehr vom traditionellen organismus- und gemeinschaftszentrierten Ansatz. Die wirklichen Bindungen zwischen den Elementen eines Ökosystems bestehen

Ein Ökosystem ist ein Funktionsgefüge aus den Populationen von Organismen verschiedener Arten sowie den von ihnen genutzten Bedingungen und Gegenständen ihrer Umwelt. In den meisten Kontexten werden Ökosysteme durch den Wechsel der abiotischen Verhältnisse (z.B. die Grenze einer Wasserfläche zum umgebenden Land) voneinander abgegrenzt. Die Einheit eines Ökosystems kann aber auch darin bestehen, dass die Organismenpopulationen in einem Verhältnis der wechselseitigen Bedingung zueinander stehen (analog zum Verhältnis der Organe eines Organismus untereinander). Im Zentrum der Analyse stehen dabei meist die Ernährungsverhältnisse. Auf dieser Grundlage gilt die trophische Autarkie als Bedingung für das Vorliegen eines Ökosystems. Ein Ökosystem umfasst demnach mindestens eine Population von primären *Produzenten* (z.B. Pflanzen) und *Reduzenten* (z.B. Bakterien), dazwischengeschaltet sind meist Populationen von *Konsumenten* (z.B. Tiere).

für Tansley in Stoffumsätzen, und damit nicht allein in biologischen Interaktionen.

Eine schnelle Verbreitung erlangt der neue Ausdruck, nachdem R. Lindeman ihn 1942 in seinen richtungsweisenden energetisch-trophischen Untersuchungen eines Seeökosystems verwendet (↑Ökologie).⁷ Der Reiz des neuen Wortes liegt in dem von Tansley ausdrücklich hergestellten Bezug zu der für die Biologie stets als Vorbild dienenden methodisch strengen physikalischen Begriffsbildung. Das Wort hält aber paradoxerweise nicht das, was es verspricht: ›System‹ ist auch und gerade in der Physik ein höchst unspezifischer Begriff. Die holistischen Konnotationen, die der Systembegriff zu Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts im allgemeinen Sprachgebrauch noch hat (↑Ganzheit), sind in der Physik nicht mehr dominierend. Physikalisch ist alles das ein System, was für eine jeweilige Fragestellung zu einem solchen erklärt wird. Tansley kann sich daher begriffspolitisch geschickt einer Ambivalenz des Systembegriffs bedienen: Das Wort ist für ihn einerseits Garant für methodische Strenge durch seine Anklänge an die Physik, andererseits aber ohne weitere Bestimmungen ein höchst unspezifischer Begriff. Klarer wird Tansleys Systembegriff auch nicht durch

»Clements' earlier term ›biome‹ for the whole complex of organisms inhabiting a given region is unobjectionable, and for some purpose convenient. But the more fundamental conception is, as it seems to me, the whole *system* (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense. Though the organisms may claim our primary interest, when we are trying to think fundamentally we cannot separate them from their special environment, with which they form one physical system. It is the systems so formed which, from the point of view of the ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth. Our natural human prejudices force us to consider the organisms (in the sense of the biologist) as the most important parts of these systems, but certainly the inorganic ›factors‹ are also parts – there could be no systems without them, and there is constant interchange of the most various kinds within each system, not only between the organisms but between the organic and the inorganic. These *ecosystems*, as we may call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom.«

Tab. 205. Der Begriff des Ökosystems in der Darstellung A.G. Tansleys (aus Tansley, A.G. (1935). *The use and abuse of vegetational concepts and terms*. *Ecology* 16, 284-307: 299).

die weiteren Erläuterungen, die er gibt: Er gibt einerseits zu, dass es eine Vielzahl von Systemen zwischen dem Universum und dem Atom gebe, schränkt aber andererseits ein, dass ein isolierter Organismus für sich kein System bilde, sondern nur einen Teil davon darstelle, weil die von ihm genutzten anorganischen Umweltfaktoren zu seinem System dazugehörten (wie bereits zitiert: »there could be no systems without them«). Die Sonne müsste danach also zum System eines jeden Organismus auf der Erde dazuzählen, weil alle von ihr abhängig sind. Tansley gibt also zunächst kaum mehr als ein neues Wort für eine unklare Sache. Die Unklarheit wird durch Tansleys Auffassung verstärkt, ein Ökosystem sei keine reale Einheit, sondern eine teilweise künstliche geistige Konstruktion (»partly artificial«) zum Zwecke eines jeweiligen Forschungsprogramms.⁸

Großer Erfolg war dem Ausdruck aber trotzdem beschieden, wohl wegen seiner Einfachheit, seines zunächst nicht sehr spezifischen integrativen Charakters und dem Bedarf nach einem allgemeinen Terminus für die postulierten überorganismischen Einheiten aus Biozönosen und anorganischen Lebensfaktoren. Der Bedarf nach einem neuen Terminus zeigt sich in der großen Zahl von parallel zu ›Ökosystem‹ geprägten Ausdrücke mit ähnlicher Bedeutung (s.u.; vgl. Tab. 207).

Viele später für den Ökosystembegriff zentralen Aspekte, so die Unterscheidung von funktionalen Rollen für Organismen oder die Identifizierung von Stoff- und Energieflüssen, sind für Tansleys Einführung des Begriffs noch nicht von Bedeutung.⁹ In seiner späteren Einführung in die Pflanzenökologie von 1946 betont Tansley die Leistung der Selbsterhaltung eines Ökosystems, die sich aus der Interaktion seiner Elemente ergebe.¹⁰

Antike

Ein Denken in Ökosystemen ist der Antike weitgehend fremd. Allein in solchen Konzepten wie dem ↑Gleichgewicht der Natur, ökologischen ↑Nischen, individuell-mutualistischem Verhalten in ↑Symbiosen oder der allgemeinen Vorstellung des Kosmos als ein Lebewesen (↑Organismus) finden sich Ansätze eines ökologischen Denkens.¹¹ Meist wird aber für Phänomene, die auch auf der Ebene von Ökosystemen relevant sind, eine Erklärung gegeben, die sich auf der Ebene der individuellen Organismen bewegt. So ist es für die zoologischen Schriften des Aristoteles zwar grundlegend, teleologische Bezüge zwischen den Organen eines Organismus herzustellen (↑Zweckmäßigkeit); für die Organismen in Bezug zu anderen Organismen stellt er diesen Bezug jedoch

nur ausnahmsweise her. Vielmehr betont Aristoteles die ↑Konkurrenz um Nahrung zwischen Organismen und hält außerdem fest, dass die klimatischen Bedingungen nicht immer den Bedürfnissen der Organismen entsprechen¹². Diese Zusammenhänge könnten die Entwicklung des Konzepts des Ökosystems als funktionale Einheit analog zu Organismen insgesamt mehr behindert als gefördert haben.¹³

»Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«

Im 18. Jahrhundert formieren sich Ansätze eines ökologischen Denkens unter dem Titel der *Ökonomie der Natur* (↑Ökologie). C. von Linné formuliert in diesem Rahmen 1749 die Vorstellung einer *wechselseitigen Verknüpfung* (»nexu inter se«) der Lebewesen verschiedener Arten. Er hält es aufgrund göttlicher Vorsehung für gegeben, »daß alles in der Natur einander die Hände bietet, um jede Gattung von Geschöpfen zu erhalten, daß endlich der Untergang und die Auflösung des Einen allezeit zur Herstellung des Andern diene«.¹⁴ Auf den Punkt bringt am Ende des 18. Jahrhunderts I. Kant den Grundgedanken des Ökosystems, wenn er die wechselseitige Abhängigkeit von Organismen verschiedener Arten mit dem Konzept einer überindividuellen Organisation erläutert, also einer Organisation zweiter Ordnung, in Kants Worten eine »Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«, die sich ergibt aus dem »zweckmäßigen Verhältnis verschiedener Arten deren eine um der anderen Willen da ist«¹⁵, also eine »Organisation eines Ganzen aus verschiedenen Species für einander und zu ihrer Erhaltung dienenden organischen Wesen«.¹⁶ Kant spricht in diesem Zusammenhang auch von einer »Weltorganisation«¹⁷ (↑Biosphäre; Ökologie). Angeregt sind Überlegungen dieser Art am Ende des 18. Jahrhunderts u.a. durch die aufkommende Vorstellung von ↑Kreisläufen der Stoffe in globalem Maßstab, die einerseits die Lebewesen untereinander und andererseits den Bereich des Lebendigen mit dem Anorganischen verbinden (befördert u.a. durch die Darstellungen Bonnets und die Untersuchungen Priestleys und Lavoisiers).

C.F. Kielmeyer beschreibt 1793 in seiner berühmten Rede über die »Verhältnisse der organischen Kräfte« nicht nur ein lebendiges Individuum als ein »System von Organen, das seinen Organismus ausmacht«¹⁸, sondern sieht darüber hinaus auch »Wirkungen der Individuen einer Gattung mit denen so oft entgegengesetzten Wirkungen der Individuen aller andern Gattungen in ein System von Wirkungen zum Leben der großen Maschine der organischen Welt zusammenverkettet«¹⁹. Von dieser »großen Maschine« (also der ↑Biosphäre) denkt Kielmeyer darüber hin-

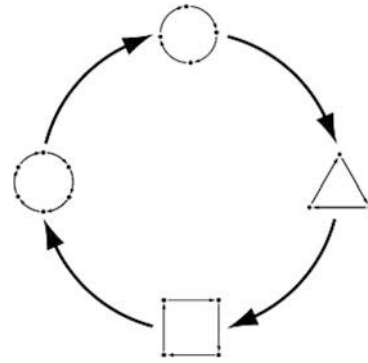


Abb. 325. Schematisches Diagramm zur Darstellung eines Ökosystems als Kreislauf von sich wechselseitig bedingenden Organismen, die verschiedenen Typen angehören.

aus, sie habe eine Geschichte, insofern sie »in einer Entwicklungsbahn fortzuschreiten« scheine.²⁰

Naturphilosophie: »allgemeiner Organismus«

In der romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden nicht lokale Systeme der Interaktion von Organismen gegeneinander abgegrenzt, sondern es wird meist die gesamte Erde als ein organisiertes System betrachtet: F.W.J. Schelling spricht 1798 von dem »allgemeinen Organismus«²¹, G.W.F. Hegel 1817/30 von dem »geologischen Organismus der Erde«.²²

In dieser Linie liegt es auch, wenn G.R. Treviranus 1802 zwischen den einzelnen »lebenden Organismen« und ihrem Zusammenwirken in einem »allgemeinen Organismus« unterscheidet.²³ Dieser allgemeine Organismus ist für Treviranus in ähnlicher Weise durch wechselseitige Abhängigkeiten seiner Teile, der Mineralien, Pflanzen und Tiere, gekennzeichnet, wie es das Verhältnis der Organe in den »lebenden Organismen« charakterisiert: »Jedes der drey Naturreiche ist [...] Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen, worin das mittlere immer Wirkung des vorhergehenden und zugleich Ursache des folgenden ist. [...] So wie endlich die leblose Natur dem Pflanzenreiche, und dieses dem Thierreiche seine Nahrung verschafft, so versorgen auch die Thiere wieder die Vegetabilien mit Nahrung, indem sie statt der eingethmeten atmosphärischen Luft beständig kohlen-saures Gas ausathmen, dessen Basis, die Kohlen-säure, zum Unterhalte der Pflanzen dienet«.²⁴

Für die spätere Ökologie sind allerdings weniger diese globalen Organismusbildungen leitend als vielmehr der vegetationskundliche Ansatz A. von Humboldts, der von lokalen Assoziationen aus-

geht. Auf der Grundlage einer »Physiognomik« der Pflanzengesellschaften (†Biozönose) beschreibt von Humboldt einzelne Organismen als Elemente in dem Ganzen einer Landschaft. So heißt es 1845 im »Kosmos«: »Generelle Ansichten gewöhnen uns, jeden Organismus als Theil des Ganzen zu betrachten, in der Pflanze und im Thier weniger das Individuum oder die abgeschlossene Art, als die mit der Gesamtheit der Bildungen verkettete Naturform zu erkennen.«²⁵

Fechner: »Gesamtorganismus«

Mitte des 19. Jahrhunderts führen die empirischen Untersuchungen zum Stoffwechsel und Stoffkreislauf zwischen Pflanzen, Tieren und mineralischen Bestandteilen der Erde zu einer weiteren Verfestigung der Vorstellung von der natürlichen Verkettung der Körper der »drei Reiche« (†Kreislauf). Die Konsequenzen der empirischen Ergebnisse werden sehr deutlich in der ökologischen Perspektive G.T. Fechners herausgearbeitet. Nach Fechner »ergänzen sich Pflanzen- und Thierwelt in ihren Zweckleistungen. Die Pflanze athmet die Kohlensäure ein, welche das Thier ausathmet, und das Thier athmet den Sauerstoff ein, welchen die Pflanze ausathmet.«²⁶ Zwischen Pflanzen und Tieren besteht nach Fechner ein Zweckverhältnis, »gegenseitige teleologische Beziehungen«²⁷, die diese zu einer höheren Einheit zusammenfügen: Pflanzen und Tiere bilden die Glieder eines irdischen *Gesamtorganismus*, wie ihn Fechner nennt.²⁸

Vehe ment streicht Fechner auch die Notwendigkeit der Einbeziehung der anorganischen Elemente in die Wechselwirkung von Organismen heraus. Er gewinnt ein Argument für diese These aus einer Analyse des Organismus-Umwelt-Verhältnisses: Ebenso wie ein Organismus nur mit seiner anorganischen Umwelt als eine Einheit verstanden werden könne, weil er auf diese essenziell angewiesen sei, insofern »das Unorganische dem Organischen zur Ernährung und Unterstützung« dient²⁹, bilde auch das Zusammenleben der Organismen auf der Erde nur unter Einschluss der anorganischen Bestandteile der Erde eine Einheit höherer Ordnung: »Verwirft man aber eine Trennung organischer und unorganischer Kräfte in uns, weil doch alle in Zusammenhang und Wechseleingriff wirken, so ist es ganz natürlich, dieselben Verwerfungsgründe auf die Trennung des organischen und unorganischen Waltens der Erde zu erstrecken.«³⁰

Forbes: Der See als Mikrokosmos

Die wesentlichen unmittelbaren Anregungen für die Abgrenzung ökologischer Systeme im Sinne von Einheiten, die sich aus Organismen und anorga-

nischen Körpern zusammensetzen, gehen von der Limnologie aus. Eine wichtige Rolle in dieser Hinsicht kommt dem amerikanischen Fischereibiologen S.A. Forbes zu. Für Forbes bildet das Miteinander von Organismen verschiedener Arten eine *lebende Einheit* (»a living unit«), insofern zwischen den Arten Verhältnisse der wechselseitigen Abhängigkeit (»interdependence«) bestehen. Jede Veränderung einer Gruppe, in Anzahl, Verhalten oder Gewohnheit ziehe eine Veränderung anderer Gruppen nach sich, die wiederum in einem Kreis (»circle«) auf die erste zurückwirke.³¹ Eine isolierte Betrachtung einzelner Komponenten dieser lebenden Einheiten ist nach Forbes daher nicht möglich. Forbes verwendet für die Einheit der Organismen in einem See seit 1880 den Ausdruck *Mikrokosmos* und beschreibt die Verhältnisse als kleine abgeschlossene Welt (»a little world within itself«).³² Er spricht hier auch bereits von dem »System der Bedingungen«, von dem jede Art abhängt. 1908 führt er dann den auf die spätere Terminologie vorausweisenden Ausdruck *ökologisches System* (»ecological system«) ein – er schließt darunter allerdings allein die Lebewesen ein, und nicht die abiotischen Körper und Faktoren wie im späteren Ökosystembegriff.³³

Neben der Limnologie ist es zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Pflanzenökologie die Impulse für die Bildung des Ökosystembegriffs gibt. Einflussreich ist dabei v.a. F.E. Clements' Vorstellung von einer Pflanzengemeinschaft als einem komplexen Organismus (»complex organism«). Das organismische Bild einer Pflanzenassoziation ist in Clements' Augen angemessen, weil jede Gemeinschaft, analog zu einem Organismus, eine charakteristische Entwicklung (»Sukzession«) hin zu einem stabilen Endstadium (»Klimax«) durchlaufe (†Entwicklung).

Thienemann: »Organismus höherer Ordnung«

Im deutschen Sprachraum wird der enge Zusammenhang von Lebensgemeinschaft (Biozönose) und Lebensraum (Milieu oder Biotop) in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts v.a. von dem Limnologen A. Thienemann propagiert.³⁴ Er behauptet 1916: »Jede Lebensgemeinschaft bildet mit dem Lebensraum, den sie erfüllt, eine Einheit, und zwar eine in sich oft so geschlossene Einheit, daß man sie gleichsam als einen Organismus höherer Ordnung bezeichnen kann.«³⁵ Thienemann nennt diese Einheiten aus Lebensgemeinschaft und Lebensraum zunächst »Organismen zweiter Ordnung«³⁶, bevor er später drei Stufen der Ökologie unterscheidet: die »idiographische Stufe«, die der Autökologie entspricht (†Ökologie), die also den Umweltbezug des einzel-

nen Organismus betrifft, die »cönographische Stufe«, deren Gegenstand die Lebensgemeinschaft ist, und schließlich die »holographische Stufe«, die die Wechselwirkung von Biotop und Biozönose bezeichnet (↑Ökologie: Abb. 333).³⁷ Der Zusammenschluss von Biotop und Biozönose, den Thienemann selbst nach der Einführung des Ökosystembegriffs meist nicht als »System«, sondern lediglich als »organische Einheit« bezeichnet, wird so zu einem »Organismus dritter Ordnung«.³⁸

In der Darstellung, die Thienemann von einem Seenökosystem als einem Kreislauf der Beziehungen gibt (↑Ernährung: Abb. 118), bilden die Interaktionen der Lebensgemeinschaft für sich genommen keinen geschlossenen Kreislauf. Die Schließung des Kreislaufs erfolgt erst durch die Einbeziehung der anorganischen Bestandteile. Deshalb muss er auch konstatieren, dass es sich bei dem »Nahrungskreislauf

im Wasser« nicht um ein zoologisches und »nicht einmal um ein rein biologisches Problem handelt«.³⁹ Erst die Beziehung zwischen Lebensgemeinschaft und Lebensraum, die Thienemann als eine *Wechselwirkung* bestimmt⁴⁰, ermöglicht die Schließung des Beziehungsnetzes zu einem Kreislauf.

Ist diese Beziehung als Wechselwirkung bestimmt, ist klar, dass der Lebensraum weniger den *Raum* bezeichnet, der von den Organismen bewohnt wird, als vielmehr einzelne Gegenstände darin (z.B. Nährstoffe) oder physikalische und chemische Größen, die diesen Raum charakterisieren (wie Temperatur, Feuchte, Strahlungsintensität etc.). Thienemann selbst spricht von den »Lebensbedingungen, den Eigenschaften des sie [d.h. die Organismen] umgebenden Milieus« (↑Umwelt/Lebensbedingungen).⁴¹ So bestimmt, entspricht der Lebensraum genau der von Thienemann später so genannten *Umwelt* eines

Organismus	Kriterien	Ökosystem
Kontiguität: geschlossene morphologische Gestalt eines Körpers, der aus eigener Dynamik gebildet wird	1. räumliche Einheit	Verbund räumlich getrennter Individuen: unscharfe Grenzen, die meist durch abiotische Bedingungen gesetzt sind, Migrantenproblem
Lebensspanne: definierter Anfang nach einem Akt der Zeugung und definiertes Ende des Lebens durch Geburt und Tod	2. zeitliche Einheit	Unscharfe Grenzen: unregelmäßige Formen der Entstehung und des Vergehens, keine Zeugung
definierte artspezifische Gestalt	3. Gestalt	nicht immer eine klare Gestalt
aktive oder passive Bewegung zumindest in einigen Entwicklungsstadien (z.B. Samen bei Pflanzen)	4. Bewegung	in der Regel keine Selbstbewegung
Fortpflanzung durch Reproduktion	5. Fortpflanzung	kein spezifischer Mechanismus der Fortpflanzung
Entwicklungsstadien: definierte ontogenetische Entwicklungsphasen	6. Entwicklung	Sukzession: mehr oder weniger regelmäßig durchlaufene Stadien mit typischen Arten
Selbstorganisation: System aus wechselseitig einander hervorbringenden und voneinander abhängigen Teilen	7. funktionale Einheit	Organisation: System aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, den Organismen verschiedener Arten
Kooperation: durchgehende Kooperation typisch	8. Verhältnis der Teile	Konkurrenz: Wettbewerb um Ressourcen die Regel
Homöostase: Steuerungsmechanismen und Regelkreise zur Stabilisierung des Systems	9. Regulation	Homöostase möglich, aber nicht regelmäßig vorhanden, da keine Selektion des Systems vorliegt
Evolution: Transformation durch Variation und Selektion	10. Transformation	kein einheitlicher Mechanismus

Tab. 206. Eigenschaften von Ökosystemen im Vergleich zu Organismen.

Organismus, der »Gesamtheit der Lebensbedingungen für einen bestimmten Organismus«.⁴² Allerdings steht ein Organismus nicht mit allen Elementen seiner Umwelt im Sinne seiner Lebensbedingungen in Wechselwirkung; einige Elemente der Umwelt sind lediglich relevante Faktoren oder eben Bedingungen, von denen ein Organismus abhängig ist, ohne sie selbst zu beeinflussen (z.B. die Sonne oder der topografische Raum, in dem er lebt).

Ökosysteme als Organismen?

Gegen Thienemanns Auffassung eines ökologischen Systems als Organismus wendet sich 1927 K. Friederichs: »es heißt zur Zeit den Begriff ›Organismus‹ ins Wesenlose auflösen, wenn man etwas anderes als den lebenden Körper darunter versteht«.⁴³ Nur ein *Vergleich* zwischen Organismen und ökologischen Organisationen sei heuristisch wertvoll, den Organismen kämen aber noch weitere Merkmale zu, die die ökologischen Organisationen nicht aufwiesen. Übereinstimmung haben Thienemann und Friederichs in ihrem Verständnis von ökologischen Einheiten als Organisationen oder Ganzheiten, die sich selbst erhalten.

Die Debatte um die Rechtmäßigkeit des Vergleichs von Ökosystemen mit Organismen zieht sich bis in die Gegenwart. Sie macht sich vor allem daran fest, ob die Grenzen der Ökosysteme funktional, durch Interaktion und Interdependenz, d.h. die wechselseitige Abhängigkeit seiner Elemente, oder topografisch bestimmt werden sollen. In funktionaler Perspektive können die Kreisläufe der Stoffe in einem Ökosystem und die Kreisläufe der Abhängigkeiten der Komponenten analog zu den Stoff- und Abhängigkeitskreisläufen in einem Organismus verstanden werden: Ein Ökosystem bildet dann eine integrierte Ganzheit mit der Fähigkeit zur Selbstregulation.⁴⁴ Weil nicht alle Komponenten eines Ökosystems aber fest an die anderen gebunden sind, kann häufig lediglich von einem »relativen Grad der Kopplung«⁴⁵ der Komponenten gesprochen werden und die Bestimmung der Grenze des Ökosystems ist damit ein notorisch problematischer Punkt. In struktureller Perspektive wird ein Ökosystem dagegen einfach als ein Ausschnitt aus der Biosphäre bestimmt, wobei die Art der Interaktion seiner Elemente offen bleibt.⁴⁶

Vielfalt terminologischer Vorschläge

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden viele terminologische Vorschläge gemacht, um die organisierte Einheit aus der Gemeinschaft der Lebewesen eines Gebietes und den von ihr genutzten abiotischen Elementen der Umwelt zu bezeichnen (vgl. Tab. 207).⁴⁷

Einige dieser Ausdrücke werden von verschiedenen Autoren unabhängig voneinander vorgeschlagen. So verwenden neben Forbes auch J. Schaxel 1922⁴⁸ und R. Woltereck 1928⁴⁹ den Ausdruck *ökologisches System*. Andere Ausdrücke finden relativ geringe Resonanz, wie z.B. *Epigen* (Abolin 1914⁵⁰). Gleich mehrere, einander ähnliche Formulierungen werden im Rahmen geografischer Ansätze vorgeschlagen, darunter *Elementarlandschaft* (Polynov 1925⁵¹), *Mikrolandschaft* als »kleinste natürliche Landschaftseinheit« oder »geographische Mikrotypen« (von Kruedener 1926⁵²), *Naturraum* (Cain 1947: »natural area«)⁵³ oder *Biochore* (Pallmann 1948⁵⁴) als Spezifizierung des geografischen Ausdrucks *Chore*, den J. Sölch 1924 für »die eigentlichen geographischen Landschaften verschiedener Art« prägt⁵⁵. Weil das Ergebnis der ökologischen Typisierung von Landschaftsformen vielfach in der Angabe einer Gestaltseinheit besteht (z.B. Wüste, Steppe, Buschland, Wald), könnte in diesem Zusammenhang von einer *morphologischen Ökologie* gesprochen werden (zu »ökologische Morphologie« ↑Ökologie/Ökophysiologie).

Friederichs: Holozön

Von einem holistischen Standpunkt aus entwickelt K. Friederichs 1927 seinen Begriff *Holozön* (»Holocoen«).⁵⁶ Er betrachtet das Holozön als einen »lokalen Einheitsfaktor«, der dafür verantwortlich ist, dass sich die Populationen einer Lebensgemeinschaft im Gleichgewicht erhalten. Als Einheitsfaktor wird er bestimmt, weil er einerseits die Gesamtheit der Faktoren bezeichnen soll, die an einem Ort wirken.⁵⁷ Außerdem macht Friederichs den Einheitsfaktor für die Erhaltung des Beziehungskomplexes aus Lebensgemeinschaft und Lebensraum als eine Einheit verantwortlich. Aufgrund des holozönen Faktors seien die Prozesse in dem System so geartet, dass sie »für das Ganze zweckmäßig, d.h. ganzheitserhaltend« sind.⁵⁸ Kennzeichnend für ein Holozön ist in der Darstellung Friedrichs die umfassende Interdependenz der lokalen Einflussgrößen: »die einzelnen Faktoren stehen untereinander in Verknüpfung und Wechselwirkung; sie bedingen sich *alle* direkt oder indirekt gegenseitig«.⁵⁹

Problematisch an diesem Verständnis des Holozöns als Einheitsfaktor ist sein vitalistischer Unterton: Die Vielzahl der Einflussgrößen an einem Ort wird zu einer wirkenden Totalität zusammengefasst, die der Erhaltung des Ganzen dienen soll. Es fragt sich dabei einerseits, wie eine solche Totalität als *ein* Faktor bestimmt werden kann (zuma ein Faktor doch lediglich einen Teil der Größen eines Prozesses identifizieren

soll und gerade nicht deren Einheit). Und es fragt sich andererseits, was mit der Zusammenfassung aller Faktoren zu einer Einheitsgröße gewonnen ist. Die spezifischen und partikulären Interaktionen, die der einheitsbegründenden Wechselseitigkeit der Teile zugrundeliegen, werden durch die Zusammenfassung aller Prozesse zu einem Einheitsfaktor mehr verdeckt als einer Analyse zugeführt.

Rückblickend identifiziert Friederichs seinen Begriff des Holozöns weitgehend mit dem neuen Terminus »Ökosystem«.⁶⁰ Die ursprüngliche Intention Friederichs war aber wohl weniger auf einen Begriff gerichtet, der sich so nahtlos in ein physikalistisches Forschungsprogramm integrieren lässt wie der des Ökosystems, sondern hatte eine stärker deskriptive, holistische und auch vitalistische Stoßrichtung (↑Ganzheit).⁶¹ Nicht ganz zu Unrecht muss er sich daher des Vorwurfs erwehren, sein Konzept des Holozöns sei »mystisch« (Bodenheimer 1955).⁶² Gegen den Begriff »Ökosystem« wendet Friederichs 1957 ein, dieser sei eine »Kategorie« und kein »Terminus«, weil er auf sehr unterschiedliche Hierarchieebenen biotisch-abiotischer Komplexe bezogen werden könne, z.B. auch bereits auf »das System des Individuums mit seiner Umwelt«.⁶³ »Holozön« sei demgegenüber der spezifischere Begriff, weil er sich eindeutig auf die Ebene der Lebensgemeinschaft beziehe und »das System dieser mit dem Biotop« bezeichne: »die durch Wirkungen und Gegenwirkungen der lokalen belebten und unbelebten Faktoren vereinheitlichte Kombination derselben«.⁶⁴

Woltereck: N/Z-Systeme

Einen Versuch, den Begriff eines ökologischen Systems allein auf einem populationsbiologischen Gleichgewichtsbegriff aufzubauen, unternimmt R. Woltereck 1928. Inspiriert von der Gestalttheorie der frühen 1920er Jahre, wendet Woltereck den Systembegriff auf ökologische Zusammenhänge an und kommt zur Auszeichnung »ökologischer Gestalt-Systeme« oder auch »ökologischer Systeme«⁶⁵, die im Wesentlichen in Räuber-Beute-Beziehungen bestehen. Woltereck nennt die beiden Elemente eines solchen Systems *Nahrung* und *Zehrung* und ihr Zusammenwirken ein *N/Z-System* (vgl. Tab. 207).

Neben die Bedingung eines Gleichgewichts, die in einem solchen System erfüllt sein muss, stellt Woltereck die produktionsbiologische Forderung, es müsse Pflanzen als Primärproduzenten enthal-

Mikrokosmos (Forbes 1880)

»an organic complex, – expressed by the fact that whatever affects any species belonging to it, must speedily have its influence of some sort upon the whole assemblage [...It is characterized by] the impossibility of studying any form successfully out of relation to the other forms, – the necessity for taking a comprehensive survey of the whole as a condition to a satisfactory understanding of any part« (Forbes 1880, 19f.).

Ökoid (Negri 1914)

»[E]coid [...] una unità [...] irreducibile, comprendente tutti i momenti del fatto ecologico – ambiente, individuo e reazioni reciproche« (Negri 1914, 1104).

Organismus höherer Ordnung (Thienemann 1916)

»Jede Lebensgemeinschaft bildet mit dem Lebensraum, den sie erfüllt, eine Einheit, und zwar eine in sich oft so geschlossene Einheit, daß man sie gleichsam als einen Organismus höherer Ordnung bezeichnen kann« (Thienemann & Kieffer 1916, 485).

Naturkomplex (Markus 1926)

»Ein Naturkomplex ist die Gesamtheit der Erscheinungen und Dinge, die in einem gewissen Teil der Erdoberfläche lokalisiert und kausal miteinander verbunden ist« (Markus 1926, 79).

Holozön (Friederichs 1927)

»[D]ie einzelnen [ökologischen] Faktoren stehen untereinander in Verknüpfung und Wechselwirkung; sie bedingen sich alle direkt oder indirekt gegenseitig. Aus dieser allgemeinen Verkoppelung resultiert, daß die Einzelfaktoren neben ihrer Einzelwirkung zusammengefaßt als Einheitsfaktor wirken müssen [...], den wir weniger farblos den holocönen Faktor oder das Holocön nennen können« (Friederichs 1927, 182f.).

Ökologisches Gestalt-System (Woltereck 1928)

»Unter N/Z-System [Nahrungs-/Zehrungs-System] verstehe ich die aus mindestens 2 (Pflanzen) oder mindestens 3 Komponenten (Tiere) bestehenden Populationsgruppen, die durch Nahrung und Zehrung unmittelbar voneinander abhängig sind und deshalb ein Ganzes bilden« (Woltereck 1928, 540).

Biogeozönose (Sukačev 1941)

»Teil der Erdoberfläche, wo auf der bekannten Oberfläche die Biozönose (Phytozönose, Zoozönose, Mikrozoönose) und ihr entsprechenden Teile der Atmosphäre, Lithosphäre und Pedosphäre gleichartig bleiben und auch durch gleichartige Wechselwirkungen eng verbunden bleiben, und die deshalb in der Gesamtheit einen einheitlichen, innerlich wechselbedingten Komplex bilden« (Sukačev 1960; nach Gluch 1977, 174f.).

Biochore (Pallmann 1948)

»Jede Pflanzengesellschaft ist eine Lebensgemeinschaft mit ihren Ansprüchen und Fähigkeiten, voller Kampf und Wettbewerb. Jede natürliche Assoziation findet sich an ihrem Standort, sie verbindet sich mit ihm zur höheren Einheit, zum Lebensraum, zur Biochore« (Pallmann 1948, 14).

Tab. 207. Äquivalente des Ökosystembegriffs.

ten. Hervorgehoben werden die besonderen Eigenschaften eines solchen Systems, die sich aus seiner Gleichgewichtsregulation ergeben: Veränderungen der einen Komponente des Systems (z.B. ein Populationswachstum) wirken sich auf die anderen aus, und das System als Ganzes kann durch kompensierende Rückwirkungen erhalten werden. Das System stellt also ein Regulationssystem dar. Die Organisation dieses Systems beschränkt sich aber darauf, dass die Populationsgrößen wechselseitig voneinander abhängen, für die Organismen dieser Populationen gilt dies keineswegs (s.u.).

Thienemann: Biosystem

Erst nach der Einführung des Ausdrucks »Ökosystem« durch Tansley spricht Thienemann in ähnlicher Bedeutung von einem **Biosystem**. Ein Biosystem bildet nach Thienemann eine »Lebenseinheit höherer Ordnung«. ⁶⁶ Sowohl eine ↑Biozönose alleine als auch die übergeordnete Einheit von Biozönose und Biotop bilden für Thienemann ein Biosystem – eine Biozönose eine »Lebenseinheit zweiter Ordnung« und die Einheit von Biozönose und Biotop eine »Lebenseinheit dritter Ordnung« (↑Ökologie: Abb. 333). ⁶⁷ Die isolierte Betrachtung auch der Biozönose als System hat insofern ihre Berechtigung, als die abiotische Umwelt der Biozönose nicht in die Organisation von sich wechselseitig bedingenden Gliedern des Ganzen des Systems notwendig einbezogen sein muss. Auch

die Umwelt des Organismus wird in der Regel nicht zu diesem als funktional geschlossenem System hinzugezählt. Die Einheit von Lebensgemeinschaft und Lebensraum betrachtet Thienemann schon 1916 als »eine in sich oft so geschlossene Einheit, daß man sie gleichsam als einen Organismus höherer Ordnung bezeichnen kann«. ⁶⁸ Es bestehe nicht nur eine »engste Wechselbeziehung« zwischen den Teilen der Lebensgemeinschaft, den Organismen, sondern auch eine »Wechselwirkung« zwischen Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Weil Lebensgemeinschaft und Lebensraum gegenseitig voneinander abhängen, könne sowohl von der Kenntnis einzelner Organismen auf andere in einer Lebensgemeinschaft geschlossen werden als auch von dem Typ des Lebensraums auf die Art der Gemeinschaft – nach Thienemann bestehen hier also ähnliche Korrelationen wie die von Cuvier für die Morphologie bestimmten zwischen den Teilen eines einzelnen Organismus (↑Ökologie).

Auch in der Physiologie hat sich der Begriff des Biosystems seit Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert. Er bezeichnet dort entweder jede vermehrungsfähige Einheit innerhalb eines Organismus (z.B. Zellen) oder auch allgemein organisierte Systeme (↑Ganzheit/System).

Lotka: gekoppelte Energietransformation

Nicht ausgehend von den Interaktionen von Organismen, sondern auf der Grundlage der Energieumsätze in einem System entwickelt A.

Lotka 1925 sein Konzept eines ökologischen Systems. Lotka spricht in diesem Zusammenhang von der *gekoppelten Transformation* von Energie durch Tiere und Pflanzen beschieden (»plant and animal as coupled transformers«). ⁶⁹ Lotka betrachtet Pflanzen und Tiere als so verbunden, dass sie sich wechselseitig voneinander ernähren: »the energy sink of the one is the energy source of the other«. ⁷⁰ Während die Tiere keine organische Substanz aufbauen können, sondern immer nur vorhandene abbauen und umwandeln können (»Katabiose«), sind die Pflanzen zum Aufbau der organischen Substanz (»Anabiose«) auf die Bereitstellung von Nährstoffen durch Tiere angewiesen, die das tote organische Material effizient

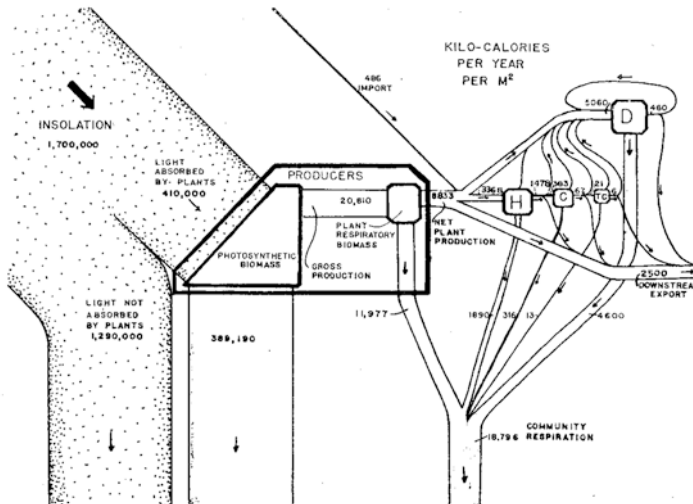


Abb. 336. Energiefluss in einem aquatischen Ökosystem. Die Zahlen bezeichnen den Energiefluss in Kilokalorien pro Quadratmeter pro Jahr in einem aquatischen Ökosystem in Florida. Abkürzungen: H: »Herbivores« (Pflanzenfresser), C: »Consumer« (Konsumenten), TC: »Top-Consumer« (Spitzenkonsumenten), D: »Decomposer« (Zersetzer) (aus Odum, H.T. (1957). *Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida*. *Ecol. Monogr.* 27, 55-112: 61).

ent wieder dekomponieren. Ähnlich wie Friederichs streicht Lotka die ökologische Vernetzung von Tieren und Pflanzen zu einem vollständigen Kreislauf heraus (↑Rolle, ökologische: Abb. 439). Bei Lotka sind es allein die gekoppelten Transformationen der Ernährungsbeziehungen, die eine funktionale Beziehung von Organismen verschiedener Arten zu einer organisierten Ganzheit bewirken.

Odum: Etablierung als grundlegendes Konzept

In seinem verbreiteten Lehrbuch der Ökologie, das in erster Auflage 1953 erscheint, macht E.P. Odum den Ökosystembegriff zu einem zentralen organisierenden Prinzip der Ökologie. Odum trägt damit entscheidend zur Etablierung des Begriffs als ein grundlegendes ökologisches Konzept bei. Im Anschluss an Odum gilt das Ökosystem allgemein als die basale Einheit der Ökologie (Evans 1956: »Ecosystem as the basic unit in ecology«).⁷¹ In seiner Definition betont Odum den Kreislauf der Stoffe in einem Ökosystem und die Interaktion der Elemente, die zu einer Stabilität des Systems führen (vgl. Tab. 208).⁷²

Zusammen mit seinem Bruder legt Odum auch die Grundlage für die umfassende empirische Untersuchung des Stoffflusses in Ökosystemen und begründet damit die *Ökosystemforschung*. Die erste vollständige Analyse eines Ökosystems im Hinblick auf Stoffflüsse und Stoffaustausch mit der Umwelt liefert H.T. Odum 1957 mit der Untersuchung der Seen von Silver Springs, einer Kette subtropischer Quellseen in Florida.⁷³ Odum zerlegt das System in Gruppen von Organismen, die funktionell ähnliche Rollen in der Nahrungskette spielen und stellt den Umsatz in Form eines Flussdiagramms mittels hintereinandergeschalteter Kästen dar (vgl. Abb. 336). In den folgenden Jahren werden viele ähnliche Studien, die einen Vergleich verschiedener Ökosysteme ermöglichen, durchgeführt.⁷⁴ Genauen Aufschluss über die Wege des Stoffflusses und deren quantitative Ausmaße gibt seit 1950 der Einsatz von radioaktiven Markern in der Untersuchung von Ökosystemen.⁷⁵

Im Jahrzehnt zwischen 1955 und 1965 entwickelt sich die Ökosystemanalyse zu einem stark expandierenden Forschungszweig, der v.a. in den USA intensive Förderung erhält.⁷⁶ Seit Ende der 50er Jahre werden die Grundlagen für das »Internationale Biologische Programm« (IBP) entwickelt, das zwischen 1964 und 1974 sich eine weltweite Analyse der verschiedensten Typen von Ökosystemen vornimmt. Dies geschieht zunächst in Form von Konferenzen zu den methodischen Grundlagen der Ökosystemforschung und später in detaillierten empirischen Studien, so z.B. in Deutschland im *Sollingprojekt*.⁷⁷

In Deutschland erfährt der Ökosystembegriff Mitte des 20. Jahrhunderts eine nur zögerliche Aufnahme, und auch die Entwicklung der empirischen Ökosystemforschung in Deutschland kann als verspätet bezeichnet werden. Dafür können ideologische Gründe angeführt werden: einerseits die Diskreditierung holistischer Vorstellungen durch deren Gebrauch im Nationalsozialismus⁷⁸, andererseits – und im Gegensatz dazu – die Kontinuität dieser Vorstellungen im Nachkriegsdeutschland, die sich gegen ein reduktionistisch-analytisches Verständnis des Ökosystembegriffs wehrt und stattdessen für eine synthetische, »schauende« Perspektive auf die Natur plädiert⁷⁹. Bis in die 1970er Jahre hat sich aber auch die deutsche Ökologie den internationalen Entwicklungen angeschlossen und den Ökosystembegriff als ein zentrales, die Forschung organisierendes Konzept etabliert. So erscheint es auch in den deutschsprachigen Lehrbüchern der Ökologie aus den 1970er Jahren als wichtiges strukturierendes Konzept.⁸⁰

Wichtigster Begriff der Ökologie

Nach einer Umfrage unter allen Mitgliedern der »British Ecological Society« (mit 645 Antworten, davon gut 2/3 aus Großbritannien), die Mitte der 1980er Jahre durchgeführt wird, bildet das Konzept des Ökosystems den wichtigsten Begriff der Ökologie (gefolgt von »Sukzession«, »Energiefluss«, Ressourcenschutz«, »Konkurrenz«, »Nische«, »Stoffkreislauf«, »Gemeinschaft« und »Lebensgeschichts-Strategie«).⁸¹ In wissenschaftlichen Aufsätzen des englischsprachigen Raums hat sich der Ausdruck bereits seit den

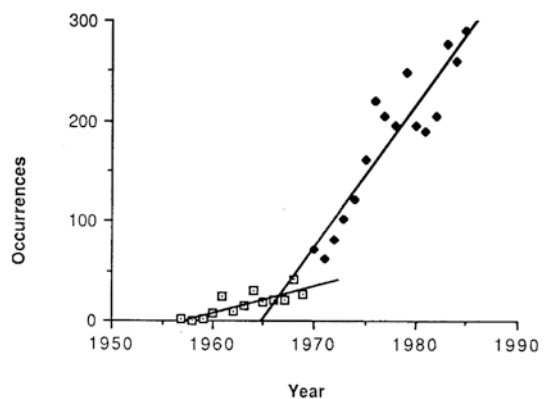


Abb. 337. Zunahme der Verwendung des Terminus »Ökosystem« in der biologischen Literatur zwischen 1950 und 1990. Datengrundlage: Titel und Schlüsselworte von wissenschaftlichen Aufsätzen aus Biological Abstracts (aus Golley, F.B. (1993). *A History of the Ecosystem Concept in Ecology*: 75).

»The ecosystem may be formally defined as the system composed of physical-chemical-biological processes active within a space-time unit of any magnitude, i.e., the biotic community plus its abiotic environment« (Lindeman 1942, 400).

»Any entity or ecological unit that includes living and nonliving parts interacting to produce a stable system in which the exchange of material between the living and the nonliving parts follows circular paths is an ecological system or ecosystem« (Odum 1953, 9).

»Ökosystem = Lebensgemeinschaft + Lebensraum« (Tischler 1955, 404).

»[B]iotic community and its abiotic environment; the whole earth can be considered as one large ecosystem« (Krebs 1972, 634).

»Ein Ökosystem ist ein Wirkungsgefüge von Lebewesen und deren anorganischer Umwelt, das zwar offen, aber bis zu einem gewissen Grade zur Selbstregulation befähigt ist« (Ellenberg 1973, 1).

»[T]he ecosystem in nature is taken to consist of biotic and abiotic components that change and evolve together, and the term »ecosystem« to imply a unit of co-evolution« (Patten 1975, 6).

»Ein Ökosystem ist ein biologisches System, das aus den Wechselwirkungen (aller oder einer begrenzten Zahl) biotischer und abiotischer Compartments (Elemente) untereinander und mit ihrer abiotischen und biotischen Umgebung (definierte Ausschnitte der Biosphäre) in einer diskreten Zeit gebildet wird« (Stöcker 1979, 165).

»Ecosystem – the plexus composed of abiotic entities and at least one organism, which are united by the exchange of matter and energy« (MacMahon et al. 1978, 704).

»Ökosystem: eine sich aus abiotischen und biotischen Faktoren des Ökotoyps bzw. von Geosystem und Biosystem aggregierende Funktionseinheit der hochkomplexen realen Umwelt, die somit einen Ausschnitt aus der Geobiosphäre bildet, der ein sich selbst regulierendes Wirkungsgefüge darstellt, dessen stets offenes stoffliches und energetisches System sich in einem dynamischen Gleichgewicht befindet« (Leser 1984, 356).

»Ein Ökosystem ist ein Wirkungsgefüge von Lebewesen und deren anorganischer Umwelt, das offen, und bis zu einem gewissen Grade zur Selbstregulierung befähigt ist« (Klötzli 1993, 288).

»Ecosystems are defined as communities in relation to their environment. [...] In most instances, ecosystems are distinguished because they appear relatively homogeneous when compared with their surroundings. They may be considered as homogeneous constellations of abiotic and biotic ecosystem characteristics« (Klijn & Udo de Haes 1994, 90; 92).

»[A] unit comprising a community (or communities) of organisms and their physical and chemical environment, at any scale, desirably specified, in which there are continuous fluxes of matter and energy in an interactive open system« (Willis 1997, 270).

»[E]cosystem: an assemblage of organisms considered together with their abiotic environment« (Jax, Jones & Pickett 1998, 254).

Tab. 208. Definitionen des Ökosystembegriffs.

1940er Jahren sehr rasch verbreitet (vgl. Abb. 337). In einem gewissen Widerspruch dazu steht die Tatsache, dass in modernen Lehrbüchern der Ökologie manchmal allein die drei Ebenen der Individuen, Populationen und Gemeinschaften abgehandelt werden, die Ebene des Ökosystems aber nur am Rande erscheint. Eines der international am weitesten verbreiteten Lehrbücher, das Werk »Ecology«, das von M. Begon, J.L. Harper und E. Townsend herausgegeben wird, trägt in den ersten drei Auflagen zwischen 1986 und 1996 den Untertitel »Individuals, Populations, and Communities«; erst in der vierten Auflage von 2006 erhält es den Untertitel »From Individuals to Ecosystems«.⁸²

Häufig verwendet wird der Begriff des Ökosystems zur Bezeichnung eines Typus, und nicht eines konkreten Systems (z.B. in der Rede von dem Ökosystem des Buchenwaldes, des Hochmoors oder des Hochgebirgssees).⁸³ Empfehlenswert ist allerdings die Festlegung des Begriffs zur Bezeichnung eines

konkreten Systems und dessen Abgrenzung von dem abstrakten Gegenstand eines **Ökosystemtyps** (Brian 1952: »ecosystem type«)⁸⁴.

In theoretischer Hinsicht bemerkenswert ist, wie der Ökosystembegriff als ein seiner Grundlage nach holistisches Konzept die empirische Kausalforschung nicht behindern muss, sondern sie im Gegenteil befördern kann. Die in der Theorie und Forschungspraxis zentrale Stellung dieses Begriffs in der Ökologie enthält damit ein Lehrstück für die Wissenschaftstheorie der Biologie insgesamt.

Eine gewisse Skepsis gegenüber der empirischen Rechtfertigung des Begriffs drückt sich allerdings darin aus, dass er wiederholt als *metaphysisches Konstrukt* bezeichnet wird. E.O. Wilson fasst 1989 unter diesem Titel grundlegende Theorien der Naturwissenschaften zusammen, die mächtiger (»more powerful«) und weniger anfällig für Falsifizierungen (»less vulnerable«) sind als wissenschaftliche Theorien. In die Kategorie der metaphysischen Konst-

runkte fällt nach Wilson u.a. Darwins Selektionstheorie und, zumindest andeutungsweise, das Konzept des Ökosystems.⁸⁵ W. Haber bringt die These vom Ökosystemkonzept als metaphysischem Konstrukt 2004 mit dem methodischen Ansatz der Ökologie in Verbindung, in dem es darum gehe, integrative Konzepte zur Analyse der Organisation von Systemen zu entwickeln.⁸⁶

Ökosysteme als Ergebnisse einer Koevolution

Ebenso wie Organismen sind auch Ökosysteme Einheiten, die in einer langen Geschichte entstanden sind. Die Anpassungen der in einem Ökosystem miteinander interagieren Organismen verschiedener Arten können damit über Selektionsprozesse in der Vergangenheit erklärt werden. Weil es sich dabei hinsichtlich der organischen Komponenten um allseitig dynamische Systeme und allseitige Anpassungen handelt, kann von einer *Koevolution* aller Organismen gesprochen werden. B.C. Patten bezeichnet auf dieser Grundlage 1975 ein Ökosystem als eine *Einheit der Koevolution* («a unit of coevolution»; vgl. Tab. 208).⁸⁷ Aber selbstverständlich stellt nicht jede Einheit der Koevolution bereits ein Ökosystem dar. Koevolutionsprozesse laufen in Ökosystemen ab, aber sie definieren diese nicht, denn auch in Interaktionssystemen, die nur Teil von einem, aber nicht selbst ein Ökosystem darstellen, wie z.B. in Räuber-Beute-Systemen, können Prozesse der Koevolution ablaufen.

In der heutigen globalen Gestaltung der Natur durch den Menschen besteht eine enge Verflechtung von natürlichen Ökosystemen und menschlichen Wirtschaftsformen. Dies gilt besonders für Stadtökosysteme und ökonomisch genutzte Wasser-, Agrar- oder Forstökosysteme. Für diese prägen F. Zacharias und U. Kattmann 1981 den Ausdruck *mensch-organisierte Ökosysteme*.⁸⁸

Abgrenzung von Ökosystemen

Eines der größten Probleme des Ökosystembegriffs betrifft die Abgrenzung eines Ökosystems gegenüber seiner Umwelt. Traditionell erfolgt die Abgrenzung eines Ökosystems über ein bestimmtes Erscheinungsbild oder über eine charakteristische Artenzusammensetzung. Auf dieser Grundlage wird einem Ökosystem eine eigentümliche Gestalt oder »Eigenart« zugeschrieben.⁸⁹ Vielfach erfolgt die Abgrenzung pragmatisch über abiotische Grenzen (z.B. die Land-Wasser-Grenze bei Flüssen, Seen und Meeren) oder die Grenzen eines Pflanzenformationstyps (z.B. Sommerlaubwald, Grasheide, Sandwüste) (↑Biogeografie: Abb. 49). Nach einem radikal pragmatischen

und pluralistischen Vorschlag hängt die Abgrenzung eines Ökosystems gänzlich von einer jeweiligen ökologischen Fragestellung ab.⁹⁰

K. Jax, C.G. Jones und S.T.A. Pickett unterscheiden 1998 zwei Arten von Kriterien zur Abgrenzung »ökologischer Einheiten«: *topografische* und *funktionale*.⁹¹ Während das eine auf dem räumlichen Zusammenhang der Organismen beruhe, liege dem anderen eine Interaktion der Organismen zugrunde. Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Kriterien hängt nach den Autoren am jeweiligen Beobachter und der Fragestellung.⁹² Pragmatisch sind die Autoren auch in ihrer Definition eines Ökosystems als einer Ansammlung von Organismen, die zusammen mit ihrer abiotischen Umwelt betrachtet werden (vgl. Tab. 208).

Die *topografische* oder *geografische* Bestimmung der Einheit des Ökosystems beruht auf der räumlichen Heterogenität abiotischer Faktoren, d.h. der diskontinuierlichen Variation physikalischer und chemischer Parameter. Diese Grundlage der Bestimmung zeigt sich bereits in der Benennung mancher Systeme, die als Ökosystem gelten. Man spricht z.B. vom Ökosystem des Teiches, des Flusses, des Meeres, des Wattenmeeres, der Kiesgrube oder des Ackers. Aus dieser Praxis der Identifizierung von Ökosystemen wird deutlich, wie weit die Grenzen von Ökosystemen von den anorganischen Bedingungen der Umwelt abhängen – im Gegensatz zu Organismen, die ihre Form weitgehend nach inneren Gesetzen bestimmen. Grund für diese Dominanz des Anorganischen (und damit Räumlichen) ist die starke Abhängigkeit der Organismen von anorganischen Bedingungen und das meist geringe Potenzial, sich von diesen Bedingungen durch interspezifische Kooperation zu emanzipieren. Ökosysteme sind also in stärkerem Maße als Organismen an einen bestimmten Raum gebunden. Sie sind meist nicht selbst zur Lokomotion fähig, und ihre geografische Position wird durch die Umweltansprüche der Organismen einzelner dominanter Arten (also autökologische, nicht synökologische Verhältnisse) bestimmt. Im Zusammenhang steht die fehlende Lokomotionsfähigkeit von Ökosystemen auch mit der nur geringen Beweglichkeit von Pflanzen, die meist als integraler Bestandteil von Ökosystemen gelten (s.u.).

Die Bestimmung von Ökosystemen auf geographischer Basis ist allgemein verbreitet (Rowe 1961: »The ecosystem [...] is a geographic object«⁹³) und wird besonders von Pflanzenökologen betont. Aber auch die Einschätzungen von Tierökologen weisen in diese Richtung. So betont W. Tischler 1978, »wie sehr immer Grenzen der Einheiten ökologischer Ord-

nung von äußeren Bedingungen des Systems abhängen, während die Abgrenzung bei organischen Ordnungssystemen durch deren innere Anlagen gegeben ist.⁹⁴ Klima und Boden sind nach Tischler die beiden wesentlichen externen Faktoren, die die Grenze eines Ökosystems bestimmen. Das Ökosystem eines Sees etwa vermag es nicht, sich über die Grenzen des vorhandenen Wasserbeckens zu erweitern, so wie es andererseits aber einem Organismus möglich ist, sein inneres Milieu, z.B. seinen Wasserhaushalt, weitgehend unabhängig von der Umwelt zu kontrollieren und so seinen Lebensbereich auch in solche Regionen auszuweiten, in denen aus abiotischen Quellen Wasser nicht in ausreichendem Maße vorhanden ist. Aufgrund dieser Dominanz des Räumlichen und Abiotischen in den Einflussgrößen eines Ökosystems hat die Ökologie eine besondere Affinität zur Geografie, und es besteht eine gewisse Berechtigung, Organismen aufgrund ihrer räumlichen Verteilung, ihrer gemeinsamen Anwesenheit in einem »Lebensraum« zu einheitlichen Komplexen zusammenzufassen.

Hinsichtlich der von Jax, Jones und Pickett »funktional« genannten Kriterien zur Abgrenzung von Ökosystemen erscheint es sinnvoll, zwischen zwei Typen zu unterscheiden (vgl. Tab. 209): Funktional kann ein Ökosystem als eine Einheit bestimmt werden entweder (1) aufgrund räumlich diskontinuierlicher Änderungen der Zusammensetzung der Artengemeinschaften oder (2) aufgrund der funktionalen Geschlossenheit des Beziehungssystems der Orga-

nismen. Terminologisch können diese beiden Kriterien das »zöologische« und das »systemtheoretische« genannt werden.

Zöologisch begründete Abgrenzungen von Ökosystemen beziehen sich auf die räumlich diskontinuierliche Verteilung der Gemeinschaften. Ein Ökosystem soll danach dort sein Ende haben, wo das Arteninventar eines räumlichen Gebietes sich sprunghaft ändert. Auch die Auszeichnung besonderer »Charakterarten« oder »Zeigerarten« ist für die zöologische Methode der Grenzziehung typisch. Vor allem in der Vegetationskunde ist die Bestimmung von Pflanzengesellschaften aufgrund der Artenzusammensetzung einer Region gängige Praxis (↑Biozönose).

Die geografische und die zöologische Methode zur Bestimmung von Ökosystemgrenzen haben ihre offensichtlichen Schwächen: Sie beruhen nicht auf einer Analyse des Beziehungsgeflechts von Organismen zueinander, sondern auf der inhomogenen Verteilung von Umweltfaktoren bzw. der Überschneidung der Umweltansprüche einzelner Arten. Die Behauptung eines »Superorganismus« auf zöologischer Grundlage wird deshalb seit den 1920er Jahren scharf kritisiert. Auf zöologischer Grundlage ist es immer möglich, das gemeinsame Vorkommen von Arten an einem Standort allein »individualistisch« als Ergebnis von sich überschneidenden artspezifischen Umweltansprüchen zu erklären.⁹⁵

Die *systemtheoretische* Analyse macht demgegenüber ausdrücklich die Wechselwirkungen zwischen den Organismen verschiedener Arten einer »Vergesellschaftung« zum Kriterium der Abgrenzung von Ökosystemen. Die Organismen werden dabei als Glieder eines organisierten Ganzen betrachtet, die einen spezifischen Beitrag zur Aufrechterhaltung dieses Ganzen leisten. Ihnen können daher jeweils eine *Funktion* oder *Rolle* für die Arbeitsweise und Erhaltung des Systems zugeschrieben werden. Angelehnt ist das systemtheoretische Verständnis von Ökosystemen an die Methode zur Abgrenzung einer ↑Biozönose durch K. Möbius (1877), nach der solche Wesen zu einer Gemeinschaft zusammengefasst werden, »welche sich gegenseitig bedingen«.⁹⁶ Damit ist ein funktionales Kriterium der Einheit eines Ökosystems gefunden: Nicht alle räumlich in einem Gebiet vorkommenden Organismen und unbelebten Gegenstände sind Teil eines Ökosystems, sondern nur solche, die Teil des Netzes der gegenseitigen Bedingung sind. Analog zur Offenheit eines Organismus ist nach diesem Abgrenzungskriterium auch eine Biozönose und ein Ökosystem nach zwei Seiten offen: Organismen und abiotische Körper, die für die Erhaltung des

Topografisches Kriterium

Die Grenzen des Ökosystems werden bestimmt durch die räumliche Heterogenität abiotischer Faktoren, d.h. die diskontinuierliche Variation physikalischer und chemischer Parameter.

Beispiel: Das Ökosystem eines Sees hat seine Grenze am Ufer des Sees, also dem Übergang vom geschlossenen Wasserkörper zum Land.

Zöologisches Kriterium

Die Grenzen des Ökosystems werden bestimmt durch die räumlich diskontinuierliche Verteilung der Gemeinschaften, d.h. eine Änderung des Arteninventars.

Beispiel: Ein Buchenwaldökosystem hat seine Grenze an der Verbreitungsgrenze des geschlossenen Buchenbestandes.

Systemtheoretisches Kriterium

Die Grenzen des Ökosystems werden bestimmt durch den Kreislauf der Beziehungen zwischen den Organismen an einem Ort.

Beispiel: Das Ökosystem in einem See wird durch einen geschlossenen Nahrungskreislauf definiert.

Tab. 209. Drei Kriterien zur Abgrenzung von Ökosystemen.

Systems von Bedeutung sind, selbst aber nicht von dem System abhängen, sind nicht Teil des Systems (wie die Nahrungsressourcen für einen Organismus oder die Sonne für ein Ökosystem). Und ebenso wenig gehören solche Organismen und abiotische Körper zu ihm, die zwar von dem Vorhandensein anderer Organismen abhängen, deren Anwesenheit aber nicht Bedingung für die Existenz anderer Organismen oder die Struktur ihrer Populationen im System ist (wie die Abfallprodukte im Falle eines Organismus oder ein opportunistisch die Ressourcen nutzender Zufallsgast im Falle eines Ökosystems).

Obwohl der systemtheoretische Ansatz sich unmittelbar als Konsequenz des Organismusmodells eines Ökosystems ergibt, wird er selten als solcher gewürdigt. Gelegentlich wird er sogar vollkommen übergangen und selbst von prominenter Seite nicht einmal als eine Möglichkeit gesehen, so z.B. 1950 von W. Tischler: »Es gibt zwei Möglichkeiten, um Biotope und ihre Biozönosen abgrenzen zu können. Entweder man geht von einem durch besondere Umweltfaktoren charakterisierten Standort aus oder von der einheitlichen Zusammensetzung der Tiergemeinschaften.«⁹⁷ Tischler sieht hier – in einem ausdrücklich methodenkritischen Beitrag, der von »Grundeinheiten und Methodik biozönotischer Forschung« handelt⁹⁸ – nur die geografische und die zönologische Methode der Bestimmung von Ökosystemen. Andere Autoren erklären den Ansatz einer funktional-systemtheoretischen Abgrenzung von Ökosystemen aus praktischen Gründen für unmöglich – und weiten diese Absage auch auf den Begriff aus, so z.B. H. Caspers, der 1950 der Auffassung ist, dass funktionale Gesichtspunkte »nicht in ihrer vollen Reichweite für die Abgrenzung von Biozönosen herangezogen werden können: denn jede funktionelle Betrachtung führt zum Verschwinden der Einheiten. Auch das Individuum ist streng genommen ein topographischer Begriff (Remane, mündl.)«.⁹⁹

Der verbreitete Verzicht darauf, Biozönosen und Ökosysteme durch eine Bestimmung der Relationen ihrer Komponenten auszuzeichnen, hat also letztlich pragmatische Gründe: Die frühe Praxis der Ökologen besteht im Sammeln und Bestimmen von Organismen – Wechselwirkungen zwischen ihnen werden dabei mehr aus dem gemeinsamen Vorkommen erschlossen als experimentell nachgewiesen. Empirische Studien zur tatsächlichen Wechselwirkung und gegenseitigen Bedingung von Organismen in einem Ökosystem erscheinen erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Als ein Pionier der experimentellen Ökologie in diesem Sinne kann H. Müller gelten, der seit den 1860er Jahren detaillierte Untersuchungen

über die Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Insekten durchführt.¹⁰⁰

Für den systemtheoretischen Ansatz zur Ausgliederung von Ökosystemen spricht seine Verankerung in der biologischen Methodik: Nur insofern ein Ökosystem funktional gedacht wird, d.h. insofern es in Komponenten zergliedert wird, die jeweils einen kausalen Beitrag zur dynamischen Organisation und Regulation des Ganzen leisten, bildet es überhaupt eine genuin biologisch bestimmte und oberhalb des Individuums stehende Einheit. Wird es dagegen allein als eine topografische oder zönologische Größe verstanden, spiegelt diese lediglich die Heterogenität der anorganischen Natur bzw. die koinzidierenden Umweltansprüche von Organismen verschiedener Arten wieder und bleibt so auf der Ebene der Geografie bzw. einer individualistischen Perspektive. Von einer überorganismischen *Organisation* und einer *Regulation* dieser Organisation durch Mechanismen der Steuerung und Rückkopplung kann dann nicht die Rede sein. Aus biologischer Sicht bildet eine Gemeinschaft von Organismen zusammen mit abiotischen Körpern allein auf systemtheoretischer Grundlage ein Ökosystem – also nicht, weil sie eine geografische Einheit oder eine konstante Zusammensetzung von Organismen verschiedener Arten darstellt, sondern allein aufgrund der funktionalen, nach dem Muster eines Kreislaufs organisierten Beziehungen der Organismen und abiotischen Körper zueinander.

Ein gewichtiges Argument gegen die ausgezeichnete Stellung rein systemtheoretisch-funktionaler Einheiten und für eine topologische Abgrenzung von Systemen stammt allerdings aus Erwägungen des Naturschutzes: Vielfach sind es die Bedingungen an einem Standort, die die Entwicklung zu einem schützenswerten System determinieren. Sollen nicht nur einzelne Organismen, sondern auch langfristige Entwicklungen in der Natur geschützt werden (»Prozessschutz«; ↑Bioethik), dann empfiehlt es sich also den Ort, an dem diese Entwicklungen stattfinden können, zu schützen. Nicht nur ein Ökosystem selbst, sondern auch die Voraussetzungen für seine Entstehungen bilden damit den Gegenstand des Schutzes. Die Voraussetzungen eines Systems stellen aber noch nicht das System selbst dar. Naturschutz kann sich damit zufrieden geben, eine Dynamik, nicht ein organisiertes System zu schützen. Für die Ökologie ist die Differenzierung zwischen topologisch und systemtheoretisch definierten Einheiten aber von Bedeutung.

Organisation und Regulation von Ökosystemen
Mit einem engen Begriff der ↑Organisation stellt ein

Ebe	Org	Reg	Beispiel	interagierende Elemente
I	O	R	Organismus	Organe
I	O	AR	kranker Organismus (Krebs)	Größen zur Regulation der Zellteilung
I	AO	R	Regulation der Körpertemperatur	Körpertemperatur; Schweißsekretion
P	O	(R)	Ökosystem im Gleichgewicht	Organismen verschiedener Arten
P	O	AR	Ökosystem in Sukzession	Organismen verschiedener Arten
P	AO	R	Räuber-Beute-System	Populationsgrößen verschiedener Arten

Tab. 210. Kreuzklassifikation von sechs Typen von Systemen in der Biologie. Die Klassifikation erfolgt nach drei Dimensionen: der Ebene der interagierenden Entitäten: Teile eines Individuums (I) oder Individuen einer Population (P); dem Vorliegen von Organisation (O) oder ihrem Fehlen (AO); sowie dem Vorliegen einer Regulation (R) oder ihrem Fehlen (AR). Unter der Organisation wird die wechselseitige Ermöglichung von individuellen Körpern in einem System verstanden, unter der Regulation die wechselseitige Kontrolle von Parametern durch Mechanismen der Steuerung oder Regelung (Rückkopplung).

Ökosystem insofern eine Organisation dar, als seine Komponenten wechselseitig voneinander abhängen. Die Einheiten, die in einem Verhältnis der systemkonstituierenden wechselseitigen Abhängigkeit zueinander stehen, können sich auf verschiedenen Ebenen befinden; und diese verschiedenen Bedingungsbeziehungen führen damit auch zur Abgrenzung verschiedener Arten von Systemen. Grundsätzlich zu unterscheiden sind dabei die Ebene der Interaktion von *Individuen* und *Populationen*. Einseitige Bedingungsverhältnisse auf Ebene der Individuen können wechselseitige Bedingungen auf der Ebene von Populationen zur Folge haben. So ist eine individuelle Räuber-Beute-Beziehung, z.B. das Fressen einer Antilope durch einen Löwen, ein einseitiges Abhängigkeitsverhältnis, insofern die Antilope mit ihrem Leben das Leben des Löwen ermöglicht – auf Populationsebene können sich aber Systemgrößen, wie die Populationsgrößen der Antilopen und Löwen, über Räuber-Beute-Beziehungen *wechselseitig* bedingen und im Gleichgewicht stabilisieren.

Zu unterscheiden sind hier also zwei Typen von Systemen: ökologische *Produktionssysteme* und demografische (oder demologische; ↑Population) *Kontrollsysteme*. Letztere sind negative Rückkopplungssysteme, in denen statistische Parameter wie Populationsgrößen wechselseitig voneinander abhängen. Ökologische Systeme sind dagegen primär durch die

zyklische Organisation von Typen individueller Interaktionen ausgezeichnet, insofern die eine konkrete Interaktion einen Effekt hat, der zukünftige Interaktionen des gleichen Typs möglich macht. Indem z.B. Wasserflöhe Algen in einem See fressen und ihre Verdauungsprodukte das Gedeihen der Algen ermöglichen, wirkt das Fressen der Wasserflöhe positiv auf sich selbst zurück, weil es eine Aktivität ist, die ihre eigenen Voraussetzungen, das Gedeihen der Algen, verbessert. Es besteht hier ein wechselseitiges ökologisches System, das nicht allein ein System zur Regulation von Populationsgrößen ist, sondern das die wechselseitige Ermöglichung der Existenz individueller Algen und Wasserflöhe zu einer organisierten Einheit zusammenfasst. Anders gesagt: Organisierte Systeme der Ökologie bestehen aus populationsvermittelten Ermöglichungskreisläufen auf individueller Ebene. Sie sind aufgrund dieser Beziehungen der zyklischen Ermöglichung *organisierte*, aber nicht notwendigerweise auch *regulierte* Systeme. Denn es gehört nicht zu den Identitätsbedingungen eines solchen Systems, dass es durch Steuerungs- oder Rückkopplungsmechanismen

stabilisiert wird. Umgekehrt ist ein demografisches Kontrollsystem, wie ein Räuber-Beute-System, ein reguliertes, aber nicht unbedingt auch ein organisiertes System, weil auf individueller Ebene nur einseitige Ermöglichungsbeziehungen vorliegen (vgl. Tab. 210).

In einem einfachen Räuber-Beute-System kann eine Regulation der Populationsgrößen der beiden beteiligten Arten erfolgen – aber trotzdem handelt es sich nicht um eine ökologische Wechselseitigkeit der Beziehung, sondern um eine einseitige Abhängigkeit, ein Ausbeutungsverhältnis. Die populationsbiologische Regulation, die zum Gleichgewicht von Populationsgrößen führt, begründet also noch keine ökologische Organisation, die eine Wechselbedingung der beteiligten Populationen einschließt. Eine Population von Organismen, die von den Organismen einer anderen Population als Beute genutzt werden, ist nicht durch die Population der Räuber bedingt. Reine Regulationsbeziehungen können also die wechselseitige Bedingung von Populationsgrößen beinhalten, nicht aber der Populationen selbst. Erst durch ihre gegenseitige Bedingung werden Populationen aber zu Gliedern eines organisierten Ganzen, zu Elementen eines Ökosystems.

Für Regulationssysteme ist allgemein eine Beschreibung auf der Ebene von Zustandsgrößen kennzeichnend (den Regel-, Fühl- und Stellgrößen; ↑Re-

gulation: Abb. 431 für ein ökologisches Beispiel); für organisierte Systeme dagegen die Beschreibung auf der Ebene von interagierenden Körpern (Organen und Organismen) oder Aktivitäten (Fressen und Gefressenwerden), deren Einbindung in kausale Kreisläufe einen selbstermöglichenden Charakter hat (Organe eines Organismus und Organismen eines Ökosystems gibt es nur in dem jeweiligen physiologischen bzw. ökologischen Ermöglichungskreislauf).

Eine Differenzierung dieser zwei Aspekte von ökologischen Systemen ist in der Ökologie allerdings alles andere als verbreitet. Häufig, besonders in der deutschsprachigen Ökologie, wird die Organisation ökologischer Systeme über ihre Selbstregulation erläutert, so in Bezug auf Biozönosen bereits 1918 durch A. Thienemann¹⁰¹ und in den frühen 1920er Jahren durch E. Schmid¹⁰² (†Biozönose: Tab. 47) und R. Hesse. Letzterer schreibt 1924 von den Gliedern einer Biozönose, sie würden »durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält«.¹⁰³ Drei Jahre später heißt es bei K. Friederichs: »Die Definition ist: Eine Organisation ist eine biologische Ganzheit, die sich durch Selbstregulierung bei Bestand erhält«.¹⁰⁴ Bis in die Gegenwart zieht sich dieses Verständnis, wie etwa an den Definitionen des Ökosystembegriffs durch H. Ellenberg (1973), H. Leser (1984) oder F. Klötzli (1993) deutlich wird (vgl. Tab. 208).

Erst mit der Etablierung des Nichtgleichgewichtsparadigmas in der Ökologie seit den 1970er Jahren (†Ökologie) beginnt sich eine Trennung der Aspekte anzukündigen, insofern die Regulation im Sinne der Erhaltung eines Gleichgewichts nicht mehr als notwendige Bedingung für das Vorliegen eines ökologischen Systems verstanden wird. Deutlich wird dabei, dass ein Gleichgewicht von Populationen kein Merkmal von Ökosystemen sein muss und dass umgekehrt Gleichgewichte von Populationen auch unabhängig von Ökosystemen bestehen können (z.B. in Räuber-Beute- oder Konkurrenz-Systemen). Die Interaktion von Organismen muss also auch dann nicht ihren Charakter eines Ökosystems verlieren, wenn dieses System sich nicht in einem Gleichgewicht befindet. Die Bestimmung des Ökosystembegriffs hängt primär an der wechselseitigen Abhängigkeit von Populationen verschiedener Arten (d.h. der Organisation des Systems), nicht an der Stabilisierung der Populationsgrößen (ihrer Regulation). Ein Ökosystem kann auch bei schwankenden Populationsgrößen Bestand haben. Indem über lange Zeit der Begriff des Ökosystems mit der Vorstellung eines harmonischen Gleichgewichts in der Natur

verbunden wurde, ist diese Differenzierung verkannt worden.

Seit Ende der 1970er Jahre führen die einem Ökosystem zugeschriebenen Leistungen der Selbstregulation (†Regulation/Selbstregulation) zu Diskussionen über die »kybernetische Natur« von Ökosystemen. Im Verlauf dieser Auseinandersetzungen schreiben einige Autoren Ökosystemen ein Informationsnetzwerk zur Steuerung und Regelung des Systems zu.¹⁰⁵ Von anderer Seite wird das kybernetische Vokabular in der Ökologie grundsätzlich kritisiert. So plädieren J. Engelberg und L.L. Boyarsky 1979 für die »nicht-kybernetische Natur von Ökosystemen«, weil es in Ökosystemen keine eigenen Kanäle gebe, die Informationen transportieren, sondern überall gebe es nur Umsatz von Materie und Energie.¹⁰⁶ Dem kann entgegengehalten werden, dass kybernetische Regulationen keiner eigenen Informationswege bedürfen, sondern sich allein aus der Interaktion von Elementen des Systems ergeben können. Nicht nur in Ökosystemen, sondern auch in Organismen oder Maschinen beruht die kybernetische Regulation auf Stoff- oder Energieumsatz, der sich nicht notwendig in einem eigenen »Informations-Netzwerk« abspielt.

Es bestehen aber doch grundsätzliche Unterschiede zwischen der Regulation von Organismen und Ökosystemen. Diese hängen im Wesentlichen daran, dass Ökosysteme im Gegensatz zu Organismen keine eigenständigen Mechanismen der Reproduktion zeigen und somit keiner Selektion unterliegen. Sie weisen daher keine so weitreichende Integration und Kooperation der Elemente auf wie Organismen. Nach einer Gegenüberstellung A. Remanes von 1950 ist für die »biozönotische Ordnung« der Ökosysteme im Unterschied zur »funktionellen« Ordnung der Organismen die Konkurrenz der Komponenten ein wesentlicher Faktor (†Ökologie/Biozönotische und funktionelle Ordnung).¹⁰⁷ Den Unterschied zwischen der Regulation in Organismen als »körperlich gebundenen« Gemeinschaften (von Zellen) und ökologischen Lebensgemeinschaften als »freien« Assoziationen (von Organismen) hebt Remane bereits 1939 hervor: »Allein die Massenverteilung der Einzelarten wird [...] in der Lebensgemeinschaft reguliert, und dies geschieht nicht durch besondere Regulationsmechanismen oder zentrale Leitung, sondern lediglich auf Grund der Einzeleigenschaften ihrer Teile [...]. Jede Handlung eines Lebewesens hat in der Lebensgemeinschaft nur direkten Bezug auf die eigene Art und ihre Erhaltung [...]; die Beziehungen zur allgemeinen Lebensgemeinschaft sind ganz locker, der Verband ist sozusagen in dieser eine private Interessengemeinschaft, die natürlich in der Gesamtge-

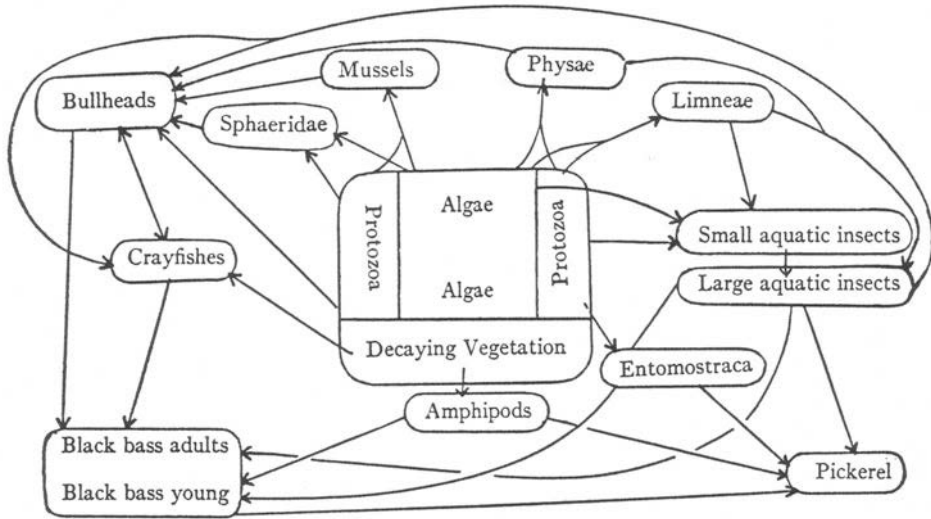


Abb. 338. Nahrungsnetz von aquatischen Organismen (aus Shelford, V.E. (1913). *Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology*, Chicago 1937: 70).

meinschaft ein Faktor ist, aber in ihrer Tätigkeit ganz auf das eigene Interesse eingestellt ist.¹⁰⁸ Für diesen Unterschied in der Regulationsart lässt sich eine einfache evolutionstheoretische Erklärung geben: Während die Regulation zur Selbststabilisierung von Organismen ein direktes Selektionsergebnis darstellt, kann die Regulation der Ökosysteme nur zu einem geringen Teil als ein selbst durch Selektion entstandener Mechanismus verstanden werden – vielmehr stellt er einen lediglich resultierenden Faktor aus der Selektion der Organismen dar. Als Konsequenz daraus erfolgt die Regulation von Ökosystemen nicht auf eine Weise, in der die Erhaltung des Ökosystems Vorrang vor der Selbsterhaltung seiner Komponenten hat (wie dies für die Teile eines Organismus gilt). Aufgrund ihrer Beweglichkeit im Raum und ihres Opportunismus in der Ausnützung von Ressourcen sind Organismen nicht weniger Arten (im Gegensatz zu den Organen eines Organismus) Generalisten, die nicht streng an ein System gebunden sind und selbst die Zerstörung eines Systems überleben können (†Ökologie: Tab. 204).

Dieses Fehlen eines eigenständigen Mechanismus der Regulation in Ökosystemen könnte als ein kontingentes Merkmal der Ökosysteme auf der Erde angesehen werden. Um den Unterschied der Ökologie zur Physiologie zu betonen, könnte es aber auch als ein Bestimmungsstück des Ökosystembegriffs betrachtet werden, dass Ökosysteme Momente der Regulation primär nur als Nebeneffekt einer Selektion auf der Ebene von Individuen und Populationen aufweisen.

Gerade die Möglichkeit des Fehlens einer Regulation des Gesamtsystems unterscheidet ein Ökosystem von einem Organismus. Als System sollte es daher nicht aufgrund seiner Fähigkeit zur Selbstregulation bestimmt werden, sondern allein insofern, als es aus Populationen von sich wechselseitig bedingenden Organismen besteht, insofern es also eine Organisation im strengen Sinne aufweist.

Der Unterschied zwischen physiologischen und ökologischen Systemen wird auch daran festzumachen versucht, dass den Ökosystemen ein spezifisches Organisationszentrum abgesprochen wird. Remane spricht 1939 vom Fehlen einer »Zentralisierung« und eines »Organisationsplans« bei ökologischen Gemeinschaften.¹⁰⁹ In ähnlicher Weise argumentieren R.H. Whittaker und G.M. Woodwell 1972, in Lebensgemeinschaften gebe es kein Zentrum der Kontrolle und Organisation wie in Organismen. Und es gebe auch keine Evolution zur Entwicklung eines solchen Zentrums, denn die Struktur von Gemeinschaften werde durch die Evolution von Arten bestimmt, ergebe sich also quasi lediglich als Nebenprodukt der Evolution ihrer Komponenten: »There is in the community no center of control and organization such as there is in the organism, and no evolution toward a central control system. The organization of the community – its pattern of self-maintaining functional differentiation – is maintained by the genetics of species, by way of the competition and other population interactions of these species. Community organization is a result of species evo-

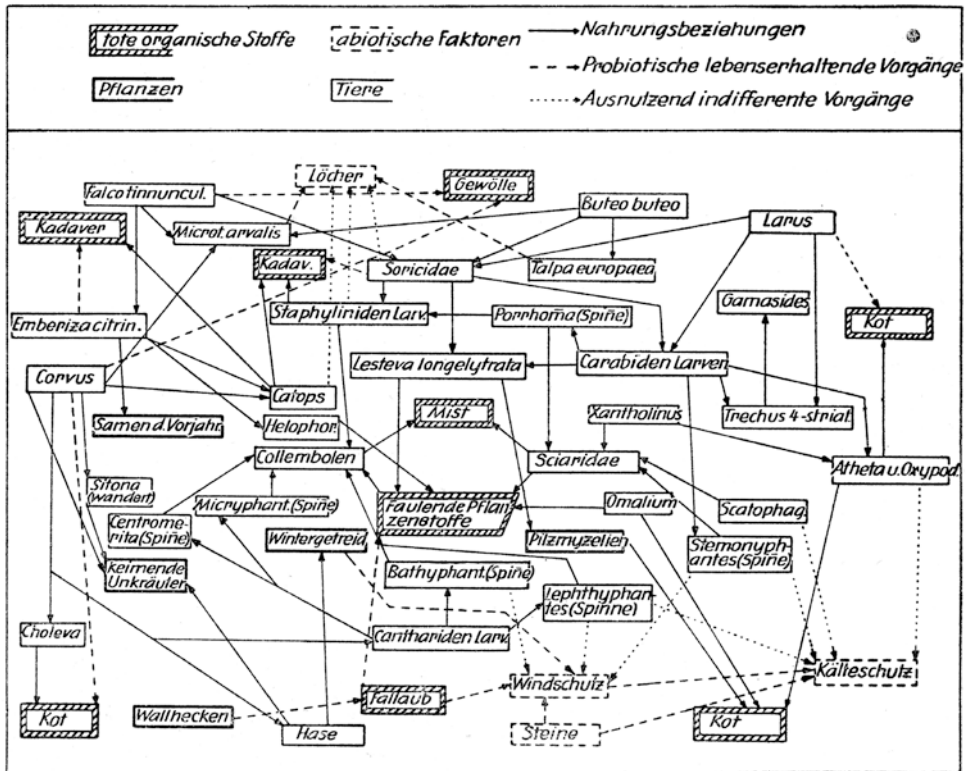


Abb. 339. Modell des Ökosystems eines Getreidesaatfeldes auf Lehm Boden in Nordwestdeutschland zur Winterzeit. In das Diagramm sind taxonomische Gruppen von Organismen, tote organische Stoffe und abiotische Faktoren integriert (nach Heydemann, B. (1953). Agrarökologische Problematik, dargestellt an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder (Diss., Univ. Kiel); aus Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 317).

lution and species behaviour.«¹¹⁰ Methodisch können Ökosysteme also gerade durch das Fehlen von zentralisierten Kontrollsystemen unterschieden werden. Nicht alle Biologen schließen sich aber der Auffassung an, Ökosysteme würden keiner eigenständigen Evolution unterliegen und kein Gegenstand von Selektion auf Ökosystemebene sein. Vielmehr nehmen einige, wie z.B. 1960 M.J. Dunbar, eine Konkurrenz und nachfolgende Evolution auch auf der Ebene von Ökosystemen an.¹¹¹

Die Debatte um die Bestimmungsmerkmale eines Ökosystems hält bis in die Gegenwart an. Auf der einen Seite wird dafür plädiert, Ökosysteme als stabile und selbstregulierte Systeme zu beschreiben, auf der anderen Seite wird betont, dass nicht alle Ökosysteme notwendig kybernetisch reguliert sind.¹¹² Verbreitet ist ein pragmatisches Verhältnis zu dem Konzept, nach dem bereits eine topografisch-physiognomische Einheit wie ein Wald oder ein See als ein Ökosystem angesehen wird, auch wenn die funktionalen Beziehungen zwischen den Komponenten des Systems

nicht untersucht wurden.¹¹³ K. Jax, G.-P. Zauke und E. Vareschi schlagen 1992 vor, den Begriff nicht auf eine enge Bedeutung festzulegen und ihn in weitem Sinne zu gebrauchen; jedes einzelne System müsse aber auf eindeutige Weise abgegrenzt und spezifiziert werden.¹¹⁴

Redundanz und Opportunismus

Die Konstanz der Populationsgrößen der Arten eines Ökosystems stellt nur eine hinreichende, nicht aber eine notwendige Bedingung für das Gleichgewicht und den Erhalt eines ganzen Ökosystems bzw. einer Gemeinschaft dar. Denn die Erhaltung des Systems ist auch dann möglich, wenn die Populationsgrößen schwanken oder eine Art aus dem System ganz verschwindet. Dies ist immer dann der Fall, wenn die Funktion der Organismen einer Art durch andere in dem System übernommen werden kann. In den meisten Ökosystemen ist dies eher die Regel als die Ausnahme, weil sich die Organismen verschiedener Arten in Bezug auf die Erhaltung des Ökosystems funk-

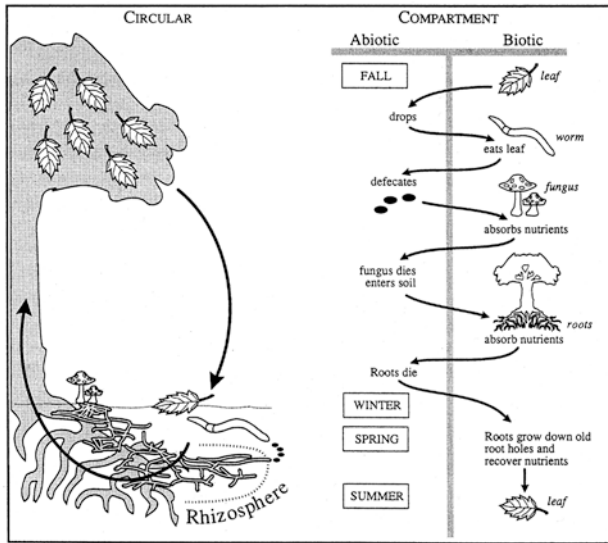


Abb. 340. Die enge Verknüpfung von abiotischen und biotischen Prozessen in einem Ökosystem. Hinsichtlich der Stoffflüsse in einem Ökosystem bilden die Lebewesen nicht ein klar abgegrenztes Kompartiment, sondern sind mit anorganischen Bestandteilen eng verflochten. Ein mineralischer Nährstoff, der einmal im Jahr den Stoffkreislauf durchläuft, muss daher mehrfach die Grenze zwischen dem Bereich des Organischen und Anorganischen passieren (aus Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992). *Toward a Unified Ecology*: 46).

tional äquivalent zueinander verhalten. Es besteht in diesen Fällen eine *ökologische Redundanz*, insofern eine systemrelevante Funktion von den Organismen verschiedener Arten ausgeführt wird (↑Rolle, ökologische).

Umgekehrt können die Organismen einer Art auch Funktionsträger und integrale Bestandteile verschiedener Ökosysteme sein. Viele Organismen zeigen eine erhebliche Mobilität und einen ausgeprägten Opportunismus in der Ressourcennutzung. Sie sind damit nicht streng an einen Ökosystemtyp gebunden, sondern wechseln zwischen verschiedenen (»Poikilotopie«, ↑Metamorphose). Und auch innerhalb eines Ökosystems werden die vorhandenen Ressourcen nur episodisch und fakultativ genutzt. Eine strikte Bindung an Organismen bestimmter anderer Arten liegt vielfach nicht vor. Strikte Abhängigkeiten bestehen oft nur gegenüber abiotischen Faktoren der Umwelt (vor allem Temperatur und Feuchtigkeit). Diese schwache obligate Bindung an andere Arten zeigt schon die Tatsache, dass Organismen vieler Arten aus ihrem Ökosystem herausgelöst und mit mehr oder weniger einheitlichem Kraftfutter in Botanischen oder Zoologischen Gärten am Leben erhalten werden können. Eine scharfe Grenze der Verbreitung

besteht also oft nur dort, wo eine sprunghafte Änderung eines abiotischen Faktors vorliegt, z.B. im Übergang vom Wasser zum Land. Innerhalb einer abiotisch homogenen Region macht aber die hohe Mobilität vieler Organismen in Verbindung mit ihrem Opportunismus in der Ressourcennutzung ihre exklusive Zuordnung zu abgegrenzten Biozönosen und Ökosystemen unmöglich. Eine regelmäßige Ausnahme von dem verbreiteten Opportunismus ist der Parasitismus: Organismen, die andere Organismen einseitig ausbeuten, ohne diese zu töten, sind meist auf eine Wirtsart spezialisiert.

Zusammengenommen sind Redundanz und Opportunismus zwei Faktoren, die eine Abgrenzung von Ökosystemen in vielen Fällen kaum möglich machen: Wo soll z.B. die Grenze zwischen dem Ökosystem Teich und dem Ökosystem Wiese verlaufen, wenn viele Arten, z.B. Fliegen, Frösche, Enten etc. ihre ökologischen Beziehungen, z.B. ihre trophischen Beziehungen der Ernährung und der Exkretion, sowohl in dem einen System als auch in dem anderen wahrnehmen können? Von wenigen Ausnahmen wie den Oasen in isolierten Trocken- oder Kältewüsten oder den Tiefseebiozönosen abgesehen

gelten diese Schwierigkeiten der Abgrenzung für alle konventionell als Ökosysteme angesehenen Systeme der Erde: ob es sich um einen Wald, eine Wiese, ein Hochmoor oder einen Teich handelt – sie sind alle von Nachbarsystemen umgeben, mit denen es einen Austausch von Organismen gibt, die mal in dem einen, mal in dem anderen System ihrem Leben nachgehen, d.h. ökologisch gesprochen, mal in dem einen, mal in dem anderen System Ressourcen nutzen und Funktionen ausüben.

Wie oben dargestellt, begegnet die Praxis der Ökologie dieser Schwierigkeit, indem sie Ökosysteme entweder direkt über die diskrete Änderung besonders relevanter abiotischer Faktoren abgrenzt (z.B. durch die Wasser-Land-Grenze) oder über das Verbreitungsgebiet der Organismen einzelner Arten (oder höherer Taxa), die die abiotischen Verhältnisse ihrer Umwelt in starkem Maße verändern. Bei diesen Organismen handelt es sich meist um wenig mobile, weitgehend stationäre Individuen, wie Pflanzen, die durch ihre Dominanz einem Gebiet ihr Gepräge geben. So stellen klassische Beispiele für Ökosysteme dar: der Buchenwald, geprägt durch die Rotbuche (*Fagus*); die Wiese geprägt durch die Gräser (*Poaceae*); das Hochmoor, geprägt durch die Torfmoo-

1	Trophische Beziehungen (Nutrition)
1.1	Direkte Ernährung: Ein Organismus frisst einen anderen oder Teile von ihm Beispiele: Pflanzenfraß (Herbivorie), Beutefang (Karnivorie)
1.2	Indirekte Ernährung: Ein Organismus ernährt sich von abgestoßenen oder abgestorbenen Teilen eines anderen. Beispiele: Aasfresser (Saprophagie), Kotfresser (Koprophagie)
1.3	Ernährungsunterstützung: Ein Organismus unterstützt einen anderen im Aufschluss seiner Nahrung. Beispiel: Darmbakterien
1.4	Entsorgungsbeziehung (Ernährungssymbiose): Ein Organismus unterstützt einen anderen bei der Entsorgung von dessen Abfallstoffen. Beispiel: Gasaustausch in der globalen Pflanzen-Tier-Symbiose
2	Mitteilungsbeziehungen (Information)
2.1	Intendierte Mitteilung: Ein Organismus bezieht sich direkt auf einen anderen Organismus, um ihn auf etwas aufmerksam zu machen. Beispiele: Honiganzeiger und Honigdachs, Warnrufe
2.2	Nichtintendierte Mitteilung: Das Verhalten eines Organismus dient einem anderen Organismus als Information über die Umwelt. Beispiele: Aasgeier, die Hyänen Nahrungsorte anzeigen, Warnrufe für Artfremde
3	Schutzbeziehungen (Protektion)
3.1	Direkter Schutz: Ein Organismus gibt einem anderen durch seine räumliche Ausdehnung und strukturelle Eigenarten Schutz. Beispiele: Strauch und Vogel, Seeanemone und Krebs
3.2	Indirekter Schutz: Die Biotopumgestaltung durch einen Organismus gewährt einem anderen Schutz. Beispiele: Kaninchenbau und Fuchs, Spechthoch und Meise
4	Transportbeziehungen (Lokomotion)
	Ein Organismus transportiert einen anderen Beispiele: Pflanzensamenverbreitung durch Tiere (Zoochorie), Transport von Fadenwürmern und Milben von einem Kothaufen zum nächsten durch Käfer (Phoresie)
5	Sexualbeziehungen (Reproduktion und Rekombination)
	Ein Organismus ermöglicht die Reproduktion und/oder Rekombination anderer Beispiel: Tierbestäubung (Zoophilie) der Blütenpflanzen
6	Biotoperzeugungsbeziehungen (Habitatproduktion)
6.1	Direkte Biotoperzeugung (Epökie und Endökie): Ein Organismus stellt den Wohnort für einen anderen dar. Beispiele: Bakterien als Endosymbionten im Darm, Flöhe als Ektoparasiten im Fell, Epiphyten auf Pflanzen, auch temporär: ein Baum als Sitzwarte für einen Greifvogel
6.2	Indirekte Biotoperzeugung («ecosystem engineering»): Ein Organismus erzeugt das Biotop für einen anderen. Beispiele: Buchenwaldbiotop und Waldpilz, Rüsselkäferlarven erzeugen Löcher zu den Hohlräumen in Pflanzenstengeln, die zum Wohnraum anderer Organismen werden

Tab. 211. Klassifikation der Elemente ökologischer Beziehungskreisläufe.

se (*Sphagnum*); das Korallenriff, geprägt durch die Korallentiere (*Anthozoa*) etc. Es ist dabei aber wahrscheinlich, dass solche großräumigen Gebilde wie der Buchenwald in eine Vielzahl von Ökosystemen im Sinne von Abhängigkeitskreisläufen aufgelöst werden muss. Denn nicht in allen Kreisläufen wird die Buche ein integrales Element sein. Sie wird für einige Beziehungszyklen allein ein Umweltfaktor sein, insofern als sie auf der einen Seite, z.B. durch ihre Beschattung, ein bestimmtes Mikroklima schafft, das die Lebensverhältnisse aller dort existierenden Organismen mitbestimmt, insofern sie aber auf der anderen Seite nicht ihrerseits von allen Organismen, auf die sie wirkt, beeinflusst wird.

Ökologische Typen

Produzenten und Reduzenten (und eventuell Konsu-

menten; ↑Rolle, ökologische) sind bezeichnenderweise die einzigen universal verbreiteten Kandidaten für eine ökologische Typologie von Organismen. An diesen beiden Kategorien wird deutlich, dass eine ökologische Typologie von der Wirkung ausgeht, die ein Organismus auf Organismen anderer Arten ausübt. Eine ökologische Klassifikation von Organismen deckt sich also nicht mit Klassifikationen von Verhaltensweisen. Nicht die Wirkung des Umweltbezugs eines Organismus auf diesen Organismus selbst, wie in der Klassifikation ethologischer Funktionskreise (↑Verhalten: Tab. 301), sondern seine Wirkung auf andere Organismen steht in ökologischer Hinsicht im Zentrum.

Viele als ökologisch verstandene Klassifikationen von Organismen haben allerdings eine andere Grundlage: Besonders in der Pflanzenökologie ist es üblich,

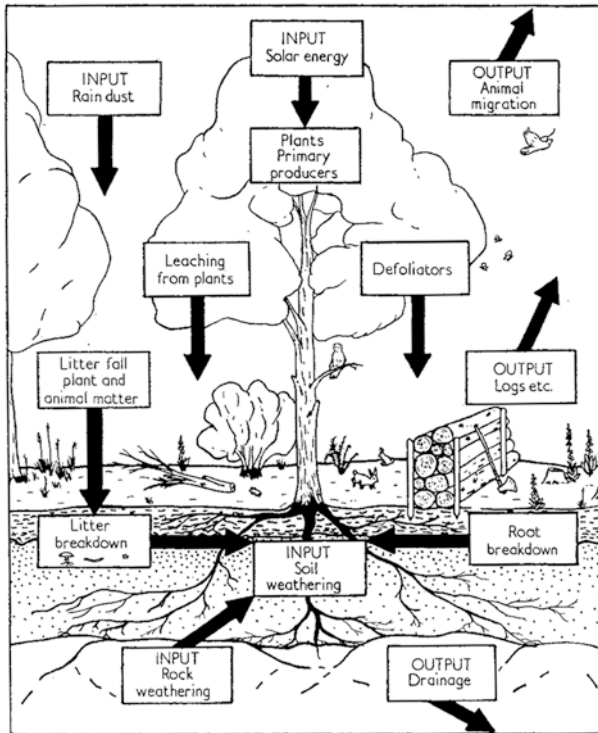


Abb. 341. Stoffflüsse in einem Waldökosystem (aus Ovington, J.D. (1962). *Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. Adv. Ecol. Res.* 1, 103-192: 106).

»funktionale Typen« im Sinne von (ethologischen) Lebensformtypen zu bestimmen. Der funktionale Aspekt bezieht sich hier jedoch nicht darauf, welche Rolle die Organismen in einem Ökosystem einnehmen, sondern welche Strategie in Relation zur Umwelt sie für das eigene Überleben verfolgen. Dies gilt z.B. für Raunkiaers Einteilung der Pflanzen nach der Lage ihrer Überdauerungsknospen (↑Lebensform), für die Klassifikation nach der Lebensdauer in annuelle oder perennierende Organismen (↑Lebensgeschichte) oder für besondere Anpassungsformen von Pflanzen wie Schattentoleranz, Tiefwurzler-Flachwurzler, Immergrüne-Sommergrüne, Sukkulenz, Xerophytie etc. (↑Biotop). Als »ökologisch« sind diese Unterscheidungen allein vor dem Hintergrund eines weiten Ökologiebegriffs zu verstehen, der auch die Relation des einzelnen Organismus zu seiner Umwelt als ein ökologisches Verhältnis fasst (↑Ökologie).

Trophische Beziehungen – und andere

Die hauptsächlichsten Wirkungen von Organismen auf einander, die in der Regel in Ökosystemen identifiziert werden, sind Ernährungsbeziehungen. Neben

den trophischen funktionalen Typen von Produzenten, Konsumenten und Reduzenten haben sich in der Ökologie nur wenige andere Typisierungen funktionaler ökologischer Rollen etabliert. Im Prinzip lässt sich aber für jeden ethologischen Funktionskreis eines Organismus auch eine ökologische Beziehung formulieren – nämlich dann, wenn ein Organismus einer anderen Art in der betreffenden Umweltbeziehung dieses Organismus eine regelmäßige Rolle spielt. Ebenso wie sich auf der ethologischen Grundfunktion der Ernährung ein System der wechselseitigen Abhängigkeit von Organismen aufbauen lässt, ist dies also auch für die anderen Grundeinstellungen möglich, die ein Organismus zu seiner Umwelt hat. Die Wechselseitigkeit kann sich auf den Schutz, die Lokomotion (Verbreitung), die Fortpflanzung oder allgemeine Ansprüche an den Lebensraum beziehen (vgl. Tab. 211).

Explizite Vorschläge, wie die Typen ökologischer Wirkungen zu klassifizieren sind, gibt es bisher nur wenige. F.E. Clements und V.E. Shelford unterscheiden 1939 sechs verschiedene Typen der Koaktionen (»coactions«), d.h. der Wirkungen von Organismen aufeinander: »(1) shelter and housing, (2) food, (3) materials, (4) reproduction, (5) social grouping, and (6) attachment«.¹¹⁵

Die ökologischen Beziehungstypen sind als *Elemente* ökologischer Beziehungskreisläufe zu verstehen, d.h. sie werden zu ökologischen Beziehungen im engeren Sinne erst durch ihre Integration in einen *geschlossenen* Beziehungskreislauf. Stehen sie isoliert und sind nicht in die Organisation eines Ökosystems eingebunden, so handelt es sich lediglich um die Umweltbeziehungen eines Organismus. Genauso wenig wie alle physikalischen und organischen Einflüsse auf einen Organismus also Teil seiner Organisation sind, sind alle Umweltbeziehungen von Organismen Teil der Organisation eines Ökosystems. Das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt ist als solches also noch kein (syn-)ökologisches Verhältnis, auch wenn es dies jederzeit werden kann und es im Einzelfall eine empirische Frage ist, ob es als ökologisch anzusehen ist oder nicht.

Ein ökologischer Beziehungskreislauf muss selbstverständlich nicht nur einen Beziehungstyp zwischen Organismen beinhalten, sondern kann sich über mehrere erstrecken.¹¹⁶ So kann es etwa eine Wechselbeziehung zwischen einer Bienen- und einer Blütenpflanzenpopulation geben, bei denen die Bienen die

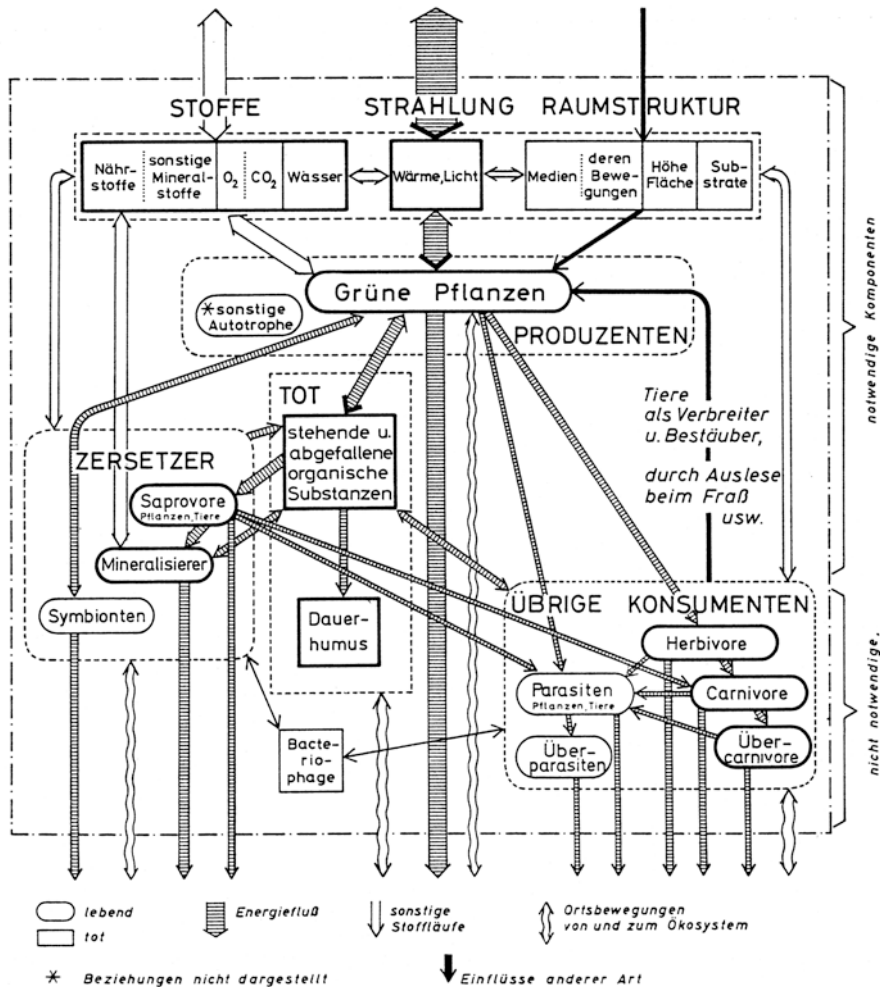


Abb. 342. Modell eines vollständigen Ökosystems (aus Ellenberg, H. (1973). Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ders. (Hg.). Ökosystemforschung, 1-31: 3).

Verbreitung und Bestäubung der Pflanzen besorgen und die Pflanzen über den Blütennektar die Ernährung der Bienen sicherstellen.

Es geht in der Ökologie also nicht nur um die trophischen Beziehungen des Fressens und Gefressenwerdens, die von der Arbeitsteilung der chemischen Fixierung von Strahlungsenergie und der dazu komplementären Zersetzung der aufgebauten organischen Materie angetrieben werden. Weil jede Form der Umweltbeziehung eines Organismus sich zu einer Abhängigkeit von Organismen einer anderen Art steigern kann, muss auch jede Form der Umweltbeziehung Teil des wechselseitigen Bedingungsgefüges sein können. Die Tendenz, solche Verhältnisse, die nichts mit Nahrungsbeziehungen zu tun haben, aus

der Ökologie auszulagern, ist vor dem häufig produktionsbiologischen Hintergrund der Analyse von Ökosystemen verständlich. Es sollte aber doch klar sein, dass funktional geschlossene Bedingungsgefüge zwischen Organismen oder Populationen verschiedener Arten, also überorganismische Organisationssysteme auch jenseits von Nahrungsbeziehungen bestehen können, dass also der Gegenstand der Ökologie nicht auf produktionsbiologische Analysen zu reduzieren ist.

In diesem Sinne ist es, wenn einige Ansätze der letzten Jahre ausdrücklich nicht nur die direkte trophische Beziehung der Versorgung anderer Organismen durch den Aufbau eigener organischer Körpersubstanz, sondern auch indirekte Effekte, die in der

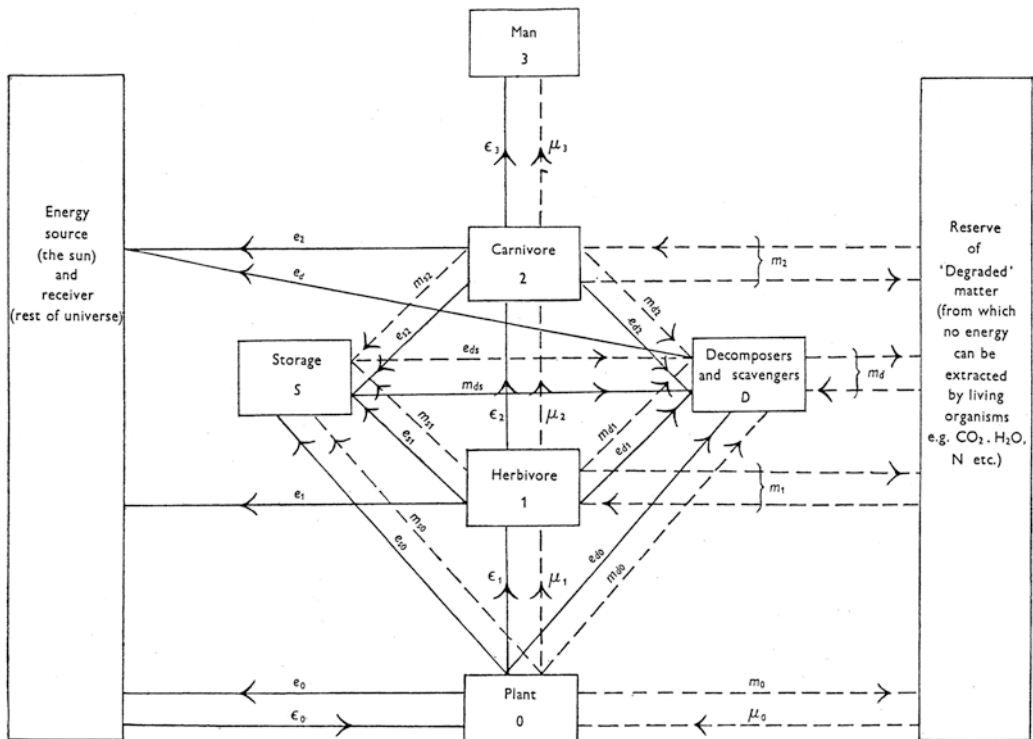
Veränderung von »Ressourcenströmen« bestehen, in die Ökologie einbeziehen. Solche indirekten Effekte werden z.B. unter dem Schlagwort des *Ökosystemengineering* (»ecosystem engineering«) behandelt.¹¹⁷ Die Beziehungen zwischen den Organismen, die gemeinsam ein Ökosystem bilden, müssen aber nicht in allen Fällen eine physische Umgestaltung ihrer Umwelt einschließen, sondern können sich auch auf direkte Interaktionen beziehen.

Ein streng funktionaler Ansatz in der Ausgliederung von Ökosystemen hat zur Konsequenz, dass ein Organismus gleichzeitig in mehrere Ökosysteme einbezogen sein kann und dass außerdem ein topografischer Ort gleichzeitig von mehreren Ökosystemen besetzt sein kann. So können in einem Buchenwald neben dem trophischen Zyklus, dem wesentlich die Buche als Produzentin und die Bakterien und Pilze als Reduzenten angehören, weitere Beziehungskreis-

läufe bestehen, in die die Buche nicht als Produzentin, sondern etwa als Habitatgestalterin eingeht. Der topografisch und als makroskopische Formgestalt einheitlich behandelte Buchenwald wird so aufgelöst in eine Vielzahl von nebeneinander bestehenden Beziehungskreisläufen. In vielen Zusammenhängen – v.a. in praktischen und auf den Naturschutz abzielenden Kontexten – wird diese Zergliederung nicht sinnvoll sein. Soll aber präzise geklärt werden, inwiefern das Ökosystem eine Organisation darstellt und nicht bloß eine Ansammlung von mehr oder weniger aufeinander bezogenen Organismen, ist diese Zergliederung unumgänglich.

Autarkie von Ökosystemen

In der Regel wird als Bedingung für das Vorliegen eines Ökosystems die Forderung nach der Anwesenheit von Primärproduzenten gestellt; nur öko-



logische Systeme mit Organismen, die in der Lage sind, aus anorganischer Materie organische herzustellen, gelten damit als Ökosysteme. So wird gegen die Anwendung des Ökosystembegriffs auf kleinräumige Organismengemeinschaften, die innerhalb anderer Organismen leben (z.B. die Darmflora des Menschen), eingewandt, dass diese Gemeinschaften keine Primärproduzenten einschließen und daher nicht als vollständige Ökosysteme angesehen werden können.¹¹⁸ Andererseits können in ökologischen Systemen, die traditionell als Ökosysteme angesehen werden, auch die Reduzenten fehlen oder eine für das System nicht zentrale Rolle spielen. So erfolgt in manchen Systemen offensichtlich eine erhebliche Akkumulation von toter Materie, ohne dass diese zersetzt wird, z.B. in Hochmooren oder Korallenriffen.

Mit der Forderung nach der Anwesenheit von Primärproduzenten und Reduzenten wird eine Verschränkung der Vorstellung von der Geschlossenheit des Ökosystems mit der Vorstellung von seiner produktionsbiologischen Autarkie vorgenommen. Der Grund für die Geschlossenheit sei die Autarkie, so ein häufiges Argument. So formuliert O. Renkonen 1938: »Soweit ich sehe, muss einer Biozönose vor allem kennzeichnend sein, dass sich innerhalb derselben ein vollständiger Kreislauf der organischen Elemente vollzieht. Sie muss sowohl produzierende, konsumierende als reduzierende Elemente enthalten, denn erst alle diese zusammen bedingen die Fähigkeit zur selbstständigen Bewahrung des inneren Gleichgewichts«.¹¹⁹ Bei A. Thienemann heißt es 1956: »Ein Lebensraum kann autarkisch, geschlossen, selbständig nur dann sein, wenn alle drei Organismengruppen [d.h. Produzenten, Konsumenten und Destruenten] in ihm vorhanden sind«.¹²⁰ In gleichen Sinne stellt H. Ellenberg 1973 fest: »Als »vollständig« bezeichnen wir ein Ökosystem nur dann, wenn autotrophe Organismen, d.h. in der Regel grüne Pflanzen, in genügender Menge vorhanden sind, um den Großteil der im System verbrauchten Energie aus der Sonnenenergie zu gewinnen und zur Herstellung organischer Grundstoffe zu verwenden«.¹²¹

Die beiden Aspekte der funktionalen Geschlossenheit des Ökosystems und seiner produktionsbiologischen Autarkie sollten aber doch voneinander getrennt werden. Die funktionale Geschlossenheit bezieht sich auf die wechselseitige Abhängigkeit der Organismen voneinander, die Autarkie

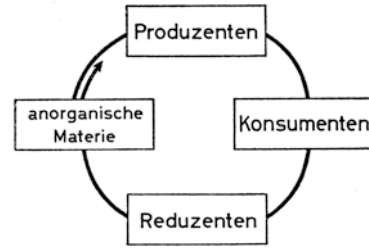


Abb. 344. Kreislauf in der Umwandlung organischer Materie in einem Ökosystem, der aus den vier Gliedern der Produzenten, Konsumenten, Reduzenten und der toten organischen Materie besteht (»Konvertentenspirale«). Die Integration der toten organischen Materie in den Kreislauf macht deutlich, dass nicht nur organismische Abhängigkeiten, sondern auch Stoffflüsse und Ernährungsbeziehungen dargestellt sind (aus Schwerdtfeger, F. (1975). *Ökologie der Tiere, Bd. 3. Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften*: 269).

betrifft dagegen das Vorhandensein einer bestimmten Gruppe von Organismen im Ökosystem, nämlich den Primärproduzenten. Auf der Grundlage dieser beiden Aspekte werden zwei unterschiedliche Typen von Systemen begründet: einerseits ein Komplex von Organismen, der aufgrund von deren Interaktion und Interdependenz eine Einheit bildet, andererseits eine Menge von Organismen, die von den primären Produzenten (einseitig) abhängen. Ein organisiertes System im Sinne eines Wirkungsgefüges von sich wechselseitig bedingenden Elementen ergibt sich allein aus dem ersten Aspekt; der zweite liefert stattdessen die Grundlage für die Ausgliederung von Nahrungsketten und Nahrungsnetzen (↑Ernährung). Unabhängig ist die funktionale Geschlossenheit des Systems von seiner produktionsbiologischen Autarkie, weil es für das Vorliegen von wechselseitigen Abhängigkeiten

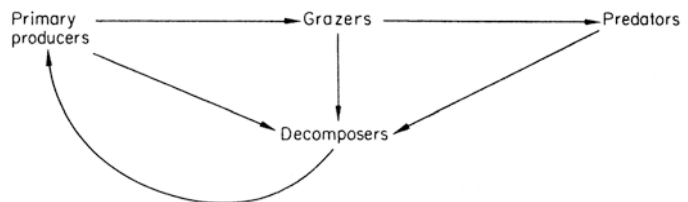


Abb. 345. Kreislauf der Beziehungen zwischen Organismen verschiedener funktionaler Gruppen in einem Ökosystem. Dargestellt sind reine Bedingungsverhältnisse zwischen Organismen verschiedener ökologischer Rollen: Ein Organismus einer Gruppe, zu der ein Pfeil zeigt, ist durch Organismen der Gruppe, von der der Pfeil ausgeht, in seiner Existenz bedingt. Durch die Schließung der Bedingungsverhältnisse zu einem Kreislauf liegt ein System der wechselseitigen Bedingung vor (aus Berrie, A.D. (1976). *Detritus, micro-organisms and animals in fresh water*. In: Anderson, J.M. & Macfadyen, A. (eds.). *The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes*, 323-338: 335).

keinen relevanten Punkt darstellt, ob die Offenheit des Systems auf dem Austausch von anorganischen oder organischen Substanzen beruht.

Trotz seiner funktionalen Geschlossenheit ist ein Ökosystem ebenso wie ein Organismus ein offenes System. Die Offenheit bezieht sich auf den Austausch von Stoffen und Energie mit der Umwelt. Die Bestimmung der Systemgrenzen kann also nicht durch Gesichtspunkte der Stoff- oder Energieerhaltung, sondern muss funktional über die Interaktion der Komponenten erfolgen: Diejenigen Elemente, die in dem System gebildet oder erhalten werden und auf die Herstellung oder Erhaltung der anderen Komponenten des Systems wirken, sind Teil des Systems, diejenigen Elemente dagegen, die entweder nicht in dem System gebildet werden, aber auf es wirken, (Input) oder in dem System gebildet werden, aber nicht weiter auf es einwirken, (Output) gehören nicht zu dem System. Aufgrund dieser Verhältnisse besteht ein Ökosystem aus mindestens zwei Gliedern, die zusammen eine funktionale Einheit ergeben. Diese Glieder werden von zwei Populationen gebildet, die für ihre Existenz auf die Anwesenheit der jeweils anderen Population angewiesen sind. Im Falle der produktionsbiologischen Autarkie des Systems besteht es im einfachsten Fall aus einerseits Organismen, die in der Lage sind, aus der Umwelt des Systems Energie und Stoffe in das System zu integrieren und aus anorganischer Materie organische aufzubauen, und andererseits aus Organismen, die die aufgebaute organische Materie wieder abbauen, so dass sie den ersten Organismen wieder zum Aufbau zur Verfügung stehen. In dem System sind also die beiden ökologischen *↑*Rollen der *Produzenten* und *Reduzenten* (oder Destruenten) auf die beiden Partner verteilt. In einem unrealistisch einfachen Beispiel bildet eine Population von Bäumen einer Art zusammen mit einer Population von Pilzen ein Ökosystem: Die Bäume synthetisieren organische Substanz, die Pilze leben von dieser und stellen durch ihre remineralisierende Aktivität umgekehrt den Bäumen einige ihrer notwendigen Ressourcen zur Verfügung.

Weil das organisierte System von wechselseitig voneinander abhängigen Organismen als eine funktionale Einheit bestimmt ist, sprengt eine einseitige Abhängigkeit eines solchen Systems von außerhalb stehenden Organismen nicht seine Einheit. Ein solches System muss, mit anderen Worten, nicht autark sein; zu ihm müssen daher auch nicht notwendig solche Organismen gehören, die als Produzenten einzustufen sind, die also organische Substanz überhaupt erst aufbauen. Ob diese Systeme »Ökosysteme« genannt werden sollen oder nicht, ist nichts als eine

terminologische Frage. Keine rein terminologische Frage ist es aber, dass ökologische Beziehungskreisläufe als organisierte Systeme ausgegliedert werden können, die keine Primärproduzenten enthalten. Und die Ausgliederung dieser supraorganismischen Beziehungskreisläufe muss mittels eines Systembegriffs erfolgen – sollen diese Beziehungen als die Einheit bestimmt werden, die sie sind. Die Unterscheidung zwischen ökologischen Systemen mit und ohne Primärproduzenten entspricht auf organismischer Ebene der Differenzierung zwischen Pflanzen und Tieren. Ökologische Systeme ohne Primärproduzenten können also in gleicher Weise als organisierte Systeme angesehen werden wie Tiere als Organismen.

Einbindung abiotischer Komponenten

Unterschieden sind Ökosysteme von *↑*Biozönosen durch die Einbindung abiotischer Körper und Faktoren in das Beziehungsgefüge. A. Thienemann macht dies auch grafisch deutlich, indem er in seiner Darstellung des »Nahrungskreislaufs im Wasser« von 1926 – eine der frühesten Modelldarstellungen eines Ökosystems überhaupt – anorganische Komponenten als Teil des Beziehungsnetzes kennzeichnet (»Nährsalze in Lösung«) (*↑*Ernährung: Abb. 118).¹²² Erst durch die Integration dieser anorganischen Elemente kommt es zu einer funktionalen Schließung des Systems. Der Sache nach werden Nahrungskreisläufe in Seen bereits 1876 durch A. Weismann und seit 1888 durch F.A. Forel beschrieben (*↑*Kreislauf).¹²³ In Abbildungen des Stoffflusses, der Nahrungsketten und der Abhängigkeiten zwischen Organismen werden aber meist lineare Darstellungen verwendet. Erst Thiennemanns Abbildung führt die zyklische Geschlossenheit des Beziehungssystems auch grafisch ein.

Die meisten Diagramme zur Darstellung von Biozönosen und Ökosystemen sind dadurch ausgezeichnet, dass nicht alle Gruppen von Organismen über wechselseitige Beziehungen in das System integriert sind. In der grafischen Darstellung zeigt sich dies in dem Vorhandensein von nur eingehenden oder nur ausgehenden Pfeilen zu einer (meist taxonomisch bestimmten) Gruppe. Dies gilt bereits für die ältesten Darstellungen dieser Art, wie etwa das Schema des Nahrungsnetzes der Tiere, die mit der Baumwollpflanze verbunden sind, von 1912 (*↑*Ernährung: Abb. 117), V.E. Shelfords Modell eines Nahrungsnetzes für die gemäßigten Breiten der USA von 1913 (Abb. 338) oder V.S. Summerhayes' und C.S. Eltons Modell der Interaktionen für die arktische Bäreninsel von 1923 (*↑*Ökologie: Abb. 332). Auch viele spätere Abbildungen folgen diesem Darstellungsprinzip: Es werden Verbindungen zwischen taxonomischen

Gruppen dargestellt, die meist Ernährungsbeziehungen repräsentieren, wobei einige Gruppen nur Pfeile aufweisen, die von ihnen ausgehen (Produzenten) oder zu ihnen hinführen (Endkonsumenten).¹²⁴ Streng genommen sind diese Organismengruppen aber nicht als Teil der Organisation des Ökosystems im Sinne eines Gefüges von sich wechselseitig bedingenden Komponenten anzusehen. Die Diagramme stellen daher eher Nahrungsnetze als Ökosysteme dar. Ein Nahrungsnetz bildet aber nur in dem Maße ein Ökosystem im Sinne einer organisierten Einheit als in ihm Kreisläufe (oder Netzkreisläufe¹²⁵) von Beziehungen und Abhängigkeiten enthalten sind. Erst durch die Geschlossenheit in einem Beziehungskreislauf wird die Wirkung der Organismen aufeinander zu einer Wechselwirkung und die Organismen damit zu Gliedern eines Ganzen, das eine funktional geschlossene Organisation aufweist.

Diese Geschlossenheit kann als reine Interaktion von Organismen dargestellt werden, etwa in dem stark schematisierten Kreislauf von Produzenten und Reduzenten (mit dazwischengeschalteten Konsumenten erster und zweiter Stufe) (vgl. Abb. 345). Meist wird die Schließung aber durch Integration der anorganischen Komponenten des Systems dargestellt, so wie es Thienemann mit seiner Grafik von 1926 vornimmt und wie es seitdem in Darstellungen ökologischer Kreisläufe üblich geworden ist (vgl. Abb. 343 und 344).¹²⁶

Sukzession und Ende von Ökosystemen

Wie Organismen eine Entwicklung so können auch Ökosysteme eine Sukzession durchlaufen (↑Entwicklung/ökologische Entwicklung). Im Gegensatz zu Organismen weisen Ökosysteme aber keine scharf umrissenen Grenzen in der Zeit und keine eindeutigen Identitätsbedingungen auf. Es gibt in der Regel kein scharfes Kriterium dafür, wann ein ökologisches System zusammengebrochen ist. In vielen Systemen gibt es vielmehr einen kontinuierlichen Übergang von dem Verlust einer Art bis zum Verlust aller Arten, die das System ausmachen. Das einzige scharfe Kriterium kann darin liegen, das wechselseitige Bedingungsverhältnis von Populationen verschiedener Arten zum konstituierenden Charakteristikum des Systems zu machen. Aber auch dieses Kriterium ist insofern nicht eindeutig, als in einem Ökosystem mehrere wechselseitige Bedingungsverhältnisse nebeneinander und miteinander verschränkt bestehen. Der Bestand eines Ökosystems kann also nicht an allein ein Verhältnis gebunden werden. In einem extremen Beispiel: Wenn aus einem Waldökosystem durch eine Umweltkatastrophe ein Trockenrasen

wird, auf dem aber noch die Population einer Blütenpflanzenart und einer Bienenart als Überrest des ehemals komplexen Wechselbeziehungsgeflechts des Waldes gedeihen, dann wird man kaum davon sprechen wollen, dass das Ökosystem noch erhalten sei, auch dann nicht, wenn die verbliebenen Organismen der betreffenden Blütenpflanzen und Bienen in einer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander stehen. Die Identifikation von Ökosystemen orientiert sich meist nicht primär an dem funktionalen Verhältnis von Organismen zueinander, sondern an dem Vorhandensein von einigen wenigen, besonders gestaltprägenden Organismen, z.B. den Buchen in einem Wald. Sind diese Organismen aus dem System verschwunden, dann gilt das System als zerstört, auch wenn die Populationen einiger Arten samt ihren Interaktionen mit anderen Populationen den Verlust der einen Art überlebt haben sollten.

Geoökosysteme und Bioökosysteme

Mitte der 1990er Jahre wird der Ökosystembegriff erneut Gegenstand einer Kontroverse. Wegen der Fähigkeit zur weiträumigen Fortbewegung vieler Tiere und ihres Opportunismus in der Ausnutzung von Ressourcen, können viele Tiere nicht allein *einem* Ökosystem zugeordnet werden. So bereitet es z.B. erhebliche Schwierigkeiten, das Ökosystem einer Möwe zu bestimmen.¹²⁷ Zur Lösung dieser Schwierigkeiten wird vorgeschlagen, zwischen zwei Arten von Ökosystemen zu unterscheiden: organismuszentrierten *Bioökosystemen* (Antia et al. 1963: »bio-ecosystem«¹²⁸) und geografisch orientierten *Geoökosystemen* (Vogel 1988: »geoecosystem«¹²⁹). Den Ausdruck *Bioökologie* verwendet U.A. Corti bereits 1925.¹³⁰

In H. Lesers Definition von 1984 sind folgende Bestimmungen enthalten (vgl. auch Tab. 208): »Geoökosystem: die Funktionseinheit eines real vorhandenen räumlichen Ausschnitts der Geobiosphäre, des [...] Geoökotops, die ein selbstregulierendes Wirkungsgefüge abiotischer und darauf eingestellter biotischer Faktoren bildet«; und »Bioökosystem: die Funktionseinheit pflanzlicher und tierischer Lebensgemeinschaften, welche im [...] Bioökotop zusammenwirken, in dem sie als ein sich selbst regulierendes Wirkungsgefüge auftreten«.¹³¹ Insofern Lesers Konzept des Bioökosystems primär auf die Interaktion zwischen Organismen bezogen ist, entspricht es weitgehend dem Begriff der ↑Biozönose. Beide Begriffe sollen eine auf einen Raum bezogene Einheit bezeichnen, die Leser *Geoökotop* bzw. *Bioökotop* nennt.

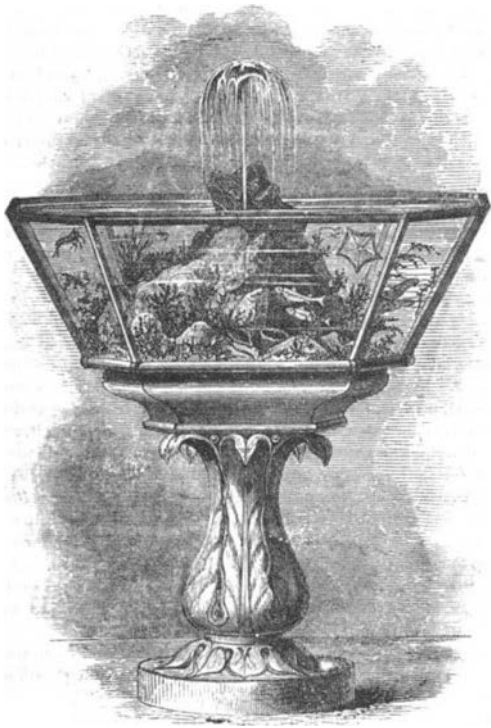


Abb. 346. Ein Meerwasseraquarium mit Pflanzen, Krebsen, Seesternen und Fischen und einer zentralen Fontäne zur Belüftung des Wassers (»to aerate the water«), wie es von P.H. Gosse gestaltet wurde. Auf der Londoner Weltausstellung im Jahr 1851 stellt R. Warrington zwei Aquarien mit Pflanzen und Tieren aus, die durch ihre Stoffwechselaktivität einander wechselseitig das Leben ermöglichen und einen »Kreislauf der Stoffe« in dem System aufrechterhalten. Konzeptionell bilden diese funktional und räumlich abgeschlossenen Einheiten frühe reale Modelle von Ökosystemen (nach P.H. Gosse aus Woodward, S.P. (1856). *A Manual of the Mollusca; Or, A Rudimentary Treatise of Recent and Fossil Shells*, part 3: 443).

Andere Versuche der Unterscheidung der zwei Formen des Ökosystems konzipieren allein das Geoökosystem in räumlichen Dimensionen, das Bioökosystem dagegen wesentlich als eine nichtdimensionale begriffliche Einheit (»adimensional conceptual unity«), deren Grenzen von der jeweiligen Fragestellung einer Untersuchung abhängen.¹³²

Biogeozönose

Eine ähnliche Bedeutung wie der Ökosystembegriff hat das Konzept der Biogeozönose, das V.N. Sukačev 1942 einführt¹³³ (er verwendet auch den Ausdruck *Geobiozönose*¹³⁴). Im Gegensatz zu einem Ökosys-

tem ist eine Biogeozönose allerdings v.a. geographisch-landschaftskundlich bestimmt. Nicht die Wechselwirkung der Organismen, sondern die physische Abgeschlossenheit einer Landschaftseinheit dient der Abgrenzung von Biogeozönosen. Eine Biogeozönose besteht nach Sukačev aus einer *Geozönose*, d.h. den physischen Komponenten des Systems, und einer *Biozönose*; letztere setzt sich wiederum aus einer *Phytozönose* (Pflanzengesellschaft) und einer *Zoozönose* (Tiergemeinschaft) zusammen. Die belebten Komponenten des Systems treten nach Sukačev immer zusammen auf und weisen eine einheitliche Charakteristik auf.¹³⁵

Aquarium

Aquarien, also künstliche kleine Wasserbehälter, in denen Pflanzen und Tiere zusammen leben und die meist in geschlossenen Räumen aufgestellt sind, können als frühe Modelle von Ökosystemen verstanden werden. Der Ausdruck »Aquarium« erscheint Mitte des 18. Jahrhunderts in biologischen Schriften zur Bezeichnung eines feuchten Standortes (als Wuchsort von Pflanzen) (Linné 1745: »Aquarium palustre«; »Aquarium lacustre«; »Aquarium fluviale«).¹³⁶ Verwendet wird er auch als Gattungsname für eine insektenfressende Pflanze aus Australien, die der französische Naturforscher J.B. Leschenault de la Tour zu Beginn des 19. Jahrhunderts beschreibt (*Aquarium sitiens*).¹³⁷

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bezeichnet »Aquarium« im Englischen einen Gartenteich (1852: »Aquarium. A series of artificial appliances for the garden growth of aquatic plants«).¹³⁸ In der heutigen Bedeutung für Glasgefäße als Vivarien, die Wasserpflanzen und -tiere beinhalten, wird das Wort von dem englischen Naturforscher P.H. Gosse Anfang der 1850er Jahre eingeführt (»Mr. Robert Warrington of Apothecaries' Hall has now (Dec. 1852) at his residence in London a marine aquarium, with living Algæ and Sea-anemones in a healthy condition«¹³⁹; auch »marine vivaria«¹⁴⁰) (deutsch »Aquarium« seit Mitte der 1850er Jahre¹⁴¹).

Die Kulturtechnik des Haltens von Fischen in abgegrenzten Bereichen, meist zu ökonomischen Zwecken als Nahrungsmittel, ist sehr alt und geht bis auf die Sumerer zurück. Im alten Ägypten sind die Tempelgärten seit der fröhdynastischen Zeit regelmäßig mit rechteckigen Wasserbecken ausgestattet. Aquarien aus durchsichtigem Glas erscheinen in Europa seit Mitte des 17. Jahrhunderts; im naturwissenschaftlichen Kontext werden sie im 18. Jahrhundert zur Untersuchung des Gaswechsels von Pflanzen und

Tieren eingesetzt (z.B. in J. Priestleys berühmten Experimenten aus den 1770er Jahren; ↑Kreislauf: Abb. 250).

Weite Verbreitung finden Aquarien nach der Londoner Weltausstellung im Jahr 1851, auf der im Glaspalast Aquarien mit Glasscheiben in einem gusseisernen Rahmen öffentlich gezeigt werden (vgl. Abb. 346). Die auf der Weltausstellung zu sehenden Aquarien sind nach der Konzeption des englischen Apothekers R. Warington entstanden. 1850 beschreibt Warington die Anlage von Aquarien in einem Glasgefäß (»a large glass receiver of about twelve gallons [ca. 55 Liter] capacity«¹⁴²) und betont ihren Wert als harmonisch geordnete Systeme, in denen sich ein nachhaltiges und stabiles Gleichgewicht von Pflanzen und Tieren in einem geschlossenen Raum einstellt (»continued existence and stability«; »admirable balance sustained between the animal and vegetable kingdoms«).¹⁴³

Im deutschen Sprachraum werden diese Aquarien schon bald als »Liebig's Welt in einem Glase«¹⁴⁴ bekannt, weil J. von Liebig in seinen »Chemischen Briefen« (1844) den »ewigen Kreislauf« der Stoffe in einem solchen System beschreibt. Für die Popularisierung der Aquarien in Deutschland trägt besonders E.A. Roßmäßler bei, der in der Zeitschrift »Die Gartenlaube« detailliert die Anlage von Aquarien unter den Überschriften »Der Ocean auf dem Tische« und »Der See im Glase« beschreibt.¹⁴⁵

Nachweise

- 1 Clapham, D. (2010). [Mail an den Verfasser dieses Wörterbuchs vom 13. Dez. 2010].
- 2 Vgl. Willis, A.J. (1994). Arthur Roy Clapham, 1904-90. *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society* 39, 73-90: 81; ders. (1997). The ecosystem: an evolving concept viewed historically. *Functional Ecol.* 11, 268-271: 268.
- 3 Ratcliffe, D.A. (2000). In *Search of Nature*: 94f.; mit Dank an David Clapham für diesen Hinweis.
- 4 Phillips, J. (1931). The biotic community. *J. Ecol.* 19, 1-24; ders. (1934-35). Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts. *J. Ecol.* 22, 554-571; 23, 210-243; 488-508.
- 5 Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16, 284-307: 299.
- 6 ebd.
- 7 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-417: 400.
- 8 Tansley (1935): 300.
- 9 Vgl. Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 89.
- 10 Tansley, A.G. (1946). *Introduction to Plant Ecology*: 207.
- 11 Vgl. Preus, A. (1997). Some ancient ecological myths and metaphors. In: Robinson, T.M. & Westra, L. (eds.). *The Greeks and the Environment*, 11-18; McGowan Tress, D. (1997). The philosophical genesis of ecology and environmentalism. In: ebd., 33-42; Westra, L. (1997). Aristotelian roots of ecology: causality, complex systems theory, and integrity. In: ebd., 83-98; DeMarco, C.W. (1997). The greening of Aristotle. In: ebd., 99-119; Pietarinen, J. (2004). Plato on diversity and stability in nature. In: Oksanen, M. & Pietarinen, J. (eds.) *Philosophy and Biodiversity*, 85-100.
- 12 Aristoteles, *Physica* 198b17-33.
- 13 Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. *Isis* 59, 175-189: 182f.
- 14 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (lat. in: *Amoenitates academicae*, Bd. 2, 3. Aufl. (1787), 2-58; dt. Die *Oeconomie der Natur*, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneiwissenschaft, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, Bd. 2, 1-56): 1f. (dt.) bzw. 2f. (lat.); vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. *Quart. Rev. Biol.* 48, 322-350: 336.
- 15 Kant, I., *Opus postumum* (AA, Bde. XXI und XXII): XXI, 566.
- 16 a.a.O.: XXII, 300.
- 17 a.a.O.: XXI, 570.
- 18 Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 4.
- 19 a.a.O.: 5.
- 20 ebd.
- 21 Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele* (AA I, 6): 257; ders. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 117.
- 22 Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10,

- Frankfurt/M. 1986): II, 361.
- 23 Treviranus, G.R. (1802). *Biologie*, Bd. 1: 67.
 - 24 a.a.O.: 66f.
 - 25 Humboldt, A. von (1845). *Kosmos*, Bd. 1: 23.
 - 26 Fechner, G.T. (1848). *Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen*: 210.
 - 27 a.a.O.: 226.
 - 28 Fechner, G.T. (1848/99). *Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen*: 232.
 - 29 Fechner, G.T. (1851). *Zend-Avesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits*, 2 Bde. (Hamburg 1901): I, 17.
 - 30 a.a.O.: 20.
 - 31 Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.* 1 (Reprint 1903), 3-18: 3.
 - 32 Forbes, S.A. (1880). The food of fishes. *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.* 1 (Reprint 1903), 19-70: 19; ders. (1887). The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Assoc. Peoria, Illinois*, 77-87.
 - 33 Forbes, S.A. (1908). The mid-summer bird life of Illinois: a statistical study. *Amer. Nat.* 42, 505-519: 507.
 - 34 Vgl. Schneller, G. (1993). Das Werk August Thienemanns. Die theoretische Begründung und Entwicklung der ökologischen Limnologie und allgemeinen Ökologie zur eigenständigen Wissenschaft.
 - 35 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 2, 483-553: 485.
 - 36 ebd.
 - 37 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebensseinheit. *Naturwiss.* 13, 589-600: 597; ders. (1941). Vom Wesen der Ökologie. *Biologia Generalis* 15, 312-331: 325.
 - 38 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwissenschaftl. Wochenschr. N.F.* 17, 281-290; 297-303: 302; ders. (1925): 595.
 - 39 Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 31, 29-79: 30.
 - 40 Thienemann & Kieffer (1916): 486; Thienemann (1918): 301.
 - 41 Thienemann & Kieffer (1916): 485.
 - 42 Thienemann (1941): 314.
 - 43 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebensseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. *Naturwiss.* 15, 153-157; 182-186: 155.
 - 44 Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992). Toward a Unified Ecology: 100.
 - 45 Gluch, W. (1977). Ökosystem, Biogeozönose, Geosystem – Versuch einer Begriffsklärung. *Arch. Natursch. Landschaftsforsch.* 17, 169-180: 173.
 - 46 Rowe, J.S. (1961). The level-of-integration concept and ecology. *Ecology* 42, 420-427: 422.
 - 47 Nachweise für Tab. 207: Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.* 1 (Reprint 1903), 3-18: 9f.; Negri, G. (1914). Le unità ecologiche fondamentali in fitogeografia. *Atti Accad. Sci. Torino* 49, 1089-1105; 1174-1198: 1094; Thienemann & Kieffer (1916): 485; Markus, E. (1926). Naturkomplexe. *Sitzungsber. Naturforsch. Ges. Univers. Tartu* 32, 79-94: 79; Friederichs (1927): 182f.; Woltereck, R. (1928). Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über „ökologische Gestalt-Systeme“. *Biol. Zentralbl.* 48, 521-551: 540; Gluch, W. (1977). Ökosystem, Biogeozönose, Geosystem – Versuch einer Begriffsklärung. *Arch. Natursch. Landschaftsforsch.* 17, 169-180: 174f.; Pallmann, H. (1948). Bodenkunde und Pflanzensoziologie (= Kultur- u. Staatswissensch. Schr. ETH Zürich 60): 14.
 - 48 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 334.
 - 49 Woltereck, R. (1928). Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über „ökologische Gestalt-Systeme“. *Biol. Zentralbl.* 48, 521-551: 540.
 - 50 Abolin, R. (1914). [Tentative epigenological classification of bogs.] *Bolotovedenie* 3 [Russ.]
 - 51 Polynov, B.B. [Landscape and soil.] *Priroda* 1-2, 74-84 [Russ.]
 - 52 Kruedener, A. von (1926). Waldtypen als kleinste natürliche Landschaftseinheiten bzw. Mikrolandschaftstypen. *Petermann's Mitt.* 72, 150-158.
 - 53 Cain, S.A. (1947). Characteristics of natural areas and factors in their development. *Ecol. Monogr.* 17, 185-200.
 - 54 Pallmann (1948): 14; vgl. Etter, H. (1954). Grundsätzliche Betrachtungen zur Beschreibung und Kennzeichnung der Biochore. *Schweiz. Z. Forstwesen* 105, 93-106.
 - 55 Sölch, J. (1924). Die Auffassung der „natürlichen Grenzen“ in der wissenschaftlichen Geographie: 27.
 - 56 Friederichs (1927): 183.
 - 57 a.a.O.: 182.
 - 58 a.a.O.: 186.
 - 59 a.a.O.: 182.
 - 60 Friederichs, K. (1958). A definition of ecology and some thoughts about basic concepts. *Ecology* 39, 154-159: 157; vgl. ders. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. *Stud. Gen.* 10, 112-144: 136; Scamoni, A. (1965). Biogeozönose – Phytozönose. *Ber. Int. Sympos. Int. Ver. Vegetationskunde* 2, 14-22.
 - 61 Vgl. Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 187.
 - 62 Bodenheimer, F.S. (1955). *Précis d'écologie animale*; vgl. Friederichs (1957): 136.
 - 63 Friederichs (1957): 133; ders. (1958): 157.
 - 64 Friederichs (1957): 136; ders. (1958): 157.
 - 65 Woltereck, R. (1928). Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über „ökologische Gestalt-Systeme“. *Biol. Zentralbl.* 48, 521-551: 540.
 - 66 Thienemann, A. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. *Arch. Hydrobiol.* 35, 267-285: 275.
 - 67 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebensseinheit. *Naturwiss.* 13, 589-600: 591; 595.
 - 68 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 2, 483-553: 485; vgl. Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwiss. Wochenschr. N.F.* 17, 281-290; 297-303: 300.
 - 69 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 330.
 - 70 ebd.
 - 71 Evans, F.C. (1956). Ecosystem as the basic unit in eco-

logy. Science 123, 1127-1128.

- 72 Nachweise für Tab. 208: Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-417; 400; Odum, E.P. (1953). *Fundamentals of Ecology*: 9; Tischler, W. (1955). *Synökologie der Landtiere*: 404; Krebs, C.J. (1972). *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*: 634; Ellenberg, H. (1973). Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ders. (Hg.). *Ökosystemforschung*, 1-31: 1; Patten, B.C. (1975). Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (ed.). *New Directions in the Analysis of Ecological Systems*, part 1, 1-8: 6; Stöcker, G. (1979). Ökosystem – Begriff und Konzeption. *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung* 19, 157-176: 165; MacMahon, J.A., Phillips, D.L., Robinson, J.V. & Schimpf, D.J. (1978). Levels of biological organization: an organism-centered approach. *BioScience* 28, 700-704: 704; Leser, H. (1984). Zum Ökologie-, Ökosystem- und Ökotypbegriff. *Natur Landsch.* 59, 351-357: 356; Klötzli, F. (1993). *Ökosystem*. In: Kuttler, W. (Hg.). *Handbuch zur Ökologie*, 288-295: 288; Klijn, F. & Udo de Haes, H.A. (1994). A hierarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. *Landscape Ecology* 9, 89-104: 90; 92; Willis, A.J. (1997). The ecosystem: an evolving concept viewed historically. *Functional Ecol.* 11, 268-271: 270; Jax, K., Jones, C.G. & Pickett, S.T.A. (1998). The self-identity of ecological units. *Oikos* 82, 253-264: 254.
- 73 Odum, H.T. (1957). Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol. Monogr.* 27, 55-112.
- 74 Vgl. z.B. Teal, J.M. (1957). Community metabolism in a temperate cold spring. *Ecol. Monogr.* 27, 283-302.
- 75 Hutchinson, G.E. & Bowen, V.T. (1950). Limnological studies in Connecticut, IX. A quantitative radiochemical study of the phosphorous cycle in Linsley Pond. *Ecology* 31, 194-203.
- 76 Vgl. Golley, F.B. (1991). The ecosystem concept: a search for order. *Ecol. Res.* 6, 129-138; ders. (1993). A History of the Ecosystem Concept in Ecology. More than the Sum of the Parts.
- 77 Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauerermann, J. (Hg.) (1986). *Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986*.
- 78 Golley (1993).
- 79 Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 90ff.
- 80 Stugren, B. (1972/86). *Grundlagen der allgemeinen Ökologie*: 76; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 88; Remmert, H. (1978/84). *Ökologie. Ein Lehrbuch*: 191.
- 81 Cherrett, J.M. (1989). Key concepts: the results of a survey of our members' opinions. In: ders. (ed.). *Ecological Concepts*, 1-16: 6.
- 82 Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/96). *Ecology. Individuals, Populations, and Communities*; vgl. Worster, D. (1977/94). *Nature's Economy. A History of Ecological Ideas*: 390.
- 83 Vgl. Neef, E. (1970). Zu einigen Begriffen der Ökologie. *Arch. Natursch. Landschaftsforsch.* 10, 233-240; Ellenberg, H. (1973). *Ökosystemforschung*.
- 84 Brian, M.V. (1952). The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.* 21, 12-24: 15; Haase, G. (1967). Zur Methodik großmaßstäbiger landschaftsökologischer und naturräumlicher Erkundung. In: Neef, E. (Hg.). *Probleme der landschaftsökologischen Erkundung und naturräumlichen Gliederung*, 35-128: 73; Heydemann, B. & Müller-Karch, J. (1980). *Biologischer Atlas Schleswig-Holstein*: 24; Drachenfels, O. von (1988). Überlegungen zu einer Liste der gefährdeten Ökosystemtypen in Niedersachsen.
- 85 Wilson, E.O. (1989). Systematics ascending (in: *In Search of Nature*, London 1996, 149-161): 149 (Original in: *Bioscience* 39 (1989), 242-245).
- 86 Haber, W. (2004). The ecosystem – power of a meta-physical construct. In: Zehlius-Eckert, W., Gnädinger, J. & Tobias, K. (Hg.). *Landschaftsökologie in Forschung, Planung und Anwendung. Friedrich Duhme zum Gedenken*, 25-48: 41.
- 87 Patten, B.C. (1975). Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (ed.). *New Directions in the Analysis of Ecological Systems*, part 1, 1-8: 6.
- 88 Zacharias, F. & Kattmann, U. (1981). Das mensch-organisierte Ökosystem. *Natur Landsch.* 56, 76-79.
- 89 Vgl. Jax, K. (2004). Haben Ökosysteme eine Eigenart? In: Fischer, L. (Hg.). *Projektionsfläche Natur. Zum Zusammenhang von Naturbildern und gesellschaftlichen Verhältnissen*, 135-163.
- 90 Van Dyne, G.M. (1966). Ecosystems, systems ecology, and systems ecologists (in: Shugart, H.H. & O'Neill, R.V. (eds.) (1979). *Systems Ecology*, 67-89): 70.
- 91 Jax, K., Jones, C.G. & Pickett, S.T.A. (1998). The self-identity of ecological units. *Oikos* 82, 253-264: 256ff.; vgl. auch Schmid, E. (1922). *Biozönologie und Soziologie. Naturwiss. Wochenschr. N.F.* 21, 518-523: 518; Caspers, H. (1950). Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. *Biol. Zentralbl.* 69, 43-63: 46.
- 92 Jax, Jones & Pickett (1998): 256.
- 93 Rowe, J.S. (1961). The level-of-integration concept and ecology. *Ecology* 42, 420-427: 425.
- 94 Tischler, W. (1978). Ökosysteme: Strukturen und Grenzen. In: Scharf, J.-H. (Hg.). *Systeme und Systemgrenzen. Nova Acta Leopoldina N.F. Nr. 226, Bd. 47*, 217-226: 226.
- 95 Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53, 7-26.
- 96 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft: 76.
- 97 Tischler, W. (1950). Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biozönologie. *Biol. Zentralbl.* 69, 33-43: 35.
- 98 a.a.O.: 33.
- 99 Caspers, H. (1950). Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. *Biol. Zentralbl.* 69, 43-63: 59.
- 100 Müller, H. (1873). Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur; vgl. Schneckenburger, S. (2010). Hermann Müller und die Blütenbiologie. In: Münz, H. & Morkramer, M. (Hg.). *Hermann Müller-Lippstadt (1829-*

- 1883). Naturforscher und Pädagoge, 70-97.
- 101** Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwiss. Wochenschr. N.F.* 17, 281-290; 297-303; 287.
- 102** Schmid, E. (1922). Biozöologie und Soziologie. *Naturwiss. Wochenschr. N.F.* 21, 518-523; 519.
- 103** Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 143.
- 104** Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebensseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. *Naturwiss.* 15, 153-157; 182-186; 156.
- 105** Patten, B.C. (1959). An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic dynamic aspect. *Ecology* 40, 221-231; McNaughton, S.J. & Coughenour, M.B. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. *Amer. Nat.* 117, 985-990; Knight, R.L. & Swaney, D.P. (1981). In defense of ecosystems. *Amer. Nat.* 117, 991-992; Jordan, C.F. (1981). Do ecosystems exist? *Amer. Nat.* 118, 284-287; Patten, B.C. & Odum, E.P. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. *Amer. Nat.* 118, 886-895; Leser, H. (1984). Zum Ökologie-, Ökosystem- und Ökotypbegriff. *Natur Landsch.* 59, 351-357.
- 106** Engelberg, J. & Boyarsky, L.L. (1979). The noncybernetic nature of ecosystems. *Amer. Natur.* 114, 317-324; 317.
- 107** Remane, A. (1950). Ordnungsformen der lebenden Natur. *Stud. Gen.* 3, 404-410; ders. (1954). Ordnungsformen in der lebenden Natur. *Jahrb. Akad. Wiss. Lit. Mainz* 1954, 195-209.
- 108** Remane, A. (1939). Die Gemeinschaft als Lebensform in der Natur. *Kieler Blätter* 2, 43-61; 57; 59.
- 109** a.a.O.: 59.
- 110** Whittaker, R.H. & Woodwell, G.M. (1972). Evolution of natural communities. In: Wiens, J.A. (ed.). *Ecosystem Structure and Function*, 137-159: 150.
- 111** Dunbar, M.J. (1960). The evolution of stability in marine environments. *Natural selection at the level of the ecosystem. Amer. Nat.* 94, 129-136; ders. (1972). The ecosystem as unit of natural selection. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 44, 113-130.
- 112** Klinger, L.F. (1997). The silence of the ecologist. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 78, 172-173; Fauth, J.E. (1997). Working toward operational definitions in ecology: putting the system back into ecosystem. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 78, 295-297.
- 113** Vgl. Jax, K. (2007). Can we define ecosystems? On the confusion between definition and description of ecological concepts. *Acta Biotheoretica* 55, 341-355: 349f.
- 114** Jax, K., Zauke, G.-P. & Vareschi, E. (1992). Remarks on terminology and the description of ecological systems. *Ecological Modelling* 63, 133-141: 140.
- 115** Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). *Bio-Ecology*: 109.
- 116** Vgl. hierzu auch Kratochwil, A. & Schwabe, A. (2001). *Ökologie der Lebensgemeinschaften. Biozöologie*: 49ff.
- 117** Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- 118** Palka Santini, M. & Palka, L. (1997). Microbial ecosystems in humans and animals? *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 78, 298-299.
- 119** Renkonen, O. (1938). Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Annales zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo* 6, 1-231: 4; vgl. Schwerdtfeger, F. (1975). *Ökologie der Tiere, Bd. 3. Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften*: 18.
- 120** Thienemann, A. (1956). *Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur*: 42.
- 121** Ellenberg, H. (1973). Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ders. (Hg.). *Ökosystemforschung*, 1-31: 4.
- 122** Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 31, 29-79: 57.
- 123** Weismann, A. (1876). Das Thierleben im Bodensee. *Schr. Ver. Gesch. Bodensee* 7, 132-161: 158; Forel, F.A. (1888). Les micro-organismes pélagiques des lacs de la région subalpine. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 3. sér. 23, 167-172: 170.
- 124** Vgl. Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 201ff.
- 125** Vgl. Toepfer, G. (2006). Linien, Bäume, Kreise, Netze – und die Gegenstände der Biologie. *Verh. Gesch. Theor. Biol.* 12, 79-94: 82.
- 126** Vgl. auch Taylor, P.J. & Blum, A.S. (1991). Ecosystems as circuits: diagrams and the limits of physical analogies. *Biol. Philos.* 6, 275-294.
- 127** Drury, W.H. (1969). Discussion on concepts of ecosystem and landscape (an example). In: Greenidge, K.N. (ed.). *Essays in Plant Geography and Ecology*: 78.
- 128** Antia, N.J. et al. (1963). Further measurement of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanograph.* 8, 166-183: 172.
- 129** Vogel, H. (1988). Impoundment-type bench terracing with underground conduits in Jibal Haraz, Yemen Arab Republic. *Trans. Inst. Brit. Geograph.* 13, 29-38: 29; Burrows, C.J. (1993). Review: Matthews, J.A. (1992). *The Ecology of Recently Deglaciated Terrain. J. Veget. Sci.* 4, 726.
- 130** Corti, U.A. (1925). Über ein System der Kosmologie. *Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich* 70, 254-262: 257.
- 131** Leser, H. (1984). Zum Ökologie-, Ökosystem- und Ökotypbegriff. *Natur Landsch.* 59, 351-357: 355; vgl. Rowe, J.S. & Barnes, B.V. (1994). Geo-ecosystems and bio-ecosystems. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 75, 40-41; Rowe, J.S. (1997). Defining the ecosystem. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 78, 95-97.
- 132** Márin, V.H. (1997). General system theory and the ecosystem concept. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 78, 102-104.
- 133** Sukačev, V.N. (1942). *Ideja razvitija fytknologii. Sovetskaja botanika* 12, 399-418; ders. (1944). [On the principle of genetic classification in biocenology]. *Zhur. Obshchei Biol.* 5, 213-227 (russ.; engl. in *Ecology* 39 (1958), 364-367): 365; vgl. Gluch, W. (1977). *Ökosystem, Biogeozönose, Geosystem – Versuch einer Begriffsklärung. Arch. Natursh. Landschaftsforsch.* 17, 169-180.
- 134** Sukačev (1944): 364.
- 135** Sukačev (1944): 364f.; ders. (1947). *Osnovy teorii biogeocenologii. In: Jubilejni Sbornik posvjaščennyj Veli-*

koj Oktjabrskoj Socialističeskoj Revoljucii 2, 283-305; vgl. Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 76.

136 Linné, C. von (1745). Hortus upsaliensis [46]. (Explicatio Mappæ fundamentalis).

137 Barton, B.S. (1812). Desultory observations concerning certain vegetable Muscicapæ. Philosophical Magazine 39, 107-116: 116.

138 Wilson, J.M. (ed.) (1852). The Rural Cyclopeda, vol. 1: 229; vgl. Tod, G. (1823). Plans, Elevations and Sections, of Hot-Houses, Green-Houses, an Aquarium, Conservatories, &c. Recently Built in Different Parts of England, for Various Noblemen and Gentlemen.

139 Gosse, P.H. (1853). A Naturalist's Rambles on the Devonshire Coast: 226; vgl. 441; ders. (1854). The Aquarium. An Unveiling of the Wonders of the Deep Sea; vgl. Brunner, B. (2003). Wie das Meer nach Hause kam – Die Erfindung des Aquariums.

140 Gosse (1853): 228.

141 Roßmäßler, E.A. (1856). Der See im Glase. Die Gartenlaube 4, 252-256: 252; vgl. Müller, L. (1856). Aquarium. Belehrung und Anleitung solche anzulegen und zu unterhalten.

142 Warrington, R. (1851). Notice of observations on the adjustment of the relations between the animal and vegetable kingdoms, by which the vital functions of both are permanently maintained. Quart. J. Chem. Soc. London 3, 52-54: 52.

143 a.a.O.: 52; 54.

144 Mohr, [K.F.] (1852). Erinnerungen aus dem Krystallpalast und aus London. Polytechn. J. 123, 1-14: 10; vgl. auch Sachtleben, R. (1958). Liebigsche Welt im Glase: Vom Kreislauf des Lebens. Die BASF 8 (2), 47-51.

145 Roßmäßler (1856).

Literatur

Major, J. (1969). Historical development of the ecosystem concept. In: Van Dyne, G.M. (ed.). The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, 9-22.

Schramm, E. (1983). Ökosystem. Arch. Gesch. Naturwiss. 8-9, 411-415.

Hagen, J.B. (1992). An Entangled Bank. The Origins of Ecosystem Ecology.

Golley, F.B. (1993). A History of the Ecosystem Concept in Ecology. More than the Sum of the Parts.

Jax, K. (1998). Holocoen and ecosystem – on the origin and historical consequences of two concepts. J. Hist. Biol. 31, 113-142.

Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie.

Acot, P. (2009). Ecosystems. In: Bowler, P.J. & Pickstone, J.V. (eds.). The Cambridge History of Science, vol. 6. The Modern Biological and Earth Sciences, 451-466.

Organ

Das Wort ›Organ‹ geht auf lat. ›organum‹ »Werkzeug, Musikinstrument« zurück, das wiederum von griech. ›ὄργανον‹ »Werkzeug, Gerät, Instrument« abstammt. Dieses hat etymologische Ursprünge in griech. ›ἔργον‹ »Werk, Dienst«. Als ein Fremdwort (d.h. mit lateinischer Flexion) erscheint das Wort ›Organ‹ im späten 16. Jahrhundert in der deutschen Sprache. Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts verliert das Wort seinen Status als Fremdwort.¹

Antike: Ursprünge und Aristoteles

In der älteren griechischen Sprache erscheint der Ausdruck allein in der Bedeutung von »Handwerkszeug«. Erst am Ende des 5. Jahrhunderts vor Christus erhält das Wort eine Beziehung zum Körper eines Lebewesens, und zwar in der Bedeutung von »(funktionalen) Körperteil«. Nach einer Beobachtung B. Snells werden bei Homer die menschlichen Körperteile häufig als eigenständig und nicht als integrierte Glieder eines Ganzen beschrieben.² Im hippokratischen Schriftencorpus taucht das Wort ›ὄργανον‹ an 22 Stellen auf, bei denen es achtmal in der allgemeinen Bedeutung »Gerät«, zehnmal im Sinne von »Instrument des Arztes«, einmal für »Musikinstrument« und dreimal für »Sinnesvermögen« in Verbindung mit Funktionen der Psyche steht.³ Später gebraucht auch Demokrit das Wort metaphorisch, wenn er den Körper als Werkzeug der Seele beschreibt.⁴ Bei Platon werden ebenso Sinnesvermögen und konkrete Dinge wie Körperflüssigkeiten als ›Organ‹ bezeichnet.⁵ Mit der Verwendung im Sinne von Sinnesvermögen bereitet Platon einen Organbegriff als Funktionsbegriff vor, der nicht allein auf physische Dinge verweist.⁶

Endgültig zu einem physiologischen Terminus wird ›Organ‹ bei Aristoteles. Für Aristoteles ist sowohl der Körper als Ganzer ein Organ der Seele⁷ als auch einzelne seiner Teile, so z.B. die Hände⁸, der Kehlkopf für die Atmung⁹, die Sinnesvermögen des Gehörs und Gesichts¹⁰, der Uterus und Penis¹¹, der Samen¹² etc. Auch die Pflanzen verfügen nach Aristoteles über Organe, z.B. Holz, Rinde, Blätter und Wurzeln.¹³ Die Pflanzenorgane sind wie die der Tiere über ihre Funktion bestimmt, so z.B. die Wurzel

Ein Organ ist eine funktionale Komponente eines Organismus, die eine oder mehrere spezifische Funktionen in diesem ausübt. Für ihre Wirksamkeit ist sie auf die anderen Komponenten angewiesen, so wie die anderen umgekehrt von ihrer Wirkung abhängen. In der Regel sind Organe nicht nur in funktionaler, sondern auch in physischer Hinsicht gegenüber anderen Körperteilen abgegrenzte Einheiten.

Organ (Hippokrates ca. 397 v. Chr.) 746
 Organoid (Anonymus 1857) 751
 ekto somatisches Organ (Sewertzoff 1914) 751
 endo somatisches Organ (Sewertzoff 1914) 751

durch ihre Leistung der Ernährung und die Blätter durch den Zweck des Schutzes der Frucht.

Bedeutsam für den aristotelischen Organbegriff ist die teleologische Grundlage seiner Bestimmung des Organs bei Aristoteles: »Ein jedes Ding dankt nämlich die eigentümliche Bestimmtheit seiner Art den besonderen Verrichtungen und Vermögen, die es hat, und kann darum, wenn es nicht mehr die betreffende Beschaffenheit hat, auch nicht mehr als dasselbe Ding bezeichnet werden, es sei denn im Sinne bloßer Namensgleichheit.«¹⁴ Es ist die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Die steinerne Hand einer Statue verdient es für Aristoteles daher auch nicht, im eigentlichen Sinne ›Hand‹ genannt zu werden, wie er verschiedentlich bemerkt.¹⁵ Nur eine Hand, die ihr Werk vollbringen kann, sei wirklich eine Hand. Besonders deutlich macht Aristoteles dies am Ende seiner Meteorologie. Er stellt klar, dass Teile von Organismen, wie Fleisch, Eingeweide, Gesicht und Hand funktional bestimmt sind, denn: »All dies wird bestimmt durch seine Verrichtung, Denn nur, was seine Arbeit noch tun kann, verdient in Wahrheit seinen Namen, z.B. das Auge nur, wenn es sieht. Kann es dies nicht, dann hat es nur noch den Namen, wie ein abgestorbenes oder marmornes.«¹⁶ Aristoteles stellt sich die begriffliche Bestimmung eines Gegenstandes durch seinen Zweck immer auch ontologisch vor: Dass es der Zweck ist, der den Begriff des Gegenstandes gibt, bedeutet auch, dass der Zweck das Wesen dieses Dinges ausmacht. Es liegt also z.B. im Wesen eines Auges zu sehen oder in der Natur einer Hand zu greifen; allein begrifflich liegt in den Organen des Körpers eine Zielgerichtetheit, eine Entelechie.

Aristoteles bezeichnet grundsätzlich allein die äußeren Körperteile, kaum aber die inneren Organe als ›organon‹.¹⁷ Das paradigmatische Organ bildet für ihn die menschliche Hand. Unter anderem daraus wird deutlich, dass Aristoteles die Bestimmung von etwas als ›Organ‹ an das Vorliegen einer Bewegung, und zwar einer zielgerichteten Bewegung knüpft. Eine Brücke vom aristotelischen zum neuzeitlichen Organbegriff wird darin gesehen, dass Aristoteles das Pneuma mit einem Organ vergleicht.¹⁸

Auch für die äußeren Körperteile verwendet Aristoteles den Terminus des *organon* nicht immer systematisch an den Stellen, an denen seine allgemeine Bestimmung dies erwarten lassen würde. Er verwen-

det vielmehr häufig statt ›Organ‹ seine Begriffe der ›homoiomeren‹ (›gleichteiligen‹) und ›anhomoiomeren‹ (›ungleichteiligen‹) Glieder eines Organismus (↑Hierarchie). Diese nicht konsequente Anwendung des Terminus bei Aristoteles kann auch als der Grund für die spärlische Tradition des *organon*-Begriffs im Mittelalter angesehen werden.¹⁹

Bemerkenswert an der Werkzeugmetapher für Organe ist das passive Moment, das damit verbunden ist: Als Werkzeug verstanden, sind Organe nicht von sich aus aktiv, sondern bedürfen eines Akteurs, der sich ihrer bedient (z.B. einer Seele). Dieser Vorstellung entsprechend beschreiben Aristoteles und mit ihm viele andere antike Autoren die Organe nicht als aufeinander einwirkend und miteinander in Wechselwirkung stehend – und sie verfügen insofern nicht eigentlich über einen Begriff des ↑Organismus im Sinne einer Einheit der Selbstorganisation.

Die für die spätere Entwicklung entscheidende Bestimmung, die Aristoteles dem Begriff des Organs gibt, resultiert aus seiner vergleichenden Perspektive und seiner Bestimmung von einander funktional entsprechenden Teilen bei Organismen verschiedener Arten als analog. Federn, Haare und Schuppen beschreibt er ebenso als funktional einander entsprechende Strukturen²⁰ wie den Kopf der Tiere und die Wurzel der Pflanze (zur Nahrungsaufnahme)²¹. Mit diesem komparativen Ansatz gelingt es Aristoteles, eine funktionale Systematik von Teilen zu begründen, die jedem Körperglied eine bestimmte funktionale Rolle im Ganzen des Körpersystems zuweist, – es also als Funktionsträger zu bestimmen.²²

Galen

Im unmittelbaren Anschluss an Aristoteles wird der Organbegriff im physiologischen Kontext bis zur römischen Kaiserzeit kaum noch verwendet. Er findet sich an einigen Stellen bei dem Aristoteles-Schüler Theophrast, bei dem der Ausdruck neben dem verbreiteten Wort für ›Teil‹ (griech. »μόριον‹) steht²³, darüber hinaus sind aber nur sehr vereinzelte Nachweise (z.B. bei Soranus) bekannt²⁴. Fünfhundert Jahre nach Aristoteles ist es erst der römische Arzt Galen, der das Wort ›Organ‹ wieder selbstverständlich in seinen physiologischen Texten gebraucht. Die Geläufigkeit und der terminologische Charakter des Ausdrucks zeigt sich bei Galen u.a. darin, dass das Wort bei ihm – anders als bei Aristoteles – häufig absolut, d.h. ohne ein weiteres Attribut erscheint. Galen entwickelt eine umfassende teleologische Perspektive auf die Teile des menschlichen Körpers (von denen er eine viel differenziertere Kenntnis hat als Aristoteles), indem er sie alle beschreibt als

um des Lebewesens willen geschaffen. Bevorzugt innere Teile des Körpers nennt Galen ›Organe‹, so z.B. Leber, Milz, Nieren, Gallenblase, Magen, Uterus und Harnblase.²⁵ Auch die Muskeln bezeichnet er als ›Organex‹, genauer ›Organe der willkürlichen Bewegung‹.²⁶ Schließlich heißen bei Galen auch solche Körperteile ›Organex‹, die sich über den ganzen Körper erstrecken, aber eine einheitliche Gestalt aufweisen, also Venen, Arterien und Nerven.²⁷

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Die terminologische Verwendung des Organbegriffs bei Galen bleibt für die gesamte Spätantike und das Mittelalter maßgeblich. Verbreiteter als der Ausdruck ›Organ‹ ist jedoch im physiologischen Zusammenhang bis in die Frühe Neuzeit die einfache Bezeichnung ›Teil‹ (›μόριον‹). Bemerkenswert ist außerdem die allmähliche Herausbildung eines Bedeutungsschwerpunktes für ›Organ‹ und ›organisch‹ zur Bezeichnung von Körperteilen, die mit dem Mund und der Lauterzeugung im Zusammenhang stehen. Diese Verbindung lässt sich schon bei Theophrilos Protosphatharios im 7. Jahrhundert nachweisen.²⁸ Sie wird im Mittelalter so ausgeprägt, dass ›organum‹ allgemein primär auf den Kontext der Musikerzeugung verweist. Die semantische Verbindung hat sich ausgehend von der Bezeichnung ›organum hydraulicum‹ für jedes Musik- und besonders Blasinstrument entwickelt. Dieser Bedeutungsaspekt wird in der Folge der dominante: Bereits in frühen Enzyklopädien des Mittelalters, so in den ›Etymologiae‹ (um 600) des Isidor von Sevilla, erscheint das Wort ›organum‹ ausschließlich im Kontext der Musik, ohne Bezug zu körperlichen Teilen.²⁹ Bemerkenswert, gerade für den physiologischen Zusammenhang, ist dabei, dass der Ausdruck ›organum‹ in seiner musikalischen Bedeutung häufig nicht nur für ein Instrument, sondern metonymisch auch für das von dem Instrument Hervorgebrachte steht.³⁰ Eine ganze musikalische Gattung, nämlich die frühe mittelalterliche Mehrstimmigkeit, wird als ›organum‹ bezeichnet. Das Wort verweist damit auf das, was ein Instrument bewirkt. Es liegt in dem Ausdruck also schon früh auch insofern eine teleologische Konnotation, als er einen Gegenstand ausgehend von seiner Wirkung konzipiert.

In mittelalterlichen anatomisch-physiologischen Abhandlungen wird das griechische Wort z.T. ins Lateinische entlehnt (als ›organum‹), z.T. aber auch übersetzt (als ›instrumentum‹). In der Scholastik entwickelt sich eine (nicht immer konsequent eingehaltene) terminologische Trennung, indem das lateinische Wort ›instrumentum‹ für technisches Werkzeug steht, dem das nicht mehr metaphorisch verstandene

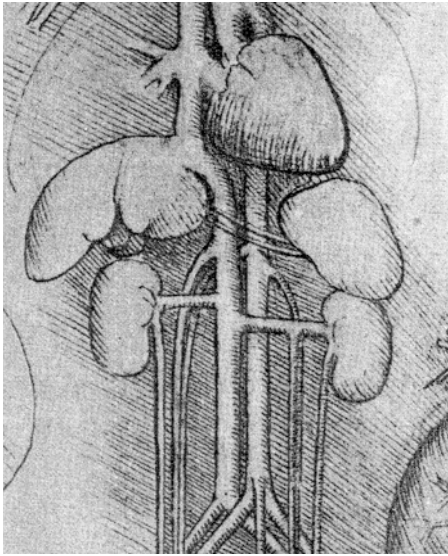


Abb. 347. Die inneren Organe des Menschen in ihrer morphologischen Verbindung untereinander (nach Leonardo da Vinci (1495-1505). Quaderni III 10, aus Herrlinger, R. (1967-72). *Geschichte der medizinischen Abbildung*, 2 Bde.: I, 74).

›organum‹ für ein funktional bestimmtes Körperteil gegenübergestellt wird. Der häufigste mittelalterliche Begriff zur Bezeichnung eines Körperteils lautet jedoch für alle anatomischen Größenordnungen ›membrum‹, bei Betonung der Zugehörigkeit des Teils zur Einheit eines Körpers auch ›pars‹.³¹ Wohl auch unter dem Einfluss der etablierten musikologischen Verwendung werden zu Beginn des 16. Jahrhunderts bevorzugt Sinnesorgane (u.a. der Mund) wieder als ›organum‹ bezeichnet.³² In verschiedenen physiologischen Grundlagenwerken dieses Jahrhunderts werden die Ausdrücke ›instrumentum‹ und ›organum‹ synonym verwendet.³³ Auch die inneren Körperteile werden in diesem Zusammenhang wieder ›Organe‹ genannt.

Leonardo als »Wegbereiter«

Wegen seiner detaillierten zeichnerischen Darstellung der Einbettung von Organen in das funktionale Wirkungsgefüge des Körpers ist Leonardo da Vinci als »Wegbereiter des neuzeitlichen ›Organ‹-Begriffs« bezeichnet worden.³⁴ Die Kenntnisse vom inneren Bau des Menschen erwirbt Leonardo u.a. durch das eigene Sezieren von etwa 30 Leichen. Als das angemessene Mittel der Darstellung sieht Leonardo allein die Zeichnung, weil Wörter es seiner Meinung nach nicht ermöglichen, die Gliederung genau wiederzugeben.³⁵ In seinen Abbildungen sind die anatomisch

genauen Zeichnungen offensichtlich mit physiologischen Annahmen verbunden. Nicht ein die Formen klassifizierender Blick, sondern eine Darstellung, die jeden Körperteil als integriertes Glied des Ganzen zeigt, ist für Leonardos Abbildungen kennzeichnend (vgl. Abb. 347). Die Organe werden somit in ihrer Beziehung zu den anderen Körperteilen dargestellt: In den Zeichnungen wird ein relationaler Organbegriff etabliert.

18. Jh.: Medizinischer Fachbegriff

Seit dem 17. Jahrhundert erscheint der Organbegriff regelmäßig in medizinischen Enzyklopädien.³⁶ Im deutschen Sprachraum wird ›Organ‹ häufig in einem verwandten, aber etwas eingeschränkten Sinn mit ›Glied‹ gleichgesetzt. So verweist in der Enzyklopädie von Zedler (1735) der Eintrag ›Organ‹ auf ›Glieder, Gliedmaß‹, das definiert wird als ›organischer Körper des menschlichen Leibes, welcher aus unterschiedenen einfachen Theilen besteht, und zu willkürlichen Verrichtungen geschaffen ist‹.³⁷ »Eigentlich« können nach Zedler allein die durch Gelenke und Fugen mit dem Körper verbundenen Teile, also z.B. die Hände und Füße, als Glieder bezeichnet werden, in einem abgeleiteten Sinn aber auch andere Teile, wie die Augen.

Prägnant bringt C. von Linné die funktionale Definition pflanzlicher Organe zum Ausdruck. So ist er 1746 der Auffassung, dass die Blüte über die Geschlechtsorgane, die der Befruchtung dienen, zu definieren sei (›Florem definimus per organa genitalia plantæ‹).³⁸ In einer handschriftlichen Randbemerkung zu einem seiner Bücher bemerkt er auch zu den Organen der Tiere, dass diese über ihren Gebrauch oder Nutzen zu definieren seien (›quis definiat os, nasum, aures, nisi ex usu‹).³⁹

Zu einem in der Medizin semantisch wirklich autonomen Begriff entwickelt sich das Wort ›Organ‹ erst Ende des 18. Jahrhunderts.⁴⁰ Gleichzeitig mit dieser Entwicklung wird der Ausdruck ›organisch‹ unabhängig von dem Begriff des Organs und wird allmählich synonym mit ›lebendig‹ und ›natürlich‹ und als Gegensatz zu ›künstlich‹ verwendet (↑Leben; Organismus). Aufgehoben wird mit der Entgegensetzung von ›organisch‹ und ›künstlich‹ die alte, für die ursprüngliche Begriffsbildung maßgebliche Parallelisierung von Werkzeugen als zu einem Zweck hergestellten Artefakten und von Teilen eines natürlichen Körpers, die eine bestimmte Funktion ausüben (also die *physis-techné*-Analogie). Ein wichtiger Beitrag zur Abhebung des Organischen vom Künstlichen geht von I. Kants Teleologie aus: Kant bestimmt ›Organe‹ als Teile eines besonderen natürlichen

Körpers, nämlich eines »organisirten Wesens«, die in einem wechselseitigen Abhängigkeitsverhältnis zueinander stehen, so dass sie gleichzeitig als Mittel und als Zweck für die anderen Teile des Körpers beurteilt werden können. Weil diese wechselseitige Abhängigkeit der Teile die »organisirten Wesen« zu »sich selbst organisirenden Wesen« macht, sind sie nach Kant unterschieden von den Produkten der Kunst, die immer auf einer Fremdorganisation (durch eine von außen kommende Gestaltung) beruhen.⁴¹ Im Zuge dieser Entgegensetzung des Fremd- und Selbst-organisierten wird der Organbegriff mit besonderen Kräften in Verbindung gebracht, die eine Gestaltung der lebendigen Körper von innen heraus bewirken (↑Vitalismus/Lebenskraft). In einem Wörterbuch von 1798 wird in diesem Sinne definiert: »Organisation heißt derjenige Bau eines Körpers, nach welchem er durch eine gewisse innere belebte Kraft vermögend ist, willkürliche und unwillkürliche Wirkungen hervorzubringen. Organe sind diejenigen Körper, durch welche diese Wirkungen hervorgebracht werden können.«⁴²

Gegen Kants holistische und teleologische Konzipierung des ↑Organismus formiert sich von physiologischer Seite bereits Ende des 18. Jahrhunderts Widerstand. Aus empirischer Perspektive wird auf die Selbständigkeit der Aktivität vieler Organe und ihre nur bedingte Abhängigkeit von dem »Ganzen« hingewiesen. So schreibt J.C. Reil 1796: »Eigentlich bildet und erhält ein jeder Teil sich selbst, durch seine eigene Energie; seine Verbindung mit den übrigen Teilen ist nur äußere Bedingung, unter welcher seine Kräfte wirksam werden.«⁴³ Jedes Organ müsse als »selbständig« und »unabhängig von allen andern Organen als ein besonderes für sich bestehendes organisches Wesen« betrachtet werden.⁴⁴ Der tierische Körper bilde daher gleichsam eine »Republik« aus Teilen, die zwar »einzeln zur Erhaltung des Ganzen mitwirken«, aber doch ihre »eigenen Vollkommenheiten, Fehler und Gebrechen, unabhängig von den übrigen Gliedern des Körpers« hätten.⁴⁵

Leben der Organe

Die physiologischen Untersuchungen J. Whytts Mitte des 18. Jahrhunderts ergeben eine relativ weitreichende Unabhängigkeit der Aktivität vieler Organe vom zentralen Nervensystem.⁴⁶ In die gleiche Richtung weisen die Versuche zur Reizbarkeit der Organe, die A. von Haller durchführt: Sie belegen das Vorhandensein wichtiger Lebenserscheinungen auch noch nach der Abtrennung der Organe vom lebendigen Körper oder dem Tod des Organismus (↑Selbstbewegung). Die Reizbarkeit und eigene Be-

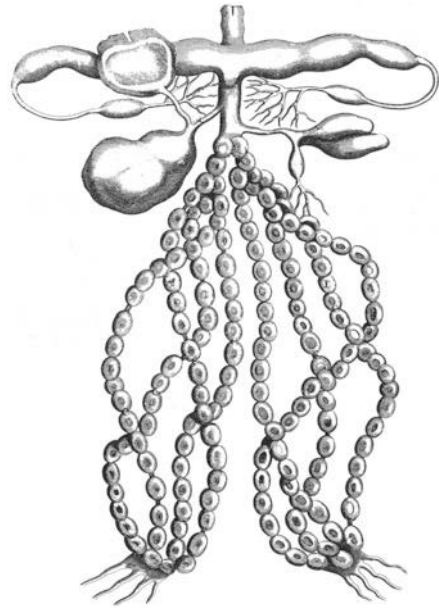


Abb. 348. Exkretionsorgane (»Malpighische Gefäße«) des Seidenspinners (aus Malpighi, M. (1669). *De Bombycibus*: Tab. XII).

wegungsfähigkeit rechtfertigt es für viele Autoren (u.a. P.-J. Barthez, dem späteren Leibarzt Napoleons), den Organen auch eine eigene Lebenskraft und damit eine eigene Lebendigkeit zuzuschreiben; entsprechend der multiplen Lebendigkeit des Körpers werden auch verschiedene Grade des Todes unterschieden.⁴⁷ Neben diesen Versuchen trägt auch das Bild vom Organismus als Bienenschwarm⁴⁸ zu der Sicht bei, den Organen selbst ein Leben zuzuschreiben (↑Leben; Hierarchie; Organismus). Schon W. Harvey verfährt auf diese Weise, indem er das Herz nicht nur als »Prinzip des Lebens« und als Sonne der »kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmi«)⁴⁹, sondern selbst als eine Art innerliches Lebewesen (»animal quoddam internum«) mit eigenem Leben (»vita«) versteht⁵⁰. Ausgeweitet auch auf die anderen Organe heißt es 1769 explizit bei D. Diderot, alle Organe des menschlichen Körpers seien eigene Lebewesen: »Tous nos organes [...] ne sont que des animaux distincts que la loi de continuité tient dans une sympathie, une unité, une identité générale«⁵¹. Eine moderne funktionalistische Definition des Organbegriffs gibt C. de Bonnet 1755, indem er die Organe als Gefüge fester Körper mit bestimmten Effekten definiert (»Un Organe est un assemblage de parties solides différemment construites, qui concourent ensemble à produire un certain effet«⁵²).

Ihre Nachwirkung hat diese Sicht bis ins 20. Jahrhundert: A. von Tschermak spricht 1913 von der »Selbständigkeit« und »Autonomie« der Organe und konstatiert ein »Eigenleben der einzelnen Organe und Gewebe«.⁵³ Hintergrund dieser Vorstellung ist die Beobachtung, dass die Arbeitsweise einzelner Organe, trotz ihrer gegenseitigen Beeinflussung, in ihrem reinen Bewegungsablauf weitgehend unabhängig voneinander erfolgen kann.

Zwischen Strukturalismus und Funktionalismus

Über die Zuschreibung einer Lebenskraft zu den Organen besteht eine Tendenz der Lösung des Organbegriffs aus dem mechanistischen Paradigma. Dieses Paradigma gewinnt aber doch im 19. Jahrhundert zunehmend an Boden. Bei aller genauen Kenntnis von Kants Ansatz, kann schon G. Cuvier im Jahr 1800 ein Organ als eine Teilmaschine (»machine partielle«) definieren, die neben anderen innerhalb der ganzen Tiermaschine angeordnet ist (»coordonnée à toutes les autres machines«).⁵⁴ Im mechanistischen Paradigma bleibend, vergleicht Cuvier die Bewegungsorgane z.B. mit Rädern und Hebeln. Cuvier beschreibt die Anordnung der Organe im Körper als eine Harmonie, in der jedem Organ ein definierter Platz zukommt. Für diese innere Harmonie formuliert Cuvier Prinzipien der »Koexistenz«, »Korrelation« und »Subordination« der Teile (↑Morphologie).⁵⁵

Der Physiologe J. Müller versteht unter Organen 1838 »qualitativ verschiedene Glieder des Ganzen, die den Grund ihrer Erhaltung in dem Ganzen haben« und die außerdem durch ihre Wechselwirkung mit anderen Organen überhaupt erst erzeugt werden.⁵⁶ In anderen Enzyklopädien der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird auf die morphologische Verschiedenheit der Organe und ihre physiologische Differenzierung im Dienste einer Arbeitsteilung hingewiesen.⁵⁷

Weil Organe häufig vor der Kenntnis ihrer genauen Wirkungen im Körper als morphologisch charakteristische Strukturen beschrieben werden, liegt ihrer Identifizierung zunächst eine von wiederkehrenden Strukturen ausgehende morphologische Methode zugrunde. Nach Bekanntwerden ihrer Funktion werden sie aber oft über diese Funktion definiert. Dies gilt zumindest für Organe mit einer verbreiteten Funktion, die mehrfach unabhängig voneinander in der Evolution entstanden ist. So wird ein Auge nicht über seine jeweilige Struktur bei den Organismen einer Art, sondern seine Funktion identifiziert, und es können in sehr unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen morphologisch ganz anders gebaute Körperteile auch als »Augen« bezeichnet werden, sofern sie die

gleiche Funktion ausüben. Gleiches gilt für innere Organe wie Herz, Niere oder Lunge: Herzen gibt es z.B. bei vielen Organismen außerhalb der Wirbeltiere – nicht weil sie herzförmig gebaut sind, sondern weil sie die Funktion des Pumpens von Flüssigkeiten im Körperinneren wahrnehmen. Der Funktionalismus in der Identifizierung von Organen wird allerdings nicht konsequent angewendet. Besonders deutlich ist dies bei Körperteilen, die mehrere Funktionen gleichzeitig wahrnehmen, morphologisch aber einheitlich gebaut sind, etwa die Leber: Die Leber wird in der Regel auf struktureller Grundlage als ein einheitliches Organ angesehen, und nicht, wie es funktionalistisch angemessen wäre, in verschiedene funktionale Teile zergliedert.

Im Organbegriff vereinigen sich also strukturalistische und funktionalistische Perspektiven. Bis zu den aktuellen Definitionen ziehen sich daher Bestimmungen von »Organ« als Einheit von Form und Funktion. So bestimmt R. Abderhalden 1948 ein Organ als ein »aus einem oder mehreren Geweben bestehendes Gebilde, das mit einer bestimmten Form eine bestimmte Funktion verbindet«.⁵⁸

20. Jh.: »Finalbegriff«

Von Seiten der sich zu Beginn des 20. Jahrhunderts etablierenden Theoretischen Biologie wird besonders die funktionalistische Komponente im Organbegriff betont. So konstatiert J. Reinke 1907: »Jedes Organ des Pflanzen- und Tierkörpers ist ein Finalbegriff«.⁵⁹ Und L. von Bertalanffy ist 1928 der Auffassung: »Schon der Begriff des »Organs«, des Seh-, Hör-, Geschlechtsorgans, der doch auch von Mechanisten nicht vermieden werden kann, involviert bereits, daß dasselbe »Werkzeug« zu etwas ist. Im Begriffe des Organs ist also die teleologische Betrachtungsweise schon voll enthalten. So wenig man den Organbegriff aus der Biologie ausmerzen kann – so wenig ist es möglich, die teleologische Betrachtungsweise in ihr zu beseitigen«.⁶⁰

Ein Weg zur funktionalen Beschreibung von Organen besteht in ihrer Integration in einen Kreislauf von Ursachen und Wirkungen. Organe sind demnach integrale Elemente eines Kreislaufs von sich wechselseitig bedingenden Strukturen, die zusammen einen Organismus ausmachen. Sie sind damit nicht nur von einem Organismus benutzte Gegenstände, sondern bilden in ihrer Gesamtheit selbst den Organismus, oder, wie es J.E. Hafner 1996 formuliert: »Organe sind nie nur Werkzeuge des Körpers, sie sind selbst der Körper«.⁶¹

Klassifikation der Organe

Eine erste funktionale Einteilung der Organe kann sich darauf beziehen, ob sie primär auf andere Organe des Organismus oder auf seine Umwelt bezogen sind. Bei Galen findet sich diese Unterscheidung in der Terminologie von *natürlichen Organen* (die im Abdomen sitzen und im Wesentlichen die »vegetativen« Funktionen der Verdauung und Fortpflanzung übernehmen) und *psychischen Organen* (die v.a. im Kopf ihren Sitz haben und die Sinnesorgane und den Willen betreffen).⁶² Diese Differenzierung entspricht in etwa der Einteilung in *animalische Organe* (Sinnes- und Fortbewegungsorgane) und *vegetative* (organische) Organe (Organe des Blutkreislaufsystems, der Verdauung und Fortpflanzung), die sich seit Ende des 18. Jahrhunderts etabliert.⁶³ J.C.M.G. Grimaud unterscheidet in seinen Vorlesungsmanuskripten aus den 1780er Jahren zwischen den »fonctions intérieures« und den »fonctions extérieures«.⁶⁴ Eine ähnliche Einteilung nimmt F. Vicq d'Azyr vor.⁶⁵ Richerand baut diese Unterscheidung aus und entwickelt eine wegweisende neue Klassifikation der Funktionen des Lebens (»nouvelle classification des fonctions de la vie«) (↑Funktion: Tab. 87; Physiologie: Tab. 229).⁶⁶ Neben die Funktionen der Individualerhaltung (»fonctions qui servent à la conservation de l'individu«) stellt er die Funktionen der Arterhaltung (»fonctions qui servent à la conservation de l'espèce«), die er bei Bichat und Grimaud vermisst. Erstere gliedert er in die Ernährungsfunktionen (»fonctions nutritives, assimilatrices, intérieures; fonctions de nutrition«), zu denen zählen: Digestion, Absorption, Zirkulation, Respiration, Sekretion und Nutrition, und in die Funktionen, die die Beziehung zur Umwelt betreffen, (»fonctions extérieures, relatives; fonctions de relation«), zu denen die Sinneswahrnehmungen, Bewegungen und Lautäußerungen gehören.

Eine Quantifizierung der Beeinflussung eines Organs durch andere schlägt P. Schiefferdecker 1904 vor. Er nennt solche Organe, von denen ein bestimmtes Organ beeinflusst wird, die *Beeinflussungsorgane* dieses Organs.⁶⁷ Ein Organ »Ovarium B1« hätte demnach z.B. einen großen Einfluss auf das Ovar des betreffenden Organismus; ein Organ »Ovarium B3« dagegen einen geringen Einfluss. Organe, die unter starkem wechselseitigem Einfluss stehen, nennt Schiefferdecker *reziproke Organe*. Insgesamt zielt Schiefferdecker darauf, den Begriff der ↑Symbiose, der für ein Verhältnis zwischen verschiedenen Individuen etabliert ist, auch auf das wechselseitige Verhältnis der Organe eines Organismus zu beziehen.

A.N. Sewertzoff unterscheidet 1914 zwischen *ektosomatischen* und *endosomatischen Organen* oder

Merkmale.⁶⁸ Letztere erläutert er später, indem er von ihnen sagt, dass sie »keine unmittelbaren Beziehungen zur Umwelt haben, aber sowohl mit den ektosomatischen, als auch mit anderen entosomatischen Organen morphologisch und funktionell verbunden sind«.⁶⁹ Die ektosomatischen Organe (z.B. Haut, Zähne, Augen) stehen demgegenüber in direkter Beziehung zur Umwelt.

Im biologischen Sprachgebrauch werden meist nur komplexe, aus lebenden Zellen bestehende Körperteile als *Organe* bezeichnet. Organähnliche Körperteile werden seit Mitte des 19. Jahrhunderts *Organoide* genannt.⁷⁰ Insbesondere ist dieser Titel für die funktionalen Bestandteile einer Zelle verwendet worden, die später als *Organellen* bezeichnet werden (↑Zelle). K. Friederichs schlägt 1955 vor, unter Organoiden die funktionalen Teile eines Organismus zu verstehen, die nicht aus lebenden Zellen zusammengesetzt sind, die also nicht mehr oder nur noch in geringem Maße in den Stoffwechsel des Organismus einbezogen sind, z.B. Haare, Hufe, Klauen und Holz.⁷¹

Ontologie der Organe

Einen besonderen ontologischen Status haben Organe, weil sie nicht selbständig, sondern nur als Komponenten eines Systems existieren können. Darauf weist J.H. Woodger 1929 hin: »Organic parts have the peculiarity that they do not exist ›in nature‹ independently of the organism of which they are part«.⁷²

Daran anschließend argumentiert M. Schark 2005, Organismen hätten eine »ontologische Priorität« gegenüber ihren Teilen: Denn von den Teilen eines Organismus, seien es Makromoleküle, Zellen, Organe oder Gewebe, gilt, dass es sie »als isolierbare konkrete Einzeldinge von Natur aus nicht anders denn als Teile (oder Produkte) der Organismen gibt, die sie jeweils enthalten«.⁷³ Diese Teile sind von dem Ganzen des Systems soweit abhängig, dass sie im Gegensatz zu den Teilen eines anorganischen Körpers nicht außerhalb des Ganzen existieren können. In diesem Sinne existieren sie also gar nicht als Einzeldinge, sondern stets nur als Komponenten eines Systems. Auch darin liegt eine Rechtfertigung der funktionalen Grundlage für die Bestimmung eines Organs: Es ist nicht als für sich bestehende raumzeitliche, physische Einheit bestimmbar, sondern nur durch seinen Beitrag, den es in einer Organisation leistet, in der allein es existieren kann.

Nachweise

- 1 DF, Bd. 2 (1942): 264f.
- 2 Snell, B. (1946/55). Die Entdeckung des Geistes: 22.
- 3 Corpus Hippocraticum: Epidemien, 6. Buch, 5: 292, 5; 322, 11; 348, 2; vgl. Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung: 12f.
- 4 Demokrit (Diels/Kranz), Fragm. B159.
- 5 Vgl. z.B. Platon, Timaios 45b; Politeia 508b; Theaitetos 184c; 185c.
- 6 Vgl. Wolf (1971): 13f.
- 7 Vgl. z.B. Aristoteles, Ethica Eudemica 1241b; De an. 415b.
- 8 Aristoteles, De part.anim. 687a.
- 9 Aristoteles, De an. 420b.
- 10 Aristoteles, De gen. anim. 781a; De an. 413a.
- 11 Aristoteles, De gen. anim. 766a; 717b.
- 12 Aristoteles, De gen. anim. 730b.
- 13 Aristoteles, De an. 412b.
- 14 Aristoteles, Politica 1253a.
- 15 ebd. und Metaphysica 1036b; De an. 412b; 415b; De part. anim. 640b f.; De gen. anim. 726b; 734b f.
- 16 Aristoteles, Meteorologica 390a.
- 17 Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin: 22.
- 18 Aristoteles, De motu animalium 703a20f.; vgl. Wolf (1971): 53.
- 19 Wolf (1971): 18.
- 20 Aristoteles, De part. anim. 644a16; Meteor. 387b4ff.
- 21 Aristoteles, De an. 416a4f.
- 22 Vgl. Wolf (1971): 25.
- 23 Theophrast, Metaphysica (in: Wimmer, F. (Hg.). Opera quae supersunt omnia, Leipzig 1854-62): Fr. 12, 14; ders. Sens. et sensib. (in: Opera quae supersunt omnia): Fr. 1, 24; vgl. Wolf (1971): 26.
- 24 Soranos, Gynaeciorum Liber quatuor (hg. v. J. Ilberg, Leipzig 1927): 81 (II, 38).
- 25 Galen, De usu partium (hg. v. G. Helmreich, 2 Bde., Leipzig 1907-1909): I, 269f., 281, 285, 295, 300; weitere Nachweise bei Wolf (1971): 55.
- 26 a.a.O.: I, 33.
- 27 a.a.O.: I, 122.
- 28 Theophrilos Protospatharios (7. Jh.). De corporis humani fabrica (hg. v. W.A. Greenhill, Oxford 1842): III, 12.
- 29 Isidor von Sevilla (um 600). Etymologiae (hg. v. W.M. Lindsay, 2 Bde., Oxford 1911): III, 21, 2; III, 20; III, 19, 1.
- 30 Haas, M. (1997). Organum. In: Finscher, L. (Hg.). Die Musik in Geschichte und Gegenwart 2. Aufl. Sachteil, Bd. 7, 853-881: 854.
- 31 Wolf (1971): 33.
- 32 Reisch, A.G. (1508). Margarita philosophica: X, 2, 15.
- 33 Benedictus, A. (1528). De Hystoria corporis humani: I, 5; Fernel, J. (1542). Universa medicina (Frankfurt 1592): 51; Plater, F. (1583). De corporis humani structura et usu; vgl. Wolf (1971): 34f.
- 34 Wolf (1971): 36; vgl. Heydenreich, L. (1953). Leonardo da Vinci, 2 Bde.: I, 136; 139f.; 145; Esche, S. (1961). Leonardo da Vinci. Das Anatomische Werk: 75; 79f.
- 35 Vgl. Heydenreich (1953): I, 136.
- 36 Wedel, G.W. (1680). Physiologia medica: 41; Hoffmann, F. (1720). Medicina rationalis systematica, Bd. 2: 33.
- 37 Zedler, J.H. (1735). Glied, Gliedmaß. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 10, 1649.
- 38 Linné, C. von (1746). Sponsalia plantarum (in: Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 83 (§XVIII).
- 39 Linné, C. von, Philosophia botanica (Annotated Copy), Linnean Society London: §88; vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 248.
- 40 Wolf (1971): 38.
- 41 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 374.
- 42 Fischer, J.C. (1800). Physikalisches Wörterbuch, Bd. 3: 767.
- 43 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 30.
- 44 a.a.O.: 58.
- 45 a.a.O.: 59.
- 46 Whytt, J. (1751). An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals: 377.
- 47 Barthez, P.-J. (1778). Nouveaux éléments de la science de l'homme (Paris 1806), 2 Bde.: I, 326; vgl. Williams, E. (1994). The Physical and the Moral. Anthropology, Physiology, and Philosophical Medicine in France, 1750 – 1850: 48; Becker, T. (2005). Mann und Weib, schwarz und weiß. Die wissenschaftliche Konstruktion von Geschlecht und Rasse 1650 – 1900: 212ff.
- 48 Bordeu, T. (1751). Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action (Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 164f.; Maupertuis, P.L.M. de (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 155.
- 49 Harvey, W. (1628). Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus (London 1660): 59.
- 50 a.a.O.: 116.
- 51 Diderot, D. (1769). Le rêve de d'Alembert (Œuvres Complètes, Bd. 17, Paris, 1987, 87-209): 109.
- 52 Bonnet, C. de (1755). Principes philosophiques sur la cause première (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 8, Neuchâtel 1783, 163-242): 204.
- 53 Tschermak, A. von (1913). Physiologie. In: Sarason, D. (Hg.). Das Jahr 1913, 342-350: 346.
- 54 Cuvier, G. (1800-05). Leçons d'anatomie comparée, 5 Bde.: I, 18.
- 55 Cheung, T. (2006). The hidden order of preformation: plans, functions, and hierarchies in the organic systems of Louis Bourguet, Charles Bonnet and Georges Cuvier. Early Sci. Med. 11, 11-49: 42f.
- 56 Müller, J. (1833/38). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 28.
- 57 Méral, F. (1819). Organe. In: Méral, F. & Chaumeton, F.P. (Hg.) (1812-22). Dictionnaire des sciences médicales,

- 60 Bde.: 38, 137-205.
- 58** Abderhalden, R. (1948). Medizinische Terminologie: 703.
- 59** Reinke, J. (1907). Die Natur und wir: 222.
- 60** Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 77.
- 61** Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 304.
- 62** Galen, De locis affectis: I, 7 (ed. Kühn, Bd. 8, 66-68); ders., De usu partium corporis humani (engl.: Tallamdy May, M. (ed.). 2 Vols, Ithaca, N.Y 1968): II, 620 (XIV, 1); vgl. Temkin, O. (1964). The classical roots of Glisson's doctrine of irritation. Bull. Hist. Med. 38, 297-328: 314.
- 63** Vgl. Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort.
- 64** Richerand, A.B. (1801/17). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 137.
- 65** Vicq d'Azyr, F. (ca. 1780). Discours sur l'anatomie comparée (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805).
- 66** Richerand (1801/17): I, 152.
- 67** Schiefferdecker, P. (1904). Symbiose. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Natur- Heilk. Bonn, Medizin. Abt., 44-54: 47.
- 68** Sewertzoff, A.N. (1914). Sovremennyye zadachi evoliuzionnoj teorii: 127 (334?); vgl. Levit, G.S., Hossfeld, U. & Olsson, L. (2004). The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936) and the developmental basis of evolutionary change. J. Exper. Zool. (MOL DEV EVOL) 302B (4), 343-354: 346.
- 69** Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: 126.
- 70** Vgl. Mayne Expos. Lex. (1857) (nach OED 1989).
- 71** Friedrichs, K. (1955). Die Selbstgestaltung des Lebendigen: 115.
- 72** Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967): 198.
- 73** Scharf, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 271.

Literatur

- Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung.

Organisation

Das Wort hängt ursprünglich mit dem griechischen Ausdruck ὁργάνωσις mit der Bedeutung »Formung; Anordnung« zusammen, das wiederum mit der Wurzel ὄργανος verbunden ist (†Organ). Der griechische Ausdruck erscheint erst spät, u.a. bei Sextus Empiricus und Porphyrios.¹ Eine ursprüngliche semantische Verbindung der griechischen Ausdrücke für »Organisation« und »Organ« bestand offenbar nicht: Während ersteres im Sinne von »Formung« verwendet wurde, wies letzteres von Anfang an eine funktionale Bedeutung auf (†Organ). Beide Bildungen sind daher als »semantisch autonom« bezeichnet worden.² Erst im Laufe ihrer späteren Entwicklung werden die beiden Ausdrücke aufeinander bezogen und semantisch vereinheitlicht. Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird »Organisation« damit überwiegend als ein Charakteristikum der Lebewesen verstanden und ist zu einem »Kennwort der belebten Welt schlechthin« geworden.³ Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts sind sowohl »Organisation« als auch »organisch« nur als naturwissenschaftliche Fachausdrücke bekannt; erst unter dem Einfluss der Sprache der Französischen Revolution, in der der Ausdruck »organisches Gesetz« (»loi organique«) eine große Rolle spielt, werden sie seit den 1790er Jahren auch im übertragenen Sinn gebraucht.⁴

Das Wort »Organisation« findet sich in der Form »organizatio« Mitte des 13. Jahrhunderts bei Thomas von Aquin⁵ und in den lateinischen Texten anderer Autoren⁶. Im Französischen lässt es sich seit etwa 1390 nachweisen⁷; auch in lateinischen medizinisch-naturwissenschaftlichen Abhandlungen des späten 14. Jahrhunderts findet sich der Ausdruck⁸. Ein erster Nachweis für »organizatio« in der englischen Sprache ist von 1432, und zwar in der Übersetzung der »Chirurgia magna« (1363) Guy de Chauliacs⁹. Im Deutschen erscheint es erst im späten 17. Jahrhundert.¹⁰

Eine vielfache Verwendung findet der Begriff bei dem spanischen Spätscholastiker F. Suárez in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts. Er steht hier besonders im Zusammenhang mit Diskussionen der ordnenden und formbildenden (»informare«) Wirkung der Seele auf den Körper (»organizatio«¹¹ oder »organisatio«¹²). Auch den Ausdruck *organischer Körper* (»corpus organicum«) verwendet Suárez¹³, und ebenso bereits »organisierter Körper« (»organizato tali corpore«; in einer Auseinandersetzung mit Thomas von Aquin)¹⁴. Suárez diskutiert das Konzept

Eine Organisation ist ein dynamisches System aus Teilen, die in ihrer Existenz wechselseitig voneinander abhängen.

Organisation (Thomas von Aquin 1254-56) 754
Organisationsgrad (Robinet 1761) 769
Arbeitsteilung (Milne Edwards 1827) 770

der Organisation besonders im Zusammenhang mit der Frage, inwiefern sich die einheitliche Seele in verschiedener Weise mit den unterschiedlichen Teilen eines lebenden Körpers verbindet, so dass diese ihrem Wesen nach differenziert sind und unterschiedliche Funktionen wahrnehmen können.¹⁵ Auch im Zusammenhang der Verbindung der Seele mit dem Körper spielt das Konzept eine Rolle: Suárez nimmt an, die Materie der lebenden Körper müsse eine bestimmte Eignung (»aptitudo«) haben, um die Seele empfangen zu können. Er unterscheidet in diesem Zusammenhang eine Organisation auf verschiedenen Ebenen: Vor der Verbindung der Seele mit dem Körper bestehe bereits eine zufällige, bloß materielle und natürliche (»accidentalis, et quasi materialis, et physica«) Organisation; die eigentliche substanzielle und formale (»substantialis, et quasi formalis«) Organisation, die dem lebenden Körper Wesen und Einheit verleiht, kommt nach Suárez, im Anschluss an Aristoteles, aber erst von der Seele.¹⁶

Der Ausdruck »organisiert« (franz. »organisé«) erscheint im Französischen bereits im ersten Drittel des 16. Jahrhunderts vereinzelt in einem Kontext, der auf die Gliederung eines lebenden (menschlichen) Körpers bezogen ist.¹⁷ Verbreiteter ist im 16. Jahrhundert allerdings die Verwendung im musikalischen Kontext.¹⁸ Zu einem festen Terminus wird »organisierter Körper« erst im 18. Jahrhundert, beginnend mit einer Schrift L. Bourguets von 1729 (s.u.).

Antike

Ein ausgearbeitetes Konzept der Organisation fehlt in den antiken physiologischen Lehren. Die †Organe des Körpers werden nicht in ihrem wechselseitigen Bezug zueinander thematisiert (†Wechselseitigkeit), sondern vielmehr als Werkzeuge verstanden, deren sich der Körper oder die Seele zu einem Zweck bedienen.

Im Sinne des späteren Organisationskonzepts lassen sich allenfalls die Vorstellungen Aristoteles' zu einem *organisierten physischen Körper* (σώματος φυσικόν ὀργανικόν¹⁹) interpretieren (†Organ; Organismus). Von einem solchen Körper sagt Aristoteles, dass jeder Teil einem bestimmten Zweck diene, so dass der Körper insgesamt ein integriertes Ganzes mit einem ihm eigenen Ziel erscheint.²⁰ Aristoteles stellt also eine Verbindung her zwischen den Vorstellungen eines organisierten Körpers und der *Arbeitsteilung* seiner Komponenten (s.u.).

In einer weiter gehenden Interpretation kann auch die Seele selbst bei Aristoteles (und noch deutlicher bei Galen²¹) als die Organisation des Körpers gedeutet werden. Denn die Seele betrifft im physiologischen Zusammenhang der aristotelischen Argumentation die Form oder Gestalt eines Körpers, d.h. auch seine innere Struktur und die Anordnung seiner Bestandteile.²² Weil die Seele mit den physiologischen Prozessen selbst in Verbindung steht, ist die von ihr ausgehende Organisation darüber hinaus als dynamisch zu denken: Sie ist nicht die statische Gestalt eines Lebewesens, sondern die über allen Gestalt- und Stoffwechsel gleichbleibende Substanz eines einzelnen Wesens (Quarantotto 2010: »the soul should be conceived as a dynamic organization, namely, an organization which causes not only the unity, identity and being of the living body, but also its biological processes«²³; vgl. auch Miller & Miller 2010, in Tab. 212). Angemessen erscheint das Verständnis des aristotelischen Seelenbegriffs als Organisation, weil es zahlreiche sachliche Parallelen zwischen den beiden Konzepten gibt: (1) Wie die Seele ist auch die Organisation eines Körpers nicht selbst ein Körper, sondern gehört nur zu diesem; (2) Seele und Organisation bestehen gleichermaßen nicht unabhängig von einem jeweiligen Körper; (3) Seele und Organisation kommen darin überein, das Prinzip der Einheit und Identität eines Systems zu bezeichnen; und (4) Seele und Organisation können als Prinzip der Bewegung eines Körpers verstanden werden.²⁴

17. Jh.: Organisation als Mikrostruktur

Bis ins 18. Jahrhundert bleibt »Organisation« ein selten gebrauchtes Wort. Mitte des 17. Jahrhunderts findet es sich z.B. in den biologischen Schriften der Mikroskopiker R. Hooke (»the same Schematism or Organization that is common to all Vegetables«²⁵) und M. Malpighi²⁶ sowie in den philosophischen Arbeiten von J. Locke²⁷ und G.W. Leibniz²⁸. Auffallend ist, dass der Begriff im 17. Jahrhundert v.a. in Bezug auf den gegliederten Bau von Pflanzen, insbesondere ihre regelmäßige mikroskopische Feinstruktur, wie sie von Hooke und Malpighi beschrieben wird, Verwendung findet. Er bezeichnet also weniger die Dynamik eines Systems als die Ordnung und Statik einer Struktur.

Mit dem Verweis auf ihre Organisation spricht J. Jungius den Pflanzen 1662 eine Seele ab, weil sich ihre charakteristischen Leistungen allein aus Anordnung und Bau der Teile erklären ließen (»vero organisatio sola sufficiat«).²⁹ »Organisation« und »Leben« sind also im 17. Jahrhundert meist getrennte Konzepte: Das Vorliegen einer Organisation deutet nicht

notwendig auf die Lebendigkeit eines Körpers und kann sogar als Argument gegen seine Lebendigkeit im Sinne des Vorhandenseins einer Seele genommen werden. Spätestens mit dem Ansatz des Cambridger Platonisten H. More beginnt sich allerdings eine Verbindung zu verfestigen: Für More bedarf das belebende Prinzip, die von ihm so genannte *plastische Kraft* (»Plastical Power«) eine bereits zur Belebung disponierte Materie, um wirksam werden zu können. Das belebende Prinzip soll also nicht von der Materie getrennt, sondern in ihr verankert werden. More kann daher die Leistung der plastischen Kraft so beschreiben, dass ihr Eingriff die vorbereitete Materie zu Leben organisiert (»organizing duly-prepared Matter into life«).³⁰ Die Lebendigkeit eines Lebewesens ist aber für More auch noch nicht mit der »bloßen« Organisation seines Körpers (»mere organization of the Body«) gegeben.³¹ More spricht vielmehr von einer *mechanischen Organisation* der Materie (»Matter Mechanically organized«³²), die er von dem Zustand der Körper, in denen eine plastische Kraft wirksam ist, unterscheidet³³. Die Lebendigkeit bzw. Beseeltheit fällt also auch bei More keineswegs mit der Organisation der Körper zusammen. Ebenso wenig wie die frühen Verwendungen des Ausdrucks »Organismus« gleichbedeutend mit »Lebewesen« verlaufen, haben die Ausdrücke »Organisation« und »Lebendigkeit« im 17. Jahrhundert gleiche Bedeutungen. Es besteht aber doch ein Zusammenhang, insofern bereits bei More gerade der Prozess des Organisierens als Leistung der plastischen Kraft angesehen wird.

Bemerkenswert ist die begriffliche Konstellation, die sich 1672 bei dem Physiologen F. Glisson findet: Er verfügt über einen sehr weiten Lebensbegriff, insofern er, in Abhebung von Suárez, allen Körpern der Natur »Leben« zuschreibt; die Pflanzen und Tiere würden sich aber gerade dadurch von den anderen Körpern unterscheiden, dass sie über eine Organisation verfügten (»Nos verò vitam naturæ omnibus corporibus promiscuè tribuimus; nec indè differentiam plantarum & animalium ab aliis corporibus, sed ab organizatione«).³⁴ In gewisser Weise ist diese begriffliche Konstellation komplementär zu der von More: Zum spezifischen Seinsprinzip der Lebewesen wird die Organisation, nicht die Lebendigkeit.

Bei Locke gewinnt das Konzept der Organisation insofern einen zentralen Stellenwert für seine biologischen Überlegungen, als er die Organisation der Teile als dasjenige bestimmt, das die Kontinuität des Lebens in einem Lebewesen bei wechselnden Teilen ermöglicht: »it continues to be the same Plant, as long as it partakes of the same Life, though that Life be communicated to new Particles of Matter vi-

tally united to the living Plant, in a like continued Organization«.³⁵ Das Gleichbleiben der Organisation bezeichnet hier die Identitätsbedingungen für ein Lebewesen: Trotz des Wechsels seiner Teile (↑Stoffwechsel) und auch trotz des möglichen Wechsels seiner Form (↑Metamorphose) bleibt ein lebendiges Individuum doch dasselbe. Die Organisation bildet für Locke also das bei allem Wechsel von Stoff und Form Kontinuierende eines lebenden Wesens.

Bei Leibniz ist das Konzept der Organisation zunächst strukturell bestimmt: Die Organisation (»organisation«) versteht er als eine Anordnung (»configuration«; dieser Ausdruck auch schon 1674 bei Malebranche³⁶) von Teilen in einem Ganzen. Im Anschluss an Locke wird die Organisation als dasjenige beschrieben, das der Einheit (»unité«) und Identität (»identité«) eines Lebewesens zugrunde liegt. Auch bei wechselnden Teilen gewährleiste seine Organisation den Fortbestand desselben Körpers (»un seul corps qui participe à une commune vie«).³⁷

Ausdrücklich ist Leibniz der Auffassung, dass Lebewesen, d.h. lebendige Organisationen, nicht allein nach mechanischen Gesetzen entstehen können (»que les lois de Mechanisme toutes seules ne sauroient former un animal, là où il n'y a rien encor d'organisé«³⁸). Weil er weiter annimmt, dass alle Materie organisiert ist, und nicht nur insofern sie in Lebewesen enthalten ist (»la matiere arrangée par une sagesse divine doit estre essentiellement organisée partout«³⁹; »il n'y a point de partie de la matiere qui ne soit divisée actuellement, et qui ne contienne des corps organiques«⁴⁰), kann er die später einflussreiche These vertreten, dass die Organisation der Lebewesen immer nur aus bereits bestehenden Organisationen hervorgeht (↑Urzeugung: Tab. 289): »les animaux n'estant jamais formés naturellement d'une masse non organique«⁴¹. Leibniz nimmt also einen materialistischen Standpunkt ein, der gleichzeitig animistisch bzw. hylozoistisch ist. Die Organisation der Lebewesen entsteht nicht spontan, sondern ergibt sich aus der göttlichen Präformation der Materie, die über Generationen weitergegeben wird: »l'organisme est partout dans une matiere, dont la disposition vient de Dieu«⁴².

Vom Ende des 17. bis zum Ende des 18. Jahrhunderts dreht sich das Verhältnis der Konzepte »Lebendigkeit« und »Organisation« offensichtlich um: Während im 17. Jahrhundert die Bestimmung von der Lebendigkeit ausgeht – die Lebendigkeit determiniert einen Körper mit einer Organisation zu einem lebendigen – ist es am Ende des 18. Jahrhunderts (und fortwirkend bis in die Gegenwart) umgekehrt: Nicht mehr die Lebendigkeit, sondern die Organisation bildet nun das grundlegende Konzept, von dem

die Determination und folglich die Analyse ausgeht; die Lebendigkeit wird zu einem von der Organisation abgeleiteten Phänomen.⁴³

18. Jh.: Organisation als Lebendigkeit

An der Wende zum 18. Jahrhundert spielt das Konzept der Organisation eine wichtige Rolle in der Auszeichnung lebendiger Körper. Es wird allerdings noch nicht, wie es später geläufig ist, einer mechanistischen Vorstellung entgegengesetzt. Das Bild von der Organisation des Körpers liefert vielmehr gerade die Grundlage für eine mechanistische Erklärung der Lebenserscheinungen. Ein wichtiger Impuls zur Konsolidierung des Organisationskonzepts geht dabei von der entwicklungsbiologischen Präformationstheorie aus (↑Entwicklung). Denn im Rahmen der Präformationstheorie werden die Prozesse der Gestaltbildung auf im Keim bereits vorhandene Mikrostrukturen zurückgeführt. Diese entwicklungsbiologische Theorie trägt daher bis zum Ende des 18. Jahrhunderts viel dazu bei, das Konzept der Organisation zu verbreiten und in eine mechanistische Interpretation zu integrieren.⁴⁴ Als problematisch und gerade in einem mechanistischen Modell nur schwer zu explizieren erweist sich dabei allein die Einschachtelungsvorstellung, der zufolge die Nachfahren eines Organismus über alle Generationen bereits in ihm enthalten sein sollen.

In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts setzt es sich zunehmend durch, den Körper der Lebewesen als *organischen Körper* (»corpus organicum«) zu bezeichnen (↑Organismus). Dieser Ausdruck wird dabei nicht nur auf Tiere, sondern gleichermaßen auch auf Pflanzen angewandt (z.B. 1727 von Boerhaave).⁴⁵ Darüber hinaus sind es nicht nur Lebewesen, sondern auch andere unter dem Mikroskop als gegliederte Strukturen sichtbare Gebilde, die als »organische« erscheinen. Insbesondere die hoch geordnete Struktur von Salzkristallen ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung. Die Feingliederung der Salzkristalle ist bekannt, seitdem diese unter dem Mikroskop beobachtet werden (z.B. zu Beginn des 18. Jahrhunderts durch van Leeuwenhoek⁴⁶).

Weil auch nichtlebendige Kristalle als organisiert gelten, kann der Begriff der Organisation in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts nicht zur scharfen Abgrenzung von belebter und lebloser Materie dienen. Der Organisationsbegriff dient in dieser Zeit eher der Vereinheitlichung als der Unterscheidung von Bereichen der Natur. Besonders deutlich zeigt sich diese Auffassung bei L. Bourguet⁴⁷, der es, ähnlich wie zuvor Leibniz, 1729 auf den radikalen Begriff bringt, alles in der Materie (oder auch der Natur) sei orga-

nisiert (bzw. organisch) (»tout est organisé dans la matiere«⁴⁸; »J'ai remarqué tantôt que tout étoit organique dans la Nature«⁴⁹). Insbesondere Untersuchungen zur Struktur von Mineralien scheinen Bourguet zu dieser Auffassung gebracht zu haben. So wie die kristallinen Salze aus kleinen Bausteinen zusammengesetzt sind, die regelmäßigen geometrischen Figuren gleichen – Bourguet nennt Dreiecke, Sechsecke, Würfel, Oktaeder, Pyramiden und Rhomben –, stellt er sich auch die Organismen aus organisierten Körpern zusammengesetzt vor.

Nach Bourguets Überzeugung reichen die allgemeinen Bewegungsgesetze dafür aus, diese Figuren zu erzeugen.⁵⁰ Bourguet schreibt den natürlichen Körpern allein eine Graduierung des Ausmaßes der Organisation zu: »[I]l y a une gradation entre les Corps organisés.«⁵¹ Die Kristalle seien in geringerem Maße organisiert als die Lebewesen. Dieser graduelle Unterschied wird von Bourguet aber doch als das Ergebnis einer prinzipiell verschiedenen Ursache gesehen: Während die Organisation der Kristalle sich aus den allgemeinen Gesetzen der Bewegung ergäben, sei die Organisation der Lebewesen das Ergebnis eines final wirkenden vitalen Prinzips (»principe actif«). Dieses die Entwicklung des Organismus ausrichtende Prinzip stellt Bourguet sich materialisiert als ein Element in einem Lebewesen vor. In seiner Lenkung der Entwicklung verkörpere es den *organischen Mechanismus* (»mécanisme organique«) der Lebewesen. Der organische Mechanismus ist für Bourguet also immer an eine schon vorhandene Organisation gebunden, er kann nicht unabhängig von ihr vorgestellt werden. Auch die Seele bildet nach Bourguet einen organisierten Körper, weil nur über das Mittel eines Organs ein anderer Körper organisiert verändert werden könne.⁵² Das Vorliegen von Organisation ist also an das Vorhandensein einer organisierenden Instanz gebunden, Organisation ist für Bourguet nur als Fremddorganisation, nicht als Selbstorganisation denkbar. Als Vergleich für das Wirken der Seele wählt Bourguet das Bild eines Generals, der eine Armee befiehlt: Der General sei zwar nicht die Ursache der Bewegung jedes Soldaten, aber sie seien doch alle auf ihn bezogen.⁵³ Der organische Mechanismus Sorge für die Kommunikation (»communication«) der organisierten Körper mit der Welt.⁵⁴

Mitte des 18. Jahrhunderts bildet sich allmählich die Auffassung heraus, die Organisation stelle das für die Lebewesen charakteristische Merkmal dar. Die Unterscheidung der Lebewesen von den leblosen Körpern wird nicht mehr auf einen besonderen Stoff oder eine besondere Kraft zurückgeführt, sondern auf die besondere *Anordnung* der Materie.

Eine Etappe auf diesem Weg nehmen die Darstellungen G.L.L. Buffons über den Aufbau der Körper der Lebewesen ein, die dieser 1749 im zweiten Band seiner umfangreichen Naturgeschichte gibt. Buffon nimmt dort zwar an, die Organismen seien organisierte Körper, die wiederum aus ähnlichen organischen Körpern bestünden und seien letztlich aus »organischen Molekülen« zusammengesetzt (»Les animaux & les plantes [...] sont des corps organisés d'autres corps organiques semblables, dont les parties primitives & constituantes sont aussi organiques & semblables«⁵⁵). Die organischen Moleküle würden aber in unendlicher Menge auch außerhalb der lebendigen Körper existieren und könnten von Lebewesen aufgenommen werden oder selbst Lebewesen bilden. Die Organisation stellt für Buffon einen Prozess dar, bei dem die äußeren organischen Moleküle gemäß einer inneren Form (»moule intérieur«) assimiliert werden.⁵⁶ Die organisierte Materie (»matière organisée«) entspricht in der Terminologie Buffons der lebenden Materie (»matière vivante«), insofern er die Unterscheidung von lebender und toter Materie an Stelle der Unterscheidung von organisierter und roher Materie (»matière brute«) setzen will.⁵⁷ Zu der rohen Materie ohne Organisation (»sans organisation«) zählen nach Buffon die Minerale.⁵⁸ In seiner Rede von einer lebenden Materie zeigt sich bereits die materialistische Lebensauffassung Buffons, nach der das Leben (und damit die Organisation) eine physische Eigenschaft der Materie ist (»le vivant & l'animé, au lieu d'être un degré métaphysique des êtres, est une propriété physique de la matière«⁵⁹). Das Leben entstehe so nicht durch einen metaphysischen Eingriff, sondern als Organisation der Materie; die Erzeugung des Lebens »koste« die Natur daher nichts, so Buffon (»leur production ne coûte rien à la Nature«).⁶⁰

Deutlicher als Buffon hält J. Needham 1750 als Ergebnis seiner Untersuchungen zur Urzeugung fest, dass allein die Kombination (»la combinaison«) von Prinzipien und Kräften das typisch Organische sei. Das Leben könne so als Ergebnis der reinen Struktur (»résultat de la seule structure«) oder als unmittelbare Konsequenz der bloßen Organisation (»conséquence immédiate de la simple organisation«) gedeutet werden (vgl. Tab. 213).⁶¹ P.L.M. de Maupertuis versteht unter der Organisation 1751 einfach die Anordnung der Materie (»n'est qu'un arrangement des parties«). Im Sinne des späteren Konzepts der ↑Selbstorganisation nimmt Maupertuis an, dass in der Materie selbst ein Prinzip liegt – er spricht von einem Prinzip der Intelligenz –, das die besondere Anordnung der Materie zu einem organisierten Körper bewirkt, so

»Organisation [...] arrangement des parties qui constituent les corps animés« (Encyclopédie, Bd. 11, 1765, 629).

»[Z]weckmäßige und in ihrer Form beharrliche Anordnung der Theile« (Kant 1795, 33).

»Organisation ist mir überhaupt nichts anders, als der auf-gehaltne Strom von Ursachen und Wirkungen. Nur wo die Natur diesen Strom nicht gehemmt hat, fließt er vorwärts (in gerader Linie). Wo sie ihn hemmt kehrt er (in einer Kreislinie) in sich selbst zurück« (Schelling 1798, 69).

»Organisation ist [...] die Einrichtung eines Körpers, wo jeder Theil sich zugleich als Mittel und als Zweck zu allen übrigen verhält« (Schmid 1799, 274).

»Organization is a general expression for the processes by which an organized structure is formed, and therefore can never properly denote the possession of organs or instruments accomplishing certain purposes, but only a series of operations by which organs or instruments are formed, with a view to accomplish certain purposes. In other words, organization is the means employed in causing the structure, and not an effect produced by the structure« (Barclay 1822, 340).

»L'organisation, c'est l'association intime et harmonique de parties plus ou moins hétérogènes, se complétant par leur diversité même, pour constituer solidairement un système, un tout, une unité distincte dans le grand ensemble, en un mot, un individu« (I. Geoffroy Saint-Hilaire 1854-62, II, 57).

»Organisation ist die Daseinsweise des lebendigen Körpers, der sich differenzieren muß und in und mit der Differenzierung jene innere Teleologie herausbringt, nach der er zugleich geformt und funktionierend erscheint« (Plesner 1928, 170).

»Als ein zielgerichtetes System besteht eine Organisation aus einer beliebigen Anzahl von miteinander kommunizierenden Teilen, deren Verhalten im Hinblick auf ein Ziel einer Ordnung unterliegen muß« (Mirow 1969, 29).

»Organization is the complex of interaction and properties of structure that make the perpetuation of structure possible« (Kolasa & Pickett 1989, 8837).

»By organization, I mean that the parts have spatial (location, size, shape, and motion), temporal (order, rate, and duration), and active (for example, feedback) relations with one another by which they work together to do something. Organization is the interlevel relation between a mechanism as a whole and its components« (Craver 2007, 189).

»By »cooperative« organization we mean a configuration of relations in which the subfunctional components mutually enable each other's functioning and collaboratively form a *unified* overall process that is self-maintaining. This kind of holistic interdependence of functioning of the parts makes the whole an *all-or-nothing unity* (alive or dead)« (Miller & Miller 2010, 69).

dass der Materie selbst eine ↑Intelligenz zugeschrieben wird (»supposer dans la matiere quelque degré d'intelligence«).⁶²

In ähnlicher Weise fasst D. Diderot den Körper von Organismen, von Pflanzen wie Tieren, als eine *Koordination* von materiellen Teilen und Kräften. In aller Deutlichkeit erwägt Diderot, die kausale Interaktion von Teilen und Kräften an die Stelle der Seele zu setzen: »L'organisation et la vie, voilà l'âme«.⁶³ Diderot hält es für möglich, dass die Seele nichts als das einheitliche Zusammenwirken der Organe darstellt: »L'animal est un tout *un*, et c'est peut-être cette unité qui constitue l'âme, le soi, la conscience à l'aide de la mémoire«.⁶⁴

Für viele Naturforscher in der Mitte des 18. Jahrhunderts wird allerdings mit dem Konzept der Organisation keine scharfe Zäsur in der Natur markiert. Mit dem Bild der Stufenleiter der Natur und den Prinzipien der Fülle und Kontinuität werden eher Übergänge als Brüche in der »Kette der Wesen« gesucht (↑Phylognese). So deutet denn auch C. de Bonnet 1768 die »Lücke« oder den »Sprung«, der sich zwischen dem Reich der Lebewesen und der toten Dinge auftut, primär als Ergebnis eines unvollkommenen Wissens: »la lacune n'est que dans nos connoissances actuelles«.⁶⁵ Die Natur scheint hier einen Sprung (»saut«) zu machen, wie Bonnet an anderer Stelle schreibt.⁶⁶ Bonnet unterscheidet aber immerhin in seiner Stufenleiter klar zwischen den organisierten Körpern und den unorganisierten (»Etres bruts ou inorganisés«).⁶⁷ Es ist demnach also nicht alles in der Natur organisiert. Zwar gibt es nach Bonnet eine generelle Ordnung in der Natur (»Tout est systématique dans l'Univers; tout y est combinaison, rapport, liaison, enchaînement«⁶⁸), aber trotzdem existieren auch nicht organisierte Dinge. Nach Bonnets Verständnis sind die gasförmigen und flüssigen Körper sowie die meisten Steine unorganisiert. Bei den Steinen gebe es allerdings einige, nämlich die geschichteten und faserigen (»les pierres feuilletées« und »fibreuses«⁶⁹), die an der Grenze zwischen den unorganisierten und organisierten festen Körpern stehen. Er sagt in einer geschickten Wortwahl von ihnen, sie wiesen eine »apparente« (sichtbare/scheinbare) Organisation auf. Auch die Entdeckung weiterer Zwischenglieder zwischen den Bereichen des Mineralischen und Lebendigen erwartet Bonnet von zukünftiger Forschung. Auf seinem Wissensstand kann er aber doch an exponierter Stelle zu Beginn eines Kapitels die Pflanzen und Tiere als die beiden einzigen Klassen der organisierten Körper behandeln: »Les solides organisés se divisent en deux classes générales: celle des Végétaux, & celle des Animaux«.⁷⁰ Mit dieser

Tab. 212. Definitionen des Organisationsbegriffs.

These, die die Pflanzen und Tiere unter dem Konzept der organisierten Wesen zusammenfasst und sie den Mineralien gegenüberstellt, und weniger mit seiner eigentlichen Intention der Vereinheitlichung der Natur, ist Bonnet richtungsweisend.

Bei Bonnet ist in der Rede von ›Organisation‹ noch nicht notwendig ein dynamisches Verständnis enthalten, weil der Ausdruck sich allein auf die statische Anordnung von Teilen in einem Körper bezieht. Im Anschluss an Leibniz versteht Bonnet einen organischen Körper als eine ↑Ganzheit (»tout organique«⁷¹) und ein System, das eine Zusammenfügung (»assemblage«) von Teilen (den Fasern) darstellt, die wiederum in sich gegliedert sind.⁷² Während das Ganze des Organismus als eine ›Maschine‹ (»machine entiere«) beschrieben wird, nennt Bonnet ihre gegliederten Teile ›kleine Maschinen‹ (»machinules«).⁷³ Das Verhältnis der Fasern zueinander bestimmt Bonnet strukturell als Gewebe oder Netzwerke: »Les corps organisés sont des tissus plus ou moins fins, des ouvrages à réseaux«.⁷⁴

Bekanntlich nimmt auch C. von Linné in den ersten Auflagen der ›Systema naturae‹ bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts eine Dreiteilung der Gegenstände der Natur in Steine, Pflanzen und Tiere vor. Das allen drei dieser ›Reiche‹ gemeinsame Merkmal ist nach Linné das Wachstum. In der zehnten Auflage seines Hauptwerkes (1758-59) führt Linné dagegen eine Zweiteilung in belebte und unbelebte Naturkörper ein und unterscheidet beide nach der Alternative ›zusammengesetzt‹ (»congesta«) versus ›organisiert‹ (»organisata«).⁷⁵ In einer anderen Schrift heißt es ausdrücklich, die Steine seien im Gegensatz zu Pflanzen und Tieren keine organischen Körper (»Lapides organica non esse corpora, uti Plantae & Animalia«⁷⁶). Steine entstehen nach Linné durch bloße Zusammenlagerung der Teile, Pflanzen und Tiere würden dagegen immer aus einem organisierten Samen hervorgehen.

Besonders deutlich wird die Gegenüberstellung von nur zwei Reichen der Natur 1786 von F. Vicq-d'Azyr hervorgehoben: »Il n'y a donc que deux regnes dans la Nature, dont l'un jouit, et l'autre est privé de la vie«.⁷⁷ Der Unterschied zwischen den beiden Reichen mache sich wesentlich an dem Vorliegen oder Fehlen einer spontanen Bewegung fest. Von den leblosen Gegenständen, z.B. den Mineralien, heißt es, sie seien unmittelbar durch die Gesetze der Mechanik bestimmt, würden nicht wachsen und nur auf ihren Oberflächen agieren (»gouvernés immédiatement par les loix connues de la mécanique et des attractions électives, ne recevant d'accroissement et n'agissant qu'à leurs surfaces«).⁷⁸ Die Lebewesen

»[L]a division générale qu'on devroit faire de la matière, est matière vivante & matière morte, au lieu de dire matière organisée & matière brute; le brut n'est que le mort« (Buffon 1749, 245).

»Dans les générations physiques, la vitalité, la sensation, la pensée se succèdent l'une l'autre régulièrement, & paroissent suivre dans le même ordre comme une conséquence immédiate de la simple organisation« (Needham 1750, 375).

»Naturalia sunt corpora cuncta Creatoris manu composita, corticem Telluris constituentia, in Regna Naturalia divisa [...].

LAPIDES corpora congesta, nec viva, nec sentientia.

VEGETABILIA corp. organisata & viva, non sentientia.

ANIMALIA corp. organisata & viva & sentientia, sponteque se moventia« (Linné 1758, 6).

»La vie est organisation avec capacité de sentir« (Voltaire 1772, 55).

»Les mots *organisé* & *vivant* sont, selon moi, des synonymes« (Girtanner 1790, 150).

»Daß ein organischer Körper belebt ist, ist ein identischer Satz« (Kant, Op. p., Bd. XXI, 66).

»Organization [...] conveys an idea which is utterly inseparable from that of life actually present« (Barclay 1822, 341).

»Leben ist Organisation, Selbstorganisation« (Fischer 1865, 524).

»Was ein Lebewesen und was das Leben ist, läßt sich in einer kurzen Definition kaum zum richtigen Ausdruck bringen. Nur das läßt sich sagen, daß das Leben auf einer besondern eigentümlichen Organisation des Stoffes beruht und daß mit dieser Organisation wieder besondere Verrichtungen oder Funktionen verknüpft sind, wie sie in der leblosen Natur niemals angetroffen werden« (Hertwig 1900, 4).

»Die Besonderheit des Lebens beruht nicht auf einem chemischen Mysterium, sondern auf Organisiertheit« (von Bertalanffy 1928, 68f.).

»Leben ist Organisation« (Lehmann 1935, 52).

»In einer noch zu entwickelnden Theorie des Lebendigen muss das Konzept der ›Organisation‹ im Mittelpunkt stehen« (Penzlin 2009, 242).

Tab. 213. Die Identifikation der Lebendigkeit eines Körpers mit seiner Organisiertheit seit Mitte des 18. Jahrhunderts.

sieht Vicq-Azyr dagegen durch die Fähigkeit zur Selbstbewegung und eine Liste weiterer Merkmale charakterisiert (↑Leben: Tab. 164).

Seit den 1770er Jahren verfestigt sich die semantische Verbindung von ›Lebendigkeit‹ und ›Organisa-

tion«. In einem französischen Wörterbuch von 1771 wird die Organisation als die Anordnung der Teile in einem lebendigen Körper definiert (vgl. Tab. 212).⁷⁹ Weil noch kein direkter Bezug auf die Aktivitäten der Lebewesen vorliegt, äußert sich darin ein im Wesentlichen auf die statischen Verhältnisse bezogenes Verständnis des Begriffs.

Die Auffassung von der Lebendigkeit als der Organisiertheit der Materie wird 1790 von C. Girtanner auf den Punkt gebracht, indem er die Wörter ›organisiert‹ und ›lebendig‹ als Synonyme ansieht (vgl. Tab. 213).⁸⁰ Angelegt ist diese Gleichsetzung schon in den Vorstellungen von Locke, Stahl und Leibniz am Ende des 17. Jahrhunderts. Noch ein Jahrhundert zuvor, im Jahr 1600, wird sogar bereits in einem Kommentar zu Aristoteles' ›De anima‹ eine Gleichsetzung des Organischen mit dem Lebendigen vorgenommen: Der Kommentator bemerkt dort im Anschluss an Aristoteles⁸¹, ›organisch‹ und ›potenziell über Leben verfügen‹ meine das Gleiche (›organici, potentia vitam habentis, quæ duo idem valent‹⁸²). Eine terminologische Etablierung erfährt diese Auffassung aber erst Ende des 18. Jahrhunderts.

Daher wird der Lebensbegriff in dieser Zeit von vielen Autoren über Vorstellungen der Organisation expliziert. So sieht J.C. Reil 1796 den Grund der organischen Phänomene nicht in einem besonderen Stoff oder einer spezifischen Kraft, sondern in der Anordnung, der Organisation der an sich toten Materie: Um das Leben zu verstehen, komme es darauf an, die Materie »in einer zweckmäßigen Ordnung zusammenzufügen«⁸³. Diese grundlegende Auffassung findet sich im 19. und 20. Jahrhundert in vielen Formulierungen wieder. Etwa 1838 bei A. Comte, der die Idee des Lebens für untrennbar mit der der Organisation verbunden sieht (›l'idée de vie est réellement inséparable de celle d'organisation‹).⁸⁴ Das ↑Leben besteht nach Comte in einer wechselseitigen harmonischen Bezogenheit von Prozessen aufeinander, einem Konsensus oder einer organischen Solidarität der Teile.

Mit M. Foucault können die Jahre zwischen 1775 und 1795 als der Zeitraum angesehen werden, in dem die Unterscheidung zwischen Organischem und Anorganischem fundamental zur Klassifizierung der Natur wird.⁸⁵ In dieser Zeit wird der Begriff des Organischen zu einem Ordnungsbegriff, der als Methode der Charakterisierung von Naturgegenständen dient, und so den Bereich der Natur gliedert: »Das Organische wird zum Lebendigen«.⁸⁶ Zuvor war nach Foucault nicht das Leben der entscheidende Ordnungsbegriff, sondern vielmehr die einzelnen Arten der Lebewesen, die in Form einer Stufenlei-

ter angeordnet werden konnten: »Bis zum Ende des achtzehnten Jahrhunderts existiert in der Tat das Leben nicht, sondern lediglich Lebewesen« (↑Leben).⁸⁷ In dieser Verschiebung lässt sich also ein Wandel des theoretischen Interesses in der wissenschaftlichen Auseinandersetzung mit den Lebewesen ausmachen. Das bisherige systematische Interesse an einer Ordnung der mannigfaltigen Erscheinungsformen der Lebewesen tritt zurück zugunsten von Fragen nach ihrer gemeinsamen inneren Struktur.⁸⁸

Diese innere Struktur wird als ein Muster von Prozessen bestimmt, das die charakteristischen Aktivitäten von Lebewesen hervorbringt. Dieses Prozessmuster, die Organisation, wird damit auch derjenige Aspekt von Lebewesen, der ihre Identität festlegt. Ihre Stoffe und Formen können Organismen wechseln und doch dieselben bleiben (↑Stoffwechsel; Metamorphose), ihre Organisation bleibt aber bestehen, solange sie existieren. Der Begriff der Organisation tritt damit an die Stelle des klassischen Begriffs der Form zur Festlegung des Wesens des Gegenstandes (Spink 1960: »The Scholastic notion of form is replaced by that of organization«⁸⁹).

›Organisation‹ in der vergleichenden Anatomie

›Organisation‹ ist dabei allerdings nicht allein ein Konzept, das dazu genutzt wird, die Einheitlichkeit aller Lebewesen und ihre Unterschiedenheit von dem Leblosen zu markieren – der Begriff wird ebenso dazu verwendet, verschiedene Typen von Lebewesen voneinander zu unterscheiden. ›Organisationstyp‹ wird daher zu einem wichtigen Konzept der vergleichenden Anatomie zu Beginn des 19. Jahrhunderts (↑Typus). G. Cuvier gliedert das Tierreich in vier Hauptgruppen, »angeordnet nach ihrer Organisation«, wie er im Titel einer umfangreichen Arbeit aus dem Jahr 1817 bemerkt (↑Taxonomie).⁹⁰ Gemeint ist mit der Organisation in diesem Zusammenhang der Bauplan, d.h. die relative Anordnung der Teile eines Organismus. Explizit bezeichnet Cuvier als Gegenstand der vergleichenden Anatomie die Gesetze der ›Organisation‹ und deren Modifikation (›des lois de l'organisation des animaux et des modifications que cette organisation éprouve dans les diverses espèces‹).⁹¹ Als das fruchtbarste Gesetz der Organisation (Schiller 1978: »la loi la plus féconde de l'organisation«⁹²) wird dementsprechend das aus der vergleichenden Anatomie gewonnene morphologische Korrelationsprinzip gewertet, das bei Cuvier als Gesetz der Koordination der Organe (›loi de coordination des organes‹) und bei É. Geoffroy Saint-Hilaire als Gesetz der Verbindungen (›loi des connexions‹) erscheint (↑Morphologie).

Gedanken als Ergebnisse einer Organisation

Bereits Mitte des 18. Jahrhunderts werden nicht allein physiologische Lebenserscheinungen, sondern auch mentale Vermögen auf Organisationsphänomene zurückgeführt. Besonders deutlich formuliert dies 1747 J.O. de La Mettrie, für den die Seele nichts als eine Folge der Organisation des Gehirns und des Körpers ist: »toutes les facultés de l'Ame dépendent tellement de la propre Organisation du Cerveau & de tout le Corps, qu'elles ne sont visiblement que cette Organisation même; [...] L'organisation suffiroit-elle donc à tout? Oui, encore une fois.«⁹³ Das Denken als höchstes Seelenvermögen stellt nach LaMettrie ebenso eine Eigenschaft der organisierten Materie dar wie die Undurchdringlichkeit, Elektrizität oder andere physikalische Phänomene.

Der Organisationsbegriff rückt also in eine für alles Biologische zentrale Position und bildet das Konzept, das den Schlüssel zur Erklärung vieler Lebensphänomene bereithält. Der Begriff verkörpert dabei das eigentlich begründende Konzept und löst damit die Seele als Erklärungs-begriff ab. Von dem Status einer Ursache der Phänomene wird die Seele in die Position einer Wirkung verdrängt; zur Ursache wird stattdessen die Organisation.⁹⁴

In ähnlich radikaler Weise wie La Mettrie beschreibt auch P.-H.T. d'Holbach in seinem ›Système de la nature‹ von 1770 die Intelligenz oder das Denkvermögen als Eigenschaften und Modifikationen der Materie (›l'intelligence ou la pensée puissent être des propriétés et des modifications de la matière‹).⁹⁵ Sie würden sich direkt aus der Organisation des Körpers ergeben (›les facultés que l'on nomme intellectuelle ne sont que des modes ou des façons d'être et d'agir, résultantes de l'organisation de notre corps‹).⁹⁶ Die Seele ist damit nichts vom Körper Unterschiedenes, sondern vielmehr der Körper selbst, betrachtet relativ zu einigen seiner Funktionen (›l'âme, bien loin de devoir être distinguée du corps, n'est que ce corps lui-même, envisagé relativement à quelques-unes de ses fonctions‹).⁹⁷

Die Substitution der Seele durch ›Organisation‹ als letztem Erklärungs-begriff wird auch darin deutlich, dass die Seele selbst als organisiert vorgestellt und ihr ein Sitz in der Anatomie des Körpers zugeschrieben wird. Bonnet hält sogar ausdrücklich fest, dass die Funktionen der Seele von der besonderen Organisation der Nerven abhängen (›ces fonctions dépendent essentiellement de l'organisation particulière des nerfs‹).⁹⁸ Die Seele wird zu einem Epiphänomen der körperlichen Organisation.

Lamarck: ›Organisation‹ als zentrales Konzept

J.B. de Lamarck verankert den Organisationsbegriff nicht mehr primär in der Anatomie, sondern gibt ihm vielmehr im Rahmen einer Analyse von Prozessen eine Bedeutung. Er macht ihn damit zu einem zentralen Konzept der Physiologie.⁹⁹ Seit 1797 erscheint der Ausdruck in den Lebensdefinitionen, die Lamarck gibt. Ein Lebewesen ist danach ein natürlicher organisierter Körper, bestehend aus verschiedenen Teilen, die aufeinander einwirken: »Un être vivant est un corps naturel, organisé, composé de diverses sortes de parties qui agissent et réagissent les unes sur les autres, sont tenues plus ou moins en mouvement, soit par les suites même de leur action réciproque, soit par une cause extérieure.«¹⁰⁰ Prägnant formuliert Lamarck immer wieder Sätze, in denen die enge Verbindung von Lebendigkeit und Organisation oder Ordnung zum Ausdruck gebracht wird. So heißt es 1801-03, das Leben sei nichts als eine Weise oder eine Ordnung der Dinge (›n'est qu'un mode ou un ordre de choses‹) oder ein Zustand der Teile (›un état des parties‹)¹⁰¹ (1815: »un phénomène physique, résultant d'un ordre de choses et d'un état de parties«)¹⁰².

Im Gegensatz zu den älteren Auffassungen von Leibniz und Buffon, nach denen auch die Elemente der toten Körper aus organisierten Teilen bestehen (s.o.), sieht Lamarck ausdrücklich die Organisation als ihr Charakteristikum. Gegen das Postulat organischer oder lebender Moleküle hebt Lamarck hervor, dass es in der Natur keine Materie gebe, die in sich die Fähigkeit des Lebens habe¹⁰³ (1820: »Les corps inorganiques ne seraient offrir le phénomène de la vie, puisqu'ils ne possèdent aucune organisation intérieure«¹⁰⁴). Lamarck schließt sich auch der Auffassung des späten Linné an und gliedert die Natur in die zwei Teile der organisierten und nicht-organisierten Körper. 1809 stellt er die lebenden, organisierten Wesen (›corps organisés, vivants‹) den rohen, nicht organisierten (›corps bruts et sans vie‹) gegenüber. Die organisierten Wesen sieht Lamarck durch eine Reihe von Prozessen und Funktionen ausgezeichnet, auf die sie für ihren Bestand angewiesen sind und die irgendwann an ein Ende kommen; diese Wesen unterliegen, anders gesagt, notwendig dem Tod.¹⁰⁵ Die durch diese Fähigkeiten ausgezeichneten Körper sind nach Lamarck durch eine große Kluft (›un hiatus immense‹) von der rohen Materie abgesetzt.¹⁰⁶ Lamarck postuliert zwar auch eine Lebenskraft (↑Vitalismus) für die organischen Körper, diese stellt aber eher eine Folge als die Ursache der Organisation dar.¹⁰⁷ Im Grunde sind es nach Lamarck die gleichen Kräfte der Natur, die in lebenden und leblosen Körpern wirksam sind, allein die spezifi-

schen *Randbedingungen* führten zu einer regulierten Wirkung in den organischen Körpern: »Il n'y a donc nulle différence dans les lois physiques, par lesquelles tous les corps qui existent se trouvent régis; mais il s'en trouve une considérable dans les circonstances citées où ces lois agissent.«¹⁰⁸

Kant: Organisation und Zweckmäßigkeit

Für I. Kants naturphilosophische Überlegungen zu biologischen Gegenständen ist der Begriff der Organisation von großer Bedeutung. Kant entwickelt ihn im Rahmen seiner Naturzwecklehre (↑Zweckmäßigkeit). Sein zentrales Bestimmungselement eines Gegenstandes als »organisirtes Wesen« besteht in der Forderung, »daß die Teile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind.«¹⁰⁹ Die von Kant gewählte Formulierung »Ursache und Wirkung ihrer Form« kann darauf bezogen werden, dass in einer Organisation die Wirkungen der Teile aufeinander von der Art sind, dass durch sie die Teile erst ihre Identität erhalten, in Kants Worten, »die Teile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind«¹¹⁰ (↑Kreislauf/Abhängigkeitskreislauf). In einer Organisation werden also Gegenstände gebildet, die außerhalb ihrer keinen Bestand haben (z.B. die ↑Organe von Organismen). 1795 macht Kant die Einführung des Organisationskonzepts über den Zweckbegriff besonders deutlich, wenn er eine Organisation definiert als eine »zweckmäßige und in ihrer Form beharrliche Anordnung der Theile.«¹¹¹ Eine knappe Definition, die die Mittel-Zweck-Relation der Teile in einer Organisation hervorhebt, gibt auch einer von Kants Anhängern im Jahr 1799 (vgl. Tab. 212).

Kant betont auch, dass der Bereich der Organisationen in der Natur abgeschlossen ist; Organisationen entstehen also nicht spontan aus dem Unorganisierten. Ausdrücklich hält Kant fest: »Ich meinerseits leite alle Organisation von *organischen Wesen* (durch Zeugung) ab.«¹¹² Man müsse daher »immer irgend eine ursprüngliche Organisation zum Grund legen, welche jenen Mechanism selbst benutzt, um andere organisierte Formen hervorzubringen.«¹¹³

Schelling: durch sich selbst bestehendes Objekt

Im Anschluss an Kant denkt Schelling eine Organisation dynamisch als Selbstregeneration oder ↑Selbstorganisation. Im Kern bestimmt er eine Organisation über das Bild eines kausalen ↑Kreislaufs: Über ein zyklisches Muster von Kausalprozessen gliedert sich ein Gegenstand als eine funktional geschlossene Organisation aus dem Netz der Kausalbeziehungen

aus. Schelling will so den Begriff der Organisation möglichst elementar einführen. Eine Organisation ist für Schelling eine besondere Schematisierung von kausalen Verhältnissen, nämlich eine solche, in der der »Strom von Ursachen und Wirkungen« in Form einer »Kreislinie« »in sich selbst zurückfließt« (vgl. Tab. 212).¹¹⁴ Ähnlich formuliert Schelling im Jahr 1800: »Die in sich selbst zurückkehrende, in Ruhe dargestellte Sukzession ist eben die Organisation.«¹¹⁵ Der Kreis definiert bei Schelling die Einheit eines Wirkungsgefüges; er ist die über mehrere Glieder sich erstreckende Wechselwirkung. Die Einheit eines solchen Wirkungsgefüges ist für Schelling objektiv gegeben und nicht allein durch einen Beobachter konstruiert: »Jede Organisation ist also ein Ganzes; ihre Einheit liegt in ihr selbst, es hängt nicht von unsrer Willkür ab, sie als Eines oder als Vieles zu denken. Ursache und Wirkung ist etwas Vorübergehendes, Vorüberschwindendes, bloße Erscheinung (im gewöhnlichen Sinne des Worts). Die Organisation aber ist nicht bloße Erscheinung, sondern selbst Objekt, und zwar ein durch sich selbst bestehendes, in sich selbst ganzes, unteilbares Objekt.«¹¹⁶

Der Organisationsbegriff hat damit die zentrale Funktion einer Ausgliederung von Einheiten aus den Ketten kausalen Geschehens der Natur. Ähnlich wie Schelling argumentiert später H. Lotze, dass die Abgrenzung der Einheit eines kausalen Komplexes vor dem Hintergrund, dass wir »bei der Verfolgung der Ursachverhältnisse überall in eine unendliche Reihe hinausgedrängt werden«¹¹⁷, nur gelingen kann, wenn es möglich ist, »die Causalreihe zu schliessen«¹¹⁸.

19. Jh.: Organisationen auf Hierarchieebenen

In der romantischen Naturphilosophie ist »Organisation« aber mehr als nur ein Titel, der es ermöglicht, besondere Gegenstände der Natur als kausal rekursive Systeme auszugliedern. Er wird darüber hinaus zu einem grundlegenden Begriff des Denkens schlechthin. Er bezeichnet einen »systematischen Einheitspunkt der romantischen Spekulation« (E. Cassirer).¹¹⁹ In den Begriffen der Organisation und des ↑Organismus werden die polaren Gegensätze des Denkens als eine Einheit gedacht: Gesetz und Freiheit sowie Natur und Kunst kommen hier zusammen. Nicht nur eine partikuläre Ganzheit, sondern auch eine universale Totalität wird also im Begriff der Organisation zu denken versucht.

Daneben bleibt der Begriff aber auch in der Biologie verankert. Sein Bedeutungsspektrum ist dabei sehr weit: Es reicht von der Verwendung als technischer Terminus bis zum metaphorischen Gebrauch; inhaltlich kann der Ausdruck die morphologische

oder kausale Struktur eines Organismus, seine Komplexität oder einen Prozess der Organisation bezeichnen.¹²⁰

Bemerkenswert ist für das 19. Jahrhundert die zunehmende Dynamisierung der als »Organisation« bezeichneten Gegenstände. Vielfach wird die Organisation selbst als ein Prozess und nicht als dessen Resultat im Sinne einer (anatomischen) Struktur gesehen. So konzipiert J. Barclay den Organisationsbegriff in einer Abhandlung über dessen Geschichte aus dem Jahr 1822 ausdrücklich als die Ursache für ein organisiertes System: »Organization is a general expression for the processes by which an organized structure is formed« (vgl. Tab. 212).¹²¹ »Organisation« ist für Barclay ein Begriff, der eng mit der Biologie verbunden ist (»an idea which is utterly inseparable from that of life actually present«); für »Organismus« und »organisierte Struktur« gelte dies aber nicht.¹²² Die spätere Terminologie des 19. und 20. Jahrhunderts läuft allerdings gerade Barclays Vorschlag entgegen: »Organisation« ist ein gängiger Begriff der Sozial- und Wirtschaftswissenschaften geworden; »Organismus« blieb dagegen weitgehend der Biologie vorbehalten.

In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts wird in vielen Definitionen des Organisationsbegriffs unmittelbar auf Lebensphänomene Bezug genommen. Nach F. Chaussier und N. Adelon bezeichnet die Organisation eine Art der Struktur, die allen Lebewesen gemeinsam ist und Lebewesen damit insgesamt charakterisiert (»le mode de structure qui es propre à tous les corps vivans en général«).¹²³ Daneben stehen, besonders seit Mitte des Jahrhunderts, Definitionen, die einen allgemeineren Charakter haben, z.B. die Bestimmung, die I. Geoffroy Saint-Hilaire dem Begriff gibt: eine intime und harmonische Assoziation von heterogenen Teilen zu einem einheitlichen Ganzen (vgl. Tab. 212).

K.E. von Baer weist 1834 darauf hin, dass die Organisation der Lebewesen nicht mit der Geburt jeweils neu entsteht, sondern vielmehr in den Prozessen der Fortpflanzung weitergegeben wird: »durch die Zeugung hindurch wiederholt sich doch dieselbe Organisation«.¹²⁴ Er erkennt damit die regulierte Umwandlung (»Umgestaltung«) einer Organisation, die (für jede Art) dieselbe bleibt, als den wesentlichen Vorgang der biologischen ↑Entwicklung.

Bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden nicht nur die Organismen, sondern auch ihre elementaren Bestandteile, die ↑Zellen, als organisierte Einheiten angesehen. Der in der Tradition der spekulativen Naturphilosophie stehende D.G. Kie-

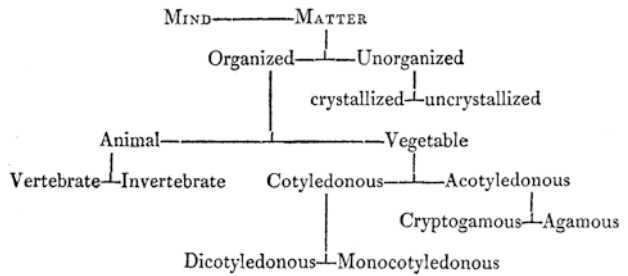


Abb. 349. Dichotome Einteilung der Bereiche der Welt (aus [Haworth, A.] (1823). *A few observations on the natural distribution of animated nature, by a fellow of the Linnean Society. Philos. Mag.* 62, 200-202: 202, Ausschnitt).

ser konstatiert bereits 1818, ausgehend von seinen Untersuchungen an Pflanzenzellen, »daß jede Zelle ein vollkommen organisirter und individualisirter Körper ist«, und er begründet damit eine physiologische Perspektive auf die Zelle als Organisationseinheit der Pflanzen.¹²⁵ Auch die eigentlichen Begründer der Zellenlehre, die sich auf ausführliche mikroskopische Untersuchungen stützen, schließen sich Ende der 1830er Jahre dieser Auffassung an. Der Botaniker M.J. Schleiden bezeichnet die Zelle als »eigenthümlichen kleinen Organismus«¹²⁶ oder »den einfachsten Organismus im Allgemeinen«.¹²⁷ T. Schwann sieht 1839 das Leben bis in die untersten Stufen des Körperbaus als ein Phänomen der Kombination und Anordnung von Stoffen, d.h. als Organisation zu erklären: »Da die Elementarstoffe in der organischen Natur von denen der anorganischen nicht verschieden sind, so kann der Grund der organischen Erscheinungen nur in einer andern Kombination der Stoffe liegen«.¹²⁸

Ausgebaut wird diese Auffassung durch den rasanten Fortschritt der Physiologie seit Mitte des 19. Jahrhunderts. Für C. Bernard resultiert die Organisation der Lebewesen aus einer Mischung von komplexen Substanzen, die wechselseitig aufeinander reagieren (»un mélange des substances complexes réagissant les unes sur les autres«).¹²⁹ Er beschreibt sie 1878 als eine besondere Anordnung von Materie (»un arrangement, une sorte d'ordonnance«¹³⁰) und hält sie für das wichtigste Merkmal der Lebewesen, das die Grenze der lebenden zur toten Materie markiere.¹³¹ Nicht von einer geheimnisvollen Lebenskraft, sondern von dem Prinzip der Organisation sind nach Bernard alle Manifestationen des Lebens abzuleiten (»les phénomènes d'organisation, d'où dérivent toutes les manifestations vitales«¹³²).

Organisation und Entwicklung

Eine ausdrückliche Thematisierung erfährt die Organisation lebender Systeme im Rahmen der sich am Ende des 19. Jahrhunderts konstituierenden experimentellen Entwicklungsbiologie. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts betont F.R. Lillie, dass die physiologische Einheit (»physiological unity«) eines Organismus nicht als Ergebnis einer sekundären Anpassung von unabhängigen Teilen entstehe, sondern die Entwicklung des Organismus vollziehe sich vielmehr durch die Weitergabe einer immer schon vorliegenden organisierten Einheit, eben einer Organisation: »The persistence of organization is a primary law of embryonic development«¹³³. Die Einheit der Vererbung und Entwicklung ist für Lillie eine Einheit der Organisation (und nicht der bloßen Information).

In der Biologie der folgenden Jahre findet diese Betonung der Organisation ihren Ausdruck in den experimentellen Forschungsprogrammen der ↑Entwicklungsbiologie (wie schon bei H. Driesch; ↑Entwicklung), weniger dagegen in der ↑Genetik, die ausgehend von der Weitergabe individueller Merkmalsträger, den Genen, die Vererbungsprozesse untersucht. Der holistische Ansatz der Entwicklungsbiologie steht fast das gesamte 20. Jahrhundert dem atomistischen der Genetik gegenüber. Schon für Lillie ist dagegen klar, dass ein Organismus in jedem seiner Stadien eine Organisation bildet. Die Organisation selbst, und nicht nur die Summe ihrer Komponenten, wird nach Lillie von einer Generation zur nächsten weitergegeben (»continuous through the cycle of the generations, and do not arise anew in each«¹³⁴). Vererbung und Entwicklung sind also eher als Prozesse der *Umorganisation* oder *Transorganisation* als der ↑Selbstorganisation zu deuten.

Biologie und Soziologie

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts steht der Organisationsbegriff nicht mehr nur im Zentrum der Biologie, sondern auch der sich als Wissenschaft konstituierenden Soziologie. Am Ende des Jahrhunderts sehen daher selbst viele Biologen eine besondere Nähe der Biologie zur Soziologie – aufgrund des für beide Wissenschaften grundlegenden Konzepts der Organisation. Ihren Ausgang nimmt diese Sichtweise besonders vom Vergleich der menschlichen Gesellschaften mit dem Körper der vielzelligen Organismen als einem »Zellenstaat«. Der frühe Verhaltensforscher C.O. Whitman ist 1893 der Auffassung, die Betrachtung der Organismen als Zellenstaat beruhe nicht auf einer oberflächlichen Ähnlichkeit, sondern offenbare die grundlegende Nähe von Biologie und Soziologie. Gegen eine einseitige Konzipierung der

Entwicklung und Vererbung der Organismen ausgehend von der Zellenlehre argumentiert Whitman, die Organisation der Lebewesen sei die Ursache, nicht die Wirkung der Bildung der Zellen.¹³⁵

Der Vergleich von Staat und Organismus ist besonders bis zur Mitte des Jahrhunderts weit verbreitet. Der Insektenforscher W.M. Wheeler betrachtet die sozialen Insekten 1927 als einen »Superorganismus« (↑Organismus), und er behauptet darüber hinaus, in jedem Organismus liege etwas fundamental Soziales, insofern jeder Organismus zumindest in Phasen seines Lebens mit anderen Organismen assoziiert und Teil einer Biozönose ist.¹³⁶ O. Hertwig bemerkt 1922, die Biologie handle ebenso wie die Soziologie vom Verhältnis der Teile »zum Ganzen«, so dass beide Disziplinen in besonderem Maße methodisch miteinander verbunden seien.¹³⁷

Auf einem Symposium in Chicago zu »Ebenen der Integration in biologischen und sozialen Systemen« werden 1941 Organismen und Gesellschaften nicht allein als Analogie, sondern als gleiche Phänomene behandelt, als Ausdruck eines allgemeinen Evolutionsgesetzes zu zunehmender Differenzierung und Integration (im Sinne H. Spencers, der dieses Evolutionsgesetz Mitte des 19. Jahrhunderts formuliert; ↑Evolution: Tab. 68).¹³⁸ Nachhaltig erschüttert wird diese Argumentationsfigur durch ihre exzessive Verwendung im totalitären Deutschland. Belehrt durch die Erfahrungen nach dem Ersten Weltkrieg geht Wheeler schon in den 1920er Jahren auf Distanz zu einer organismischen Interpretation von Gesellschaft und warnt vor einem menschlichen Termitenstaat. Gegen die vollständige Organisation und effiziente Administration der Gesellschaft hält er das Fortbestehen von »freien« Individuen im »Wildzustand« für notwendig (»it is necessary to maintain a certain number of our activities in a primitive, unorganized condition [...] to retain portions of it in a wild state, i.e., free from the organizing mania of man«¹³⁹). Denn, so zitiert Wheeler den Soziologen G.D.H. Cole, jede Organisation verzerre die menschlichen Ziele (»all organization [...] necessarily carries with it an irreducible minimum of distortion of human purpose«¹⁴⁰).

Holismus

Von besonderer Relevanz ist der Organisationsbegriff zu Beginn des 20. Jahrhunderts, weil er einen dritten Weg zwischen den Standpunkten des Vitalismus und Mechanismus, und damit einen Ausweg aus dem Grundlagenstreit der Biologie in Aussicht stellt. Unnötig wird mit dem Verweis auf die Organisation eines lebenden Wesens einerseits die Annahme einer

zentralen lenkenden Lebenskraft (↑Vitalismus) – denn eine Organisation ist eine dezentrale Struktur von interagierenden Teilen mit verteilter Kontrolle. Andererseits wird die rein mechanisch-atomistische Sicht mittels des Organisationskonzepts um ein Prinzip der funktionalen Integration der isolierten Kausalrelationen erweitert. In diesem Sinne plädiert O. Hertwig 1900 dafür, für die Erklärung der Lebensphänomene einerseits nicht auf mysteriöse Kräfte zurückzugreifen und andererseits auch nicht dem »mechanistischen Dogma« zu folgen, nach dem »das Leben mit allen seinen komplizierten Erscheinungen nichts anderes sei als ein chemisch-physikalisches Problem«¹⁴¹, sondern stattdessen einzusehen, »daß das Leben auf einer besondern eigentümlichen Organisation des Stoffes beruht«¹⁴² (vgl. Tab. 213). Über das Konzept der Organisation kann die Biologie also einen dritten Weg einschlagen, der sich zwischen dem Ansatz des Vitalismus und Mechanismus bewegt, der, mit anderen Worten, der Biologie sowohl ihre Wissenschaftlichkeit als auch ihre methodische Eigenständigkeit gegenüber der Physik sichert.

Weiter ausgebaut wird diese Auffassung seit den 1920er Jahren in der biologischen *Systemtheorie* (↑Ganzheit). Der Begründer dieser Richtung, L. von Bertalanffy, schreibt 1928: »Es gibt keine »lebendige Substanz«, weil das Merkmal des Lebens die Organisation, die Ordnung, die Planmäßigkeit (Uexküll) oder das Gefüge ist. Die Besonderheit des Lebens beruht nicht auf einem chemischen Mysterium, sondern auf Organisiertheit«¹⁴³. Das Leben werde auf diese Weise zu einem »Formproblem«, weil es nicht mehr um Fragen spezifischer Substanzen oder Kräfte geht, die das Leben ausmachen. »Das Problem des Lebens ist das der Organisation«¹⁴⁴, wie von Bertalanffy 1949 feststellt. Andererseits ist »Organisation« für von Bertalanffy kein exklusiv biologisches Problem. Auch die Physik habe es in den elementaren Ordnungsformen der Materie mit Organisation zu tun: »Ob man den Atombau, die Strukturformeln chemischer Verbindungen oder die Raumgitter der Kristalle untersucht – stets treten Probleme der Organisation auf«¹⁴⁵.

In Aussagen dieser Art findet sich eine weite Bedeutung des Organisationsbegriffs, die im 20. Jahrhundert zunehmend an Gewicht gewinnt: »Organisation« wird auf diesem Wege zu einem unscharfen Begriff, der vielfach gleichbedeutend mit »System« verwendet wird.¹⁴⁶ Bis zur Mitte des Jahrhunderts weist der Begriff noch eine stärkere spezifische Affinität zur Biologie auf. Sie zeigt sich etwa bei dem Ökologen K. Friederichs, der den Begriff primär nicht auf Organismen, sondern auf Lebensgemeinschaften

oder auf Einheiten aus Lebensgemeinschaften und ihrer Umwelt anwendet (↑Biozönose; Ökosystem): »Organisation ist also jedes Gefüge, in dem Leben vertreten ist«.¹⁴⁷ 1927 versteht Friederichs unter »Organisation« »alle Lebenseinheiten, die über dem Organismus stehen« und definiert eine Organisation als »eine biologische Ganzheit«.¹⁴⁸ Eine direkte Identifikation des Lebensbegriffs mit dem Organisationskonzept findet sich 1935 bei F.M. Lehmann: »Leben ist Organisation«.¹⁴⁹ Die »verborgene Idee« alles Lebendigen sei nichts anderes als seine Organisation.

Durch die Betrachtung einer Organisation als integriertes System aus interagierenden Teilen besteht eine besondere Affinität des Konzepts zum Begriff der Ganzheit.¹⁵⁰ Über den Begriff wird angezeigt, dass es Gesetze auf einer Systemebene gibt, die für die Ebene der Komponenten nicht bestehen und dass die Komponenten des Systems durch den Bezug zum ganzen System bestimmt sind. Die Bestimmung jedes Teils einer Organisation ist also relational auf die anderen bezogen, in den Worten J. Woodgers von 1929: »In an organism a given part-event is significant of something other than itself. The characterization of a given part depends upon that of others, and other parts depend in the same way on it. All this is embraced by the concept of organization«.¹⁵¹

Aus der Perspektive des Verhältnisses der Teile zum Ganzen analysiert M. Beckner 1959 den Organisationsbegriff. Kennzeichnend für die Beschreibung eines Systems als Organisation ist die Konzipierung der Teile im Hinblick auf Eigenschaften, die ihnen nicht isoliert zukommen, sondern Phänomene bezeichnen, die allein vom Systemganzen ausgehen: »we describe the parts of organic wholes in their activities qua parts by employing concepts that are defined by reference to the higher-level phenomena exhibited by the whole«.¹⁵² Angemessen ist nach Beckner eine solche Beschreibung, wenn eine große Diskrepanz zwischen den Eigenschaften der Teile und des Ganzen besteht, insbesondere dann, wenn die Phänomene auf der Systemebene besser bekannt sind als auf der Ebene der Teile: »organization emerges as a problem when there is too much knowledge in one direction and too little in another«.¹⁵³ Weil diese Frage nach dem Wissen epistemische Angelegenheiten betrifft, ist »Organisation« für Beckner nicht allein eine ontologische, sondern auch eine methodologische Kategorie: »the »complexity« of phenomena and even of the systems showing them, is not simply an ontological fact, but is relative to the theory utilized in their analysis«.¹⁵⁴

Im Sinne einer holistischen Interpretation des Organisationsbegriffs bestimmt M. Schellhorn ihn 1969

über die Konzepte der *Integration* und *Koordination*. Eine Organisation besteht demnach aus Teilen, die durch zwischen ihnen stattfindende Wechselwirkungen integriert sind; die Wechselwirkungen führen gleichzeitig zu einem koordinierten Zusammenschluss der Teile zu einer Einheit. Formelhaft schreibt Schellhorn: »Die Organisation des Ganzen existiert als Gesamtheit der Wechselwirkungen der Teile«. ¹⁵⁵ Eine Organisation liegt also nur in solchen Systemen vor, in denen Wechselwirkungen zwischen den Teilen herrschen. Über diese Forderung nach einer kausalen Binnenstruktur ist der Organisationsbegriff spezifischer gefasst als der Systembegriff.

Ein ähnliches holistisches Verständnis des Organisationsbegriffs entwickeln J. Kolasa und S.T.A. Pickett 1989 im Rahmen von Überlegungen zur Einheit ökologischer Systeme. Für sie ist »Organisation« der Komplex aus der Interaktion von Teilen und Eigenschaften einer Struktur, der einen Fortbestand der Struktur ermöglicht (vgl. Tab. 212). ¹⁵⁶ Deutlich ist darin wieder der für die ökologische Diskussion typische Bezug auf die Erhaltung des Systems. Die Autoren wenden ihre Bestimmung v.a. auf zusammengesetzte Systeme an, die einen hohen Grad an Koordination und Integration der Teile sowie eine hierarchische Ordnung aufweisen. In diesen würden die Teile funktional voneinander abhängen, so dass die Wirkung des einen auf die Wirkung der jeweils anderen angewiesen ist.

Methodisches Konzept

Der Begriff der Organisation gilt bis heute als ein grundlegendes biologisches Konzept, das lebende Systeme wesentlich charakterisiert. Weil das Konzept nicht als Bestandteil des begrifflichen Apparates der Physik erscheint, kann die Autonomie der Biologie über den Organisationsbegriff zu begründen versucht werden (Wicken 1987: »The concept of organization doesn't properly belong to the lexicon of physics or chemistry. Organization involves function, and the physical sciences don't deal in function« ¹⁵⁷). In enger Verbindung steht der Begriff zu einer funktionalen Beurteilung von kausalen Prozessen und mit der damit zusammenhängenden Abgrenzung eines Gefüges kausaler Relationen zu einer Einheit. ¹⁵⁸ Wie bereits Beckner feststellt (s.o.), ist der Organisationsbegriff in dieser Hinsicht kein reiner Beschreibungsbegriff (»ontological category«), sondern ein methodologischer Begriff, der Systeme im Rahmen einer bestimmten Theorie ausgliedert und charakterisiert.

Vielfach sind es die funktionalen oder Zweck-Mittel-Relationen zwischen den Teilen, die als die Differenz zwischen dem Organisations- und dem

System- oder Ordnungsbegriff gelten. So antwortet der Mathematiker J. von Neumann auf die Frage, worin der Unterschied von Organisation und Ordnung liege: Organisation habe einen Zweck, Ordnung dagegen nicht (»Organization has purpose; order does not« ¹⁵⁹). Mit dem Organisationsbegriff liegt also eine Integration des Mittel-Zweck-Schemas in das Teil-Ganzes-Schema vor. Eine Organisation hat eine innere Struktur, die eine Ausrichtung auf eine Größe, ein Ziel enthält. Viele Definitionen des Organisationsbegriffs, die von der Allgemeinen Systemtheorie oder Kybernetik ausgehen, berücksichtigen diese teleologischen Elemente des Begriffs (z.B. Mirows Bestimmung aus dem Jahr 1969; vgl. Tab. 212).

J.S. Wicken bezeichnet »Organisation« 1984 im Gegensatz zu »Ordnung« und »Komplexität« als ein *funktionales Konzept* (»Organization« is a functional rather than a structural concept. Organizations are always for something, even if this be only the perpetuation of its organizational relationships (i.e. a self-organization)«). ¹⁶⁰ Die »funktionalen Referenten« von »Organisation« im Bereich der Biologie sind für Wicken Überleben und Fortpflanzung eines Organismus. ¹⁶¹ Die Entstehung von Funktionen in der Natur sei mit der Bildung der ersten autokatalytischen Zyklen erfolgt (»With the emergence of autocatalytic organization, »function« became a part of nature«). ¹⁶² Organisationen bilden in diesem Sinne also kausale ↑Kreisläufe: Als Glied der Organisation gilt ein Element, das sowohl über kausale Eingänge (Ursachen) als auch kausale Ausgänge (Wirkungen) verfügt, die zu anderen Elementen der Organisation führen. Darüber hinaus kann jedes Element noch über andere Eingänge und Ausgänge verfügen, die zu Gegenständen führen, welche nicht zur Organisation gehören. Diese anderen Eingänge und Ausgänge machen die Organisation zu einem offenen System. Die Bedingung, der die Beziehungen der Teile einer Organisation genügen müssen, ist damit die der wechselseitigen Wirkung aufeinander.

Ein wesentlicher Faktor in der wechselseitigen Relation der Teile einer Organisation besteht in ihrem kontingenten, also nicht naturgesetzlich determinierten Charakter. Mit anderen Worten: Die Zerstörbarkeit gehört zu den Identitätsbedingungen einer Organisation, jede Organisation kann kaputt gehen. In einfachen physikalischen Systemen, in denen sich verschiedene Größen wechselseitig bedingen, ist dieses Bedingungsverhältnis naturgesetzlich determiniert, diese Systeme bilden daher keine Organisationen. Eines der einfachsten Systeme dieser Art ist das Pendel: Hier bedingt die Pendellänge die Schwingungsdauer und die Schwingungsdauer um-

gekehrt die Pendellänge. Zwischen beiden besteht ein naturgesetzlicher Zusammenhang der wechselseitigen Bedingung. Und deshalb stellt das Pendel kein organisiertes System im eigentlichen Sinne dar. Von ›Organisationen‹ sollte nur bei Systemen gesprochen werden, bei denen die Bedingung eines Teils durch einen anderen gestört werden kann, so dass das System zerstört wird. Diese Bestimmung macht ›Organisation‹ zu einem methodischen Begriff, der die systematische Ausgliederung von bestimmten Systemtypen in der Natur ermöglicht.

Unwissenschaftlicher Begriff?

Trotz zahlreicher Ansätze ist eine einheitliche und adäquate Theorie der Organisation noch nicht entwickelt. Eine solche Theorie müsste von der besonderen Struktur lebender Systeme ausgehen und daraus eine Erklärung ihrer Fähigkeit zur spontanen Aktivität entwickeln, d.h. ihrer Eigenschaft *Agenten* zu sein, die als Zentren von Aktivitäten fungieren können.¹⁶³ Weitgehender Konsens besteht darin, dass kausale Kreislaufstrukturen ein zentrales Element dieser Erklärungsmodelle sein müssen.

Solange eine umfassende Organisationstheorie noch nicht entwickelt wird, kann auch bezweifelt werden, dass das Konzept überhaupt ein wissenschaftlicher Begriff ist. Von dem Entwicklungsbiologen C.H. Waddington wird dies 1940 bestritten: »a concept such as organisation is not truly a part of science«.¹⁶⁴ Denn aus der Zuschreibung von ›Organisation‹ zu einem System ließen sich keine spezifischen Eigenschaften ableiten, die eine Erklärung seines Verhaltens unter bestimmten Umständen ermöglichen würden. Wegen der Allgemeinheit der Bedeutung hält Waddington ›Organisation‹ für eine philosophische Idee, nicht aber für einen wissenschaftlichen Begriff. Eine sehr ähnliche Meinung vertritt 1959 Beckner, insofern er der Ansicht ist, über die Behauptung einer Komplexität hinaus könne dem Begriff keine Bedeutung gegeben werden: »The bare recognition that there are relations between things that obtain only in virtue of the way they are organized provides neither a science nor the foundation of one. Put another way, we can say that the concept

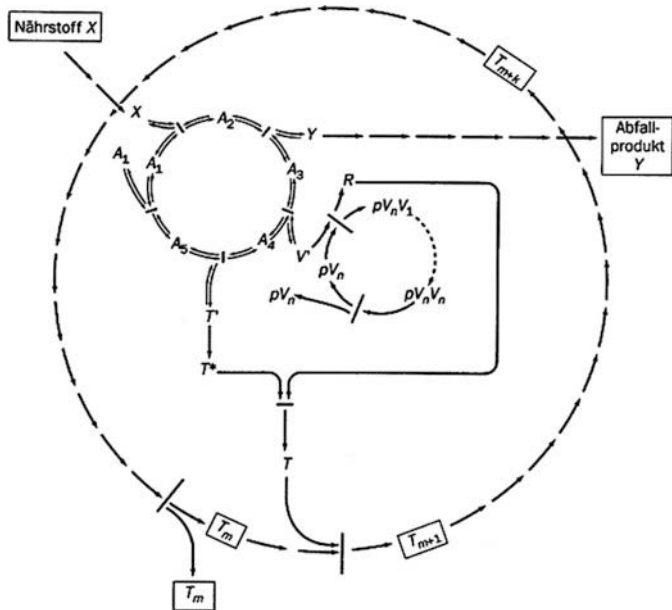


Abb. 350. Das »Chemoton« als Modell für eine lebende Organisation. Das Chemoton besteht aus einem metabolischen, einem replizierenden und einem membranbildenden Subsystem. Das metabolische Subsystem verbraucht den Nährstoff X und bildet vier Produkte: den Abfallstoff Y, das Monomer V' des genetischen Materials für das replizierende Subsystem, den Stoff T' als Vorläufer des membranbildenden Stoffes T und zwei Moleküle A_1 als Ausgangsstoffe für zwei neue metabolische Subsysteme (nach Gánti aus Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). *The Major Transitions in Evolution* (dt. *Evolution. Prozesse, Mechanismen, Modelle*. Heidelberg 1996): 20).

of organization itself plays no role within science«.¹⁶⁵ Diese Einschätzung änderte aber nichts daran, dass der Begriff bis in die Gegenwart in allen Bereichen der Biologie eine große Verbreitung hat, wenn er auch häufig sehr weit gefasst wird.

Das Chemoton als Modell biologischer Organisation

Ein einfaches Modell einer biologischen Organisation entwickelt T. Gánti seit 1971 unter der Bezeichnung *Chemoton*.¹⁶⁶ Drei Funktionen sind für dieses minimale biologische System kennzeichnend: die Steuerung durch ein Programm (Genom), die Fähigkeit zur Ernährung und Reproduktion sowie die Abgrenzung von der Umwelt durch eine Schutzhülle (Membran). Gedacht ist das Chemoton als ein »abstraktes Modell«¹⁶⁷, das die Gliederung eines übergeordneten chemischen Supersystems in verschiedene autokatalytische Subsysteme beschreiben soll. In seiner möglichen Realisierung als chemisches System soll das Chemoton das minimale System der Biologie darstellen, das die Definition eines lebenden Sys-

tems erfüllt. In seinen Grundzügen repräsentiere es jeden Typ lebender Systeme, irdischer wie möglicher außerirdischer.¹⁶⁸

Die drei Subsysteme des Chemotons lassen sich den drei organischen Grundfunktionen der Ernährung (Metabolismus), des Schutzes (Membran) und der Fortpflanzung (Reproduktion) zuordnen. Diese drei Funktionen sind im Chemoton in jeweils einem separaten Kreislauf angeordnet (vgl. Abb. 350). Die Beziehung dieser Kreisläufe zueinander ist allerdings weniger einfach. Zwar wirkt der metabolische Kreislauf direkt auf die beiden anderen, indem er für sie die Ausgangsstoffe bereitstellt, diese wirken aber nicht in dieser stofflichen Weise auf den metabolischen Kreislauf zurück. Es liegt vielmehr entweder eine nur indirekte Rückwirkung vor (im Falle der schützenden Membran) oder eine Rückwirkung nicht auf dasselbe System, sondern auf ein System gleichen Typs (Reproduktion).

Hervorzuheben an dem Chemoton als Modell der lebendigen Organisation ist insbesondere der Systemcharakter des Modells: Es geht nicht von einer zentralen determinierenden Entität (z.B. den »Genen«) aus, sondern beschreibt das minimale biologische System als ein Netzwerk von Prozessen, die wechselseitig aufeinander bezogen sind.¹⁶⁹ Über einfache Modelle der Autopoiese (↑Selbstorganisation) geht das Chemoton außerdem hinaus, indem es nicht nur die Wechselseitigkeit in der Herstellung der Komponenten betont, sondern außerdem auch einen Mechanismus für die Bildung der abgrenzenden Membran und des genetischen Apparates aus dem metabolischen Subsystem angibt.

Organisation und Regulation

Ausgehend von der Ökologie wird eine biologische Organisation vielfach über ihre Regulationseigenschaften definiert. So erläutert K. Friederichs 1927: »Die Definition ist: Eine Organisation ist eine biologische Ganzheit, die sich durch Selbstregulierung bei Bestand erhält.«¹⁷⁰ Die Verbindung von »Organisation« mit »Selbstregulation« etabliert sich in der Ökologie seit 1918 (↑Regulation/Selbstregulation), und sie schließt an ältere Vorstellungen von ökologischen Systemen als harmonische Gefüge im ↑Gleichgewicht an. Eine Organisation ist damit also ein ökologisches System interagierender Populationen, das sich stabilisiert, z.B. durch Rückkopplungsmechanismen, die in Modellen der ↑Konkurrenz oder ↑Räuber-Beute-Beziehungen analysiert werden können.

Problematisch ist diese unmittlere Verbindung allerdings, weil »Organisation« und »Regulation« durchaus unterschiedliche Aspekte eines Systems be-

treffen: Die Organisation betrifft seine Konstitution aus interagierenden Elementen, die Regulation deren Zusammenwirken im Sinne der Stabilisierung des Systems (↑Leben: Tab. 163). Ideengeschichtlich ist die Verbindung von Lebensphänomenen mit Regulationsvorstellungen sogar älter als die Perspektivierung von Lebewesen als organisierte Systeme. Denn seit der Antike ist es verbreitet, Lebewesen als solche Einheiten zu definieren, die zur ↑Selbsterhaltung auch angesichts äußerer Störungen in der Lage sind.

Organisation und Organismus

»Organisation« bezeichnet in der Biologie zuallererst die kausale Struktur eines Organismus. Insofern sind »Organisation« und »Organismus« eng miteinander verbunden. Unterschieden sind sie aber durch ihre sehr verschiedenen evaluativen Konnotationen. Durch seine geläufige Verwendung in den Sozialwissenschaften (und davon abgeleitet in der Ökologie; s.o.) hat der Begriff der Organisation – ganz anders als der des Organismus – die Konnotation einer kalten, anonymen Institution und von technokratischer Machbarkeit. Die nüchterne Künstlichkeit von »Organisation« steht in scharfem Kontrast zur Natürlichkeit und harmonisch gewachsenen Ganzheitlichkeit, die »Organismus« umgibt.

Scharf herausgearbeitet wird der Gegensatz der beiden Begriffe 1960 von E. Jünger. Als Extremform der Organisation in der Natur sieht Jünger die Staaten der sozialen Insekten. Bei den sehr viel komplexer gebauten Individuen der hoch entwickelten Wirbeltiere, v.a. der Vögel und Säugetiere, sei eine so weitgehende Unterordnung des individuellen Organismus unter die soziale Organisation nicht mehr möglich. Als Grund für das Fehlen der Organisation bei Säugetieren und Vögeln sieht Jünger den hohen Individualisierungsgrad der Organismen und das Phänomen der individuellen Brutpflege.¹⁷¹ »Organisation« und »Organismus« stehen also in einem kompensatorischen Verhältnis zueinander. Die hohe Komplexität einer Organisation kann entweder durch individuelle Komplexität oder durch soziale Komplexität erzielt werden; denn: »Einem allgemeinen Gesetze zufolge wachsen die Schwierigkeiten der Organisation mit der Entwicklungsstufe der Organisation; das Bauen fällt um so leichter, je einfacher die Bausteine sind.«¹⁷²

In der Kybernetik gibt H.M. Mirow diesen Zusammenhang 1969 durch die einfache Regel wieder, »daß die Vergrößerung der Freiheit einer Organisation nur auf Kosten der Freiheit der sie konstituierenden Elemente erreicht werden kann«: Durch eine »Selbstbeschränkung der einzelnen Elemente wird

die Reaktionsfähigkeit der Organisation oder die als Freiheit zu bezeichnende Vielfalt ihrer Handlungsmöglichkeiten erhöht.«¹⁷³

Organisation im Anorganischen

Nicht nur Lebewesen und ihren sozialen Verbänden, auch anorganischen Körpern wird von manchen Autoren im 20. Jahrhundert eine Organisation zugeschrieben. So stellt für den Insektenforscher M.W. Wheeler 1927 selbst die Anordnung der Elektronen im Atom eine Organisation dar.¹⁷⁴ Er schließt damit an die kurz zuvor von A.N. Whitehead und C. Lloyd Morgan propagierte Auffassung an, nach der Atome und andere strukturierte Einheiten der unbelebten Natur als ↑Organismen anzusehen seien. Seit den 1920er Jahren wird insbesondere die Kristallstruktur von Salzen als eine Form der Organisation anorganischer Körper beschrieben (Woodger 1929: »the crystal has an organization above the chemical level«¹⁷⁵; Braitsell 1940: »inorganic organization«¹⁷⁶). Auch L. von Bertalanffy sieht 1949 nicht allein Lebensphänomene als Ergebnisse einer Organisation, sondern auch anorganische Strukturen, wie »Atombau, die Strukturformeln chemischer Verbindungen oder die Raumgitter der Kristalle« (s.o.).¹⁷⁷ Spätere Philosophen der Biologie schließen sich dieser Redeweise an: E. Nagel spricht 1961 von der Organisation der Atome in einem Eisenblock¹⁷⁸ und D. Hull 1974 von der unterschiedlichen Organisation des Kohlenstoffs in Graphit und Diamant¹⁷⁹.

Kritisch kann gegen diese weite Bedeutung von »Organisation« im Sinne von »Anordnung« eingesetzt werden, dass der Begriff damit den dynamischen Aspekt verliert, der sich auf die kausale wechselseitige Beeinflussung zwischen den Teilen eines Systems bezieht. Infolge der inzwischen aber etablierten weiten Bedeutung des Ausdrucks ist der Organisationsbegriff nicht mehr zur Differenzierung zwischen biologischen und physikalischen Körpern geeignet. Und er droht darüber hinaus, jede differenzierende Funktion zu verlieren. Denn wenn Atome Organisationen sind, dann gibt es auch im Bereich des Anorganischen keine Körper ohne Organisation.

Organisationsgrad

Der Ausdruck erscheint vereinzelt bereits Mitte des 18. Jahrhunderts im Französischen. J.B. Robinet verwendet ihn 1761 für den Vergleich von Tieren hinsichtlich ihrer morphologischen Ausstattung und der Differenziertheit ihrer Instinkte (»degré d'organisation«¹⁸⁰). Es sind aber insgesamt wenige Autoren des 18. Jahrhunderts, bei denen die Formu-

Urzeugung: Organisationsentstehung

Umwandlung nicht organisierter in organisierte Materie

Ernährung: Organisationserhalt

Energiezufuhr und Materiefluss, d.h. Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen und Austausch der Materie einer Organisation

Fortpflanzung: Organisationstransmission

Weitergabe der Organisation von einem Individuum zu einem anderen

Entwicklungskreislauf: Organisationskontraktion und -expansion

Alternierender Wechsel der Organisation von einer komplexen, entfalteten Form (Phänotyp) zu einer weniger komplexen, einfachen Form (Genotyp)

Metamorphose: individuelle Organisationstransformation

Wechsel der Organisationsform innerhalb des Lebens eines Individuums

Evolution: überindividuelle Organisationstransformation

Langfristiger, generationenübergreifender Wechsel der Organisationsform

Tod: Organisationsende

Auflösung einer Organisation in die unorganische Materie

Tab. 214. Erläuterung grundlegender biologischer Begriffe über das Konzept der Organisation.

lierung erscheint (1795 bei Condorcet)¹⁸¹ (zum typologischen Konzept »Organisationsstufe« ↑Typus).

J.B. de Lamarck fasst 1809 die zehn von ihm unterschiedenen Klassen von Tieren zu sechs verschiedenen Organisationsgraden (»degrés d'organisation«) zusammen.¹⁸² Die Einteilung orientiert sich im Wesentlichen an dem Vorliegen und der Struktur des Nervensystems der Organismen. Daneben spielt auch die Art der Nährstoffzirkulation und die weitere Gliederung des Körpers in differenzierte Organe für die Zuordnung zu einem Organisationsgrad eine Rolle.

Im 20. Jahrhundert ist es der russische Biologe V.N. Beklemischew (1890-1962), der den Begriff des Organisationsgrades neu einführt. Er versteht diese Größe als ein Maß dafür, wie viele Merkmale eines Systems bei Schwankungen der Umweltbedingungen konstant bleiben.¹⁸³ Der so bestimmte Organisationsgrad ist also ausgehend von Regulationsvorstellungen gebildet.¹⁸⁴ In der soziologischen Handlungstheorie wird seit den 1950er Jahren der Begriff des Grads der funktionalen Autonomie oder der Systeminterdependenz entwickelt.¹⁸⁵ A.W. Gouldner definiert den Begriff der funktionalen Autonomie 1959 als die

Wahrscheinlichkeit, dass ein Systemteil unabhängig vom System sich erhalten kann (»the functional autonomy of a system part is the probability that it can survive separation from the system«).¹⁸⁶

Fraglich ist allerdings, ob es überhaupt sinnvoll ist, den Begriff der Organisation als ein graduierbares Konzept zu entwerfen. Wird es zur Bezeichnung eines Gefüges von wechselseitig sich bedingenden Prozessen verstanden, also eines Kreislaufs der Interdependenz, dann erscheint es viel eher als ein Alles-oder-Nichts-Konzept.

Arbeitsteilung

In soziologischer Hinsicht geht der Begriff der Arbeitsteilung zurück auf die sozialen und ökonomischen Theorien des 18. Jahrhunderts, die u.a. durch A. Ferguson und A. Smith entwickelt werden. In die Biologie überträgt H. Milne Edwards den Begriff 1827. In einem Handbuchartikel zu dem Eintrag »Organisation« erläutert er diesen Begriff mittels des soziologischen Konzeptes der Arbeitsteilung (»division de travail«). Die Perfektion einer Organisation zeige sich an der zunehmenden Differenzierung der Organe in ihrer Struktur und ihren Eigenschaften und der damit einhergehenden Arbeitsteilung.¹⁸⁷

In dem Begriff der Arbeitsteilung wird die wechselseitige Bezogenheit und Abhängigkeit der Glieder in einem Ganzen aus der Perspektive des Ganzen betrachtet (↑Wechselseitigkeit). Die Summe der von dem Ganzen (der Gesellschaft oder dem Organismus) verrichteten Arbeit wird als eine Gesamtheit konzipiert, die an verschiedene Teile delegiert und damit geteilt wird. Die Teilung verweist auf die Einheit und den Zusammenhang der Teile: Nur durch seine Beziehung zu den anderen Teilen ist der einzelne Teil als das bestimmt, was er ist.

Seine konzeptuellen Ursprünge hat der Begriff der Arbeitsteilung in der Antike. Die beiden Sokrates-Schüler Platon und Xenophon beschreiben die Vorteile der Arbeitsteilung in politisch-sozialer Hinsicht als eine Steigerung der Effektivität.¹⁸⁸ Zur Begründung der sozialen Arbeitsteilung geht Platon außerdem von der Unterschiedlichkeit der Bedürfnisse und der Einseitigkeit der Begabungen verschiedener Menschen aus. Auch die besondere Art der (funktionalen) Einheit des Unterschiedenen, die aus dem Prinzip der Arbeitsteilung folgt, wird in der Antike erkannt: Nach einem Beispiel von Aristoteles können zwei Ärzte keine »Gemeinschaft« (»κοινωνία«) bilden, wohl aber ein Arzt und ein Bauer.¹⁸⁹ Aristoteles überträgt das Prinzip der Arbeitsteilung auch bereits auf organische Verhältnisse und weist darauf

hin, dass in Organismen verschiedene Körperteile meist auch verschiedene Funktionen wahrnehmen. Die Natur bediene sich hier des Prinzips der Spezialisierung: »Wo sie nämlich zu zwei Verrichtungen auch zwei Werkzeuge verwenden kann, die eines das andere nicht behindern, da verfährt die Natur anders als die Schmiedekunst mit ihren billigen Bratspießleuchtern. Nur wo es nicht anders geht, verwendet sie dasselbe Werkzeug zu mehreren Verrichtungen.«¹⁹⁰

Im 18. Jahrhundert wird die innere Differenzierung des Organismus in Zusammenhang mit seiner Vollkommenheit gebracht (↑Fortschritt). Je unterschiedlicher die Teile eines Organismus voneinander und vom Ganzen sind, desto vollkommener sei dieser Organismus, schreibt G.L.L. Buffon 1749 (»plus y aura dans le corps organisé de parties différentes du tout, & différentes entr'elles, plus l'organisation de ce corps sera parfaite«¹⁹¹). Ähnlich bringt auch C. de Bonnet 1764 die Vollkommenheit einer Organisation mit der Ungleichartigkeit ihrer Teile in Verbindung: »L'Etre, dont les rapports au Tout sont plus variés, plus multipliés, plus féconds, possède une perfection plus relevée.«¹⁹²

Besonders einflussreich wird der Vergleich von organischem Körper und sozialem System in den Schriften J.J. Rousseaus seit Mitte der 1750er Jahre. Den »politischen Körper« konzipiert Rousseau in genauer Analogie zum »organischen Körper«: »Le corps politique, pris individuellement, peut être considéré comme un corps organisé, vivant, et semblable à celui de l'homme.«¹⁹³ Detailliert werden die sozialen Einrichtungen mit Körperteilen verglichen: die souveräne Macht mit dem Kopf; die Gesetze und Gewohnheiten mit dem Gehirn; Handel, Industrie und Landwirtschaft mit dem Mund und Magen; die öffentlichen Finanzen mit dem Blut etc.¹⁹⁴ 1762 bezeichnet Rousseau Individuum und Gesellschaft parallel jeweils als eine Ganzheit (»tout«).¹⁹⁵

Aus Sicht vieler früher Soziologen des 19. Jahrhunderts ist die Arbeitsteilung das Phänomen, das die organische und die soziale Welt miteinander verbindet. In methodologischer Hinsicht streicht A. Comte 1839 die Nähe von Biologie und Soziologie aufgrund des in beiden Wissenschaften grundlegenden Organisationskonzeptes heraus.¹⁹⁶ Comte sieht in der immer weiter fortschreitenden Arbeitsteilung zwischen den Organen eines Lebewesens ein Gesetz der organischen Entwicklung: »la perfection croissante de l'organisme animal consiste surtout dans la spécialité de plus en plus prononcée des diverses fonctions accomplies par les organes de plus en plus distincte, et néanmoins toujours exactement solidaires.«¹⁹⁷ Und in seiner vielgescholtenen Analogisierung der

Gesellschaft mit einem Organismus betont dies 1874 auch H. Spencer: »This division of labour, first dwelt on by political economists as a social phenomenon, and thereupon recognized by biologists as a phenomenon of living bodies, which they called the ›physiological division of labour‹, is that which in the society, as in the animal, makes it a living whole. Scarcely can I emphasize enough the truth that in respect of this fundamental trait, a social organism and an individual organism are entirely alike«. ¹⁹⁸ Bemerkenswert ist dabei, dass Spencer der Gesellschaft und dem Organismus allein insofern ein Leben zuspricht, als sie arbeitsteilig organisiert sind. Der Begriff des Lebens selbst wird also bestimmt durch das Konzept der Arbeitsteilung: Nur ein Gegenstand, sei es ein natürlicher oder ein kulturell geprägter, der aus Teilen besteht, die wechselseitig aufeinander einwirken und in ihrem Zusammenwirken eine Einheit bilden, verfüge über Leben: »the combined actions of mutually-dependent parts constitute life of the whole«. ¹⁹⁹

Immer wieder ist im 19. Jahrhundert die Analogie zwischen Organismus und Gesellschaft bestimmend für das Verständnis der organischen Arbeitsteilung. So lautet die Charakterisierung des Organismus durch C. Bernard 1878: »L'organisme, comme la société, est construit de telle façon que les conditions de la vie élémentaire ou individuelle y soient respectées, ces conditions étant les mêmes pour tous; mais en même temps chaque membre dépend, dans une certaine mesure, par sa fonction et pour sa fonction, de la place qu'il occupe dans l'organisme, dans le groupe social«. ²⁰⁰ Der Spezialisierung und Arbeitsteilung in der Gesellschaft entspreche die Differenzierung der Organe und die physiologische Arbeitsteilung (›division du travail physiologique‹). ²⁰¹ Die Arbeitsteilung kann damit als ein allgemeines Phänomen der Organisation gesehen werden, das weder spezifisch biologisch noch spezifisch soziologisch ist. In diesem Sinne ist für É. Durkheim die Arbeitsteilung mit der Organisation von Materie gegeben, sie liegt, wie er sagt, in den wesentlichen Eigenschaften der organischen Materie (›dans les propriétés essentielles de la matière organisée‹). ²⁰² Die Arbeitsteilung begründet für Durkheim eine spezifische Form des Zusammenhalts der Teile, die er *organische Solidarität* nennt: Im Gegensatz zur mechanischen Solidarität, die durch Gleichartigkeit und Gleichsinnigkeit des Verhaltens der Teile charakterisiert ist, besteht nach Durkheim in der organischen Solidarität der Zusammenhalt durch die Unterschiedenheit der Teile voneinander, und diese Solidarität wachse mit der Verschiedenheit der Teile: »l'unité de l'organisme est autant plus grande que cette individuation des parties est plus marquée«. ²⁰³

Mitte des 19. Jahrhunderts diskutiert der Zoologe R. Leuckart den Begriff der Arbeitsteilung zusammen mit dem Prinzip des ↑Polymorphismus in der Natur²⁰⁴: Die Verschiedengestaltigkeit von Formen ermögliche ein Zusammenwirken auf individueller und sozialer Ebene.

C. Darwin bezieht die Arbeitsteilung nicht allein auf die Zusammenarbeit der gleichzeitig in einem Organismus vorhandenen Organe, sondern auch auf die zeitlich nacheinander erfolgende Wahrnehmung von verschiedenen Aufgaben in der Entwicklung eines Organismus (›division of labour during the different stages of development‹). ²⁰⁵ Bei Organismen, die eine Metamorphose durchmachen (z.B. den Insekten), führe die Spezialisierung verschiedener Entwicklungsstadien auf verschiedene Aufgaben (z.B. des Larvenstadiums auf die Ernährung und der Imagines auf die Fortpflanzung) zu verschie­den­ge­staltigen, nacheinander erscheinenden Formen, die erst zusammen den ganzen Organismus ausmachen (*serielle* oder *diachrone Arbeitsteilung*). Auch zur Erläuterung der Wirkung der Selektion verweist Darwin auf das Prinzip der Arbeitsteilung (↑Evolution): Der Vorteil der Diversifizierung verschiedener Lebewesen durch ihre ökologische Spezialisierung in unterschiedliche Nischen entspreche demnach der physiologischen Arbeitsteilung im Körper. ²⁰⁶

Gegen die Bestimmung des Organisationsbegriffs über die Arbeitsteilung der Teile spricht allerdings, dass ›Arbeitsteilung‹ selbst ein unklares Konzept ist. In seiner Kernbedeutung bezeichnet es nichts anderes als das Zusammenwirken verschiedener Faktoren in der Hervorbringung eines Effektes. In diesem Sinne könnte auch von der Arbeitsteilung von Sonne und Mond in der Hervorbringung der Gezeiten auf der Erde gesprochen werden. Durch ein solches Zusammenwirken ist es aber noch nicht gerechtfertigt, das System von Sonne, Mond und Wasserbewegung auf der Erde als eine Organisation anzusehen.

Nachweise

- 1 Sextus Empiricus, *Adversus dogmaticos libros quinque* (Adv. mathem. VII-XI) continens (hg. v. H. Mutschmann & J. Mau, Leipzig 1914): 7, 126; Porphyrios, *De abstinencia* (in: *Opuscula selecta*, hg. v. A. Nauck, Leipzig 1860/86): 3, 7.
- 2 Vgl. Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung: 31.
- 3 a.a.O.: 45.
- 4 Früher deutscher Beleg für »Organisation« in übertragener Bedeutung: Meyer, F.J.L. (1802). Briefe aus der Hauptstadt und dem Innern Frankreichs, Bd. 2: 38; 42; vgl. Feldmann, W. (1911-12). Die große Revolution in unserer Sprache. *Z. deutsche Wortforsch.* 13, 245-282: 274.
- 5 Thomas von Aquin (1254-56). In II Sententiarum distinctio: 18, qu. 2, art. 1, resp. ad argum. 5; 24, qu. 3, art. 1, resp. ad argum. 2; ders. (1259-64). *Summa contra Gentiles*: 4, 44, 5; u.ö.; vgl. *Library of Latin Texts*.
- 6 Angela de Fulgino (13. Jh.). *Instructiones instructio* (Spicilegium Bonaventurianum 25 (1985), ed. L. Thier & A. Calufetti, 403-742): 452; Bonaventura (13. Jh.). *Breviloquium* (Opera omnia, Bd. V, ed. PP. Collegii a S. Bonaventura, 1891, 201-291): pars 2, cap. 10.
- 7 Petrus von Padua (1396). *Compilatio physionomie* (Manuskript in der Bibliothèque National, Paris, 11406, Ms. lat. 16089): Fol. 102v; vgl. Wartburg, W. von (1955). *Französisches etymologisches Wörterbuch*, Bd. 7: 411; Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 87 (Reproduktion der Seite).
- 8 Dohrn-van Rossum, G. (1977). Politischer Körper, Organismus, Organisation. Zur Geschichte natürlicher Metaphorik und Begrifflichkeit in der politischen Sprache: 237.
- 9 Guy de Chauliac [1363]. *Chirurgia magna* (engl. *Grande Chirurgie*, Manuskript, ca. 1425, New York Acad. Med.): f. 48v (nach OED).
- 10 Vgl. DF, Bd. 2 (1942): 265.
- 11 Suárez, F. (1597). *Disputatio metaphysica*, V (ed. R. Specht, Hamburg 1976): 225 (Sek. 6, Nr. 8).
- 12 Suárez, F. [1571-74]. *De anima* (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): III, 473ff. (Buch III, Kap. 2, Nr. 7ff.).
- 13 Suárez [1571-74]: 476; vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 94f.
- 14 Suárez, F. (1597). *Disputatio metaphysica*: Disp. V, sec. 6, No. 5 (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): XXV, 182a; vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. *Brit. J. Hist. Sci.* 39, 319-339: 324.
- 15 Suárez [1571-74]: 475ff.; vgl. Des Chene (2000): 94ff.
- 16 Suárez [1571-74]: 479; vgl. Des Chene (2000): 97f.
- 17 Farce nouvelle, très bonne et fort joyeuse, du Nouveau marié (vor 1530). In: *Antien théâtre François*, Bd. 1 (Paris 1854, 1. Aufl. 1530): 15.
- 18 Vgl. Godefroy, *Dictionnaire de l'ancienne langue française* (online); Huguot, *Dictionnaire de la langue française du XVIe siècle* (online).
- 19 Aristoteles, *De an.* 412b5-6; vgl. 412a28-412b 1; 412b26 f.
- 20 Aristoteles, *De part. anim.* 645a10-15.
- 21 Vgl. Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 129.
- 22 Nussbaum, M.C. (1978) Aristotle's *De motu animalium*: 71; Schark, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Philosophie der Biologie. Eine Einführung*, 418-435: 421.
- 23 Quarantotto, D. (2010). Aristotle on the soul as a principle of biological unity. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist 'Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 35-53: 39.
- 24 Vgl. ebd.
- 25 Hooke, R. (1665). *Micrographia*: 116.
- 26 Malpighi, M. (1675). *Anatome plantarum*: 64.
- 27 Locke, J. (1689). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 331 (II, XXVII, §4).
- 28 Leibniz, G.W. (1704). *Nouveaux Essais sur l'Entendement Humain*, 2 Bde. (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1965/96): I, 394 (II, XXVII, §4).
- 29 Jungius, J. (1662). *Doxoscopie physicae minores*: Part. 2, Sect. 3, *Fragm.* 5 (*De vita plant.*): I; vgl. Hoppe, B. (1976). *Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit*: 76.
- 30 More, H. (1659). *The Immortality of the Soul* (Dordrecht 1987): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).
- 31 a.a.O.: 107 (Buch II, Kap. V, 1).
- 32 a.a.O.: 109 (Buch II, Kap. V, 6).
- 33 a.a.O.: 254 (Buch III, Kap. XII, 1).
- 34 Glisson, F. (1672). *Tractatus de natura substantiae energetica, seu de vita naturae*: 226; vgl. Hartbecke, K. (2006). *Metaphysik und Naturphilosophie im 17. Jahrhundert*. Francis Glissons Substanztheorie in ihrem ideengeschichtlichen Kontext: 165; Cheung, T. (2008). *Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800*: 140.
- 35 Locke (1689): 331 (II, XXVII, §4).
- 36 Malebranche, N. (1674-75). *De la recherche de la vérité* (Œuvres, Bd. 1, Paris 1991, 3-1126): 23; vgl. Des Chene, D. (2001). *Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes*: 124.
- 37 Leibniz, G.W. (1704). *Nouveaux essais sur l'entendement humain* (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 394 (II, XXVII, §4).
- 38 Leibniz, G.W. (1705). *Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques* (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340f.
- 39 a.a.O.: 342.
- 40 a.a.O.: 346; vgl. ders. (1704): I, 8.
- 41 Leibniz (1705): 342.
- 42 Leibniz, G.W. (1705). *Essai de théodicée* (Philosophische Schriften, Bd. 6, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1885): 40.
- 43 Vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 24.
- 44 a.a.O.: 40.
- 45 Boerhaave, H. (1727). *Historia plantarum*: 3 (*Prooemium*).

- 46 Leeuwenhoeck, A. van (1722). *Arcana naturae detecta*.
- 47 Vgl. Schiller, J. (1975). La notion d'organisation dans l'œuvre de Louis Bourguet. *Gesnerus* 32, 87-97; Rieppel, O. (1987). "Organization" in the *Lettres Philosophiques* of Louis Bourguet compared to the writings of Charles Bonnet. *Gesnerus* 44, 125-132; Cheung, T. (2006). The hidden order of preformation: plans, functions, and hierarchies in the organic systems of Louis Bourguet, Charles Bonnet and Georges Cuvier. *Early Science and Medicine* 11, 11-49.
- 48 Bourguet, L. (1729). *Lettres philosophiques sur la formation des sels et des cristaux et sur la génération & le mécanisme organique des plantes et des animaux*: 58.
- 49 a.a.O.: 66.
- 50 a.a.O.: 41.
- 51 a.a.O.: 58.
- 52 a.a.O.: 118.
- 53 a.a.O.: 160.
- 54 ebd.
- 55 Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 239.
- 56 Vgl. Cheung (2006): 24.
- 57 Buffon (1749): 245.
- 58 a.a.O.: 234.
- 59 a.a.O.: 238.
- 60 a.a.O.: 247.
- 61 Needham, J.T. (1750). *Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés*: 335; 375; vgl. Barsanti (1994): 63.
- 62 Maupertuis, P.L.M. de (1751). *Système de la nature* (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 149 (§XVIII).
- 63 Diderot, D. (1778). *Éléments de physiologie* (hg. v. P. Quintili, Paris 2004): 358; vgl. Callot, É. (1965). *La philosophie de la vie au XVIIIe siècle*: 291.
- 64 Diderot (1778): 153.
- 65 Bonnet, C. de (1762/68). *Considérations sur les corps organisés* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5-6, Neuchâtel 1779): I, 191.
- 66 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 54; vgl. 354.
- 67 a.a.O.: I, 42.
- 68 a.a.O.: I, 36.
- 69 a.a.O.: I, 79.
- 70 a.a.O.: I, 83.
- 71 a.a.O.: I, 337 (Kap. 8) und passim.
- 72 Vgl. Krüger, J. (1929). *Der Organismus-Begriff bei Bonnet*.
- 73 Bonnet (1764-65): I, 361; vgl. Cheung, T. (2004). *Die Ordnung des Organischen. Zur Begriffsgeschichte organischer Einheit bei Charles Bonnet, Spinoza und Leibniz*. *Arch. Begriffsgesch.* 46, 87-108: 91.
- 74 a.a.O.: I, 359.
- 75 Linné, C. von (1735/58-59). *Systema naturae* (10. Aufl.), 2 Bde.: I, 6.
- 76 Linné, C. von (1749/87). *Oeconomia naturae* (in: *Amoenitates academicae*, Bd. 2, 3. Aufl., 2-58): 9f.; nach Müller-Wille, S. (1999). *Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné* (1707-78): 130.
- 77 Vicq-d'Azyr, F. (1786). *Traité d'anatomie et de physiologie*, Bd. 1: 6.
- 78 ebd.
- 79 *Nachweise für Tab. 212*: Anonymus (1765). *Organisation*. In: *Encyclopédie*, Bd. 11, 629; vgl. auch *Dictionnaire de Trévoux* (1771), Bd. 6: 389; noch nicht in Richelet, P. (Hg.) (1732). *Dictionnaire de la langue française ancienne et moderne*, Bd. 2: 285; entgegen Schiller, J. (1980). *Physiology and Classification*: 72; Kant, I. (1795). [Brief an Samuel Thomas Soemmerring vom 10.8.1795] (AA, Bd. XII, 30-35): 33; Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 69; Schmid, C.C.E. (1798-1801). *Physiologie philosophisch bearbeitet*, 3 Bde.: II, 274; Barclay, J. (1822). *An Inquiry into the Opinions, Ancient and Modern, Concerning Life and Organization*: 340; Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, 3 Bde.: II, 57; Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 170; Mirow, H.M. (1969). *Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation*: 29; Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (1989). *Ecological systems and the concept of biological organization*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 86, 8837-8841: 8837; Craver, C. (2007). *Explaining the Brain*: 189; Miller, M.G. & Miller, A.E. (2010). *Aristotle's dynamic conception of the *Psuchē* as being-alive*. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist „Leben“? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben*, 55-88: 68.
- 80 *Nachweise für Tab. 213*: Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 245; Needham, J.T. (1750). *Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés*: 375; Linné, C. von (1735/58-59). *Systema naturae* (10. Aufl.), 2 Bde.: I, 6; Voltaire (1772). *Vie*. In: *Questions sur l'encyclopédie*, Bd. 9, 55-58: 55; Girtanner, C. (1790). *Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée*. *Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts* 37, 139-154: 150; Kant, I. (Op. p.). *Opus postumum* (AA, Bd. XXI-XXII): XXI, 66; Barclay, J. (1822). *An Inquiry into the Opinions, Ancient and Modern, Concerning Life and Organization*: 341; Fischer, K. (1852/65). *System der Logik und Metaphysik oder Wissenschaftslehre*: 524 (nicht in der 1. Aufl. 1852!); Hertwig, O. (1900). *Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert*: 4; Bertalanffy, L. von (1928). *Kritische Theorie der Formbildung*: 68f.; Lehmann, F.M. (1935). *Logik und System der Lebenswissenschaften*: 52; Penzlin, H. (2009). *Die theoretischen Konzepte der Biologie in ihrer geschichtlichen Entwicklung*. *Naturwiss. Rundschau* 62, 233-243: 242.
- 81 Aristoteles, *De an.* 412a28-412b1.
- 82 *Collegium Conimbricense* (1600). *Commentarii Collegii Conimbricensis Societatis Iesv, in tres libros De anima Aristotelis Stagiritae Coimbra*: 55 (Buch II, Kap. I, Qu. I, A. I); vgl. Des Chene, D. (2000). *Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul*: 94.
- 83 Reil, J.C. (1796). *Von der Lebenskraft* (Leipzig 1910): 26.

- 84 Comte, A. (1838). *Biologie. Cours de philosophie positive*, Bd. 3: 240.
- 85 Foucault, M. (1966). *Les mots et les choses* (dt. *Die Ordnung der Dinge*, Frankfurt/M. 1974): 279ff.; vgl. auch schon Hennig, J. (1933). *Lebensbegriff und Lebenskategorien. Studien zur Geschichte und Theorie der geisteswissenschaftlichen Begriffsbildung mit besonderer Berücksichtigung Wilhelm Diltheys*: 43.
- 86 Foucault (1966): 286.
- 87 a.a.O.: 207.
- 88 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? *Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie*: 7ff.
- 89 Spink, J.S. (1960). *French Free-Thought from Gassendi to Voltaire*: 235.
- 90 Cuvier, G. (1817). *Le règne animal, distribué après son organisation*, 4 Bde.
- 91 a.a.O.: I, V.
- 92 Schiller, J. (1978). *La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie*: 99.
- 93 La Mettrie, J.O. de (1747). *L'Homme machine* (ed. A. Vartanian, Princeton 1960): 180.
- 94 Vgl. Schiller (1978): 56.
- 95 D'Holbach, P.-H.T. (1770). *Système de la nature* (Paris 1821, 2 Bde.): II, 89.
- 96 a.a.O.: I, 124.
- 97 a.a.O.: I, 120.
- 98 Bonnet, C. de [1790]. *Mémoires autobiographiques* (Paris 1948): 363; vgl. Schiller (1978): 38.
- 99 Vgl. Schiller (1978): 70ff.
- 100 Lamarck, J.B. (1797). *Mémoires de physique et d'histoire naturelle*: 249f.; vgl. 246.
- 101 Lamarck, J.B. de (1801-03). *Sur l'origine des êtres vivans* (Inédits de Lamarck, 1795-1817, ms. 742-6, Paris 1972, 179-185): 181; vgl. ders. (1802). *Recherches sur l'organisation des corps vivans*: 216; ders. (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 403; Barsanti, G. (1994). Lamarck and the birth of biology 1740-1810. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). *Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840*, 47-74: 55.
- 102 Lamarck, J.B. de (1815). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, Bd. 1: 60.
- 103 Lamarck, J.B. de (1814). *Discours d'ouverture du cours de 1814* (Inédits de Lamarck, 1795-1817, ms. 742-4, Paris 1972, 226-241): 232; vgl. Barsanti (1994): 55.
- 104 Lamarck, J.B. de (1820). *Système analytique des connaissances positives de l'homme*: 100.
- 105 Lamarck (1809): I, 91; vgl. ders. [ca. 1812]. *Biologie ou Considerations sur la nature, les facultés, les développemens et l'origine des corps vivans* (Druck in: Grassé, P.-P. (1944). *La biologie. Texte inédit de Lamarck. Rev. scientif.* 82, 267-276): 271.
- 106 Lamarck (1809): I, 92.
- 107 a.a.O.: 91f.; vgl. Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*: 601f.
- 108 a.a.O.: 97.
- 109 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 373.
- 110 ebd.
- 111 Kant, I. (1795). [Brief an Samuel Thomas Soemmering vom 10.8.1795] (AA, Bd. XII, 30-35): 33.
- 112 Kant, I. (1788). *Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie* (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.
- 113 Kant (1790/93): 418.
- 114 Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 69.
- 115 Schelling, F.W.J. (1800). *System des transzendentalen Idealismus* (Hamburg 1992): 160.
- 116 Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (AA, Bd. I, 5): 94f.
- 117 Lotze, H. (1842). *Leben. Lebenskraft* (Kleine Schriften, Bd.1, Leipzig 1885, 139-220): 148.
- 118 a.a.O.: 149.
- 119 Cassirer, E. (1923-29). *Philosophie der symbolischen Formen*, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 97f.
- 120 Vgl. Figlio, K.M. (1976). *The metaphor of organization: an historiographical perspective on the bio-medical sciences of the early nineteenth century. Hist. Sci.* 14, 17-53 : 39.
- 121 Barclay, J. (1822). *An Inquiry into the Opinions, Ancient and Modern, Concerning Life and Organization*: 340.
- 122 a.a.O.: 341.
- 123 Chaussier, F. & Adelon, N. (1819). *Organisation*. In: *Dictionnaire des sciences médicales*, Bd. 38, 205-235: 205.
- 124 Baer, K.E. von (1834). *Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwicklung* (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts Erster Theil, St. Petersburg 1864, 35-74): 41.
- 125 Kieser, D.G. (1818). *Über die ursprüngliche und eigenthümliche Form der Pflanzenzelle. Nova Acta physico-medica Acad. Caes.-Leop. Nat. Cur.* 9, 57-86: 63.
- 126 Schleiden, M.J. (1838). *Beiträge zur Phyto-genesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med.* 5, 137-176: 138.
- 127 Schleiden, M.J. (1842-43/49). *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*, 2 Bde: I, 62.
- 128 Schwann, T. (1839). *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Planzen*: 226.
- 129 Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 32.
- 130 a.a.O.: 50.
- 131 Vgl. Schiller, J. (1978). *La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie*: 110ff.
- 132 Bernard, C. (1867). *Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France*: 138.
- 133 Lillie, F.R. (1906). *Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. J. exper. Zool.* 3, 153-267: 252; vgl. ders. (1901). *The organization of the egg of Unio based on a study of its maturation, fertilization and cleavage. J. Morph.* 17, 227-284: 275.
- 134 a.a.O.: 251.
- 135 Whitman, C.O. (1893). *The inadequacy of the cell-*

theory of development. *J. Morphol.* 8, 639-658: 649.

136 Wheeler, W.M. (1927). Emergent evolution of the social. *Proc. 6th Int. Congr. Philos.* 33-46: 40.

137 Hertwig, O. (1922). *Der Staat als Organismus*: 10ff.; vgl. Weindling, P. (1981). Theories of the cell state in imperial Germany. In: Webster, C. (ed.) *Biology, Medicine, and Society, 1840-1940*, 99-154: 100.

138 Redfield, R. (1942). Introduction. In: *Levels of Integration in Biological and Social Systems. Biol. Symp.* 8: 4; vgl. Gerard, R.W. & Emerson, A. (1945). Extrapolation from the biological to the social. *Science* 101, 582-585: 585.

139 Wheeler, W.M. (1921). The organization of research. *Science* 53, 53-67: 66; vgl. ders. (1927): 42-45

140 Cole, G.D.H. (1920). *Social Theory*: 185.

141 Hertwig, O. (1900). *Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert*: 24.

142 a.a.O.: 4.

143 Bertalanffy, L. von (1928). *Kritische Theorie der Formbildung*: 68f.; vgl. ders. (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 81f.

144 Bertalanffy, L. von (1949). *Das biologische Weltbild*: 25.

145 a.a.O.: 27.

146 Vgl. Toepfer, G. (2009). »Organisation« und »Organismus« – von der Gliederung zur Lebendigkeit – und zurück?: Die Karriere einer Wortfamilie seit dem 17. Jahrhundert. In: Eggers, M. & Rothe, M. (Hg.). *Wissenschaftsgeschichte als Begriffsgeschichte. Terminologische Umbrüche im Entstehungsprozess der modernen Wissenschaften*, 83-106.

147 Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. *Stud. Gen.* 10, 112-144: 135.

148 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. *Naturwiss.* 15, 153-157; 182-186: 156.

149 Lehmann, F.M. (1935). *Logik und System der Lebenswissenschaften*: 52.

150 Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought*: 5.

151 Woodger, J.H. (1929). *Biological Principles. A Critical Study* (London 1967): 437.

152 Beckner (1959): 187.

153 a.a.O.: 10.

154 ebd.; vgl. Thompson, P. (1994). Managing complexity and dynamics: is there a difference between biology and physics? In: Matthen, M. & Wase, R.X. (eds.). *Biology and Society. Reflections on Methodology. Can. J.Philos. Supp.* 20, 275-302: 290.

155 Schellhorn, M. (1969). Probleme der Struktur, Organisation und Evolution biologischer Systeme: 112f.

156 Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (1989). Ecological systems and the concept of biological organization. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 86, 8837-8841: 8837.

157 Wicken, J.S. (1987). Evolution, Thermodynamics, and Information: Extending the Darwinian Paradigm: 40.

158 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.

159 Pittendrigh, C.S. (1993). Temporal organization: re-

flections of a Darwinian clock-watcher. *Ann. Rev. Physiol.* 55, 16-54: 20.

160 Wicken, J.S. (1984). On the increase in complexity in evolution. In: Ho, M.W. & Saunders, P.T. (eds.). *Beyond Neodarwinism*, 89-112: 93.

161 Wicken (1987): 162.

162 a.a.O.: 129.

163 Vgl. Kauffman, S.A. & Clayton, P. (2006). On emergence, agency, and organization. *Biol. Philos.* 21, 501-521: 520.

164 Waddington, C.H. (1940). *Organisers and Genes*: 146.

165 Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought*: 173.

166 Gánti, T. (1971). *Az élet princípuma* [Das Prinzip des Lebens; auf Ungarisch]; ders. (1975). Organization of chemical reactions into dividing and metabolizing units: the chemotons. *Biosystems* 7, 15-21; ders. (2000). Levels of life and death (in: *The Principles of Life*, Oxford 2003, 1-10): 4.

167 Gánti (2000): 5.

168 ebd.

169 Vgl. Griesemer, J.R. (2003). The philosophical significance of Gánti's work. In: Gánti, T., *The Principles of Life*, 169-186: 173.

170 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. *Naturwiss.* 15, 153-157; 182-186: 156.

171 Jünger, E. (1960). *Der Weltstaat. Organismus und Organisation* (Sämtliche Werke, Bd. 7, Stuttgart 1980, 481-526): 507.

172 a.a.O.: 512.

173 Mirow, H.M. (1969). *Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation*: 86.

174 Wheeler, W.M. (1927). Emergent evolution of the social. *Proc. 6th Int. Congr. Philos.* 33-46: 41.

175 Woodger, J.H. (1929). *Biological Principles. A Critical Study* (London 1967): 292.

176 Baitsell, G.A. (1940). A modern concept of the cell as a structural unit. *Amer. Nat.* 74, 5-24: 11; Dodd, S.C. (1944). A mass-time triangle. *Philos. Sci.* 11, 233-244: 237.

177 Bertalanffy, L. von (1949). *Das biologische Weltbild*: 27; vgl. ders. (1967). *Robots, Men and Minds* (dt. 1970): 102.

178 Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (in: ders. *The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation*, New York 1961, 398-446): 437.

179 Hull, D. (1974). *Philosophy of Biological Science*: 133.

180 Robinet, J.B. (1761). *De la nature*, Bd. 1: 105; vgl. Bd. 4 (1766): 233; Formey, J.-H.-S. (1761). *Choix des mémoires et abrégé de l'histoire de l'Académie de Berlin*, Bd. 3: 66.

181 Condorcet, J.A.N. de (1795). *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*: 294.

182 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 277ff.

183 Vgl. Sershanow, W.F. (1972). *Wwedenije w metodo-*

logii sowremennoi biologii (dt. Einführung in die Methodologie der modernen Biologie, Jena 1978): 127.

184 Vgl. auch Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation: 80f.; Richardson, R.C. (1982). Grades of organization and the units of selection controversy. In: Asquith, P.D. & Nickles, T. (eds.). PSA 1982, I, 324-340.

185 Vgl. Gouldner, A.W. (1959). Reciprocity and autonomy in functional theory (in ders., For Sociology, London 1973, 190-225: 218.

186 a.a.O.: 206.

187 Milne-Edwards, H. (1827). Organisation. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd.12, 332-344: 343.

188 Platon, Politeia 369b-c; Xenophon, Kyrupädie VIII, 2.

189 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1133a17.

190 Aristoteles, De part. anim. 683a; vgl. Politica 1299b.

191 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres Philosophiques. Paris 1954, 233-289): 248.

192 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Neuchâtel 1781): I, 43.

193 Rousseau, J.J. (1755). Économie. In: Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences, des arts et des métiers, Bd. 5, 337-348: 338.

194 ebd.; vgl. Conroy, P.V. Jr. (1979). Rousseau's organic state. South Atlantic Bulletin 44, 1-13.

195 Rousseau, J.-J. (1762). Du contract sociale (Œuvres complètes, Bd. III, Dijon 1964, 347-470): 381.

196 Comte, A. (1839). La partie dogmatique de la philosophie sociale. Cours de philosophie positive, Bd.4: 254.

197 a.a.O.: 469.

198 Spencer, H. (1874/85). The Principles of Sociology, vol. I (New York 1901): 452; vgl. ders. (1864). The classification of the sciences (in: Essays. Scientific, Political, and Speculative, vol. 2, New York 1901, 74-117): 101f.; Ambros, D. (1963). Über Wesen und Formen organischer Gesellschaftsauffassung. Soziale Welt 14, 14-32: 24f.; Ritsert, J. (1966). Organismusanalogie und politische Ökonomie. Soziale Welt 17, 55-65; Kellermann, P. (1967). Kritik einer Soziologie der Ordnung. Organismus und System bei Comte, Spencer und Parsons; Meyer, A. (1969). Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie. Arch. Begriffsgesch. 13, 128-199.

199 Spencer (1874/85): 453.

200 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 357.

201 a.a.O.: I, 372.

202 Durkheim, É. (1893). De la division du travail social (Paris 1960): 4.

203 a.a.O.: 101.

204 Leuckart, R. (1851). Ueber den Polymorphismus der Individuen, oder die Erscheinung der Arbeitsteilung in der Natur; vgl. ders. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie Bd. 4., 707-1000: 986.

205 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 389.

206 a.a.O.: 89.

Literatur

Robin, C. (1880). Recherches historiques sur l'origine et le sens des termes organisme et organisation. Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux 16, 1-55.

Figlio, K.M. (1976). The metaphor of organization: an historiographical perspective on the bio-medical sciences of the early nineteenth century. Hist. Sci. 14, 17-53.

Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie.

Tadeusz, R. & Tadeusz, S. (eds.) (2000). Organs, Organisms, Organisations. Organic Form in 19th-Century Discourse.

Guillo, D. (2003). Les figures de l'organisation. Sciences de la vie et sciences sociales au XIX^e siècle.

Organismus

Das Wort ›Organismus‹ findet sich seit Ende des 17. Jahrhunderts in biologischen Texten. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts stellt es einen der zentralen Begriffe der Biologie dar; es bildet neben ↑Leben‹ ein grundlegendes Kennwort der Biologie, das deren Gegenstandsfeld definiert.

Frühe Wortgeschichte

Im klassischen Latein kommt das Wort ›organismus‹ nicht vor; es erscheint erstmals in Texten des Hochmittelalters. Bis zur zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts sind allerdings nur zwei Nachweise des Wortes bekannt.¹ Der erste stammt aus einem in griechischer Sprache verfassten undatierten und titellosen Manuskript aus der Sammlung von Marcianus Graecus aus dem späten 10. oder frühen 11. Jahrhundert. Dort erscheint der Ausdruck ›Organismus‹ (»ὀργανισμός«) im alchemistischen Kontext für die Bezeichnung eines Apparats zur Destillation von Flüssigkeiten.² Der zweite Nachweis stammt aus einem lateinischen Text von Gerhoh von Reichersberg, der zwischen 1126

Ein Organismus ist ein materielles System aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen und Prozessen, das in physischer und funktionaler Hinsicht eine integrierte Einheit bildet und charakteristische Funktionen und Aktivitäten (wie Ernährung, Schutz vor Störungen und Rezeption von Umwelt Ereignissen) aufweist. Die physische Einheit eines Organismus besteht in seiner materiellen Verfasstheit in einem kontinuierlich bestehenden kohärenten Körper, dessen Stoffe und Form jedoch einem Wechsel unterliegen können (durch Metabolismus und Metamorphose). Die funktionale Einheit des Systems besteht in seiner Organisation, d.h. in einem Gefüge aus Prozessen, die seine materiellen Teile erzeugen und erhalten und die damit (als Prozesse eines jeweiligen Typs) wechselseitig voneinander abhängen. Dieses Zusammenspiel seiner Funktionen und Aktivitäten konstituiert die Identität des Systems über alle Stoff- und Formänderungen hinweg. Das zeitliche Ende eines Organismus (sein Tod) tritt entweder mit der Zerstörung der Einheit der Wechselseitigkeit seiner Teile ein oder mit seiner Teilung in gleich große Nachkommenorganismen (bei Organismen, die dazu in der Lage sind, wie den Einzellern). Über das in der Regel vorhandene besondere Vermögen der Fortpflanzung hat ein Organismus die Fähigkeit, (in der Interaktion mit anderen) neue Organismen der gleichen Art hervorzubringen. In selektionstheoretischer Perspektive bildet ein Organismus diejenige Ebene der Selektion, auf der die Konkurrenz unter den replikationsfähigen Teilen der Einheiten dieser Ebene (wie den Zellen und Genen eines Organismus) minimal ist, die Konkurrenz zu anderen Entitäten auf dieser Ebene (den anderen Organismen der gleichen Art) aber maximal.

organischer Körper (Aristoteles 4. Jh. v. Chr.) 783
Corpus organicum (Chalcidius 4. Jh.) 783
lebende Substanz (Augustinus um 400) 812
organisierter Körper (Thomas v. Aquin 1259-64) 783
Lebewesen (16. Jh.) 810
Mechanismus (Stillingfleet 1662) 813
Organismus (Stahl 1684) 777
lebendes System (Anonymus 1774) 812
mechanistisch (von Walther 1807) 813
Organizismus (Caffin 1822) 822
Pseudoorganismus (von Schubert 1830) 825
Protozelle (Gros 1851) 823
organismisch (H.M.G. 1859) 821
Elementarorganismus (von Brücke 1862) 823
Quasiorganismus (Blackman & Tansley 1905) 826
Organismenhaftigkeit (Reinhardt 1921) 822
Superorganismus (Wheeler 1922) 826
Organismizität (Blanshard 1939) 822
Organismizismus (Bartley 1941) 822
Metaorganismus (Eisler 1949) 827
Minimalorganismus (Schulz 1949-50) 823
Minimalzelle (Gaffron 1957) 823
Minimalgenom (Itaya 1994) 824

und 1132 entstanden ist. In diesem Text erscheint das Wort im Plural (»organismos«) und hat die Bedeutung »(disharmonischer) Chor von menschlichen Stimmen«.³ Diese Bedeutung ist Teil der semantischen Seitenlinie des Wortfeldes, die auf einen musikalischen Kontext verweist und der auch mhd. ›organieren‹, nhd. ›Orgel‹ und ›Organist‹ angehören.⁴ Das lateinische Verb ›organizare‹ erscheint bereits in der Vetus Latina aus dem zweiten bis vierten Jahrhundert in der Bedeutung »ein Instrument (besonders Orgel) spielen« oder »(mehrstimmig) singen«.⁵ Ende des 17. Jahrhunderts ist es zuerst G.E. Stahl, der die Bezeichnung ›Organismus‹ im biologischen Zusammenhang verwendet (s.u.; und nicht der englische Botaniker J. Evelyn, wie lange geglaubt⁶). Seit Ende des 18. Jahrhunderts bildet der Ausdruck ›Organismus‹ eine beliebte Metapher, die auf viele sehr unterschiedliche Gegenstände bezogen wird (z.B. auf eine Sprache), um mit dem Wort deren gegliederte Einheit und Geschlossenheit trotz interner Dynamik zu betonen.⁷

Aus der Wortfamilie um ›Organismus‹ taucht in der deutschen Sprache zuerst das Wort ↑Organ‹ als ein Fremdwort (d.h. mit lateinischer Flexion) im späten 16. Jahrhundert auf.⁸ Das Wort verliert bis zum Ende des 18. Jahrhunderts seinen Status als Fremdwort. Erste Nachweise für ↑Organisation‹ finden sich im Deutschen im späten 17. Jahrhundert. ›Organismus‹ erscheint schließlich als letztes Grundwort aus dieser Familie um 1740 in der deutschen Sprache. Es wird meist auf eine Entlehnung aus dem Französischen zurückgeführt.⁹ Aber auch eine direkte Übernahme

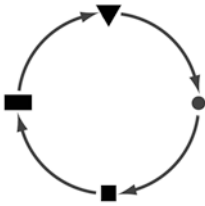


Abb. 351. Ein einfaches grafisches Modell für einen Organismus: ein Wirkungskreislauf von sich wechselseitig bedingenden Komponenten eines Systems.

aus dem Lateinischen ist denkbar (von Leibniz oder Stahl).¹⁰ Mit der Aufgabe des Lateinischen als Sprache der Gelehrten in der Mitte des 18. Jahrhunderts entstand für das Deutsche und für das Französische etwa gleichzeitig die Aufgabe, eine Entsprechung für das Lateinische *corpus organicum* bzw. *organismus* zu finden.

Aristoteles und die antike Physiologie

Aristoteles, der den Ausdruck ↑Organ vielfach in seinen zoologischen Schriften gebraucht, verwendet zur Kennzeichnung besonderer natürlicher Körper, denen er ein Leben der Möglichkeit nach zuschreibt, den Ausdruck »organisch« (»ὀργανικόν«¹¹), den er vermutlich selbst prägt. Dem Wortfeld des Organischen liegt im Griechischen allerdings keine allgemeine semantische Abgrenzung von dem Unbelebten zugrunde; es bezeichnet vielmehr einfach ein instrumentelles Verhältnis, sei es in künstlichen Werkzeugen oder natürlichen Organismen. So wird auch der Ausdruck »Organ« (»Werkzeug«) erst in den zoologischen Schriften des Aristoteles zu einem biologischen Terminus, der sich von seiner metaphorischen Bedeutung löst. Aber auch bei Aristoteles behält der Begriff des Organs seine doppelte Bedeutung eines technischen Werkzeugs und eines Körperteils als natürlichen Funktionsträger in einem Lebewesen.

Das Organische des Lebendigen liegt nach Aristoteles in der Gliederung des Körpers (auch der Pflanzen) in Teile, die unterschiedliche Funktionen wahrnehmen. Es ist die Funktion dieser Teile, ihre jeweilige besondere dynamische Rolle in dem Ganzen der Körperprozesse, die nach Aristoteles den Namen für die verschiedenen Teile als Organe hergibt (↑Organ). Bei Verlust seiner kausalen Wirkung auf die anderen Teile verliert ein Teil seine Rolle als Organ: Ein steinernes Auge einer Statue oder ein gezeichnetes Auge ist für Aristoteles ausdrücklich kein Organ mehr.¹² Ein organischer Körper ist für Aristoteles also ein dynamisches System von Teilen, die aufeinander einwirken – er hat für dieses System allerdings keine

terminologische Bezeichnung und auch das später im Zentrum des Organismusbegriffs stehende Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Teile wird von ihm nicht ausdrücklich thematisiert.

Aristoteles verfügt daher nicht eigentlich über einen Organismusbegriff. Zwar nimmt das Konzept des Lebewesens eine zentrale Stellung bei ihm ein. Und über das Konzept der Seele und der Seelenteile bringt Aristoteles die Lebendigkeit und die Grundfunktionen der Lebewesen wie ↑Ernährung, ↑Wachstum und ↑Fortbewegung auf den Begriff. Erklärungsgrundlage bleibt aber das zentrale Einheitsprinzip der Seele. – Ein Organismus ist aber ein dezentriertes System, dessen Einheit allein auf dem Verhältnis der Interaktion, der Wechselseitigkeit seiner Teile beruht.

In »De anima« grenzt Aristoteles seine Auffassung von der Einheit des Lebewesens von einer älteren Harmonietheorie ausdrücklich ab. Dieser Theorie zufolge besteht die Seele selbst in der Harmonie der Elemente des lebendigen Körpers. Das zentrale Argument von Aristoteles gegen die Harmonietheorie ist sein Verständnis der Seele als eines Prinzips zur Initiierung von Bewegungen – von einer Harmonie, also der bloßen geordneten Mischung und Zusammensetzung der Elemente könne aber keine Bewegung ausgelöst werden.¹³ Nicht die besondere Konfiguration der Teile, sondern erst die Seele als ein eigenes »Lebens-, Einheits- und Bewegungsprinzip« (Perler 1996) macht die Lebewesen also zu dem, was sie sind.¹⁴ Durch diese Konzeption hat sich Aristoteles aber die Möglichkeit verstellt, den Zusammenhang zwischen körperlicher Organisation und Seele näher zu untersuchen. Es bleibt bei Aristoteles daher offen, wie die Verankerung der Seele, also des Prinzips der Lebendigkeit, im Körperlichen des Lebewesens vorzustellen ist – und es gibt insbesondere keine Hinweise darauf, dass er sie sich als Interaktion der Teile vorstellt.

Die Seele als das Prinzip der Lebendigkeit hat bei Aristoteles nicht direkt etwas mit der Gliederung des Körpers in Organe zu tun, und die zentrale Textstelle, die nahelegen scheint, dass Aristoteles die Seele versteht als Erfüllung (Entelechie) eines »natürlichen mit Organen ausgestatteten Körpers«, wie üblicherweise übersetzt wird (u.a. 1959 von W. Theiler)¹⁵, ist wohl besser so zu verstehen, dass der Körper insgesamt als Instrument der Seele dient.¹⁶ Denn an allen anderen 21 Stellen, an denen Aristoteles den Ausdruck »organisch« (»ὀργανικόν«) verwendet, wird er nicht in der Bedeutung »ausgestattet mit Organen«, sondern einfach im Sinne von »instrumentell, als Werkzeug« gebraucht.¹⁷ Die Auffassung, Aristoteles spreche an dieser Stelle von einem organischen

Körper (»corpus organicum«) im Sinne eines Körpers, der über Organe verfügt, wird bereits seit der Spätantike vertreten (Philoponos 6. Jh.: »ὁργανικὸν δὲ ἐστὶ τὸ ἔχον ὄργανα«).¹⁸ In der Scholastik heißt es bei Thomas von Aquin (in der Wiedergabe von Aristoteles): »dicitur corpus organicum, quod habet diversitatem organorum«¹⁹ (ähnlich auch F. Suárez 1574: »Dicitur autem corpus organicum, quod ex partibus dissimilaribus componitur«²⁰). Fast alle neuzeitlichen Übersetzungen schließen sich dieser Auffassung an.²¹

Erst unter dem Einfluss stoischer Lehren von der Wechselseitigkeit der Teile in einem Ganzen entwickeln sich in der Antike erste Ansätze für ein Verständnis von Organismen als Einheiten von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen. Ein wichtiges in diese Richtung weisendes Konzept wird ausgehend von der Medizin entwickelt: die *Sympathie*, also die Relation des Mitleidens (»συνπάθεια«) zwischen den Organen eines Lebewesens. Verwendung findet dieser Ausdruck bereits in den hippokratischen Schriften (↑Wechselseitigkeit), in terminologischer Bedeutung für die Physiologie erscheint er aber erst bei dem römischen Arzt Galen (»Die Teile des Körpers stehen zueinander in Sympathie, d.h. sie stehen übereinstimmend alle im Dienst eines Ergon«²²). Neben der Sympathie beschreibt Galen das Zusammenwirken der Teile in einem Organismus auch in anderen Metaphern, die auf den Organismusbegriff vorausweisen, so spricht er z.B. von einer *Symphonie*, die durch das Zusammenwirken aller Teile erhalten wird (»συνφωνία τῶν πραττομένων πάντων ἐστὶν εἰς τὴν διαμοῖν ἑαυτῆς«²³). Begründet wird damit ein funktionales Modell der Seele, in dem die Seelenteile in Wechselwirkung zueinander stehen (Siegel 1973: »The »soul« simply expressed the notion of the functional organization as another manifestation of the marvelous organization of nature at all levels of life«²⁴).

Das Konzept eines Organismus als einer Einheit aus vielfältigen Teilen wird in der Antike daran deutlich, dass im Griechischen häufig eine Bezeichnung im Plural erscheint (»γυῖα« oder »μέλα« für »Glieder«), wo in modernen Sprachen ein Singular steht (z.B. »Leib«, »Körper«).²⁵ Auf griechischen Gefäßen der geometrischen Zeit kommt dieses Verständnis in der Darstellung des menschlichen Leibs als stark gegliederter Körper zum Ausdruck (vgl. Abb. 352). Nicht die Kompaktheit, Zentriertheit und Einheit des Organismus, wie in einer modernen Kinderzeichnung, sondern die Addition und das Nebeneinander seiner Teile bilden in der frühgriechischen Abbildung das Wesentliche des Organismus.



Abb. 352. Zwei unterschiedliche Konzipierungen des menschlichen Körpers: links eine Kinderzeichnung aus dem 20. Jahrhundert, in der die Mitte und Einheit des Körpers betont ist, rechts eine antike Darstellung aus der geometrischen Periode der griechischen Kunst, die die Gliederung des Körpers und Abhebung der Teile voneinander hervorhebt (aus Snell, B. (1946/55). *Die Entdeckung des Geistes*: 23).

Soziale Metaphorik

In der Antike ist es oft der Vergleich mit einem Staatswesen, der das Konzept des Lebewesens als organisiertes System erläutert. Ähnlich wie ein soziales System, das aus sich wechselseitig bedingenden Rollen und Prozessen besteht, kann auch ein Lebewesen, verstanden als Organismus, als eine gegliederte, aus interdependenten Teilen bestehende Einheit vorgestellt werden. Am bekanntesten ist in diesem Zusammenhang die Fabel des Menenius Agrippa, die von der Niederschlagung eines Plebejeraufstandes in Rom handelt und in das ausgehende 5. Jahrhundert datiert werden kann, aber besonders in der Überlieferung durch Livius populär wurde²⁶. Der lebendige Organismus wird hier als Vorbild für den Staat empfohlen, weil sich in ihm die Gliedmaßen und inneren Organe wechselseitig wie Mittel und Zweck verhalten, insofern das eine dem anderen dient.

Weniger ausführlich, aber der Botschaft nach ähnlich beschreiben auch Platon²⁷ und Aristoteles²⁸ das Staatswesen als lebendigen Körper. Platon verwendet außer der Analogie von Organismus und Staat auch die zwischen Lebewesen und gelungener Rede, insofern diese »eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [»ἀλλήλοισι«] und gegen das Ganze [»ὅλῳ«] in einem schicklichen Verhältnis [»πρέποντα«] gearbeitet sind«²⁹. Der Vergleich von Lebewesen und Staatswesen wird zu einem beliebten Topos antiker Literatur und findet sich u.a. bei Cicero, Seneca, Marc Aurel und Paulus.³⁰ Meist steht dabei der Modellcharakter des natürlichen Organismus für den staatlichen im Mittelpunkt. Das Verhältnis der gegenseitigen Unterstützung (die Synergie) der Organe in einem Organismus wird als Vorbild für das menschliche Miteinander empfohlen: »Sind wir doch zum Zusammenwirken geboren, wie die Füße, die Hände, die Augenbrauen, die Reihen der oberen und unteren Zähne« (Marc Aurel)³¹.

Bei Aristoteles werden die systemtheoretisch-holistischen Komponenten in seiner Theorie der Lebewesen auch an einer Metapher deutlich, die er für die Arbeitsweise eines Lebewesens findet: Er vergleicht sie mit einer Stadt, in der es nicht eine zentrale Schaltstelle gibt, sondern lediglich ein Geflecht von miteinander in Beziehung stehenden Funktions-trägern: »Man hat aber anzunehmen, daß das Lebewesen gleichsam wie eine recht gut regierte Stadt eingerichtet ist. Denn auf der einen Seite bedarf man, wenn in der Stadt einmal die Ordnung hergestellt ist, in keiner Weise (mehr) eines besonderen Alleinherrschers, der bei jedem einzelnen Geschehnis zugegen sein muß, sondern jeder einzelne (Bürger) erfüllt seine Aufgaben, wie es angeordnet worden ist, und das eine geschieht nach dem anderen, entsprechend der Gepflogenheit; auf der anderen Seite geschieht in den Lebewesen genau dasselbe durch die Natur, und zwar dadurch, daß jeder einzelne (Teil), nachdem die Dinge so eingerichtet sind, von Natur aus imstande ist, seine Aufgabe zu erfüllen, so daß es nicht notwendig ist, daß in jedem einzelnen (Teil) Seele vorhanden ist, die übrigen Teile vielmehr, da sich die Seele im Zentrum des Körpers befindet, durch ihre natürliche Verbindung (mit ihr) leben und ihre (jeweilige) Aufgabe von Natur aus erfüllen.«³² An anderer Stelle betrachtet Aristoteles die Analogie von der anderen Seite und erläutert ein Staatswesen durch den Vergleich mit einem Organismus.³³

Lebewesen als dezentrierte Strukturen

Das Fehlen einer zentralen Instanz, auf die alle Funktionen bezogen sind, ist eine Konzeption des Lebewesens, die Aristoteles von Platon unterscheidet. In Platons Bild des Organismus gibt es eine Ausrichtung aller Funktionen auf eine einzige höchste Funktion, die er im Denken sieht. Aristoteles identifiziert im Gegensatz dazu verschiedene Seelenfunktionen, die er einander *nebenordnet* und durch ihren gegenseitigen Bezug zueinander charakterisiert (↑Funktion).³⁴ Ein Lebewesen ist für Aristoteles also in stärkerem Maße als für Platon eine dezentrierte Struktur. Er löst sich zwar nicht von der Seele als einem zentralen Prinzip der Einheit und Aktivität eines Lebewesens – durch die Betonung der Pluralität von Seelenteilen und der Interaktion von Teilen des Körpers verschiebt sich die Konzeption aber insgesamt von dem Bild einer zentralen Steuerung zu dem einer verteilten Kontrolle. Ansätze für die Vorstellung einer Wechselseitigkeit in der Beziehung der Teile eines Lebewesens zueinander zeigen sich in der Annahme von Kompensations- und Ausgleichsprinzipien. So heißt es an einer Stelle, dass in einem Organismus »die

Natur für jedes Übermaß eine Abhilfe sucht durch Beigabe seines Gegensatzes, damit eins das Übergewicht des andern ausgleiche.«³⁵ Dieser holistische Gedanke der wechselseitigen Kontrolle der Teile im Organismus weist voraus auf die »Gesetze der Organisation«, wie sie zu Beginn des 19. Jahrhunderts von den vergleichenden Morphologen formuliert werden (↑Morphologie).³⁶

In der nacharistotelischen antiken Auffassung wird den Lebewesen im Vergleich zu anderen Körpern eine besondere Form der Einheit zugeschrieben. Seit der mittleren Stoa werden drei verschiedene Arten von Körpern unterschieden: erstens zusammengesetzte Körper aus selbständigen Einheiten, wie Chöre oder Heere, zweitens Körper aus zusammengefügteten Teilen, wie Schiffe oder Gebäude, und drittens Körper, die im eigentlichen Sinne eine Einheit (»unitas«) bilden und von einem einheitlichen Prinzip durchdrungen sind (z.B. einer Seele oder dem Pneuma), wie Pflanzen oder Tiere.³⁷ Die Anerkennung der letzten Form der Einheit, der Einheit eines Lebewesens, führt K. Reinhardt 1921 auf Poseidonios zu Beginn des ersten vorchristlichen Jahrhunderts zurück. Nach Reinhardt ist mit dieser lebendigen Einheit eine Ablehnung atomistischer Standpunkte verbunden; in der organischen Einheit komme die »Organismenhaftigkeit der Elemente« zum Ausdruck.³⁸ Die Elemente gelten demnach nicht mehr als das Primäre und eigentlich Seiende, sondern neben und über ihnen wird die eigenständige Seinsstufe der Lebewesen anerkannt: »der Gegensatz zur Atomistik, durch den der Begriff der Organismenhaftigkeit aktuell herausgestellt wird, steckt virtuell schon in der Dreiteilung der Körper.«³⁹

Seit dem Spätmittelalter finden sich verstärkt Andeutungen einer Interpretation von Lebewesen als organisierte Systeme, deren Vermögen wesentlich auf der Interaktion der Teile beruhen. In Auseinandersetzung mit Aristoteles und in der Formulierung auf die späteren Organismuskonzepte vorausweisend beschreibt Marsilius von Padua den lebenden Körper 1324 als »zusammengesetzt aus bestimmten Teilen, die einander in einem festen Verhältnis zugeordnet sind und ihre Funktionen [opera] in wechselseitigem Austausch und in Beziehung auf das Ganze [mutuo communicantibus et ad totum] ausüben.«⁴⁰ Marsilius bezieht dies sowohl auf den lebenden Körper als auch auf die Gesellschaft.

Der gegliederte Aufbau eines Organismus wird bis in die Neuzeit aber wenig herausgearbeitet. Die Lebewesen gelten nicht selten als bloße »Klumpen« ohne innere Differenzierung.⁴¹ Insbesondere dualistische Theorien, die das Körperlich-Materielle streng

von dem Seelischen unterscheiden, tragen zu einer Stabilisierung dieser Auffassung bei.

Mechanistische Organismustheorien

Es ist daher nicht verwunderlich, dass materialistische Ansätze einen erheblichen Anteil an der Entwicklung der frühen Organismusmodelle haben. Indem sie auf die Seele als ein zentrales Organisations- und Regulationsprinzip der Lebewesen verzichten, sind sie darauf angewiesen, die komplexen Lebensfunktionen aus der Interaktion der Teile zu begründen. Terminologisch manifestiert sich diese Veränderung in der verstärkten Verwendung von Begriffen aus dem Handwerk und der Baukunst zur Beschreibung und Analyse von Lebensprozessen. So gebraucht G. Bruno Ende des 16. Jahrhunderts Metaphern aus dem Bereich der Architektur, wenn er vom Körper eines Lebewesens spricht (»composizione d'uno animale«; »architettura«; »edificio«).⁴² Eine der leitenden Metaphern wird daneben die der Uhr, die sich als Modell für Lebensvorgänge bereits 1266-73 bei Thomas von Aquin⁴³, 1632 bei R. Descartes⁴⁴ und 1689 bei J. Locke⁴⁵ findet (und als Modell für den Kosmos 1605 bei J. Kepler⁴⁶).

Die einflussreichste Position zur mechanistischen Deutung der Lebensprozesse entwickelt in den 1630er Jahren bekanntermaßen R. Descartes. Er beschreibt den Organismus als eine Einheit der Wechselwirkung seiner Teile. Es ist nach Descartes die besondere Anordnung der Organe, auf der die Lebensfunktionen beruhen (»ses fonctions suivent toutes naturellement, en cette machine, de la seule disposition de ses organes«).⁴⁷ Daher sei es »in keiner Weise erforderlich, hier für diese (die Maschine) eine vegetative oder sensitive Seele oder ein anderes Bewegungs- und Lebensprinzip anzunehmen als ihr Blut und ihre Spiritus [esprits], die durch die Hitze des Feuers bewegt werden, das dauernd in ihrem Herzen brennt und das keine andere Natur besitzt als alle Feuer, die sich in unbeseelten Körpern befinden [qui n'est point d'autre nature que tous les feux qui sont dans les corps inanimez]«.⁴⁸ Ausdrücklich betont Descartes an anderer Stelle die Einheit und Korrelation der Teile in einem lebenden Körper, die dessen Funktionen ermöglichen: »il est un, & en quelques façon indivisible, à raison de la disposition de ses organes, qui se raportent tellement tous l'un à l'autre, que lors que quelqu'un d'eux est osté, cela rend tout le corps defectueux«.⁴⁹

In seinem Maschinenmodell des Lebens (s.u.: *Mechanismus*) hat Descartes primär eine Erklärung der Bewegung von Organismen im Auge. Er schließt sich in der Fokussierung der Problemstellung also an

die antike Tradition an. Entgegen der antiken Tradition versucht er aber, die Selbstbewegung von Lebewesen nicht als Resultat der Wirkung einer Seele, sondern als Ergebnis rein mechanischer Kräfte zu interpretieren.⁵⁰ Er gewinnt seine Argumente dabei wesentlich aus dem Bezug auf die damalige Handwerkskunst, deren technische Apparate wie Uhren, Mühlen oder Springbrunnen als realistische Modelle für die Selbstbewegung von Tieren verstanden werden konnten. Der Organismus erscheint so als eine komplizierte Hydromechanik aus Quellen, Rohren, Poren, Stützbalken, Federn und Flaschenzügen. In dem bevorzugten Modell, der Uhr, ist es die spezifische *Anordnung* der Teile, die ihre wechselseitige Wirkung aufeinander zu einem Gefüge macht, das auf ein Ziel hin, das Anzeigen der Zeit, organisiert ist. Vor allem die durch Wechselwirkung von Teilen eines Ganzen hervorgerufene geordnete Bewegung scheint es zu sein, die die Uhr zu einem eingängigen Modell für die Bewegung von Organismen macht.

Dabei wird die Metapher der Uhr anfangs durchaus nicht als abwertend verstanden. Im 17. Jahrhundert erscheint die Uhr vielmehr als ein Modell für die Rationalität der Welt und wird nicht als Paradigma eines toten Dings verstanden.⁵¹ Über das Modell der Uhr können zentrale Merkmale der Lebewesen analysiert und erklärt werden, wie z.B. das zentrale Problem der ↑Selbstbewegung.⁵² Im 17. Jahrhundert entwickeln sich organisationstheoretische Modelle also gerade im Rahmen mechanistischer Ansätze; die Entgegensetzung von Organismus und Mechanismus ist dagegen erst eine Entwicklung des 18. Jahrhunderts.

Abgesehen davon, dass Descartes ausdrücklich auf eine Seele als Bewegungsursache (bei Tieren) verzichtet, ist seine Erklärung der Bewegung noch stark an den antiken Vorstellungen von Aristoteles und Galen orientiert. Denn nach der Ansicht Descartes' gibt es im lebenden Körper (des Menschen) ein zentrales – und insofern der Seele analoges – Organ, das die Bewegungen auslöst und koordiniert. Descartes schreibt der Zirbeldrüse diese Funktion zu (morphologisch ist sie dadurch ausgezeichnet, dass sie der einzige unpaarige Teil des Gehirns ist). Über sie werden nach Descartes kleine flüssige oder gasförmige materielle Körper, die so genannten *Lebensgeister* (»esprits animaux«), die, von den Sinnesorganen angeregt, über das Blut aus dem Körper in das Gehirn kommen, so im Gehirn verteilt, dass es zur Auslösung von Bewegungen kommt. Als Vermittler zwischen dem Gehirn als dem Ort der Auslösung bewusster Bewegungen und den Muskeln sieht Descartes die Nerven, die er sich als kleine Röhrchen vorstellt, in denen die Le-

bensgeister transportiert werden. Weil das Gehirn die zentrale Schaltstelle abgibt, lehnt Descartes konsequent die gehirunabhängige Eigenbewegung von Organen, wie z.B. dem Herzen ab. Er hält an dieser Lehre fest, auch nachdem W. Harvey 1628 in seiner Beschreibung des Blutkreislaufes eine autonome Bewegungsfähigkeit des Herzen nachweist.⁵³

Harveys Entdeckung ist für die weitere Entwicklung insofern von entscheidender Bedeutung, als mit ihr das strikt hierarchische Modell des Organismus, das auf der Vorstellung von einem Koordinationszentrum aller Bewegungen aufbaut, außer Kraft gesetzt wird. Mit Harveys Entdeckung des unabhängig vom Gehirn arbeitenden Systems des Blutkreislaufs ist ein entscheidender Schritt getan, der den Organismus nicht mehr durch den Bezug auf ein zentrales Organ verstehen lässt, sondern ihn vielmehr in ein Geflecht von miteinander verbundenen und funktional aufeinander bezogenen, aber trotzdem weitgehend autonom arbeitenden Untersystemen auflöst. Descartes vollzieht diesen Schritt jedoch nicht mit und beharrt auf einer zentralen Schaltstelle, die, als mechanisches Bauelement gedacht, an die Stelle der Seele tritt.

Im 17. Jahrhundert ist das Maschinenmodell der Lebewesen also nicht dem Organismusbild entgegengesetzt, sondern dient im Gegenteil nicht selten dazu, organismische Gedanken auszudrücken. Besonders deutlich wird dies bei K. Digby, der 1644 die Lebewesen (»living creatures«) ausdrücklich mit Maschinen (»engines«) vergleicht – diesen Vergleich wählt er aber, um gerade die Einheit des Heterogenen in einem Lebewesen zu formulieren: In den Lebewesen bestehe ebenso wie in Maschinen eine Verschiedenheit der Teile (»notable difference of partes«) und eine Unterordnung des einen Teils unter einen anderen (»subordinatio of one of them unto an other«). Digby spricht explizit von der »Harmonie« und »Vielfalt in einem Ding«, die nach der Trennung der Teile zerstört wird (»this variety should be in one thing; whose unity and being what it is, should depend of the harmony of the severall differing partes, and should be destroyed by their seperation«). Ausdrücklich formuliert Digby auch das Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Teile als eine Abhängigkeit, die die Einheit des Lebewesens begründet; er spricht von einer strengen *Korrespondenz* (»correspondence«) der Teile (»the one [part] not being able to subsist without the other, from whom he deriveth what is needefull for him; and again being so usefull unto that other and having its action and motion so fitting and necessary for it, as without it that other can not be«).⁵⁴ Als unmittelbarer Vergleich für die Wirkungsweise der Teile in einem Tier und in einer

Pflanze dienen Digby zwei Maschinen, die er auf einer Reise in Spanien gesehen hat. Bei der Maschine, die Digby an die Arbeitsweise eines Tierkörpers erinnert, handelt es sich um eine Münzprägemaschine in Segovia. Bei dieser Maschine würde wie bei einem Lebewesen das Ergebnis des Ganzen durch die geordnete Zusammenarbeit der Teile entstehen (»every one [part], requireth to be directed and putt on in its motion by an other; and they must all of them (though of very different natures and kinds of motion) conspire together to effect any thing that may be, for the use and service of the whole«).⁵⁵ Der Maschinenvergleich ermöglicht es Digby also gerade, ein Lebewesen als eine harmonische Einheit aus Teilen, die zu einem gemeinsamen Ziel zusammenwirken (»conspire«), zu beschreiben – ohne dass er ein steuerndes Zentrum annehmen muss. Durch die Interaktion der Teile folgen Maschine wie Organismus vielmehr einer Steuerung durch verteilte Kontrolle.

Die Euphorie in Bezug auf die Erklärungsmächtigkeit einer durch geschickte Anordnung bewirkten Organisation von Teilen in einem Ganzen wird nur durch ein Problem getrübt: Es bleibt ungeklärt, wie die Anordnung der Teile zu Stande gekommen ist, solange nicht ein menschlicher oder ihm analoger Designer angenommen wird.

In der sich in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts polemisch zuspitzenden Debatte zwischen den Mechanisten und Vitalisten ist die Argumentationslage insofern komplex, als die Mechanisten mit einem externen Designer argumentieren, die Vitalisten dagegen insofern ein stärker naturalistisches Programm verfolgen, als sie die besonderen Organisationskräfte in die lebenden Wesen selbst verlegen (allerdings werden die internen Formkräfte auch hier als abhängig von einem alles umfassenden Gott gedacht). Ausdrücklich zielt z.B. H. More 1659 darauf, das belebende Prinzip nicht von der Materie zu trennen, sondern es in ihr selbst zu verankern. More nimmt daher eine *plastische Kraft* (»Plastical Power«) an, die die vorbereitete Materie zu Leben organisiert (»organizing duly-prepared Matter into life«) (↑Organisation).⁵⁶ In ähnlicher Weise postuliert Mores Cambridger Kollege R. Cudworth eine *plastische Natur* (»plastic nature«), die zunächst als ein allgemeines Prinzip der Natur angenommen wird, sich in der Folge aber immer mehr zu einer Pluralität von *plastischen Naturen*, die Lebewesen als einzelnen Naturkörpern eigen sind, konkretisiert.⁵⁷ J.B. van Helmont bringt zur gleichen Zeit die Vorstellung des Organismus als eines harmonischen Systems aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen gegen eine rein mechanische Betrachtung der Lebewesen, wie sie in den Schriften

Descartes’ propagiert wird, in Stellung.⁵⁸ Die ↑Regulation der organischen Prozesse erfolgt nach van Helmont durch eine zentrale interne Kraft der Lebewesen, den *Archeus*.⁵⁹ In ähnlicher Weise argumentiert am Ende des 17. Jahrhunderts auch der Vitalist G.E. Stahl – und führt im Rahmen dieser Argumentation den Terminus ›Organismus‹ ein (s.u.).

Allmählich tritt seit Mitte des 17. Jahrhunderts das Konzept des Organismus an die Stelle, die bis dahin von der Vorstellung einer Seele eingenommen wird.⁶⁰ Nicht mehr der unanalysierte, aus der Antike übernommene Begriff der Seele wird für die spezifisch organischen Vermögen verantwortlich gemacht, sondern die wechselseitige Wirkung von Teilen innerhalb eines geordneten Ganzen. Ausdrücklich spricht der Botaniker J. Jungius Mitte des 17. Jahrhunderts den Pflanzen eine Seele ab, weil ihre Lebensleistung sich allein aus Anordnung und Bau der Teile erklären ließen (»vero organisatio sola sufficiat«).⁶¹

Bemerkenswert ist aber auch, dass viele der Forscher der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts, die Organismen untersuchen, keine reine Mechanisten in direkter Nachfolge Descartes’ sind, sondern dem mechanistischen Programm nur hinsichtlich ihrer Untersuchungsmethoden und Erklärungsstrategien folgen, in ontologischer Hinsicht aber weiterhin von einer besonderen Stellung der Organismen ausgehen, indem sie ihnen eine besondere substantielle Form im Sinne Aristoteles’, eine »plastische Natur« oder einfach weiterhin eine Seele zuschreiben (vgl. Tab. 215; ↑Leben).⁶²

»Organische« und »organisierte Körper«
Zur terminologischen Bezeichnung von Organismen erscheint seit der Antike der Ausdruck **organischer Körper** (»corpus organicum«). Er findet sich bereits im 4. Jahrhundert bei Chalcidius, und zwar in der Wiedergabe einer aristotelischen Auffassung (»Anima est prima perfectio corporis naturalis organici possibilitate vitam habentis«⁶³; bei Aristoteles: »σώματος φυσικόν ὀργανικόν«⁶⁴). In griechischen Schriften erscheint die Formulierung ›organischer Körper‹ (»σῶμα ὀργανικόν«) um die Zeitenwende (bei Philon von Alexandria).⁶⁵ Zu einem festen Ter-

		ontologische Eigenständigkeit (Ablehnung eines universalen ontologischen Mechanizismus)	
		ja	nein
methodologische Eigenständigkeit (Ablehnung eines universalen explanativen Mechanizismus)	ja	<i>Aristoteles</i> Hylemorphismus	<i>Kant</i> methodologische Autonomie mechanische Konstitution
	nein	<i>Mechanovitalisten des späten 17. Jh., z.B. Borelli, Régis</i> vitalistische Konstitution mechanische Erklärungen	<i>Descartes</i> Tiere und Pflanzen als Maschinen

Tab. 215. Kreuzklassifikation von Standpunkten zur ontologischen und methodologischen Eigenständigkeit von Lebewesen.

minus entwickelt sich ›organischer Körper‹ (»corpus organicum«) in der Scholastik; er wird u.a. von Thomas von Aquin verwendet (wiederum in der Wiedergabe von Aristoteles: »dicitur corpus organicum, quod habet diversitatem organorum«⁶⁶).

Thomas von Aquin gebraucht vereinzelt auch bereits die Formulierung **organisierter Körper** (»corpus organizatum«), die er weitgehend synonym mit ›organischer Körper‹ verwendet (»Est autem propria materia animae corpus organizatum: est enim anima entelechia corporis organici physici potentia vitam habentis«).⁶⁷ Bis ins 17. Jahrhundert wird der Ausdruck aber wenig verwendet. Er erscheint Ende des 16. Jahrhunderts vereinzelt bei dem spanischen Spätscholastiker F. Suárez (»ut, organizato tali corpore, Deus in illo talem animam creet«).⁶⁸

Bei Suárez und auch im gesamten 17. Jahrhundert wird ein organisierter Körper noch nicht mit einem Lebewesen gleichgesetzt. Das Organisiertsein geht vielmehr der Beseelung sachlich und zeitlich voraus: Erst nach Bildung der Organisation kann ein Körper eine Beseelung, also das Leben, erhalten (Suárez ist der Ansicht, »daß Gott, wenn ein so beschaffener Körper organisiert ist, in ihm eine so beschaffene Seele erschafft«⁶⁹).

Um die Mitte des 17. Jahrhunderts etabliert sich der Ausdruck ›organisierter Körper‹ im wissenschaftlichen Sprachgebrauch (More 1642: »Here dare I not define’t, th’Entelechy/ of organized bodies. For this life,/ This centrall life, which men take souls to be,/ Is not among the beings relative«⁷⁰; Boyle 1666-67: »Organiz’d Bodies«⁷¹; Anonymus 1670: »the Soul of man is something else, than the Organized Body in due motion«⁷²; Leibniz 1687: »creatures [...] organisées«⁷³; Locke 1789: »organiz’d bodies, which are propagated by Seed«⁷⁴). Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts bezeichnet ›organisierter Körper‹ auch

anorganische strukturierte Gebilde wie z.B. Salze. Bevor sich der Ausdruck ›Organismus‹ Anfang des 19. Jahrhunderts allgemein durchsetzt, bildet im 18. Jahrhundert ›organisierter Körper‹ die geläufige wissenschaftliche Bezeichnung für ein Lebewesen – angefangen mit der nicht-terminologischen Verwendung bei S. Clarke (1706-08: »organized Body of a chicken«⁷⁵) und L. Bourguet (1729: »corps organisé«⁷⁶).

Gassendi: Seele als Organisation

Die Transformation von der Beseelung zur ↑Organisation als Leitkonzept zum Verständnis des lebendigen Körpers vollzieht sich im 17. Jahrhundert nicht immer unter expliziter Verwendung der Organisationsbegrifflichkeit. So zielt auch P. Gassendi in diese Richtung, wenn er im Anschluss an den epikureischen Atomismus der Antike die Seele der Tiere – die *anima* oder Empfindungsseele im Gegensatz zum *animus* oder der Vernunftseele des Menschen – als Prinzip ihrer Organisation versteht.⁷⁷ 1658 bestimmt Gassendi die Seele der Tiere als Prinzip ihrer Wärme und Aktivitäten (»in animali agendi principium«). Die Seele wird dabei als eine materielle Entität verstanden, die über den Körper der Lebewesen verteilt ist und die besondere Anordnung und Symmetrie zwischen den Teilen bedingt (»videri ergo [...] esse Animam substantiam quandam tenuissimam, ac veluti florem materiæ, cum speciali dispositione, habitudine, & symmetria partium intra ipsam massam crassiorum corporis degentium«).⁷⁸ Die Seele ist also unmittelbar an die körperliche Struktur der Lebewesen gebunden und wird als allgemeines Lebensprinzip bestimmt (»Anima nihil esse aliud, quàm accensa quædam intra animalis corpus flammula, quæ sit vegetationis, sensus, aliarumque omnium vitalium actionum principium«).⁷⁹ Sie wird in der Fortpflanzung von einem Tier zu seinen Nachkommen weitergegeben. Im Gegensatz zu Descartes verzichtet Gassendi also nicht auf das Konzept der Seele für die Beschreibung der Tiere; er hat aber ein vollständig materialistisch-organisationstheoretisches Verständnis von ihr.

Stahl: Organismus als Lebensprinzip

Vom späten Mittelalter bis in die Frühe Neuzeit wird der Ausdruck ›Organismus‹ offenbar überhaupt nicht verwendet. Erst am Ende des 17. Jahrhunderts taucht er vereinzelt wieder auf, und zwar im Kontext medizinischer und biologischer Gelehrtdiskurse. Der erste, der das Wort in diesem Zusammenhang verwendet, ist der Hallenser Arzt G.E. Stahl, beginnend mit einigen Schriften aus dem Jahr 1684, so in einer

Dissertation zu den Krankheiten innerer Organe (»De officio, & sine organico Intestinorum, seu Organismi eorum Formali«⁸⁰) und einer anderen zur Physiologie von Blut und Samen (»super sanguinis in sui multiplicatione organismum stabilito«⁸¹). Stahl verwendet den Begriff des Organismus für die zweckmäßige Ordnung eines lebendigen Körpers. Er nennt diese Ordnung einen »formalen Organismus«. Der Organismus ist für Stahl damit ein Prinzip der Ordnung von materiellen Körpern – er wird aber nicht als Gattungsname für diese Körper selbst verwendet; diese bezeichnet Stahl der Tradition gemäß als ›organische Körper‹ (»corpora organica«).⁸² In späteren Schriften gebraucht Stahl den Ausdruck ›Organismus‹ häufiger und nimmt eine systematische Abgrenzung von ›Organismus‹ und ›Mechanismus‹ vor, wobei der Organismus als das für die Lebewesen kennzeichnende Ordnungsprinzip bestimmt wird.⁸³

Das Verhältnis der Teile in einem Körper als Organismus bestimmt Stahl als eine Anpassung der Formen (»aptatio configurationis«) und ein dynamisches Zusammenwirken des einen Teils mit den anderen (»cum aliis partibus cohaerens, conspirans, atque communicans«).⁸⁴ Die Teile in einem Organismus würden wechselseitig und gemeinsam (»mutua et socia«) zusammenhängen.⁸⁵ Quelle der Kraft im Körper sei eine organische oder vielmehr organisierende Kraft (»energiam simpliciter organicam (seu potius organizantem)«), die den Körper als ein Instrument benutze.⁸⁶ Also nicht nur der Körper, sondern auch die steuernde Kraft, d.h. die Seele, bildet für Stahl eine organische Einheit. Die komplexen Vermögen des Ganzen würden sich aus einem Zusammenspiel vitaler Akte (»actuum vitalium talis concursus«) ergeben.⁸⁷ Wie die Lenkung des materiellen Körpers durch die immaterielle Seele aber genau erfolgen kann, hält Stahl für eine Frage, die unlösbar (»insolubilis«) ist.⁸⁸

Für Stahl ist ein Organismus eine auf einen Endzweck ausgerichtete Einrichtung. Nicht nur die natürlichen Lebewesen, auch die vom Menschen konstruierten Apparate bezeichnet er als Organismen. Stahl räumt ein, dass auch im lebenden Körper viele Erscheinungen auf einer mechanischen Bewegung beruhen. Den mechanischen Körpern fehle aber eine innere Ordnung und Ausrichtung der Teile auf ein gemeinsames Ziel (»destinatio«, »ordo«, »applicatio« und »directio«).⁸⁹ Diese Ordnung schreibt Stahl einem inneren Prinzip des Organismus zu, von dem er sagt, dass es die Bewegungen »dirigierte, disponierte, regierte und steuerte«.⁹⁰ Als den Endzweck der Bewegungen eines Organismus gibt Stahl die Erhaltung des Körpers an.⁹¹

Die Einführung des Organismusbegriffs durch Stahl ist für den Ansatz seiner Physiologie bezeichnend, insofern Stahl den lebendigen Körper als eine Einheit der Interaktion von Teilen beschreibt – und sich damit von einer Tradition löst, die einzelnen Elementen des Körpers eine für die Lebendigkeit des Ganzen zentrale Stelle zuschreibt.⁹² Auch die Seele, die der vermeintliche Vitalist Stahl als Prinzip der Lebendigkeit annimmt, ist nicht als ein zur Materie hinzukommender isolierbarer Faktor zu verstehen, sondern als ein dem Körper der Lebewesen inhärentes Moment. Mittels der Beseelung werden die Körper der Lebewesen von einer passiven Materie zu integrierten und aktiven Organismen. Stahls Ablehnung eines Körper-Seele-Dualismus und seine Betonung der Einheit von beiden ist auf seine Rezeption der deutschen mystisch-spiritualistischen Tradition zurückgeführt worden.⁹³

Leibniz: Organismus als Ordnung

Auch G.W. Leibniz verwendet den Ausdruck ›Organismus‹ (auf Französisch und Latein) in einem physiologischen Sinne, aber ebenso wie anfangs Stahl noch nicht in Form eines konstanten Begriffs.⁹⁴ Einige Stücke, in denen bei Leibniz das Wort auftaucht, sind nicht datiert⁹⁵, der erste datierte Nachweis stammt aus einem Brief aus dem Jahr 1687 (›la machine ou l'organisme c'est à dire l'ordre leur est comme essentiel jusque dans les moindres parties‹)⁹⁶. Meist gebraucht Leibniz den Begriff des Organismus allgemein im Sinne von ›Ordnung‹. In einem Brief an Lady Masham, die Tochter des Cambridger Neuplatonikers R. Cudworth, aus dem Jahr 1704 beschreibt er den ›Organismus‹ als die Ordnung und das Kunstwerk, die etwas Wesentliches der Materie seien, so wie sie von Gott eingerichtet wurde (›l'Organisme, c'est à dire l'ordre et l'artifice est quelque chose d'essential à la matière produite et arrangée par la sagesse souveraine‹⁹⁷). Auch leblose Gegenstände können nach Leibniz also offenbar Organismen sein, oder besser: einen Organismus haben, insofern sie eine Ordnung aufweisen. Später wiederholt Leibniz diese Bestimmung: Ein ›lebender Organismus‹ ist für ihn ein ›göttlicherer Mechanismus‹ (als ein Artefakt), der sich bis in seine unendlich kleinen Teile erstreckt (›Et nihil aliud organismus viventium est quam diviniior mechanismus in infinitum subtilitate procedens‹).⁹⁸ Das Wesen des Organismus besteht nach Leibniz demnach in der (durch Gott erzeugten) hierarchischen Ordnung der Teile eines Körpers. Im Unterschied zu den bloß oberflächlich geformten Körpern, wie den künstlichen Maschinen des Menschen, seien auch die kleinsten Teile des natürlichen

Organismus wiederum gestaltete Maschinen.⁹⁹ An anderer Stelle heißt es, dass die organischen Teile eines Organismus selbst wieder organisiert seien und also quasi als kleine Organismen verstanden werden könnten (›corps organiques enveloppés les uns dans les autres‹).¹⁰⁰ Eine ähnliche Ansicht hat später G.L.L. Buffon: Er bezeichnet sowohl den Organismus – zusammengesetzt aus organischen Molekülen – als auch eine Gemeinschaft von Organismen (z.B. einen Bienenstaat) als eine zusammengesetzte Einheit (›assemblage‹).¹⁰¹ Für Leibniz sind Organismen aber ausdrücklich Mechanismen, in denen alles nach natürlichen Gesetzen verläuft. Leibniz spezifiziert Organismen also nicht über besondere Lebenskräfte, sondern allein über ihre unendliche Komplexität und hierarchische Ordnung. Ausdrücklich setzt er sich von dem Postulat einer besonderen ›plastischen Natur‹ der Organismen durch R. Cudworth und H. More ab (›je n'ay pas besoin de recourir avec M. Cudworth à certaines *Natures Plastiques* immatérielles‹¹⁰²). ›Organismus‹ ist für Leibniz daher kein Begriff mit metaphysischem Anspruch, sondern allein ein Konzept zur Bezeichnung komplexer natürlicher Körper¹⁰³; ein mikrophysikalisches, nicht ein metaphysisches Konzept¹⁰⁴. Rätselhaft sei nicht die besondere Formation von Organismen, sondern allein ihre Entstehung: ›quant à la formation des plantes et des animaux, il n'y a rien qui tienne du miracle, excepté le commencement des choses. L'organisme des animaux est un mechanisme qui suppose une préformation divine: ce qui en suit, est purement naturel, et tout à fait mécanique‹.¹⁰⁵

Die Ausdrücke ›Organismus‹ und ›Organisation‹ verwendet Leibniz als weitgehend äquivalent und tauscht sie in einigen Texten (z.B. den zwei Versionen des Briefs an Arnauld) direkt gegeneinander aus.¹⁰⁶ ›Organismus‹ ist daher für Leibniz nicht die Bezeichnung für einen einzelnen konkreten Naturkörper oder der generische Name für einen Typ von Körpern, sondern eine abstrakte Ordnungsform der Materie: In diesem Sinne schreibt er, die Teile der Welt seien von *einem* Organismus erfüllt (›pleines d'organisme‹¹⁰⁷), und nicht von Organismen im Plural. – Weil sich Leibniz auch die Teile des Organismus als organisiert vorstellt, gibt es in seiner Konzeption keinen Tod des Organismus; der Tod stellt allein eine Auflösung des Organismus in seine Elementarorganismen dar (↑Tod).

Über die Frage der Unterscheidung von Organischem und Anorganischem entfaltet sich eine Kontroverse zwischen Leibniz und Stahl. Stahl argumentiert dabei für eine Trennung der beiden Bereiche, insofern anorganische Körper nach seiner Meinung

aus Zufälligkeit entstehen, organische aber aus einer zweckgerichteten Notwendigkeit; Leibniz entwickelt dagegen sein Verständnis der organischen Körper aus mechanistischen Prinzipien und sieht sie selbst als komplexe Gefüge von Mechanismen.¹⁰⁸

Grew: Organismus als Disposition zum Leben

Die frühen Verwendungen des Ausdrucks ›Organismus‹ verlaufen nicht – ebenso wenig wie die Verwendungen von ›Organisation‹ – parallel zur Kennzeichnung von etwas als ›Lebewesen‹: N. Grew versteht unter einem ›Organismus‹ 1701 eine »natürliche Struktur« einer Masse von Fasern, die nicht mit Leben ausgestattet ist (»Endowed with Life«).¹⁰⁹ Der organisierte Körper für sich lebt nach Grew noch nicht (»Body cannot be Vital«).¹¹⁰ Die besondere Disposition des Körpers macht lediglich den Eingriff eines Lebensprinzips (»Vital Principle«) möglich, die den ›Organismus eines Körpers‹ zu einem Lebewesen formt und als Grund hinter den organischen Aktivitäten und Transformationen steht.¹¹¹ Neben dem Organismus eines Körpers als Ganzem (»Organism of a Body«¹¹²) nennt Grew auch die gegliederten Organe dieses Körpers einen Organismus (z.B. »Organism of the Eye«¹¹³ oder »Organism of every part of the Brain«¹¹⁴). Bei Grew ist der Organismus also noch nicht die Entität, der eigentlich Leben zukommt, sondern nur die körperliche Seite der materiellen Ordnung eines Lebewesens. Zu einem Lebewesen wird diese körperliche Ordnung in der Konzeption Grews erst durch ein hinzutretendes »vitalis Prinzip«. In dieser dualistischen Auffassung des Lebewesens ist Grew stark von den Cambridger Platonisten H. More und R. Cudworth beeinflusst (↑Organisation).¹¹⁵

Vereinzelter Gebrauch im 18. Jahrhundert

Zu einem regelmäßig verwendeten Terminus entwickelt sich der Ausdruck ›Organismus‹ im gesamten 18. Jahrhundert noch nicht. Er wird bis zur Jahrhundertmitte nur sehr vereinzelt gebraucht, z.B. 1729 von L. Bourguet und 1749 C. von Linné¹¹⁶, und steht meist für eine Ordnungsform der Materie, die für die Lebewesen kennzeichnend ist.

Im Werk des englischen Botanikers J. Evelyn erscheint das Wort ›Organismus‹ noch nicht in der ersten Auflage von 1664 seines Buchs ›Sylva‹ über Waldbäume, die lange Zeit als erster Nachweis des Wortes galt, sondern erst (im Plural) in der erweiterten vierten Auflage aus dem Jahr 1706: »so astonishing and wonderful is the Organisms, Parts and Functions of Plants and Trees, that some have [...] attributed Animal Life to them, and that they were living creatures«¹¹⁷. Das Konzept des Organismus steht bei Evelyn im Kontext

einer präformistischen Vorstellung von der Entwicklung der Pflanzen: Das Wort bezeichnet eine spezifische Ordnung (»perfect order«), die in den Samen (»grains«) enthalten ist und aus der ein Baum hervorgeht (»brings forth«).¹¹⁸ Insgesamt hält der für die Entwicklungsbiologie zentrale Streit des 18. Jahrhunderts über die Bildung der organischen Formen durch bloße Entfaltung eines im Keim bereits Angelegten (*Präformation*) oder durch sukzessive tatsächliche Neubildung von Strukturen (*Epigenese*) (↑Entwicklung) auch Implikationen für den Organismusbegriff. Denn in der Präformationsvorstellung wird die Einheit des Organismus betont, in der Epigenese dagegen wird er eher als eine Summe von Merkmalen entworfen, als ein *Eigenschaftsaggregat* (↑Form).¹¹⁹

Im 18. Jahrhundert bildet sich der Organismusbegriff im Zuge der Ausdifferenzierung der Naturwissenschaften und der Emanzipation einer Wissenschaft des Lebendigen, die sich seit Ende des Jahrhunderts ↑Biologie nennt. Ein wichtiger Faktor im Verständnis der Lebewesen als Organismen sind die Fortschritte der Mikroskopiertechnik, die den hochstrukturierten Feinbau der Lebewesen offenbaren. Mit den mikroskopisch gewonnenen Erkenntnissen zur inneren Differenzierung der Organismen ergibt sich die besondere Bestimmungsaufgabe, einen organischen Körper als eine Einheit zu sehen, die doch aus vielen, gegeneinander beweglichen und aufeinander funktional bezogenen Teilen besteht. Das Wort ›Organismus‹ löst dabei die ältere Terminologie von Maschine und Mechanismus ab. Im 17. Jahrhundert sind diese Konzepte noch nicht einander entgegengesetzt, sondern methodisch aufeinander bezogen: Die mechanischen Wirkungen der Teile erklären die Phänomene des Lebens eines Organismus. Die Vorstellungen Descartes' und LaMettries, aber auch von Leibniz zielen auf eine einheitliche Wissenschaft des Mechanischen, die Belebtes und Unbelebtes gleichermaßen umfasst. Die methodische Differenzierung dieser zwei Bereiche vollzieht sich erst im Laufe des 18. Jahrhunderts.

Mit der Kennzeichnung der Lebewesen als ›Organismen‹ ergibt sich auch die Notwendigkeit, die nicht-lebendigen Körper der Natur terminologisch neu zu benennen. Als Gegenbegriff zum Konzept der organisierten Wesen etabliert sich im Französischen die Rede von den *rohen Körpern* (»corps bruts«). So unterscheidet G.L.L. Buffon 1749 klar zwischen einer organisierten Materie (»matière organisée«) auf der einen Seite – dieser entspricht in der Terminologie Buffons die lebende Materie (»matière vivante«)¹²⁰ – und der rohen Materie (»matière brute«) (der Mineralien) auf der anderen Seite, die ohne Organi-

sation (»sans organisation«) bestehe (↑Organisation: Tab. 213).¹²¹ In analoger Weise differenziert C. de Bonnet 1764 zwischen den *rohen oder unorganisierten Wesen* (»êtres bruts ou in-organisés«) und den *organisierten Wesen* (»êtres organisés«).¹²² Letztere teilt er weiter in die drei Gruppen der unbeseeelten, beseeelten und vernünftigen, entsprechend den drei »Reichen« von Pflanzen, Tieren und Menschen.

Französische Biologen des 19. Jahrhunderts, so z.B. J.B. de Lamarck schließen sich dieser Terminologie an. Die Bezeichnungen für Lebendiges haben sich damit insgesamt verschoben, weil das Adjektiv »brutus« (lat. »schwerfällig, stumpfsinnig«) seit der Antike primär auf die Tiere im Gegensatz zu den Menschen bezogen wird (↑Tier).¹²³ Im Französischen ist »brut« in der Verbindung mit Tieren seit dem 13. Jahrhundert belegt. Descartes bezeichnet die Tiere wiederholt als »brutum« – wohl auch, um ihnen den Titel des Beseelten, des *animal*, nicht zuzugestehen. Vom 17. bis zum 18. Jahrhundert, von Descartes zu Buffon, erfolgt also eine Verschiebung des Rohen von den Tieren und Pflanzen zum Leblosen, und damit eine Ausgliederung des Rohen und Stumpfsinnigen aus dem Bereich des Lebendigen.

Der erste Nachweis im Deutschen für das Wort »Organismus« stammt aus dem Jahr 1739 und erfolgt damit ein halbes Jahrhundert später als die erste Verwendung im Lateinischen, Französischen und Englischen (»Wird doch auch der Organismus vom Menschen an bis aufs verächtlichste und kleinste Gewürme, und von den Zoophytis bis auf die geringsten Pflanzten immer einfacher«).¹²⁴ Als ein Grund für die späte Einführung im Deutschen kann der starke Einfluss der Wolffschen Philosophie in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts und die Ablehnung der Stahlischen Organismuskonzeption durch Wolff gesehen werden. In dem noch unter starkem Einfluss der Philosophie Christian Wolffs geschriebenen Wörterbuch von J.H. Zedler wird ein Organismus definiert als »die Einrichtung der Theile eines organischen Körpers« (vgl. Tab. 216).¹²⁵ Jeder Organismus sei auch ein Mechanismus, weil dieser im Allgemeinen die Einrichtung der Teile eines beliebigen Körpers (also auch eines nicht-organischen) betreffe. Organismen sind nach dem Zedler also besondere Formen von Mechanismen; unterschieden wird (im Anschluss an L. Bourguets »mécanisme organique«¹²⁶) ein organischer Mechanismus (»Organicus Mechanismus«) von einem nicht-organischen Mechanismus (»Non-Organicus Mechanismus«). Damit wird das cartesianische Programm der Erklärung organischer Funktionen mittels mechanischer Modelle betont. Wortgeschichtlich ist für das Deutsche entweder eine

Entlehnung aus dem Französischen oder eine direkte Übernahme aus dem Lateinischen denkbar (z.B. von Leibniz oder Stahl).¹²⁷ Mit der Aufgabe des Lateinischen als Sprache der Gelehrten in der Mitte des 18. Jahrhunderts entstand für das Deutsche und für das Französische etwa gleichzeitig die Aufgabe, eine Entsprechung für das lateinische »corpus organicum« bzw. »organismus« zu finden.

Organisation und Lebendigkeit

Verbreitet ist nach Leibniz die Auffassung von Materie als immer schon in sich organisiert. Diese Auffassung findet ihren Ausdruck in den Darstellungen L. Bourguets aus dem Jahr 1729, in der er insbesondere regelmäßig geformte Kristalle als organisierte Körper beschreibt. ↑Organisation« ist hier ein Konzept, das die gesamte Natur charakterisiert und damit nicht im Sinne einer scharfen Abgrenzung von belebter und lebloser Materie fungieren kann. Nicht nur die Lebewesen, sondern selbst ihre Teile ebenso wie alle anderen Naturkörper sind nach Bourguet organisiert: »tout est organisé dans la matiere«.¹²⁸ Auch die Seele ist für Bourguet organisiert; sie bildet außerdem den zentralen Bezugspunkt aller Lebensprozesse: Nur durch ihren Bezug zur Seele würden die Lebensprozesse zu einer Einheit, ebenso wie eine Armee nur durch die Befehle eines Generals erst zu einer Einheit würde.¹²⁹ Obwohl »Organisation« bei Bourguet also ein universales Prinzip ist, erscheint die Organisation der Lebewesen doch nicht als eine Selbstorganisation, sondern als eine Fremdorganisation, die ihren Ursprung nicht in der körperlichen Ordnung selbst, sondern in der Seele hat.

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts ändert sich die wissenschaftliche Beschäftigung mit den Lebewesen grundlegend. Diese Änderung betrifft an zentraler Stelle die Konzipierung von Lebewesen als organisierte und dynamische Systeme. Nicht mehr die beschreibenden Disziplinen der Biologie, etwa die *Morphologie*, *Anatomie* oder *Systematik*, sondern *physiologische* Untersuchungen, die Organismen als besondere kausale Systeme konzipieren, rücken in den Mittelpunkt der Beschäftigung mit den Lebewesen. Organismen werden nicht mehr verstanden als Ergebnis einer Formung von außen, durch Gott, eine immaterielle Seele oder eine Lebenskraft, sondern vielmehr als Körper, deren Eigenschaften aus einer internen Dynamik bedingt sind und sich auch daraus erklären lassen. Für diese interne Dynamik wird es üblich, die Bezeichnung »Organisation« zu verwenden. Auf eine knappe Formel gebracht, kann man daher sagen: Das Konzept der Organisation tritt an die Stelle der Seele als dem zentralen Lebensprinzip.

»[Es besteht eine Analogie von Lebewesen und gelungener Rede, insofern diese wie jene] eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [ἀλλήλοις] und gegen das Ganze [ὅλῳ] in einem schicklichen Verhältnis [πρέποντα] gearbeitet sind« (Platon, Phaidros 264c).

»Man hat aber anzunehmen, daß das Lebewesen gleichsam wie eine recht gut regierte Stadt eingerichtet ist. Denn auf der einen Seite bedarf man, wenn in der Stadt einmal die Ordnung hergestellt ist, in keiner Weise (mehr) eines besonderen Alleinherrschers, der bei jedem einzelnen Geschehnis zugegen sein muß, sondern jeder einzelne (Bürger) erfüllt seine Aufgaben, wie es angeordnet worden ist [...]; auf der anderen Seite geschieht in den Lebewesen genau dasselbe durch die Natur« (Aristoteles, De motu animalium 703a-b).

»[Ein lebender Körper ist] zusammengesetzt aus bestimmten Teilen, die einander in einem festen Verhältnis zugeordnet sind und ihre Funktionen [opera] in wechselseitigem Austausch und in Beziehung auf das Ganze [mutuo communicantibus et ad totum] ausüben« (Marsilius von Padua 1324, 29; I, 1, §3).

»[Le corps] est un, & en quelques façon indivisible, à raison de la disposition de ses organes, qui se raportent tellement tous l'un à l'autre, que lors que quelcun d'eux est osté, cela rend tout le corps defectueux« (Descartes 1649, 351).

»Un corps organisé contient une infinité de parties qui dépendent mutuellement les unes des autres part rapport à des fins particulieres, & qui doivent être toutes actuellement formées pour pouvoir jouer toutes ensemble« (Malebranche 1674-75, II, 57 (II, 6, 4)).

»[U]nder one Skin there should be such infinite variety of Parts, variously mingled, [...] that they do all Friendly conspire, all help and assist mutually one the other, all concur in one general End and Design, the good and preservation of the whole« (Ray 1691, 216).

»Erat corpus Organicum ex diversis planè partibus compositum [...] & sic harum partium actiones ab invicem dependent« (Boerhaave 1727, 3).

»Organismus, ist nichts anderes, als die Einrichtung der Theile eines organischen Körpers. Er ist wenig oder gar nicht von dem Mechanismo unterschieden« (Zedler 1740, 1868).

»[Dans un corps vivant] toutes [les parties] concourent à former un corps assez solide, et chacune cependant a son action particulière à part [...] lorsqu'elles conspireront toutes à se serrer, à s'embrasser mutuellement et dans l'ordre et les proportions requises, elles composeront un tout [...]; les organes du corps sont liés les uns avec les autres; ils ont chacun leur district et leur action« (Bordeu 1751, I, 187).

»Les corps animés étant une espece de cercle dont chaque partie peut être regardée comme le commencement, ou être prise pour la fin, ces parties se répondent, & elles tiennent toutes les unes aux autres« (Tarin 1754, 1046).

»Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesamt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen« (Kant 1790/93, 373).

»Un être vivant est un corps naturel, organisé, composé de diverses sortes de parties qui agissent et réagissent les unes sur les autres, sont tenues plus ou moins en mouvement, soit par les suites même de leur action réciproque, soit par une cause extérieure« (Lamarck 1797, 249f.).

»Toutes ses [d.i. des Organismus] parties ont une action réciproque les uns sur les autres, et concourent à un but commun, qui est l'entretien de la vie« (Cuvier 1798, 5).

»Organismus ist ein bestehender Kreis von Wechselwirkungen« (Wagner 1803, 472).

»Ein Organismus ist ein in sich geschlossenes Ganzes mannichfaltiger, einander gegenseitig bestimmender Bildungen und Thätigkeiten, welches in jedem seiner einzelnen Theile den Charakter des Ganzen in sich trägt, und bey stetem Wechsel der Erscheinungen seinen eigenthümlichen Charakter continuirlich behauptet« (Burdach 1810, 67).

»Ein individual, totaler, in sich geschlossener, durch sich selbst erregter und bewegter Körper, heißt Organismus« (Oken 1810, 10).

»Den Inbegriff einer gewissen Anzahl zusammengesetzter, mit einander verknüpfter, gegenseitig auf einander wirkender, und durch ihr gemeinsames Wirken einander thätig und wirksam erhaltender Apparate, welche gerade durch ihre gegenseitige harmonische Zusammenwirkung einem allgemeinen großen Zweck, nämlich der Erhaltung des Ganzen, entgegenstreben, bezeichnet die Naturkunde durch die Benennung *Organismus*« (Lucae 1816, 1).

»Jedes lebendige Wesen, inwiefern es aus sich selbst Mittel seiner verschiedenen auszuübenden Wirkungen, d.i. Werkzeuge, Organe, erschafft, heißt Organismus« (Carus 1823, 87).

»Die organischen Körper unterscheiden sich nicht bloss von den unorganischen durch die Art ihrer Zusammensetzung aus Elementen, sondern die beständige Thätigkeit, welche in der lebenden organischen Materie wirkt, schafft auch in den Gesetzen eines vernünftigen Plans mit Zweckmäßigkeit, indem die Theile zum Zwecke eines Ganzen angeordnet werden, und dies ist gerade, was den Organismus auszeichnet. [...] Im Organismus ist also eine die Zusammensetzung aus ungleichen Gliedern beherrschende Einheit des Ganzen« (Müller 1834, 18f.).

»The system is organized, when the effects which take place among the parts are *essential to our conception of the whole*; when the whole would not be a whole, nor the parts, parts, except these effects were produced; when the effects not only happen in fact, but are included in the idea of the object« (Whewell 1840/47, II, 619).

»Organismus ist für uns nichts Anderes, als eine bestimmte, einem Naturzweck entsprechende, Richtung und Combination rein mechanischer Processe« (Lotze 1842, 161).

»[E]in lebendiger Organismus, das heisst ein bestimmt angeordnetes System von körperlichen Theilen, in denen durch ein in regelmässiger Periodicität sich selbst erhaltendes Spiel von Kräften ein beständiger Abfluss veränderlicher Zustände bedingt wird [...], ein] Complex in lebendiger Wechselwirkung begriffener Kräfte [...] und eine Verbindung auf einander wirkender Organe, die zu ihrer Erhaltung sich gegenseitig Zweck und Mittel sind« (Schleiden 1842/49, 141).

»Jeder Organismus ist ein Kreis, in welchem die einzelnen Glieder sich wechselseitig bedingen, voraussetzen und erläutern« (Schiff 1858-59, 4).

»[L]'organisme vivant est une association de cellules ou d'éléments plus ou moins modifiés et groupés en tissus, organes, appareils ou systèmes. C'est donc un vast mécanisme qui résulte de l'assemblage de mécanisme secondaires« (Bernard 1878, 357).

»Der Begriff des Organismus ist ein wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter, ohne den Gedanken des Zwecks unfäßbarer und undenkbarer Begriff« (Liebmann 1899, 236).

»An organism is a complex, definitely coördinated and therefore individualized system of activities, which are primarily directed to obtaining and assimilating substances from an environment, to producing other similar systems, known as offspring, and to protecting the system itself and usually also its offspring from disturbances emanating from the environment« (Wheeler 1911, 308).

»Lebewesen, ein individualisiertes Naturwesen, welches die Erscheinungen des Lebens zeigt, vor allem Stoffwechsel (Ernährung, Wachstum) und Fortpflanzung« (Schmidt 1912, 370).

»Ein Organismus ist [...] eine Einheit; die Selbsttätigkeit bei den Theilen, bei den Wirksamkeiten oder bei den Manifestationen der Einzeleigenschaften kann nur relativ sein: Alles ist koordiniert, d.h. zusammengeordnet zu einem Ganzen, welches ein gewisses Einheitsgepräge besitzt« (Johannsen 1926, 336).

»Der Organismus bedeutet ein *System*, in welchem die Elemente und Vorgänge in einer bestimmten Weise geordnet sind, und in welchem letzten Endes jeder Einzelteil, jedes Einzelgeschehnis von allen anderen Theilen, allen anderen Geschehnissen abhängt« (von Bertalanffy 1937, 12).

»The living organism may be defined, though somewhat incompletely, as a physiochemical mechanism that is self-regulating and self-perpetuating, and is in process of equilibration with its environment« (Allee et al. 1949, 1).

»A living organism may be described as a compact physical system of mechanically connected parts whose states

and activities are related by an integrated set of directive correlations which, over and above any proximate focal condition, have the continued existence of the system as an ultimate focal condition« (Sommerhoff 1950, 195).

»Ein Organismus ist ein abgeschlossenes, charakteristisch geformtes, wachstums- und vermehrungsfähiges Gebilde, aufgebaut aus »organischen« und »anorganischen« Stoffen, begabt mit den Eigenschaften der Irritabilität, der Selbsterhaltung und des Stoffwechsels« (Bethe 1952, 1).

»Jeder O. ist ein zur Selbstreproduktion fähiges individuelles System, das die Eigenschaften des Stoffwechsels, der Regeneration, des Wachstums, der Entwicklung, der Vermehrung und der Reizbarkeit besitzt« (ABC Biologie 1967, 604).

»The organism is a physically discrete machine, usually walled off from other such machines. It has an internal organization, often of staggering complexity, and it displays to a high degree the quality [...] of being sufficiently heterogeneous in form to be rendered non-functional if cut in half« (Dawkins 1982, 250).

»We designate something as an organism, not because it is *n* steps up on the ladder of life, but because it is a consolidated unit of design, the focal point where lines of adaptation converge. It is where history has conspired to make between-unit selection efficacious and within-unit selection impotent. There may be a few active infra-organismal agents, relics of the old order or renegades within the new, but these seem to be remarkably rare. There may also be some supraorganismal cooperation between organisms, but it is haphazard; you cannot pick a level above the organism and expect to see all cooperation and no conflict« (Queller 1997, 187).

»[A]n organism is:

a. a living agent [...], i.e.] a physically bounded locus of causation
b. that belongs to a reproductive lineage, some of whose members have the potential to possess an intergenerational life cycle, and
c. which has minimal functional autonomy [... i.e.:]

Organisms are to some extent free from what lies beyond their boundary, and organisms *have a life of their own*, they exercise control over themselves« (Wilson 2005, 59; 50; 63).

»Organismen sind vergleichsweise stabile dynamische Systeme, die aus Materie- und aus Form-Teilen bestehen, deren Interaktion Selbsterhaltung ermöglicht und eine Voraussetzung für sie ist. Organismen sind ferner »offene Systeme, die kontinuierlich mit ihrer Umwelt in Wechselbeziehung stehen« [Campbell 1997, 10], was üblicherweise so verstanden wird, daß sie Energie und Materie mit ihrer Umwelt austauschen. Organismen zeichnen sich schließlich dadurch aus, daß sie sich bei bestimmten außergewöhnlichen Situationen, wie z.B. bei bestimmten Verletzungen, selbst reparieren können oder daß sie bei normalen Störungen angemessen (z.B. ausgleichend) reagieren können« (Buddensiek 2006, 30).

Tab. 216. Definitionen und Umschreibungen des Organismusbegriffs und verwandter Begriffe.

Mitte des 18. Jahrhunderts vollzieht sich die in diesem Zusammenhang wichtige begriffliche Verschiebung mit dem Ergebnis, dass der Organisationsbegriff zunehmend dazu verwendet wird, eine innere Dynamik eines Körpers zu beschreiben. In dem Maße, in dem sich diese Entwicklung vollzieht, geht die Anwendung des Ausdrucks auf den Bereich der anorganischen Natur verloren, und es etabliert sich die terminologische Unterscheidung zwischen dem Bereich des Anorganischen und des Organischen. Buffon rechnet 1749 zu seiner Kategorie der rohen Materie – entgegen der älteren Terminologie Bourguets – auch die Mineralien.¹³⁰ »Organisation« selbst stellt für Buffon primär keine Struktur dar, sondern vielmehr einen Prozess, nämlich den Prozess, bei dem die äußeren organischen Moleküle gemäß einer inneren Form (»moule intérieur«) assimiliert werden. Im Prinzip sind die begrifflichen Verhältnisse in den Schriften C. de Bonnets ähnlich, wenn auch »Organisation« hier ein graduierbares Phänomen bezeichnet, das in der Stufenleiter der Wesen eine zunehmende Perfektion erfährt (↑Fortschritt), mit gewissen strukturierten Steinen (»les pierres feuilletées« und »fibres«¹³¹), die eine »apparente« Organisation aufweisen, als Zwischenstufe zwischen dem Toten und dem Lebenden (↑Organisation).

Kodifiziert wird die Gegenüberstellung von organischen und anorganischen Körpern bei dem großen Taxonomen des 18. Jahrhunderts, bei C. von Linné. Bekanntlich nimmt Linné bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts eine Dreiteilung der Gegenstände der Natur in Steine, Pflanzen und Tiere vor. Das allen drei dieser »Reiche« gemeinsame Merkmal ist nach Linné das Wachstum. In der zehnten Auflage seines Hauptwerks, der »Systema naturae« von 1758, führt Linné dagegen eine Zweiteilung in belebte und unbelebte Naturkörper ein und unterscheidet beide nach der Alternative »zusammengesetzt« (»congesta«) versus »organisiert« (»organisata«).¹³² An anderer Stelle hebt Linné ausdrücklich hervor, Steine seien keine organischen Körper (»Lapides organica non esse corpora, uti Plantae & Animalia«).¹³³ Im Laufe der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts bildet sich die Auffassung heraus, die Organisation stelle das für Lebewesen charakteristische Merkmal dar; »Organisation« und »Lebendigkeit« können dabei fast zu Synonymen werden (↑Organisation: Tab. 213). Im 19. Jahrhundert stellt die Unterscheidung zwischen den (organisierten) Wesen und den (unorganisierten) Dingen dann eine gut etablierte Gegenüberstellung dar.¹³⁴

Organismus und Wechselseitigkeit

Als das zentrale Moment, das Organismen als eine

Einheit mit einem speziellen ontologischen und methodologischen Status kennzeichnet, gilt seit Mitte des 18. Jahrhunderts die ↑Wechselseitigkeit. Auch bereits vor dieser Zeit wird eine Verbindung zwischen der Wechselseitigkeit von Prozessen und der Lebendigkeit eines Systems gezogen; diese Verbindung gewinnt aber noch keine zentrale Bedeutung. Bezeichnend ist, dass Lebewesen in der Antike und in der Frühen Neuzeit zwar als eine klar umgrenzte separate Kategorie erkannt werden, dieser Sonderstatus aber an ihre besonderen Aktivitäten wie Ernährung, Fortpflanzung, Bewegung und Sinneswahrnehmung geknüpft und aus dem Vorhandensein einer »Seele« erklärt wird, nicht aber aus ihrer inneren Organisation, der Interaktion ihrer Teile. Wie das Verhältnis zwischen der Seele und der Organisation des Körpers zu denken ist, bleibt bei Aristoteles weitgehend offen.

Im Vergleich von Lebewesen mit Gesellschaften erscheint zwar seit der Antike die Vorstellung einer Wechselseitigkeit als Aufbau- und Einheitsprinzip dieser Gefüge (aufgrund der Verhältnisse der Arbeitsteilung; ↑Organisation), die Interdependenz der Teile gewinnt aber nicht den Status eines zentralen Bestandteils der Definition von Lebewesen. Nicht die interne Organisation, sondern der Besitz der Seele (und das heißt der Besitz bestimmter komplexer Vermögen) macht Lebewesen zu dem, was sie sind.

Wenn die interne Organisation von Lebewesen bis in die Frühe Neuzeit thematisch ist, dann meist als ein Modell für die menschliche Gesellschaft oder den Kosmos. Ein Beispiel dieses Denkens findet sich 1469 bei M. Ficino: »Die Teile dieser Welt hängen, wie die Gliedmaßen eines Lebewesens, alle von einem Urheber ab und stehen durch die Gemeinschaft ihrer Natur in Zusammenhang. Wie also in uns das Gehirn, die Lunge, das Herz, die Leber und die übrigen Körperteile voneinander etwas empfangen (»a se invicem trahunt aliquid«), sich gegenseitig fördern (»seque mutuo iuvant«) und untereinander in Mitleidenschaft stehen, so hängen die Teile dieses großen Lebewesens, d.h. alle Weltkörper in ihrer Gesamtheit, untereinander zusammen und teilen einander ihr Wesen mit.«¹³⁵

Es bildet ein zentrales Projekt des mechanistischen Denkens, das sich im frühen 17. Jahrhundert etabliert, die Vermögen von Lebewesen mittels mechanischer Gesetze und durch Reduktion auf elementare Bewegungsmuster ihrer Teile zu erklären. Ziel war es also, die Seele als ein unerklärtes und nicht in das mechanistische Programm integrierbares Prinzip durch Konzepte wie *Komposition*, *Struktur* oder *Organisation* zu ersetzen.

In Ansätzen zeigt sich diese Strategie bereits in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts bei Descartes und Digby (s.o.), später bei N. Malebranche (vgl. Tab. 216). Einer der ersten Physiologen, der eine explizite Definition des Organismus auf der Grundlage des Konzepts der Wechselseitigkeit gibt, ist zu Beginn des 18. Jahrhunderts H. Boerhaave aus Leiden. In den ›Institutiones medicae‹, die in erster Auflage 1708 erscheinen und das einflussreichste Lehrbuch der Physiologie in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts darstellen, analysiert Boerhaave einen organischen Körper auf der Grundlage der Beziehung seiner Teile zueinander. Zur Charakterisierung dieser Beziehung gebraucht er die Konzepte der kausalen Wechselseitigkeit und Kreisläufigkeit. Alle Teile eines lebendigen Körpers hingen auf eine solche Weise miteinander zusammen, dass zwischen ihnen eine Wechselseitigkeit von Ursache und Wirkung besteht, so als ob sie in einem Kreislauf gingen (1708: »Illa autem ipsa dum tractantur ita coherens, ut, circulo quasi, mutuas causae vices & effectuum gerant«¹³⁶; 1727: »Vtrum omnia illa ita coherens inter se, [...] ut, quasi in orbem eundo, mutuas causae & effectuum vices agant«¹³⁷). In einer kleineren Schrift von 1715 beurteilt Boerhaave die wechselseitige Beziehung zwischen den Teilen als ein bestimmtes Gesetz (»cadet continuo illa actio, quam per illa omnia in unum opus conspirantia lege nunc certâ efficit«).¹³⁸ Und in einem anderen einführenden Text, der ›Historia plantarum‹ von 1727 betrachtet Boerhaave die Komposition aus verschiedenen Teilen als ein Charakteristikum organischer Körper, zu denen er die Pflanzen und Tiere rechnet (»Erat corpus Organicum ex diversis planè partibus compositum«).¹³⁹ Richtungsweisend für alles Spätere – besonders im Hinblick auf den Organismusbegriff Kants – ist Boerhaaves Bestimmung eines organisierten Körpers als gegliederte Einheit, deren Teile Prozesse vollführen, die wechselseitig voneinander abhängen (»harum partium actiones ab invicem dependent«).¹⁴⁰ Insbesondere Pflanzen definiert Boerhaave ganz im Sinne des späteren Kant als organische Körper (»Planta ergo est corpus Organicum, alteri cuidam corpori coherens per aliquam partem sui, per quam partem (cui inhaeret) Nutrimenti, Incrementi & Vitæ materiam capit & trahit«¹⁴¹). Die Bestimmung von Pflanzen und Tieren als organische Körper aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen steht am Anfang von Boerhaaves einführenden Lehrbüchern der Physiologie und Botanik – er ist sich ihres basalen Charakters für die Erkenntnis von Lebewesen und für die Vereinheitlichung von Zoologie und Botanik in einer allgemeinen naturwissenschaftlichen Lehre des Lebens also offensichtlich bewusst.

Die besondere Einheit eines Organismus aus heterogenen und z.T. selbständigen Teilen wird im 18. Jahrhundert wiederholt mit dem Bild des Bienenstaats veranschaulicht. Dieses Bild, das B. de Mandeville bereits zu Beginn des Jahrhunderts zur Erläuterung der Einheit der menschlichen Gesellschaft verwendet¹⁴², setzt T. Bordeu 1751 zur Bestimmung seines Organismusbegriffs ein: Wie ein Bienenschwarm bestehe auch ein Organismus aus z.T. selbständigen Gliedern, die wechselseitig aufeinander bezogen sind und einen definierten Ort im Ganzen haben (vgl. Tab. 216).¹⁴³ Auf diese Weise wird der Organismus als gegliedertes System interpretiert, dessen Leistungen aus der Interaktion der Teile und nicht durch das Eingreifen einer immateriellen Seele erklärlich werden. Gleichzeitig enthält diese Beschreibung aber eine Distanzierung vom Organismus als bloßes mechanisches Aggregat. Bezeichnenderweise wird der Ausdruck ›Organismus‹ von vielen Autoren bis ins frühe 19. Jahrhundert weitgehend synonym mit ›Organisation‹ verwendet (Barthez 1806: »la conservation de la vie est attachée aux sympathies des organes; ainsi qu'à l'organisme de leurs fonctions«¹⁴⁴).

Zur Erläuterung der Wechselseitigkeit der Teile in einem Organismus wird auch immer wieder das Bild des Kreises (oder genauer: des kausalen ↑Kreislaufs) herangezogen. Der Anatom P. Tarin schreibt 1754 in einem Beitrag zur ›Encyclopédie‹, die lebendigen Körper bildeten eine Art von Kreis, in dem jeder Teil zugleich als Anfang und als Ende betrachtet werden könnte, weil die Teile wechselseitig voneinander abhingen (vgl. Tab. 216).¹⁴⁵ D. Diderot bestimmt ein Tier und eine Pflanze in diesem Sinne als die Koordination von materiellen Teilen und Kräften (»Qu'est-ce qu'une plante? Qu'est-ce qu'un animal? une coordination de molécules infiniment actives, un enchaînement de petites forces, que tout concourt à séparer«¹⁴⁶). Ein solches kausales Modell der Interaktion von Teilen setzt er an die Stelle der Seele (»L'organisation et la vie, voilà l'âme«¹⁴⁷). Die Seele stellt für Diderot damit nichts als das einheitliche Zusammenwirken der Organe dar (»L'animal est un tout un, et c'est peut-être cette unité qui constitue l'âme, le soi, la conscience à l'aide de la mémoire«).¹⁴⁸ In mancherlei Variationen erscheinen Formulierungen zur kausalen Zyklizität und Reziprozität der Teile in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. Voltaire bringt es 1766 auf die griffige Formulierung, alles in meinem Körper sei Mittel und Ziel (»Tout est moyen et fins dans mon corps«).¹⁴⁹

Auch im Englischen finden sich in den 1760er Jahren Bestimmungen, die die Wechselseitigkeit der Teile in einem Organismus betonen und ihn definieren

als eine geordnete Ansammlung von Teilen, die sich zu einer Einheit fügen (»assemblage of parts exquisitely finished and wonderfully combined, so as to constitute a complete whole«).¹⁵⁰ Die Einheit des Ganzen ergebe sich aus der wechselseitigen Wirkung und Abhängigkeit der Teile voneinander, so J. Bruckner 1768 (»None of them exist independent of the rest, but they have all an intimate connection with each other, and preserve themselves in perpetual motion by maintaining their due ballance, and reciprocal action«).¹⁵¹

Kant: Organismen als »organisierte Wesen«

Eine entscheidende Synthese und naturphilosophische Einbettung finden diese Ansätze zur Bestimmung des Organismusbegriffs in der 1790 erschienenen »Kritik der teleologischen Urteilkraft« I. Kants. Kants Denken zur Konstitution von Lebewesen ist offenbar insbesondere durch Boerhaaves mechanistische Konzeption der Lebensprozesse geprägt. Denn die Lehren Boerhaaves waren durch zwei seiner Schüler, M.E. Boretius und J.C. Bohnius, in Königsberg zu Zeiten Kants sehr präsent: Anhand von Boerhaaves Lehrbuch der Physiologie unterrichten Boretius vom Sommer 1724 bis zum Sommer 1738 und Bohnius vom Sommer 1741 bis zum Winter 1785 Medizin in Königsberg.¹⁵² Kant war mit Bohnius auch persönlich bekannt: So widmet er ihm sein allererstes Buch über die »Gedanken von der wahren Schätzung der lebendigen Kräfte« von 1746.

Den Terminus »Organismus« gebraucht Kant erst in seinen nicht zu Lebzeiten veröffentlichten Manuskripten.¹⁵³ Das Wort erscheint bei Kant in doppelter Bedeutung: Zunächst, nahe an der überlieferten Bedeutung, als abstrakter Ordnungsbegriff für das Netzwerk (»nexus«) der Verbindung aller Wesen; daneben bezieht Kant den Begriff aber auch auf einzelne Körper, auf Individuen; der Ausdruck erscheint bei ihm im Zusammenhang seiner Bewusstseins- und Subjektivphilosophie.¹⁵⁴ Auch in seinen Nachlassschriften verwendet Kant das Wort aber selten. Seit der »Kritik der Urteilkraft«, sind bei Kant andere Ausdrücke verbreitet, so insbesondere die Formulierungen *organische Körper*¹⁵⁵, *organische Naturwesen*¹⁵⁶, *organisierte Körper*¹⁵⁷, *organisierte Dinge*¹⁵⁸, *organisierte Produkte*¹⁵⁹, *organisierte Geschöpfe*¹⁶⁰ oder – und dies ist der geläufigste Ausdruck bei Kant – *organisierte Wesen*¹⁶¹. Diese Ausdrücke sind im Anschluss an die wissenschaftliche Diktion der Zeit gebildet, insbesondere bei den französischen Naturforschern, etwa bei Bonnet, ist vielfach von den »corps« oder »êtres organisés« die Rede.

Trotz seines Festhaltens am mechanistischen Erklärungsprogramm, dem zufolge Naturwissenschaft

im Nachweis mechanischer Gesetze besteht, und trotz seines Verständnisses von Pflanzen und Tieren als »Naturzwecke«, also Naturgegenstände, konzipiert Kant die organisierten Wesen der Natur nicht als bloße Mechanismen, sondern als natürliche Einheiten, deren Erkenntnis besondere epistemische Begriffe und Vermögen, nämlich den Zweckbegriff und die reflektierende Urteilkraft, voraussetzen. Im Unterschied zum cartesianischen Ansatz und den materialistisch orientierten Auffassungen der französischen Aufklärungsphilosophie stellt Kant also die Prinzipien der Erkenntnis des Organismus denen des Mechanismus ausdrücklich entgegen. Eigentliche Erklärungen bleiben auch bei Kant auf das Aufzeigen mechanischer Verursachungen festgelegt. Angesichts von organisierten Wesen sind diese Erklärungen nach Kant aber nicht ausreichend, weil in der mechanistischen Einstellung der Gegenstand des organisierten Wesens gar nicht als Einheit erscheinen würde. Erst eine teleologische Reflexion auf das wechselseitige Zweck-Mittel-Verhältnis der Teile zueinander liefere in diesem Fall den Gegenstand der Erklärung. Der teleologischen Reflexion kommt also eine gegenstandskonstituierende oder -identifizierende Aufgabe zu.¹⁶² Kant verknüpft in seiner Philosophie des Organischen das in der Physiologie seiner Zeit bereits etablierte Konzept der Wechselseitigkeit der Teile im Ganzen eines Organismus mit dem naturphilosophischen Begriff der Zweckmäßigkeit: Erst durch die konsequente Beurteilung aller Teile eines Organismus als Mittel und Zweck füreinander werde die Einheit und Ganzheit des Organismus als ein funktionales Gefüge der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile erkennbar. Im Unterschied zu den intentional erzeugten, funktional zu beurteilenden Gegenständen, den Artefakten, schreibt Kant den organisierten Wesen der Natur eine innere Organisationskraft zu – er spricht im Anschluss an J.F. Blumenbach¹⁶³ von einer »bildenden Kraft«¹⁶⁴ und nennt die Organismen »sich selbst organisierende Wesen«¹⁶⁵ (↑Selbstorganisation).

Nach Kants einflussreicher Formulierung ist ein »Ding als Naturzweck« oder ein »organisiertes Wesen der Natur« durch ein solches Verhältnis seiner Teile zueinander gekennzeichnet, »daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind« (vgl. Tab. 217).¹⁶⁶ Unter »Form« kann hier auch die Essenz oder das Wesen der Teile verstanden werden. In Dingen als Naturzwecken hängen die Teile also bezüglich ihrer Existenz von den anderen Teilen ab; sie wären nicht das, was sie sind, wenn die anderen Teile nicht vorhanden

wären (↑Organ). Die Interaktion der Teile in dem Ganzen des Organismus weist also wichtige ontologische Implikationen auf; es handelt sich nicht nur um eine Wechselwirkung (für Kant eine allgemeine, erkenntnismögliche Kategorie und ein Ausdruck, den er in der Kritik der teleologischen Urteilstkraft nicht verwendet), sondern eine wechselseitige Abhängigkeit, eine Interdependenz (↑Wechselseitigkeit).

Dass Organismen einerseits eine komplexe, aus wechselseitigen Abhängigkeiten bestehende Struktur aufweisen, die wir nur als das Ergebnis einer planenden Vernunft in einem Kunstprodukt kennen, sie aber andererseits als Naturprodukte nicht nach einer Idee als realer Ursache gebildet sein können, führt Kant zu der fiktionalen Redeweise, Organismen seien nur so zu verstehen, »als ob« sie durch eine planende Vernunft hervorgebracht wären und ihre Erzeugung nicht bloß einem Naturgesetz folge.¹⁶⁷ Die Erkenntnis eines Organismus fügt sich demnach weder dem Schema einer Erklärung nach mechanischen Gesetzen noch dem einer intentionalen Zwecksetzung, die Kunstprodukte hervorbringt. Kant bedient sich der Redeweise des »Als ob« offenbar auch deshalb, weil ihm kein plausibles technisches Modell zur Verfügung steht, anhand dessen er die Selbstorganisation erläutern kann – er kennt eben nur gegliederte Gegenstände, die das Ergebnis einer Fremdorganisation sind, wie z.B. Uhren.¹⁶⁸ Aber selbst wenn Kant ein solches Modell gekannt hätte, wäre die Zweckbeurteilung doch immer noch keine Erklärung, sondern lediglich eine Methode, den Gegenstand in seiner Einheit zu begründen. Die Rede des »Als ob« ist also nichts anderes als ein Ausdruck davon, dass es sich bei teleologischen Beurteilungen um Reflexionsurteile handelt, die nicht die Funktion der objektiven, auf erkenntnis-konstitutiven Begriffen aufbauenden Gegenstandsbestimmung haben.

Der kritische »Teleomechanist« (T. Lenoir 1981¹⁶⁹) Kant tritt auch dem überbordenden Organizismus Leibniz' entgegen, dem zufolge die Lebewesen noch bis in ihre kleinsten Teile »Maschinen« sind, d.h. noch bis zu ihren Elementen durch einen Funktionszusammenhang und einen Bezug auf das Ganze gekennzeichnet sind. Kant hält es demgegenüber für zumindest möglich, dass die organisierten

»Zu einem Dinge als Naturzwecke wird nun *erstlich* erfordert, daß die Theile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind. Denn das Ding selbst ist ein Zweck, folglich unter einem Begriffe oder einer Idee befaßt, die alles, was in ihm enthalten sein soll, *a priori* bestimmen muß. [...] Soll aber ein Ding als Naturproduct in sich selbst und seiner innern Möglichkeit doch eine Beziehung auf Zwecke enthalten, d.i. nur als Naturzweck und ohne die Causalität der Begriffe von vernünftigen Wesen außer ihm möglich sein: so wird *zweitens* dazu erfordert: daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind. Denn auf solche Weise ist es allein möglich, daß umgekehrt (wechselseitig) die Idee des Ganzen wiederum die Form und Verbindung aller Theile bestimme: nicht als Ursache – denn da wäre es ein Kunstproduct –, sondern als Erkenntnißgrund der systematischen Einheit der Form und Verbindung alles Mannigfaltigen, was in der gegebenen Materie enthalten ist, für den, der es beurtheilt.

Zu einem Körper also, der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesamt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen [...].

In einem solchen Producte der Natur wird ein jeder Theil so, wie er nur *durch* alle übrige da ist, auch als *um der andern* und des Ganzen *willen* existirend, d.i. als Werkzeug (Organ) gedacht: welches [/] aber nicht genug ist (denn er könnte auch Werkzeug der Kunst sein und so nur als Zweck überhaupt möglich vorgestellt werden); sondern als ein die andern Theile (folglich jeder den andern wechselseitig) *hervorbringendes* Organ, dergleichen kein Werkzeug der Kunst, sondern nur der allen Stoff zu Werkzeugen (selbst denen der Kunst) liefernden Natur sein kann: und nur dann und darum wird ein solches Product, als *organisirtes* und *sich selbst organisirendes Wesen*, ein *Naturzweck* genannt werden können.

In einer Uhr ist ein Theil das Werkzeug der Bewegung der andern, aber nicht ein Rad die wirkende Ursache der Hervorbringung des andern; ein Theil ist zwar um des andern willen, aber nicht durch denselben da. Daher ist auch die hervorbringende Ursache derselben und ihrer Form nicht in der Natur (dieser Materie), sondern außer ihr in einem Wesen, welches nach Ideen eines durch seine Causalität möglichen Ganzen wirken kann, enthalten. Daher bringt auch nicht ein Rad in der Uhr das andere, noch weniger eine Uhr andere Uhren hervor, so daß sie andere Materie dazu benutzte (sie organisirte); daher ersetzt sie auch nicht von selbst die ihr entwandten Theile, oder vergütet ihren Mangel in der ersten Bildung durch den Beitritt der übrigen, oder bessert sich etwa selbst aus, wenn sie in Unordnung gerathen ist: welches alles wir dagegen von der organisirten Natur erwarten können. – Ein organisirtes Wesen ist also nicht bloß Maschine: denn die hat lediglich *bewegende* Kraft; sondern es besitzt in sich *bildende* Kraft und zwar eine solche, die es den Materien mittheilt, welche sie nicht haben (sie organisirt): also eine sich fortpflanzende bildende Kraft, welche durch das Bewegungsvermögen allein (den Mechanismus) nicht erklärt werden kann.«

Tab. 217. Zentrale Formulierungen I. Kants zur Bestimmung von Organismen als »organisirte Wesen der Natur« (aus Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilstkraft (AA, Bd. 5, 165-485: 373f. (§65 Dinge als Naturzwecke sind organisirte Wesen)).

Hippokrates (um 400 v. Chr.): labile lokale stoffliche Harmonie

Ein Lebewesen besteht aus einer Pluralität von Säften und Teilen, die in einem harmonischen und sympathischen Verhältnis zueinander stehen, das aber in seinem Gleichgewicht notorisch gefährdet ist.

Aristoteles (um 340 v. Chr.): substanzielle Formen mit spezifischen Vermögen

Ein Lebewesen besteht aus einem Körper mit differenzierten Organen, der über ein spezifisches Prinzip als eine substanzielle Einheit zusammengehalten wird und zur Aktualisierung seiner spezifischen Potenzen der Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung in der Lage ist.

Descartes (um 1640): seelenlose Maschine mit besonderer Anordnung der Teile

Ein Lebewesen ist ein maschinenartiges Gefüge aus geordneten Teilen, das eine Disposition für komplexe Funktionen wie Ernährung, Wachstum und Wahrnehmung aufweist.

Borelli (um 1660): ontologisch eigenständige, komplexe Mechanismen

Ein Lebewesen ist ein komplexes, gegliedertes System, das aufgrund von spezifischen vitalen Kräften eine ontologisch eigenständige substanzielle Form darstellt.

Locke (um 1690): organisierte Körper mit spezifischen Identitätsbedingungen aufgrund der Kontinuität ihrer Existenz trotz des Wechsels ihrer Stoffe

Ein Lebewesen ist ein organisierter Körper, dessen Identität über den Wechsel seiner Stoffe als Funktionsgefüge erhalten bleibt.

Leibniz (um 1700): hierarchisch geordnete individuelle Einheit

Ein Lebewesen ist eine individuelle Einheit und ein Organismus, der eine hierarchische Struktur und Gliederung bis in seine kleinsten Teile aufweist.

Boerhaave (um 1710): Einheit der Wechselseitigkeit von materiellen Teilen eines Ganzen

Ein Lebewesen ist ein organischer Körper mit einer dezentrierten Struktur, in dem die Integration der Teile nicht durch eine zentrale Instanz, sondern ihre wechselseitige Abhängigkeit erzeugt wird.

Kant (1790): organisierte Wesen der Natur

Organisierte Wesen der Natur sind sich selbst organisierende Systeme, deren Einheit auf der wechselseitigen Erzeugung und Erhaltung ihrer Teile beruht. Als Naturgegenstände sind sie einerseits durch mechanistische Erklärungen zu analysieren; in ihrer Einheit und Geschlossenheit setzen sie aber andererseits ein besonderes Erkenntnisvermögen voraus, das ihre Teile als funktionale Glieder eines Ganzen beurteilt und sie insgesamt als eine spezifische Gegenstandsklasse ausgliedert.

Wesen in der Natur auf einer unteren Ebene der Teilung aus anorganischer Materie bestehen: »Wie weit also die Organisierung in einem gegliederten Körper gehen möge, kann nur die Erfahrung ausmachen, und wenn sie gleich mit Gewißheit zu keinem unorganischen Theile gelangte, so müssen solche doch wenigstens in der möglichen Erfahrung liegen.«¹⁷⁰

Schelling: allgemeiner und individueller Organismus

Mit den Weichenstellungen durch Kant ist es in der Philosophie des Deutschen Idealismus etabliert, das Wort »Organismus« nicht mehr allein als abstrakten Ordnungsbegriff im Sinne von »Organisation« zu verwenden, sondern ihn gleichzeitig auf konkrete, individuelle Naturkörper zu beziehen. F.W.J. Schelling handelt in seinen frühen Werken zunächst vom *allgemeinen Organismus*, den er auf das Ganze der Natur bezieht.¹⁷¹ Daneben beschreibt er aber Organismen auch als »Subject« und stellt sich die Frage, wie »irgend eine individuelle Natur gegen den allgemeinen Organismus sich behaupten könne.«¹⁷² Die individuellen Organismen sind nach Schelling durch »Gestalt«, »Receptivität« und »Thätigkeit« gekennzeichnet.¹⁷³ Sie setzen eine »Außenwelt« voraus, die »eine bestimmte, permanente Thätigkeit gegen das Organische ausübt.«¹⁷⁴ Der individuelle Organismus kann nach Schelling damit nur durch »Andrang« der äußeren Natur bestehen. 1804 bezeichnet er dann als die »eigentlichen Organismen« »jene Universa im kleinen«, die »einzelne Abdrücke des absoluten Universums sind.«¹⁷⁵ Die »eigentlichen« kleinen Organismen bilden nach Schellings Vorstellung also jeweils eine besondere abgegrenzte Einheit innerhalb des großen Gefüges des allgemeinen Organismus der Welt. Aufgrund ihrer Abgrenzung gegen die Außenwelt und ihrer spontanen Aktivität bezeichnet Schelling die individuellen Organismen zwar als »Subject«; dies sind sie aber nur, insofern sie von der Außenwelt nicht determiniert (»unerreichbar«) sind. Erregbar sind die Organismen nur als Objekte: »Also nur der Organismus, als Object muß durch äußere Einflüsse bestimmbar seyn, der Organismus, als Subject muß durch sie unerreichbar seyn.«¹⁷⁶

Biologische Verwendungen zu Beginn des 19. Jh.

Die eigentliche Durchsetzung des Organismusbegriffs innerhalb der Biologie erfolgt erst in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Seine Attraktivität rührt einerseits daher, dass er geeignet erscheint, Lebensphänomene aus einer mechanistisch-systemtheoretischen Perspektive erklären zu können und damit in eine naturalistische Perspektive zu integrieren, andererseits aber auch daher, dass er als Einheits-

Tab. 218. Wichtige Stationen in der Genese des Organismuskonzepts von Hippokrates bis Kant.

und Totalitätsbegriff fungiert, ja als ein »allgemeines spekulatives Prinzip [...], das geradezu das letzte Ziel und den systematischen Einheitspunkt der romantischen Spekulation bezeichnet« (Cassirer 1923).¹⁷⁷

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck »Organismus« meist für ein allgemeines Ordnungsprinzip und gleichbedeutend mit »Organisation« verwendet. Einer der ersten Biologen, der den Organismusbegriff regelmäßig auf einzelne Individuen bezieht, ist der vergleichende Anatom C.F. Kiemeyer. Er beschreibt einen »Organismus« 1790/93 als etwas, das »Veränderungen« »erfährt, erleidet oder vornimmt«, und diese Veränderungen seien es, die insgesamt »sein Leben ausmachen«.¹⁷⁸ Kiemeyer spricht von der »materialen Individualität des Organismus«¹⁷⁹ und schreibt den Organismen ein »Streben« zu, das für ihre Erhaltung notwendig sei, weil sie aus »heterogenen Materien« homogenisiert seien und zu zerfallen drohten, weil sie »den Affinitäten zuwider komponiert« seien.¹⁸⁰

Ausdruck dieser veränderten Bedeutung ist es auch, dass das Wort »Organismus« seit dem letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts im Plural erscheint. Diese Veränderung kündigt sich bei Schelling an, der 1795 von Krankheiten als »Organismen« spricht.¹⁸¹ Nicht auf die Krankheiten selbst, sondern auf die individuellen Lebewesen bezieht dagegen A. Röschlaub das Wort 1798 (»kranke Organismen«¹⁸²; vgl. auch Berteles 1803: »kranke Organismen« und »gesunden Organismen«¹⁸³).

In Anlehnung an Schelling unterscheidet G.R. Treviranus 1802 zwischen den einzelnen »lebenden Organismen« und ihrem Zusammenwirken in einem »allgemeinen Organismus«.¹⁸⁴ Treviranus formuliert die Auffassung, »daß das ganze Reich der lebenden Organismen ein Glied des allgemeinen Organismus ausmacht«.¹⁸⁵ Dieser allgemeine Organismus ist für Treviranus in ähnlicher Weise durch wechselseitige Abhängigkeiten seiner Teile, der Mineralien, Pflanzen und Tiere, gekennzeichnet, wie es das Verhältnis der Organe in den »lebenden Organismen« charakterisiert: »Jedes der drey Naturreiche ist [...] Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen, worin das mittlere immer Wirkung des vorhergehenden und zugleich Ursache des folgenden ist. [...] So wie endlich die leblose Natur dem Pflanzenreiche, und dieses dem Thierreiche seine Nahrung verschafft, so versorgen auch die Thiere wieder die Vegetabilien mit Nahrung, indem sie statt der eingeathmeten atmosphärischen Luft beständig kohlensaures Gas ausathmen, dessen Basis, die Kohlensäure, zum Unterhalte der Pflanzen dienet«¹⁸⁶ (↑Ökosystem).

Ein Organismus ist eine lokale, labile Harmonie von heterogenen Stoffen (*Hippokrates*); er besteht aus einem Körper, der über spezifische Aktivitäten und Funktionen verfügt und über ein Prinzip der Einheit zusammengehalten wird (*Aristoteles*); er ähnelt anorganischen Körpern, insofern seine Funktionen sich aus der Disposition und Interaktion seiner Teile ergeben und über Gesetze der Natur erklärt werden können, ohne auf metaphysische Formprinzipien zurückgreifen zu müssen (*Descartes*); trotz ihrer mechanistischen Erklärbarkeit sind Organismen aber substantielle Formen, die über eine spezifische Organisation und Einheit verfügen (*Borelli*); weil ihre Identität über den Wechsel ihrer Stoffe erhalten bleibt, sind sie auch unzureichend als bloße »Körper« bestimmt, die Persistenz ihrer Identität hängt also nicht an einer bestimmten Stoffmenge, sondern an ihrer Organisation als Funktionsgefüge (*Locke*); dieses Funktionsgefüge kann als komplexer Mechanismus analysiert werden und weist eine hierarchische Struktur auf, die in einer geordneten Gliederung bis in ihre kleinsten Teile besteht (*Leibniz*); wesentlich für die Einheit des Gefüges ist nicht ein zentrales Organisationsprinzip oder eine zentrale Kraft, sondern die dezentrale kausale Struktur, für die das Verhältnis der Wechselseitigkeit zwischen den Teilen entscheidend ist (*Boerhaave*); Organismen können daher auch vollständig als mechanische Systeme analysiert und erklärt werden, ihre Einheit besteht allein insofern, als die Relation zwischen ihren Teilen als funktionale (teleologische) Beziehung beschrieben werden kann und sie auf dieser Grundlage eine methodisch ausgliederbare, besondere Gegenstandsklasse darstellen (*Kant*).

Tab. 219. Komplexe historische Definition des Organismusbegriffs auf der Grundlage der acht theoretischen Stationen von Hippokrates bis Kant.

Ebenso wie für Kiemeyer ist auch für den Naturphilosophen L. Oken die Selbstbeziehung eines Organismus sein entscheidendes Moment: der Bezug der Teile auf das Ganze und die Auslösung der Bewegung durch eigene Initiative. Oken verwendet den Ausdruck »Organismus« bereits 1802.¹⁸⁷ In seinem »Lehrbuch der Naturphilosophie« von 1810 definiert er: »Ein individual, totaler, in sich geschlossener, durch sich selbst erregter und bewegter Körper, heißt Organismus«¹⁸⁸, und: »Ein Organismus ist ein Individuum«¹⁸⁹. Oken nimmt zwar eine enge Bindung von Organismus- und Lebensbegriff vor: »Leben ist vom Organismus nicht verschieden«¹⁹⁰ – auch anorganische Körper sind für ihn aber Organismen: So kennt er einen »Weltorganismus« sowie einen »irdischen« und »solaren Organismus«.¹⁹¹ Oken bezieht den Organismusbegriff also weiterhin auf das Ganze der Natur, die er sich aufgrund interaktiver Prozesse als eine Einheit vorstellt.

Die Beschränkung des Organismusbegriffs auf Gegenstände, die im engeren Sinne als lebendig gelten, d.h. auf die Pflanzen und Tiere, verfestigt sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts aber zunehmend. D. Troxler formuliert 1804: Der »Organismus ist die Hülle des Lebens«.¹⁹²

Betont wird dabei von den romantischen Naturphilosophen besonders der ganzheitliche Charakter der Organismen. Für K.F. Burdach ist ein Organismus 1810 »ein in sich geschlossenes Ganzes mannichtfältiger, einander gegenseitig bestimmender Bildungen und Thätigkeiten« (vgl. Tab. 216).¹⁹³ Burdachs Ausgangspunkt ist, dass das Leben zwar »an der Materie sich äussernd«, aber »in seinem Wesen nicht materiell« ist.¹⁹⁴ Es sei dies insofern nicht, als die Teile des Organismus, seine Organe, nicht aus der Materie entstehen, sondern erst in einem Organismus sich bilden würden. Burdach ist der Auffassung, »daß die Organe nicht die Ursache, sondern das Erzeugnis des Lebens sind«.¹⁹⁵

C.G. Carus, der den Begriff »Organismus« allgemein mit »Gliederbau« übersetzt, schreibt auch den anorganischen Körpern zu, Organismen zu sein, sofern sie als gegliedert betrachtet werden und eine Entwicklung durchmachen. Jeder Organismus gilt ihm aber als belebt, denn ein »todter Organismus« sei »ein vollkommener Widerspruch in sich und ein absurder Ausdruck«.¹⁹⁶ Konsequenter stellt damit auch das Sonnensystem für ihn einen Organismus dar und ist lebendig.¹⁹⁷ 1823 unterscheidet Carus zwischen dem »Organismus schlechthin (Makrokosmos)«, das über ein »Urleben« oder ein »allgemeines Naturleben« verfügt, und dem »Theil-Organismus« der einzelnen Lebewesen (»individueller Organismus, Mikrokosmos«).¹⁹⁸

Von den einflussreichen französischen Biologen der Zeit, allen voran von G. Cuvier und J.B. de Lamarck, wird der Ausdruck, vielleicht wegen seines metaphysischen Bezugs bei den deutschen Autoren, nur ausnahmsweise verwendet (vgl. Tab. 216).¹⁹⁹ Cuvier ist in seiner Bestimmung des Organismusbegriffs – er spricht von *organisierten Körpern* (»corps organisés«) – offensichtlich von Kant beeinflusst. Denn er stellt das Verhältnis der Wechselseitigkeit der Teile ins Zentrum seiner Bestimmung. 1798 formuliert er, alle Teile eines Organismus würden eine wechselseitige Wirkung auf einander ausüben und auf das gemeinsame Ziel der Erhaltung des Lebens hinauslaufen: »Toutes ses [d.i. des Organismus] parties ont une action réciproque les uns sur les autres, et concourent à un but commun, qui est l'entretien de la vie«.²⁰⁰ Auch Cuvier betont besonders die Ganzheit eines Organismus. Ein Organismus sei eine Einheit,

von der nichts genommen werden könne, ohne sie zu zerstören: »Les machines qui font l'objet de nos recherches ne peuvent être démontées sans être détruites«²⁰¹. Zugleich kommt dieser organischen Einheit für Cuvier etwas Geheimnisvolles zu, weil der Beitrag jedes Teils (»Räddchens«) zu dem Ganzen nicht klar sei (»nous ne pouvons savoir quelle est la part que chacun de ces rouages prend à l'effet total«²⁰²). Trotz dieses verbleibenden Geheimnisses bestimmt Cuvier das Prinzip der Konstitution und Einheit der Organismen aber eindeutig als Geschlossenheit eines Systems von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen: »Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque«.²⁰³

Terminologische Verwendung ab den 1830er Jahren
Abgesehen von vereinzelten Vorläufern, die den Organismusbegriff zumindest teilweise auch auf einen individuellen Körper beziehen, dabei aber fast immer auch makrokosmische Ordnungen mitdiskutieren, setzt sich das Verständnis des Organismus als Individuum erst allmählich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts durch. Von einer fixierten terminologischen Bedeutung des Organismusbegriffs kann erst ab den 1830er Jahren die Rede sein. Regelmäßig bedienen sich in den 1830er Jahren so einflussreiche Biologen wie J. Müller²⁰⁴, K.E. von Baer²⁰⁵, R. Owen²⁰⁶, D. de Blainville²⁰⁷ und der frühe Soziologe A. Comte²⁰⁸ des Wortes.²⁰⁹ Besonders im französischen Sprachraum setzt sich der Ausdruck jedoch nur langsam durch: Viele französische Wörterbücher der Naturgeschichte der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts enthalten noch keinen Eintrag zu »Organismus« (und wenn doch, dann in der alten Bedeutung als Synonym für »Organisation«: »un synonyme d'organisation« (1838)²¹⁰); erst seit den 1860er Jahren erscheint ein Eintrag regelmäßig.^{211 212}

Die kantische Bestimmung des Organismus als eine Einheit in teleologischer Beurteilung gewinnt im 19. Jahrhundert auch unter Naturwissenschaftlern allgemeine Anerkennung. So heißt es z.B. bei M.J. Schleiden in seinem für die Botanik grundlegenden Werk von 1842-43, der Organismus sei »ein Complex in lebendiger Wechselwirkung begriffener Kräfte [...] und eine Verbindung auf einander wirkender Organe, die zu ihrer Erhaltung sich gegenseitig Zweck und Mittel sind«.²¹³ Schleiden betrachtet den Organismus als einen in der Entwicklung begriffenen Gegenstand, der neben seiner gegenwärtigen Einheit aus miteinander wechselwirkenden Teilen auch aus der Perspektive seiner Vergangenheit oder seiner Zu-

kunft betrachtet werden kann. Von seiner Herkunft her gesehen stelle der Organismus einen Komplex aus »Ruinen der Vergangenheit« dar, im Hinblick auf seine Entwicklungspotenziale bestehe er aus »Keimen der Zukunft«. ²¹⁴

Soziale Metaphorik

Von zentraler Bedeutung ist der Vergleich von biologischem Organismus und sozialem System auch für die Gründungsväter der Soziologie im 19. Jahrhundert. Richtungsweisend ist der Vergleich von organischem Körper und sozialem System bereits in den Schriften J.J. Rousseaus seit Mitte der 1750er Jahre. Den »politischen Körper« konzipiert Rousseau dabei in genauer Analogie zum »organischen Körper«, indem er soziale Einrichtungen detailliert mit Körperteilen vergleicht (↑Organisation). ²¹⁵

Ende der 1830er Jahre stellt A. Comte die methodologische Nähe von Biologie und Soziologie aufgrund des in beiden Wissenschaften grundlegenden Organisationskonzeptes heraus. ²¹⁶ Eine Generation später ist es für H. Spencer das Konzept der Arbeitsteilung, das Gesellschaft und Organismus zu jeweils spezifischen Gegenständen macht (↑Organisation). Erst in dem Verhältnis der Wechselseitigkeit der Teile zueinander entstehe das Leben: »the combined actions of mutually-dependent parts constitute life of the whole«. ²¹⁷

Als metaphorisch kann die Verwendung des Organismusbegriffs dabei von beiden Seiten erscheinen: So wie der Organismus als ein Modell zum Verständnis des Wesens der Gesellschaft fungiert, so kann auch die Gesellschaft als Modell zum Verständnis des Organismus dienen: »on ne sait plus, de l'organisme ou de la société, lequel est le modèle, ou du moins la métaphore, de l'autre« (Canguilhem 2000). ²¹⁸

Organismusbegriff und Evolutionstheorie

Für C. Darwins Theorie der Evolution ist der Begriff der Anpassung zentral. Neben der äußeren Anpassung der Organismen an ihre Umwelt kennt Darwin auch eine wechselseitige innere Anpassung der organischen Teile (»adaptation of one part of the organisation to another part«). ²¹⁹ In späteren Auflagen des »Origin of Species« wird er noch deutlicher und unterscheidet zwei Quellen der Variation des Organismus: seine Natur (»the nature of the organism«) und die der Umweltbedingungen (»the nature of the conditions«). Er stellt dabei auch klar, dass die Natur des Organismus die bedeutendere von beiden ist, weil sehr ähnliche Variationen unter sehr unterschiedlichen Umweltbedingungen entstehen können und weil umgekehrt ähnliche Umweltbedingungen

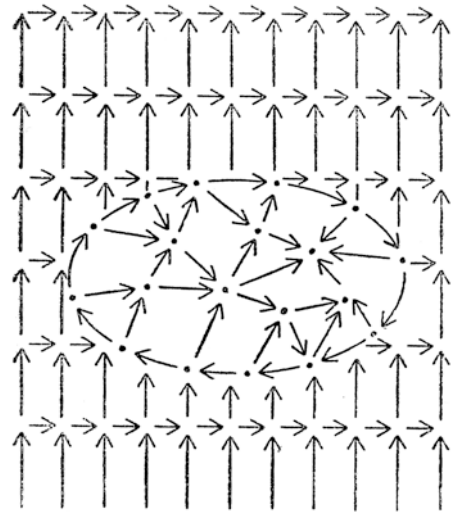


Abb. 353. Der Organismus als abgeschlossenes, geschlossenes Kausalsystem. Die Kausalbeziehungen des Organismus (zentrales Oval) bilden ein Geflecht der Wechselwirkung und sind durch ihre internen Bezüge gegen die Einflüsse der Umwelt abgegrenzt und in sich stabilisiert (aus Rothschild, K.E. (1959/63). *Theorie des Organismus*: 34).

zu sehr verschiedenen Formen von Organismen führen können. ²²⁰ Anpassung und Konstitution des Organismus bilden hier zwei entgegengesetzte Prinzipien in Darwins Theorie. Weil Darwin feststellt, dass ein Großteil der organischen Ähnlichkeiten nicht durch Selektion unter dem Einfluss der jeweiligen Umweltbedingungen zu erklären ist (und insofern keine ↑Analogie darstellt), sondern auf Vererbung beruht (also als ↑Homologie zu deuten ist) ²²¹, räumt er die Schwäche der Selektion relativ zu den Kräften der Vererbung ein. Die Konzipierung des Organismus als ein ganzheitlicher, in sich funktional geordneter Gegenstand, der nicht in erster Linie aus seinem Umweltverhältnis heraus zu verstehen ist, stellt aber eher eine späte Einsicht Darwins dar. In seinen frühen Schriften aus den 1830er und 40er Jahren interpretiert Darwin die organischen Anpassungen als Reaktionen auf Bedingungen der ↑Umwelt. ²²² Insgesamt kommt Darwin für seine Theorie mit einem einfachen Verständnis des Organismusbegriffs aus: Hinreichend ist es für seine Theorie, einen Organismus als einen Körper zu verstehen, der von Gesetzen der Fortpflanzung, Vererbung und Variation bestimmt wird.

Im Anschluss an Darwin sieht auch A. Weismann 1876 die Anpassung an die Umwelt als einen treibenden Faktor der Evolution. Er hält aber daneben, ebenso wie der spätere Darwin, fest, »dass der erste und vielleicht wichtigste, jedenfalls unentbehrliche-

te Factor bei jeder Umwandlung die *physische Natur des Organismus selbst* ist.«²²³ In verschiedenen theoretischen Ansätzen des 20. Jahrhunderts wird die Interpretation der Veränderung der Organismen ausgehend von ihrer eigenen Struktur, und damit die Begründung einer Art von Autonomie der Entwicklung und aktiven Rolle des Organismus in der Evolution, herausgearbeitet. In diese Richtung gehen etwa die »organismischen Evolutionstheorien« und die »Konstruktionsmorphologie«²²⁴ (↑Evolution) sowie die Vorstellung, die Organismen seien »Subjekte« der Evolution²²⁵ (↑Selbstorganisation/Subjekt).

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts ist dagegen die Auffassung vorherrschend, der zufolge die Organismen als bloße Zwischenstation oder Durchgangspunkt eines Prozesses konzipiert sind. Sie werden vielfach als passive Elemente dargestellt, die an die vorgegebene Umwelt angepasst werden (↑Umwelt/Umweltdeterminismus). Im evolutionären Denken liegt der Fokus der Betrachtung auf der Transformationskette, nicht auf den Kettengliedern, als die die Organismen erscheinen. Deutlich formuliert diese Sicht 1907 H. Bergson in seiner »Évolution créatrice«: »l'être vivant est surtout un lieu de passage«.²²⁶ C.N. El-Hani und C. Emmeche schreiben 2000, der Organismus sei aus einer darwinistischen Warte allein als ein Treffpunkt von Kräften, die dem Organismus fremd seien, zu verstehen: »The organism becomes a passive meeting point of forces alien to the very organism«.²²⁷

Aus der Sicht der Evolutionstheorie erscheinen die Organismen also nicht primär als Akteure, sondern vielmehr als passives Material, das aufgrund von ihnen äußerlichen Mechanismen verändert wird. Sie können als Ansammlungen von adaptierten Eigenschaften gedeutet werden, als *Eigenschaftsaggregat*, wie dies J. Schaxel 1922 formuliert (↑Form).²²⁸ P. McLaughlin und H.-J. Rheinberger schreiben 1982, durch die Evolutionstheorie werde der Organismus »ein Flickwerk immer nur relativer Anpassungen, ein Spiegel seiner Umweltanforderungen mit blinden Flecken«.²²⁹ Darwin habe die Evolutionstheorie nicht ausgehend von einem Organismuskonzept, sondern auf der Grundlage naturhistorisch-ökologischer Erfahrungen begründet: »Die gestaltende Kraft des Evolutionsgeschehens ist nicht den Organismen als Materiesystemen inhärent, sondern setzt diese als variable Elemente eines supraorganismischen Vorgangs voraus«.²³⁰ Die Organismen werden als *black boxes* mit bestimmten Eigenschaften, insbesondere als zur Variation fähige Reproduktionskörper angesehen. Der Organismusbegriff ist damit nicht physiologisch fundiert.

In der mechanistisch orientierten Physiologie des späten 19. Jahrhunderts wird der Organismus häufig als eine besondere Form der Anordnung von Materie, kurz als eine Art Mechanismus bestimmt. Deutlich ist dies z.B. in der Organismusdefinition C. Bernards aus dem Jahr 1878, der zufolge ein Organismus eine Komposition von »sekundären Mechanismen«, den Zellen, zu einem umfassenden »großen Mechanismus« darstellt (vgl. Tab. 216).

Neukantianismus: Organismus und Teleologie

Methodologische Reflexionen auf den Organismusbegriff finden sich erneut in der Philosophie des Neukantianismus an der Wende zum 20. Jahrhundert. Für O. Liebmann ist der Begriff des Organismus ein »wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter« (vgl. Tab. 216). Auch H. Rickert sieht in seinem Werk »Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung« (1896-1902/29) aus methodologischen Gründen die Notwendigkeit der Fundierung der Biologie auf der teleologischen Beurteilung von Naturprozessen: »man muß diese Wissenschaft geradezu so definieren, daß sie von Körpern handelt, deren Teile sich zu einer teleologischen »Einheit« zusammenschließen. Ein solcher Einheitsbegriff ist vom Begriff des Organismus so unabtrennbar, daß wir nur wegen des teleologischen Zusammenhanges die Lebewesen überhaupt »Organismen« nennen. Die Biologie würde also, wenn sie jede Teleologie vermiede, aufhören, Wissenschaft von den Organismen als Organismen zu sein«.²³¹ Diese Auffassung etabliert sich als die vielfach variierte Lehrmeinung des Neukantianismus. B. Bauch interpretiert Kant 1917 in der Weise, dass gerade »die mechanische Erklärung [eines Organismus] der teleologischen Beurteilung bedarf«. Angesichts des besonderen Gegenstandes »Organismus« könne die mechanische Erklärung nicht anders ansetzen als mit der teleologischen Beurteilung; oder metaphorisch gesprochen: An der »Spitze« der mechanischen Erklärung »steht ja schon im Begriffe des Organismus die Teleologie«.²³² Die teleologische Beurteilung ist also in die Erkenntnis des besonderen Gegenstandes »Organismus« immer schon integriert.

Organismen im Anorganischen?

Auch im 20. Jahrhundert wird das Konzept »Organismus« aber durchaus nicht allein auf Lebewesen bezogen. Die Ausweitung des Anwendungsbereichs schließt an die ältere Sicht an (z.B. von G.E. Stahl), nach der jeder Mechanismus, insbesondere jeder für einen Zweck konstruierte Apparat, auch ein Organismus ist.²³³ Im 19. Jahrhundert findet dieses weite

Bedeutungsverständnis seinen Ausdruck im Zusatz ›lebendig‹ für die lebenden Organismen: Die etablierte Rede vom *lebendigen Organismus*²³⁴ (franz. »organismes vivants«²³⁵) suggeriert, es gebe auch einen nicht-lebendigen Organismus.

Verstärkt seit Mitte der 1920er Jahre wird der Organismusbegriff im Rahmen naturphilosophischer Theorien, die vom weltanschaulichen Holismus (†Ganzheit) geprägt sind, auch auf anorganische, physikalische Gegenstände angewandt. A.N. Whitehead spricht 1925 von einer »neuen Doktrin des Organismus«, die anstelle des Materialismus trete und die wechselseitige Abhängigkeit von Prozessen in allen Gegenständen betont. Als ›Organismus‹ gilt bei Whitehead jeder Körper, dessen Gestalt sich in einer individuellen Geschichte aus der kausalen Interaktion seiner Teile entwickelt hat. Neben die »Organismen der Biologie« treten nach Whitehead die »Organismen der Physik«, z.B. die Elektronen; ja die Physik wird insgesamt bestimmt als das Studium der kleineren Organismen (»study of the smaller organisms«).²³⁶ C. Lloyd Morgan schließt sich 1926 diesem weiten Organismusbegriff an. Er will immer dann von einem ›Organismus‹ sprechen, wenn verschiedene Gegenstände zusammen eine substantielle Einheit (»substantial unity«) bilden. Dies sei dann der Fall, wenn die Identität der Teile nicht allein für sich bestehe, sondern von ihrer Beziehung zu den anderen Teilen abhängt: »Within such an organism each part is what it is, not only in its own peculiar right, but also in virtue of its relation to all other parts within the unitary whole«.²³⁷ Projektiert wird von Whitehead und Lloyd Morgan eine »organische Theorie der Natur«, die nicht nur einzelne physikalische Körper (z.B. Atome) als Organismen versteht, sondern die Natur insgesamt.

Auch in der Frühphase der Kybernetik, in den 1940er und 50er Jahren, wird die Bezeichnung ›Organismus‹ allgemein auf regulierte Systeme übertragen, seien sie belebt oder unbelebt. So gelten das »System der Luftverteidigung« und ein »Verkaufsautomat« als »unbelebte Organismen«.²³⁸ Vereinzelt zieht sich ein solches Verständnis bis in die Gegenwart. R. Dawkins bezeichnet 1986 die vom Menschen gemachten Maschinen als *ehrenamtliche Lebewesen* (»honorary living things«).²³⁹

Im Allgemeinen hat sich diese Wortverwendung aber nicht etabliert, und als ›Organismus‹ werden zumeist allein belebte Systeme bezeichnet. Nach der überwiegenden Auffassung bildet ›Organismus‹ also ein exklusiv biologisches Konzept. Weder der Begriff des Organismus noch der des Lebewesens sind aber klar bestimmte Begriffe.²⁴⁰ Wird als Kriterium

für das Vorliegen eines Organismus allein die Organisation eines Systems angenommen (†Organisation), dann können durchaus auch anorganische Systeme, wie z.B. der Wasserkreislauf auf der Erde als Organismen beurteilt werden (deren Einheit in der wechselseitigen Abhängigkeit von Prozessen besteht und die allein in teleologischer Reflexion gegeben ist²⁴¹). Als Konsequenz daraus könnte gefordert werden, den Organismusbegriff enger zu bestimmen als über das Konzept der Organisation. Nicht allein die Selbsterstellung, auch die *Selbsterhaltung* gehöre zur Vollbestimmung eines Organismus, meinen etwa U. an der Heiden, G. Roth und H. Schwegler.²⁴²

Denkbar ist es auch, eine terminologische Unterscheidung einzuführen und ein organisiertes System der Natur, das kein Lebewesen ist (z.B. den globalen Wasserkreislauf oder anorganische dissipative Strukturen), als *organismusartig* oder als *Organismoid* zu bezeichnen. (In der Medizin kommt der Ausdruck ›Organismoid‹ gelegentlich zur Bezeichnung von organismusähnlich geformten anatomischen Strukturen vor, z.B. wird 1916 ein Teratom »dreikeimblättrig organismoid gebaut mit einer Darmanlage« beschrieben²⁴³).

Thermodynamik irreversibler Systeme

Die Thermodynamik irreversibler Systeme hat seit den 1950er Jahren eine Vielzahl von organisierten und sich selbst organisierenden anorganischen Systemen beschrieben. Zu den bekanntesten zählen die Bénard-Zellen, d.h. die spontane Ausbildung eines wabenförmigen Musters bei der Erwärmung einer Flüssigkeit, nachdem ein bestimmter kritischer Temperaturwert überschritten wird. Die regelmäßige Struktur entsteht hier durch das »kooperative« Strömungsverhalten der Flüssigkeitsteilchen.²⁴⁴ Diese »Kooperation« (Prigogine) kann als eine geordnete wechselseitige Beeinflussung der Teilchen und damit als Organisation gedeutet werden. Weitere Beispiele für anorganische Selbstorganisationssysteme bestehen in den wechselseitig katalytischen chemischen Reaktionen, die ein zyklisches Verhalten zeigen (»chemische Uhren«), z.B. der Belousov-Zhabotinsky-Reaktion, bei der das Element Cer (oder Eisen) abwechselnd zwei Zustände verschiedener Wertigkeit annimmt, wodurch die Farbe der Lösung periodisch zwischen zwei verschiedenen Farben oszilliert. Weil jeder Zustand die Bildung des jeweils anderen katalysiert, also eine wechselseitige Hervorbringung vorliegt, kann auch dieses System als eine Selbstorganisation beschrieben werden.

Als ›Organismen‹ werden diese anorganischen Selbstorganisationssysteme allerdings meist nicht

bezeichnet. Verschiedene Kriterien werden angegeben, die zum Vorliegen eines Organismus hinzukommen müssen: Bei Organismen, deren Teilen Funktionen zugeschrieben werden kann, wird gefordert, dass sie entweder neben der Selbstorganisation auch zur Selbstregulation befähigt sind, d.h. zur Erhaltung auch angesichts von Störungen,²⁴⁵ oder dass sie insgesamt auf ein globales Ziel, wie ihre Fortpflanzung, ausgerichtet sind²⁴⁶ oder schließlich, dass sie über einen Körper verfügen, der nicht durch äußere Bedingungen (wie die Grenzen des Versuchsgefäßes), sondern durch innere Organisationsprinzipien begrenzt ist, so dass sie selbst nicht den Charakter von Prozessen, sondern von »Prozess-Dingen« haben²⁴⁷.

Fortpflanzung und das Paradox des Organismus

Ein komplexes Verhältnis besteht zwischen den Konzepten »Organismus« und »Fortpflanzung«. Einerseits stellt die Fortpflanzung eine verbreitende charakteristische Aktivität von Organismen dar, die nicht selten sogar definitorischen Charakter für das Konzept des Organismus gewinnt (↑Fortpflanzung: Tab. 78), andererseits können auch Organismen existieren, ohne sich fortzupflanzen (Tab. 79). Eine Ameisenarbeiterin ist doch zweifellos ein Organismus, auch wenn sie sich nicht fortpflanzt. Weil die Quantität der Fortpflanzung das entscheidende Maß der Fitness einer organisierten Einheit ist, kann außerdem ein Konflikt der Selektion auf verschiedenen Ebenen der organischen Hierarchie bestehen. R. Dawkins bezeichnet es

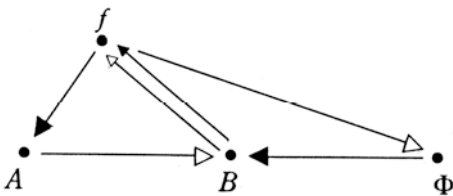


Abb. 354. Grafisches Modell eines Organismus als Metabolismus-Reparatur (M, R)-System. Dargestellt ist das geschlossene Netzwerk von Relationen zwischen den Komponenten eines Systems. Geschlossene Pfeile bedeuten, dass die Komponente (oder Größe) am Anfang des Pfeils diejenige am Ende so verändert, dass eine andere Komponente entsteht; offene Pfeile bezeichnen die Umwandlungen (Transformationen) der Komponenten am Ende eines geschlossenen Pfeils. Die Größe f (»metabolischer Prozessor«) bewirkt also eine Umwandlung von A zu B; Φ (»Reparatur«) bewirkt die Umwandlung von B zu f ; B bewirkt andererseits die Umwandlung von f zu Φ . Das zentrale Merkmal dieses Systems besteht darin, dass jede Komponente auf eine andere Komponente einen Einfluss hat und andererseits von einer anderen beeinflusst (»entailed«) wird; es ist also funktional geschlossen (aus Rosen, R. (1991). *Life Itself*: 251).

1990 als das *Paradox des Organismus*, dass ein vielzelliger Organismus, der aus vielen fortpflanzungsfähigen Elementen besteht, nicht durch die Selektion auf der Ebene dieser Elemente, der Zellen, auseinandergerissen wird: »The paradox of the organism is that it is not torn apart by its conflicting replicators but stays together and works as a purposeful unity, apparently on behalf of all of them«²⁴⁸ (↑Fortpflanzung: Tab. 80). Die Auflösung dieses Paradoxons besteht nach Dawkins darin, dass die verschiedenen »Replikatoren«, aus denen sich der Organismus zusammensetzt, über den gleichen Weg ihre Reproduktion sicherstellen, nämlich in der Erzeugung einer Keimzelle, auf der sie alle repräsentiert sind. Insofern sie über den gleichen Weg in die nächste Generation gehen, seien sie durch gleiche »Interessen« miteinander verbunden (↑Selektion/Ebenen der Selektion).

Die definitorische Schwierigkeit, dass sich offensichtlich nicht alle Organismen fortpflanzen, die Fortpflanzung aber doch eines der beiden ultimatsten Funktionen der Lebewesen bildet (↑Funktion: Tab. 91), kann dadurch umgangen werden, dass als definierendes Kriterium eines Organismus nicht die Fortpflanzungsfähigkeit selbst herangezogen wird, sondern allein die Mitgliedschaft in einer reproduktiven Linie, von denen einige Mitglieder die Fähigkeit zur Fortpflanzung haben (vgl. die Definition von R.A. Wilson in Tab. 216).²⁴⁹ Ausgeschlossen aus der Kategorie des Organismus sind damit alle spontan aus dem Bereich des Anorganischen entstandenen oder intentional angefertigten (technischen) organisierten Systeme. Ausgeschlossen sind außerdem alle Teile eines Organismus, z.B. seine Organe, die nur vermittelt über ein übergeordnetes System (eben den Organismus) repliziert (und wegen der fehlenden materiellen Überlappung gerade nicht reproduziert) werden (↑Fortpflanzung).

»Nur die Hälfte des Lebens«

Der Begriff des Organismus wird zwar vielfach als der Grundbegriff der Biologie betrachtet, ausgehend von der Evolutionstheorie als der grundlegenden biologischen Theorie stellt er aber nur die eine Seite eines zweigliedrigen Prozesses dar, der in dem beständigen Wechsel von Genotyp und Phänotyp besteht. Semiotisch lässt sich dieser Wechsel als ein Alternieren von analoger und digitaler Verkörperung des Lebendigen fassen: analog liegt das Lebendige in dem Phänotyp des Organismus vor, digital in der Abfolge diskreter Einheiten in der DNA (wenn vernachlässigt wird, dass ein Organismus in seiner »digitalen Phase« nicht nur aus DNA, sondern aus der ganzen Organisation einer Zelle besteht) (↑Genotyp/

Phänotyp). J. Hoffmeyer und C. Emmeche bringen diese Sicht 1991 auf den Punkt, indem sie schreiben, der Organismus bilde lediglich »die Hälfte des Lebens«: »The organism [...] is only half of life, that of the analog sphere. As such, the historical dimension of life is lost, because that dimension requires the digital phase of the organized gene pool.«²⁵⁰ Der Begriff des Organismus vermag insofern zwar das grundlegende Konzept der Biologie abzugeben; der individuenübergreifende Prozess der Veränderung, der für das *↑Leben* kennzeichnend ist, wird von ihm aber nur unzureichend abgedeckt, so dass er nicht das Lebendige in seinem Vollbegriff bezeichnet.

Organismus und Umwelt

Nicht nur in zeitlicher Erstreckung stellt der Organismus nur einen Teil des Lebensgeschehens dar; auch in räumlicher Ausdehnung bildet er nach Auffassung vieler Autoren nicht das Ganze des Lebens. Immer wieder wird seit dem Ende des 18. Jahrhunderts, und verstärkt im 20. Jahrhundert, darauf hingewiesen, dass die spezifische Umwelt eines Organismus mit diesem eine Einheit bilde (*↑Umwelt*: Tab. 287). H. Lotze schreibt 1856, es bilde der »thierische Organismus« »keinen abgeschlossenen Kreislauf der Verrichtungen« und sei daher »nichts als die eine Hälfte eines Ganzen, unfähig zu leben ohne die andere, die Außenwelt und die Seele.«²⁵¹ Als Grund für die Einheit von Organismus und Umwelt wird dabei die Abhängigkeit des Organismus von der Umwelt angegeben. Das Verhältnis der beiden wird als eine *↑Wechselseitigkeit* oder *Reziprozität* beschrieben. So formuliert J.S. Haldane 1884: »a living organism and its surroundings must be regarded as a system of parts reciprocally determining one another.«²⁵²

Inwiefern auch auf Seiten der Umwelt eine Abhängigkeit vom Organismus besteht, wird besonders im Umweltbegriff J. von Uexkülls deutlich, der diesen seit Beginn des 20. Jahrhunderts in spezifischer Weise deutet (*↑Umwelt*). Für von Uexküll ist eine Umwelt eine jeweils von einem Organismus ausgehende Konstruktion, die aufgrund dieser Abhängigkeit nicht ohne einen Organismus bestehen kann: »Die Umwelt, wie sie sich in der Gegenwelt des Tieres spiegelt, ist immer ein Teil des Tieres selbst, durch seine Organisation aufgebaut und verarbeitet zu einem unauflöselichen Ganzen mit dem Tiere selbst.«²⁵³ Im Anschluss an von Uexkülls Umweltlehre wird die enge Verknüpfung von Organismus und Umwelt im 20. Jahrhundert vielfach betont. Der Philosoph M. Scheler schreibt 1923-24: »Was wir ›Leben‹ nennen, ist nicht räumlich ›im‹ Organismus, sondern jene Geschehenseinheit zwischen organischem Körper

und Umwelt gehört dazu. Die Umwelt gehört zum Organismus wie sein Körper.«²⁵⁴ Ähnlich heißt es bei H. Plessner 1928, aufgrund des »Stoff- und Energiekreislaufs und der morphologisch-funktionellen Eingespieltheit von Organismus und Umgebung«²⁵⁵ müsse ein Organismus als »ergänzungsbedürftig«²⁵⁶ angesehen werden: »Als Ganzer ist der Organismus daher nur die Hälfte seines Lebens. Er ist das absolut Bedürftige geworden, das nach Ergänzung verlangt, ohne die er zugrunde geht. Als Selbständiger ist er eingeschaltet in den Lebenskreis einer Gesamtfunktion zwischen ihm und dem Medium, die das Leben selbst durch ihn hindurchleitet.«²⁵⁷ Im »Kreis des Lebens« ist für Plessner der Organismus nur die »eine Hälfte«, die andere bilde seine Umwelt oder sein »Positionsfeld«, wie es Plessner nennt.²⁵⁸ Das *↑Leben* erscheint hier also als die dem Organismus übergeordnete Einheit.

In diesem Sinne stellt J.S. Haldane 1931 fest, dass »der Begriff des Lebens die Umwelt des Organismus ebenso wie das, was innerhalb seines Körpers vor sich geht, umfaßt.«²⁵⁹ Das Leben bildet danach die umfassendere Einheit, der Organismus nur einen Teil davon. Deutlich wird diese Auffassung auch bei T. von Uexküll, wenn er 1987 von »dem Organismus der Lebewesen« und von »deren Umgebung« spricht²⁶⁰; Ein »Lebewesen« bildet somit eine höhere Einheit aus »Organismus« und »Umgebung«. Nicht nur die Einheit des Lebens, auch die *Einheit des Überlebens* besteht nach T. von Uexküll aus »Organismus plus Umwelt«.²⁶¹

Gegen alle diese Ansätze, die den Organismus als eine Einheit nur im Zusammenhang mit seiner Umwelt ansehen, muss kritisch eingewendet werden, dass die Einheit aus Organismus und Umwelt (oder Umgebung) nicht in der Weise ein organisiertes System bildet, in der es für einen Organismus gilt. Denn ein Organismus stellt eine *↑Organisation* dar, d.h. ein System aus sich wechselseitig herstellenden und in ihrer Funktion wechselseitig bedingenden Teilen – dies gilt für die Einheit aus Organismus und Umwelt aber gerade nicht, zumindest nicht unter Voraussetzung des in der Biologie etablierten (nicht-uexküllschen) Begriffs der *↑Umwelt*. Viele Elemente der Umwelt werden von einem Organismus, der auf sie angewiesen ist, weder hergestellt noch sind sie durch ihn bedingt: Die Einstrahlung des Sonnenlichts etwa ist auch ohne den Organismus vorhanden. Es besteht also gerade nicht ein analoges Verhältnis zwischen den Teilen eines Organismus und dem Organismus und seiner Umwelt (wie dies etwa G. Canguilhem 1947 formuliert: »il faut comprendre qu'entre l'organisme et l'environnement, il y a le même rap-

port qu'entre les parties et le tout à l'intérieur de l'organisme lui-même»²⁶²). Bereits ontologisch gesehen besteht hier eine Asymmetrie, weil ein Organismus ein einzelner Körper ist, seine Umwelt aber eine Menge von Körpern.

Es erscheint daher nicht sinnvoll, die eigentliche Einheit der Organisation auf das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt einzuschränken, wie dies etwa bei Plessner deutlich wird: »Der Organismus ist Einheit *nur* als durch Anderes, als er selbst ist, in ihm vermittelter Körper, Glied eines Ganzen, das über ihm hinausliegt«.²⁶³ Ein Organismus kann *auch* als Glied einer solchen umfassenderen Einheit betrachtet werden (in ökologischer Perspektive), aber er kann auch schon in sich selbst als eine funktionale Einheit beurteilt werden.

Auf systemtheoretisch-funktionaler Grundlage müssen die Grenzen eines Organismus allerdings nicht mit den Grenzen seines Körpers übereinstimmen. Eine systemtheoretische Bestimmung des Organismusbegriffs muss sich also von einer an topologischen Verhältnissen orientierten Umweltdefinition lösen. »Umwelt« kann systemtheoretisch nicht das sein, was sich räumlich außerhalb der begrenzenden Membranen oder Zellwände der Organismen befindet. Unter »Umwelt« muss vielmehr das außerhalb der wechselseitigen funktionalen Bezüge der Organe sich abspielende, aber auf den Organismus einwirkende Geschehen verstanden werden. Alle für die funktionale Organisation des Organismus externen Bezüge bilden demnach seine Umwelt. Diese können sich sowohl außerhalb des Körpers befinden, wie z.B. die Nahrungsmittel, oder innerhalb, wie etwa Krankheitserreger oder parasitische DNA. Auf diese funktional gesehen organismusexternen Objekte ist ein Organismus zwar funktional bezogen, sie sind aber nicht Teil der den Organismus konstituierenden Einheit der Wechselseitigkeit. Zu seiner Nahrung hat ein Organismus ein einseitiges Abhängigkeitsverhältnis; er ist auf sie angewiesen, hat sie aber nicht selbst hervorgebracht oder gestaltet. Anders als die ↑Organe des Organismus, die durch ihren wechselseitigen Bezug definiert sind, die also erst durch ihren wechselseitigen Bezug zu den bestimmten Gegenständen werden, die sie sind, erhalten die Gegenstände der Umwelt eines Organismus ihre Bestimmung nicht dadurch, dass der Organismus sie nutzt. Das Gras der Wiese ist auch dann Gras, wenn kein Hase es frisst; das Wasser bleibt Wasser, auch wenn es nicht getrunken wird. Für diese Gegenstände gilt also nicht die wechselseitige Mittel-Zweck-Relation, die für das Verhältnis der Organe in einem Organismus charakteristisch ist (↑Zweckmäßigkeit). Die Nahrung

als Teil der Umwelt des Organismus, zu dem er eine kausale und funktionale Beziehung hat, bildet somit nicht einen Teil des Organismus selbst, weil sie in einem reinen Ursache- und Mittelverhältnis zu ihm steht. Andere Teile, wie z.B. seine Exkremente, gehören ebenfalls nicht zu seiner funktionalen Einheit, weil sie nur durch ihn hervorgebracht sind, ohne notwendig auf ihn zurückzuwirken und funktional auf ihn zurückzubeziehen sind. Teil eines Organismus im Sinne eines Organs ist alles, was sich sowohl als Zweck als auch als Mittel im Hinblick auf die anderen Organe beurteilen lässt. Es kommt hier auf das Sowohl-als-auch an: Die Nahrung ist nur ein Mittel, der Kot nur eine Wirkung – und beide sind daher nicht Teile des Organismus. Sie können aber selbstverständlich Teile eines übergeordneten Systems, etwa eines Ökosystems sein.

Ein über die wechselseitige Abhängigkeit der Elemente eines Ganzen spezifiziertes Organisationsnetzwerk ergibt einen wohldefinierten Begriff des Organismus. Dieser Organismus weist auch eine funktional genau bestimmte Außengrenze auf. Das Problem liegt nur darin, dass die auf dieser Grundlage bestimmte Grenze des Organismus nicht mit seiner morphologischen Grenze übereinstimmt. Ein Spinnennetz bildet auf diese Weise ebenso einen Teil des Organismus der Spinne wie eine von einer Ameise gelegte Duftspur zu deren Organismus zu rechnen ist, oder wie viele Bauwerke von Organismen als »externe Organe« bestimmt werden können (↑Genotyp/Phänotyp: Erweiterter Phänotyp). In morphologischer Hinsicht ist die Grenze zwischen einem Organismus und seiner Umwelt also nicht eindeutig. Selbst die für Organismen zentralen Prozesse ihres Lebens können sich außerhalb ihres Körpers abspielen. So erfolgt in Korallenriffen eine wichtige Komponente der Physiologie kalkbildender Korallen außerhalb ihres Körpers (↑Umwelt: Abb. 543).²⁶⁴

Gestaltseinheit und Funktionseinheit

Grundsätzlich sind zunächst zwei Organismusbegriffe zu unterscheiden: der Organismus als morphologische Herstellungseinheit und als funktionale Organisationseinheit. Im ersten Fall besteht ein Organismus in einer kohärenten Gestalt, die gegenüber ihrer Umwelt eine kontinuierliche Grenze aufweist, im zweiten Fall dagegen in einer funktionalen Einheit, die räumlich zwar nicht zusammenhängende, aber trotzdem wechselseitig voneinander abhängige Objekte umfassen kann. Organische Systeme stellen also auf zwei verschiedenen Ebenen Organismen dar: einerseits als morphologische Einheiten und andererseits unter Einschluss von Gegenständen, die nicht räum-

lich mit ihnen verbunden sind, als erweiterte Phänotypen. Einige der Körper, die für den morphologisch bestimmten Organismus zu seiner Umwelt gehören, sind für den funktional bestimmten Organismus Teil seines Systems. So gehört der Bau des Kaninchens mit gleichem Recht zu seinem funktionalen Organismus wie die Haare zu seinem morphologischen Organismus: In beiden Fällen ist eine Struktur von anderen Teilen des Organismus hervorgebracht, und sie wirkt im Sinne des Schutzes auf diese Teile zurück. Bei der Mehrzahl der Organismen fällt ihre morphologische Einheit mit der funktional zu beurteilenden Einheit zusammen. Sie verändern Teile ihrer Umwelt nicht in der Weise, dass sie zusammen mit diesen Teilen eine weitere funktionale Einheit höherer Ordnung bilden.

Effizienteste Selektionsebene

In selektionstheoretischer Betrachtung kann ein Organismus als eine besonders ausgezeichnete Ebene der Selektion angesehen werden (↑Selektion/Selektionsebenen): Er bildet diejenige Ebene, auf der die Selektion am effizientesten ist, so dass auf dieser Ebene maximal integrierte und durch umfassende Kooperation der Teile charakterisierte Systeme entstehen. Diese Systeme können einerseits aus Teilen bestehen, die selbst zur Reproduktion in der Lage sind und damit ebenfalls eine Selektionsebene bilden (z.B. Zellen oder Gene), und sie können andererseits zu Systemen höherer Ordnung zusammengefasst werden, die gleichfalls zur Reproduktion befähigt sind und eine Selektionsebene darstellen (z.B. Gruppen oder Arten). »Organismus« wird damit ein relatives Konzept, das auf verschiedenen Ebenen der strukturellen Hierarchie der Biologie Anwendung finden kann. Die elementare Organisationseinheit des Lebens, die Zelle als »Minimalorganismus« (s.u.), hat sich in den »großen Transitionen des Lebens« zu höheren Organisationen zusammengeschlossen, in denen die Zellen den Status eines Organismus verlieren und zu Teilen eines neuen Organismus, des Mehrzellers, wurden. Die Zellen eines Mehrzellers stellen selbst keine Organismen mehr dar, weil sie (in der Regel) nicht auf die Maximierung ihrer eigenen Fitness organisiert sind, sondern auf die Maximierung der Fitness des Systems, von dem sie einen Teil bilden. Mehrzellige Systeme können sich außerdem zu arbeitsteiligen Gruppen zusammenschließen, in denen der einzelne Mehrzeller wiederum nicht seine eigene Fitness, sondern die Fitness der Gruppe maximiert, die dann die neue zentrale Selektionseinheit darstellt. Dies ist bei den eusozialen Insekten der Fall, in denen sterile Kasten ausgebildet sind. D.C. Queller argumentiert

1997 daher dafür, eine eusoziale Kolonie nicht als »Superorganismus« (s.u.), sondern als »Organismus« zu bezeichnen, weil sie ein hoch integriertes System darstellt, in dem der Konflikt unter den Mitgliedern stark reduziert ist (vgl. Tab. 216).²⁶⁵ In diesem Sinne bildet ein Organismus ein System, in dem alle Teile auf die Kooperation mit den anderen Teilen selektiert wurden und Konflikte unter den Teilen (also Selektion auf der Ebene der Teile) weitgehend unterdrückt sind: »The organism is the result of a powerful history of selection at that level, and weak or no selection within that level, a pattern of selection that results from advantages in cooperation and effective control of conflicts.«²⁶⁶ Kennzeichnend für Organismen ist danach die Ausrichtung aller Teile auf ein gemeinsames Ziel (die Erhaltung und Reproduktion des Ganzen); auf den Organisationsebenen oberhalb der des Organismus überlagern sich dagegen die Ausrichtungen der Teile auf verschiedene Ziele (»cross-purposes«), die nicht mehr durchgehend zu einem gemeinsamen Ziel integriert sind.²⁶⁷

Mit einer Unterscheidung A. Remanes aus dem Jahr 1950 kann die »funktionelle« Ordnung des Organismus der »biozönotischen Ordnung« der Biozönos und Ökosysteme gegenübergestellt werden: In der funktionellen Ordnung der Organismen ist die Konkurrenz der Komponenten kein bestimmender Faktor; das Verhältnis der Teile ist vielmehr als harmonisches Miteinander gekennzeichnet, »der antagonistische Kampf der Teile ist aufgehoben« (↑Ökologie/Biozönotische und funktionelle Ordnung).²⁶⁸

Beschrieben werden kann die Entstehung eines Organismus auf einer höheren Organisationsebene auch als eine *evolutionäre Transition der Individualität* (Michod & Nedelcu 2003: »evolutionary transition in individuality«).²⁶⁹ In einer solchen Transition erfolgt ein Transfer der Fitness von einer niedrigen auf eine höhere Organisationsebene (z.B. von den Zellen auf den Mehrzeller oder von den Insektenarbeiterinnen auf die Kolonie) und eine Spezialisierung der Einheiten auf den niederen Ebenen auf einzelne Komponenten der Fitness (z.B. von bestimmten Zellen oder Insekten auf Schutzfunktionen und anderen auf Reproduktionsfunktionen).²⁷⁰ Die Konstituierung eines mehrzelligen Organismus kann demnach als ein Prozess der Kooperation unter Zellen durch einen Mechanismus der Gruppen- oder Verwandtenselektion verstanden werden (Michod 1999: »Organisms may be thought of as groups of cooperating cells related by common descent«²⁷¹).

Äquifinalität durch Heterogenität einer Homogenität
Die Ebene der Organismizität, auf der sich die Orga-

Ganzheit aus interdependenten Teilen (Allelon)

Ein System aus wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen und Teilen, die zusammen eine integrierte funktionale Einheit bilden

Ausnahme: viele für die Funktion anderer Teile nicht notwendige Teile, z.B. alle Finger, beide Nieren

Morphologische Einheit (Morphon)

Eine einheitliche und geschlossene Gestalt aus Teilen, die miteinander in direkter Verbindung stehen

Ausnahme: Organismen, die eine Metamorphose durchlaufen

Einheit der Entwicklung (Metamorphon)

Ein System, das durch die Differenzierung einfacher Ausgangskörper (z.B. einer Zygote) entstanden ist und eine kontinuierliche räumliche Einheit bildet

Ausnahme: durch Aggregation entstandene Einheiten, z.B. die zellulären Schleimpilze

Einheit der Regulation (Homöon)

Ein System aus Prozessen, die alle auf die Erhaltung seiner Integrität und Funktionalität bezogen sind

Ausnahme: alle Prozesse, die die Reproduktion auf Kosten der Selbsterhaltung fördern, z.B. die Wanderungen der Lachse zur Fortpflanzung

Einheit der Reproduktion und Selektion (Genon)

Ein System, das zur selbständigen Fortpflanzung in der Lage ist und damit eine Einheit der Selektion darstellt

Ausnahme: alle obligatorisch sexuell sowie die sich gar nicht fortpflanzenden Organismen wie die Mitglieder der sterilen Kasten der sozialen Insekten

Tab. 220. Aspekte und Dimensionen des Organismusbegriffs und einige Ausnahmen bei traditionell als Organismen angesehenen Wesen.

nismen der meisten Arten bewegen, die in der Evolution also am häufigsten realisiert ist, ist die Ebene von Individuen, die aus einem kohärenten Körper aus vielen Zellen bestehen. Für diese Organismen können drei konstitutive Momente angegeben werden, die zwar eng zusammenhängen, sich aber in einigen Aspekten auch widersprechen: Vielzellige Organismen sind Gefüge aus einer Vielzahl strukturell und genetisch ähnlicher Elemente, den Zellen, die aber hoch differenzierte Funktionen wahrnehmen und gerade durch ihre Differenzierung zu einer Arbeitsteilung in der Lage sind, über die eine teleologische Ausrichtung auf ein gemeinsames Ziel, die Erhaltung und Fortpflanzung des Gefüges, erreicht wird. Anders gesagt, in Organismen werden viele (genetisch) homogene Elemente durch ihre Differenzierung in heterogene Teile eines Ganzen funktionell und existenziell aneinander gebunden. Die drei Momente der Äquifinalität (teleologische Fokussierung), Hetero-

genität (funktionelle Differenzierung) und Homogenität (genetische Identität) hängen dabei unmittelbar voneinander ab: Die Äquifinalität ist nur möglich aufgrund einer arbeitsteiligen, funktionalen Differenzierung der Teile, diese Differenzierung kann aber über Selektionsmechanismen nur realisiert werden, wenn die Selektionseinheiten der unteren Ebene, die Zellen, einander sehr ähnlich, d.h. genetisch homogen sind.

Typen von Organismen

Vieldeutig ist der Begriff des Organismus in der Gegenwart v.a. deshalb, weil in ihm, als dem grundlegenden Begriff der Biologie, die verschiedenen Aspekte eines Lebewesens zusammengeführt werden müssen. Ausgehend von einer systematischen Theorie des biologischen Lebensbegriffs (↑Leben), sind Organismen als Systeme zu bestimmen, die eine *Organisation* und *Regulation* aufweisen und einer *Evolution* unterliegen. Diese Merkmale müssen nicht immer in einem Körper zusammen realisiert sein. Will man sie auch begrifflich voneinander trennen, können neue Konzepte eingeführt werden (vgl. Tab. 221): Eine organisierte Einheit, die aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen besteht, kann **Allelon** genannt werden (von griech. «ἀλλήλων» »gegenseitig, einander«); eine regulierte Einheit, die eine Struktur gegen äußere Störungen stabil aufrecht erhält, kann als *Homöon* bezeichnet werden; und eine Einheit, die reproduziert wird und damit einer Evolution unterliegen kann, kann den Namen *Genon* erhalten (von griech. «γενῶν» »zeugen, hervorbringen«; B.C. Patte verwendet den gleichen Ausdruck im Rahmen seines systemtheoretischen Modells des Begriffs der ↑Umwelt zur Bezeichnung eines »Output-Objekts«). Geht der Prozess von den jeweiligen Einheiten selbst aus, bieten sich die Bezeichnungen *Auto-Allelon*, *Auto-Homöon* und *Auto-Genon* an. Für Organisationsformen auf höheren Ebenen, d.h. die Organisation, Regulation und Evolution von bereits organisierten, regulierten oder evolvierenden Systemen, können die Ausdrücke *Meta-Allelon* (z.B. für ein Ökosystem), *Meta-Homöon* (z.B. für die Biosphäre als reguliertes System nach der Gaia-Hypothese) und *Meta-Genon* (z.B. für mehrzellige Individuen) verwendet werden. Die Einheit eines Organismus, in der Organisation, Regulation und die Fähigkeit zur Evolution durch Reproduktion zugleich realisiert sind, kann als *Organismen* bezeichnet werden.

Ontologie von Organismen

Ein Körper eines Lebewesens (und Organismus) bildet die statische Seite seiner materiellen Verfasst-

heit, die sich in einer bestimmten Form (Gestalt) manifestiert. Im Laufe des Lebens eines Lebewesens können sich sowohl die Bestandteile seines (jeweiligen) Körpers (durch Stoffwechsel) als auch dessen Form (durch Metamorphose) ändern, so dass er zu einem anderen Körper desselben Lebewesens wird. Der Körper stellt daher nur die eine Seite der (materiellen) Verfasstheit eines Lebewesens dar; die andere Seite, die dynamische, ist seine Einheit als ein Gefüge von Prozessen, die (1) (als Prozesse eines jeweiligen Typs) wechselseitig voneinander abhängen, die (2) seine materiellen Teile erzeugt (geformt) haben, die (3) diese umformen und damit neue Körper (des gleichen Lebewesens) erzeugen können und die (4) im Rahmen dieser Transformationen selbst Änderungen unterliegen, so dass sie zu Prozessen neuen Typs werden können, die aber wiederum (bis zum Ende des Lebens des Lebewesens) in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander stehen.

Seit Ende des 17. Jahrhunderts wird diese besondere Einheit des Lebewesens als eine Einheit im Fluss der Stoffe und Formen mit dem Begriff der *↑Organisation* in Zusammenhang gebracht. J. Locke erläutert 1689 am Beispiel einer Pflanze, dass ihre Einheit nicht auf einer bestimmten Stoffmenge, sondern der Vereinigung in einem einheitlichen Leben beruht: »one Plant, which has such an Organization of Parts in one coherent Body, partaking of one Common Life, it continues to be the same Plant, as long as it partakes of the same Life, though that Life be communicated to new Particles of Matter vitally united to the living Plant, in a like continued Organization conformable to that sort of Plants.«.²⁷² Das Prinzip der Identität eines Organismus ist damit die Kontinuität eines Prozessgefüges, nicht aber einer gleich bleibenden Stofflichkeit. Dies könnte so formuliert werden, dass das Leben eines Organismus selbst als ein Prozess bestimmt wird, wie dies H. Jonas 1965 im Sinn hat: »the living organism exists as a constant exchange of its own constituents, and has its permanence and identity only in the continuity of this process, not in any persistence of its material parts. This process indeed *is* its life, and in the last resort organic existence means, not to be a definite body composed of definite parts, but to be such a continuity of process with an identity sustained above and through the flux of components.«.²⁷³

Daneben könnte auch davon gesprochen werden, Organismen würden auf mehreren Ebenen zugleich existieren, auf der Ebene ihrer Teile und auf der Ebene von deren Interaktion. M. Grene zielt 1972 auf ein solches Verständnis: »Organized systems can-

Allelon

Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, z.B. das Gefüge der Organe eines Organismus

Homöon

Einheit der Erhaltung einer Struktur oder einer Größe, z.B. ein Regelkreis

Genon

Einheit der Fortpflanzung, damit gleichzeitig die Einheit, die einer Evolution unterliegen kann, z.B. ein Gen

Auto-Allelon

Sich selbst organisierende Einheit, d.h. ein sich spontan bildendes System aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, z.B. eine Bénard-Zelle

Auto-Homöon

Sich selbst regulierende Einheit, d.h. ein System, dessen eigene Erhaltung die Regelgröße bildet, z.B. die Einrichtungen der Homöostase in einem Organismus

Auto-Genon

Sich selbst reproduzierende Einheit, d.h. ein System, das zu der eigenen Fortpflanzung in der Lage ist, z.B. ein asexuell sich vermehrendes Individuum

Meta-Allelon

Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, die selbst wiederum auf diese Weise organisiert sind, z.B. ein Ökosystem

Meta-Homöon

Einheit der Erhaltung, die wiederum sich selbst erhaltende Teile enthält, z.B. ein mehrzelliges Individuum

Meta-Genon

Einheit der Fortpflanzung, die wiederum aus zur Fortpflanzung befähigten Teilen zusammengesetzt ist, z.B. ein mehrzelliges Individuum

Organismon

Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, die sich selbst erhält und zur Fortpflanzung fähig ist, z.B. ein lebendiges Individuum

Tab. 221. Begriffe zur Differenzierung zwischen den verschiedenen Aspekten des Organismusbegriffs

not be understood in terms of their least parts alone, but only in terms of those parts *as organized* in such systems. Organized systems are *doubly determinate*; they exist on at least two levels at once.«.²⁷⁴ Diese Vorstellung von der doppelten Existenz der organisierten Systeme ist aber doch mehr verwirrend als erhellend. Es ist genauer, von den Organismen zu sagen, sie existierten auf der Ebene ihrer Elemente überhaupt nicht. Erst insofern die Organisation der Elemente in den Blick kommt, existieren auch die so beschriebenen Gegenstände. Die Bestimmung der Gegenstände kann nicht ohne die Vorstellung der Organisation auskommen.

<i>intrinsische Eigenschaften</i>	<i>relationale Eigenschaften</i>
Form Aussehen, Gestalt, innere Gliederung, Bauplan Materie Stoffliche Zusammensetzung: Elemente, Verbindungen; Konsistenz, Aggregatzustände, Phasenwechsel Funktion interne Prozessmuster, Stoffwechselwege Verhalten Bewegungsmuster und Aktivitäten Lebensform Fortbewegungstyp, Ernährungstyp, Schutztyp, Fortpflanzungstyp Transformationen Entwicklungsvorgänge, Metamorphosen, Schlaf- und Wachrhythmen, Winter- und Sommerformen	geografischer Ort Bioregion, klimatische und edaphische Bedingungen, Reviergröße, Wanderungen Zeitraum der Existenz geologische Epoche, Jahreszeit, Lebensdauer taxonomische Beziehungen Variation, Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse, Stamm, Reich phylogenetische Beziehungen Schwesterart, Vorfahrenarten, Nachfahrenarten tokogenetische Beziehungen Geschwister, Vorfahren, Nachfahren ökologische Beziehungen Nahrung, Konkurrenten, Feinde Lebensgeschichte Paarungen, Fortpflanzungen, Krankheiten, sozialer Status

Tab. 222. Wichtige Eigenschaftstypen von Lebewesen.

Ontologisch nicht befriedigend ist es auch, die Existenzweise von Organismen als *Prozesse* zu beschreiben. Denn Lebewesen sind, in der Terminologie W. Johnsons (1921), paradigmatische Fälle von *Kontinuanten* (»continuants«), und damit wohl unterschieden von Prozessen, die zur Kategorie der *Okkuranten* oder *Vorkommnisse* (»occurents«) zählen.²⁷⁵ Organismen gehören damit zu den Entitäten, die in der Zeit *fortbestehen* (»endure«) und nicht zu solchen, die *andauern* (»perdure«).²⁷⁶ Als Kontinuanten können Organismen zwar in zeitliche Stadien gegliedert werden, sie sind aber zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da und zerfallen daher nicht in echte zeitliche Teile. Selbst von einem Insekt, das eine Metamorphose durchläuft, würden Biologen in der Regel sagen, dass es auch in seiner frühen Lebensphase als Raupe ganz da war; es heißt nicht: »Eine frühe Phase des Insekts war Raupe«, sondern: »Das Insekt war in einer frühen Phase seines Lebens Raupe«. Organismen sind also zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz als Ganze vorhanden. Ein Lebewesen verfügt zwar über einen *Lebenslauf* oder eine *Lebensgeschichte*, die in Phasen gegliedert werden kann (z.B. ontogenetische Entwicklungsstadien); es ist aber geläufig, ein Lebewesen als Einheit und Ganzheit anzusehen, auch wenn seine Lebensgeschichte noch nicht vollendet ist (»Endurantismus«). Prozesse, wie organische Entwicklungsprozesse, bestehen dagegen aus echten zeitlichen Teilen, die erst zusammen das Ganze der Einheit ausmachen. Aufgrund ihrer Eigenschaft der

Unvollständigkeit in jedem einzelnen Moment und ihrer Ausrichtung auf einen definierten Endzustand, liegen sie erst in ihrer Vollendung als Ganze vor.²⁷⁷ In ontologischer Hinsicht ist ein Organismus demnach zwar ein dynamischer Gegenstand, aber nicht selbst ein Prozess, sondern er unterliegt Prozessen.²⁷⁸

Der besondere Status von Lebewesen als Funktionsgefüge, die im Wechsel ihrer Formen bestehen können und im Wechsel ihrer Stoffe bestehen müssen, bildet für M. Schark im Jahr 2005 die Grundlage dafür, »Lebewesen« zu einer eigenen ontologischen Grundkategorie zu machen. Von den leblosen Dingen sind die Lebewesen nach Schark in ontologischer Hinsicht durch ihre andere Art des Fortbestehens in der Zeit (der Persistenz) unterschieden. Sie behauptet, »daß für Lebewesen zu persistieren in etwas anderem besteht als für Dinge«.²⁷⁹ Während die leblosen Dinge in Isolation von ihrer Umgebung bestehen könnten, existierten die Lebewesen nur in einem Stoff- und Energieaustausch mit ihrer Umwelt. Das Stattfinden eines Stoffwechsels im Sinne des Materiaustauschs eines Körpers mit seiner Umgebung bildet für Schark »eine notwendige und hinreichende Bedingung für das Am-Leben-Sein eines Lebewesens«.²⁸⁰ Die knappste Bestimmung von Lebewesen sei daher, sie seien *Objekte im Fluss* (Simons 1987: »objects in flux«²⁸¹), im stetigen Materiefluss befindliche Funktionsgefüge. In ihrem Besitz eines Körpers sind die Lebewesen von leblosen Entitäten mit stoffwechselartigen Prozessen, z.B. Wellen, Wirbeln

oder Flammen unterschieden. Das Stattfinden von Stoffwechselprozessen bildet nach Schark aber nicht eigentlich das Leben eines Lebewesens – dieses bestimmt sie vielmehr als Inbegriff von Aktivitäten und Fähigkeiten von Lebewesen²⁸² – es bestehe vielmehr lediglich eine strikte empirische Korrelation von Leben und dem Vorliegen von Stoffwechselprozessen; diese konstituierten das *physische Substrat* des Lebens.²⁸³ Die Tätigkeiten des Lebewesens insgesamt bildeten die (für seine Identifikation notwendige) *ratio cognoscendi* seines Lebens; die in seinem organisierten Körper stattfindenden Prozesse dagegen dessen (naturwissenschaftlich analysierte) *ratio essendi*. Weil der Stoffwechsel von einem Lebewesen aktiv betrieben wird und die Abgrenzung gegen die Umgebung erst vermöge der physischen Verfasstheit und Dynamik des Lebewesens erfolgt, geht ein Lebewesen nach Schark nicht darin auf, ein Körper zu sein; zwischen dem Lebewesen und seinem Körper bestehe kein Identitäts- sondern eher ein Possessivverhältnis.²⁸⁴ Die Ausdrücke »lebendiger Körper« oder »organisierter Körper« (*corpus organisatum*) werden damit insgesamt problematisch: Leben und Organisation sind nicht Eigenschaften eines Körpers, sondern es sind Weisen zu sein, die die Einheit von Wesen mit ganz eigenen Identitätskriterien definieren. Schark schreibt den Lebewesen darüber hinaus eine Minimalform des Subjektseins zu: Lebewesen würden sich von sich aus abgrenzen, d.h. durch eigene Leistung von ihrer Umgebung unterscheiden. Sie würden aktiv einen Stoffwechsel mit der Umgebung aufrechterhalten und auf Reize mit *Verhalten* reagieren, d.h. durch Aktivitäten, deren Energie nicht durch den auslösenden Reiz bereitgestellt wird.

Auch von anderer Seite wird betont, dass Organismen wesentlich als *Agenten* zu verstehen sind. R.A. Wilson bestimmt einen Agenten 2005 als eine Entität an einem bestimmten Ort, die eine Quelle der Verursachung und Aktion bildet (»an agent is an individual entity that is a locus of causation or action. It is a source of differential action, a thing from which and through which causes operate«²⁸⁵). Agenten seien zeitlich und räumlich begrenzt und wiesen eine zeitliche und räumliche Kontinuität während ihres Daseins auf. Nach dieser Definition sind allerdings nicht nur Lebewesen Agenten, auch anorganische Entitäten, wie Wirbelstürme oder Steine fallen darunter.

Die Bestimmung von Organismen als Agenten weist auch darauf hin, dass es einen »toten Organismus« nicht geben kann, oder wie es J.J. Pikler 1926 formuliert: »Ein Organismus ist [...] bloß solange ein Organismus, als er lebt, und ein toter Organismus ist

eigentlich ein gewesener Organismus«, also kein Organismus mehr²⁸⁶.

Als Gegenbegriff zu »Organismus« verwendet E. Haeckel 1863 den Ausdruck *Anorganismus*, und er versteht darunter die »Stammform«, aus der sich alle Organismen entwickelt haben.²⁸⁷ Wenn man diesen Ausdruck überhaupt annehmen will, müsste zumindest klar gemacht werden, dass Anorganismen über ganz andere Identitätsbedingungen wie Organismen verfügen: Sie können nicht über die Wechselseitigkeit von Prozessen ausgegliedert werden, sondern über andere Kriterien, z.B. die Konstanz der Form oder des Stoffs. In diesem Sinne könnte ein Stein von einer bestimmten Form als »Anorganismus« bezeichnet werden.

Definitionsfragen

Um eine präzise Definition des Organismusbegriffs wird sich in der Gegenwart meist nicht mehr bemüht. Für die meisten Fälle wird es als ausreichend erachtet, Organismen als funktional integrierte Systeme zu verstehen (vgl. Tab. 212). Die funktionale Integration und wechselseitige Bezogenheit der Teile aufeinander kann dabei über verschiedene Grade der Bindung erfolgen (↑Wechselseitigkeit: Tab. 305): von einer wechselseitigen Relevanz (Interaktion) über eine wechselseitige Herstellung (Interproduktion) und wechselseitigen Erhaltung (Interdependenz) bis zur wechselseitigen Bestimmung (Interdetermination) der Teile. Im Mittelpunkt steht traditionell das Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile voneinander. Dieses zeigt sich in solchen Definitionen des Organismus, die ihn als eine Einheit bestimmen, die zerstört wird, wenn ihr ein Teil genommen wird (Dawkins 1982: »the quality of being sufficiently heterogeneous in form to be rendered non-functional if cut in half«²⁸⁸). Was ein »Teil« ist, darf hier allerdings nicht physisch-morphologisch verstanden werden, denn viele Organismen bleiben funktional, wenn ihnen ein physischer Teil (z.B. eines der zwei Augen oder bei einigen Pflanzen auch die Hälfte ihres Körpers) entfernt wird. Die Teile müssen vielmehr selbst funktional spezifiziert werden: Die Systemstelle der Organe der Sinneswahrnehmung (bei Tieren) oder der Organe der Nährstoffversorgung (bei Tieren und Pflanzen) kann nicht entfernt werden, ohne dass das System als Ganzes seine Funktionalität verliert (und damit stirbt).

Nicht nur als explizite Aufzählung, sondern auch als Oberbegriff für eine offene Liste von Merkmalen kann der Organismusbegriff verstanden werden. So schlägt etwa M. Gutmann ihn 2000 als ein Element einer »Meta-Sprache« vor: »we can use the term

Morphologie	
schwerster Organismus:	
Klon »Pando« der Amerikanischen Zitterpappel (<i>Populus tremuloides</i>) in Utah: 47.000 Stämme, zusammen	6.600 t
größter Organismus:	
Honigpilz (<i>Armillaria ostoyae</i>)	900 ha
kleinster Organismus:	
<i>Mycoplasma</i> -Bakterien	300 nm
Physiologie	
ältester Organismus:	
Sporen von Bakterien	250x10 ⁶ Jahre
ältester mehrzelliger Organismus:	
Busch der Art <i>Lomatia tasmanica</i>	44.000 Jahre
ältestes Tier:	
Schwamm (<i>Cinachyra antarctica</i>) im Südpolarmeer	1.550 Jahre
Reproduktionsbiologie	
kürzester Generationswechsel:	
<i>Amoeba cristalligera</i>	3 Minuten
späteste Geschlechtsreife:	
Nashorn; Brückenechse	20 Jahre
maximale jährl. Samenproduktion:	
Birke	3x10 ⁷
Genetik	
kleinstes Genom (<i>Mycoplasma</i>)	
	580.000 bp 517 Gene
Ökologie	
Anzahl Organismen auf der Erde	4-6x10 ³⁰
Anzahl Bakterien in einer Handvoll Waldboden	10 ⁹
organisch gebundene Biomasse (Gramm Kohlenstoff)	10 ¹⁷
Evolution und Diversität	
Alter der ältesten Lebensspuren	ca. 3,5x10 ⁹ Jahre
Artenanzahl in der Erdgeschichte	ca. 30x10 ⁹
gegenwärtige Anzahl der Arten	3-100x10 ⁶

Tab. 223. Organismen in Zahlen (verschiedene Quellen).

»organism« as an abbreviation, listing all those properties or characters of living beings described »as« organismic properties.«²⁸⁹

Vom Organismus zum »Organismus-Syndrom«
Weil es verschiedene Merkmale sind, die im Organismusbegriff zusammengefasst werden, kann bestritten werden, dass »Organismus« überhaupt eine einheitliche Kategorie darstellt. Die Kennzeichen von Organismen könnten demnach in verschiedenen Kombinationen in der Natur vorkommen (Dyer 1989: »Organisms as separate, completely definable entities may not exist«²⁹⁰). Funktionale Integration, physiologische Autonomie, individuelle Einmaligkeit und genetische

Homogenität sind Merkmale, die zwar häufig miteinander korreliert sind, aber nicht immer zusammen auftreten müssen. Statt sich um die eine richtige Organismusdefinition zu streiten, argumentieren einige Autoren daher dafür, das Phänomen der *Organismizität* in seiner Vielschichtigkeit in den Blick zu nehmen (zu diesem Begriff, s.u.). Weil die Merkmale des organismischen Zustands häufig zusammen auftreten, sprechen J.W. Pepper und M.D. Heron 2008 in diesem Zusammenhang von dem *Organismus-Syndrom* (»organism syndrome«).²⁹¹ Die Korrelation der Merkmale kann dabei als Ergebnis von Evolutionsprozessen analysiert werden. Selbst so elementare Phänomene wie die genetische Homogenität von Organismen bildet in dieser Perspektive ein Resultat der Evolution.

Denkbar ist es auch, innerhalb einer Art organismische Zustände auf verschiedenen Integrationsebenen zu finden: Bei den zellulären Schleimpilzen könnten z.B. sowohl phasenweise selbständig existierende einzellige Stadien als auch der durch Aggregation entstandene vielzellige Verbund des Plasmodiums als ein Organismus verstanden werden. Bei anderen Arten ist es fraglich, ob überhaupt eine Gliederung in Organismen vorliegt: Bei den durch Mycelien oder Wurzelausläufer sich über viele Hektar ausbreitenden Pilze oder Bäume (wie die Amerikanische Zitterpappel, *Populus tremuloides*; vgl. Tab. 223) ist nicht klar, welche Einheit als Organismus im Sinne eines Individuums verstanden werden sollte.²⁹²

Das Verschwinden des Organismuskonzepts

Dem Desinteresse an allgemeinen Definitionen korrespondiert ein weitgehendes Verschwinden des Organismusbegriffs aus modernen Theorien der Biologie. Gerade diejenigen Bereiche der Biologie, die im 20. Jahrhundert eine besondere Dynamik entfaltet haben, bewegen sich auf einer Ebene unterhalb oder oberhalb des Organismus: Für die Molekularbiologie sind es die biologischen Makromoleküle, für die Genetik die Gene, für die Ökologie und Evolutionstheorie die Populationen, die die entscheidenden theoretischen Entitäten bilden.²⁹³ Den Fortpflanzungszellen (Keimzellen) der mehrzelligen Organismen schreibt bereits A. Weismann 1884 ein »eigentliches« Leben zu, weil sie über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen können und damit potenziell unsterblich sind: »Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaßen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen«²⁹⁴ (↑Leben). Weitergetragen wird diese Sicht bis zu den soziobiologischen Theorien der 1970er Jahre, nach denen die Gene, nicht die Organismen

die eigentlichen biologischen Agenten und entscheidende Ebene der Selektion bilden (↑Selektion/Genselektion). B. Goodwin konstatiert daher 1994, in der synthetischen Theorie der Evolution sei das Gen an die Stelle des Organismus getreten: »Something very curious and interesting has happened to biology in recent years. Organisms have disappeared as the fundamental units of life. In their place we now have genes, which now have taken over all the basic properties that used to characterize living organisms«.²⁹⁵ Wie Organismen würden auch die Gene sich vermehren und Variationen (Mutationen) produzieren, damit einer Evolution unterliegen, und außerdem als die eigentlichen Akteure erscheinen, für die die Organismen lediglich als Mittel zur effektiveren Reproduktion und Ausnützung der Umwelt dienen.

Am häufigsten wird von Seiten der Entwicklungsbiologie der Verlust des Organismusbegriffs für die biologische Theoriebildung beklagt, so z.B. 1996 von G. Webster und B. Goodwin.²⁹⁶ In dem Maße, in dem eine Erklärung der Embryogenese als nicht reduzierbar auf die Aktivität der Gene erkannt wird,

kommt es ausgehend von der Entwicklungsbiologie wieder zu einer Renaissance des Organismusbegriffs am Ende des 20. Jahrhunderts. Das erneute Interesse am Organismusbegriff hängt dabei mit dem Bemühen um Integration der verschiedenen an der Entwicklung beteiligten Faktoren zusammen. Nicht mehr einzelne Gene, sondern komplexe systemische Interaktionen werden für die Gestaltbildung verantwortlich gemacht. Das System, in dem diese Integration erfolgt, ist der Organismus (↑Biologie: Systembiologie).²⁹⁷ Auch für die Evolutionsbiologie gewinnt die Ebene des Organismus erneut an Bedeutung, insofern evolutionärer Wandel als Veränderung auf der Ebene der individuellen Entwicklung von Organismen als plastischen Systemen beginnen kann, so dass sich diese Änderung erst in einem zweiten Schritt auf genetischer Ebene manifestiert (West Eberhard 2005: »genes are probably more often followers than leaders in evolutionary change«²⁹⁸). Der Neodarwinismus des beginnenden 21. Jahrhunderts wird damit zu einem *Entwicklungs-Darwinismus* (Walsh 2010: »Developmental Darwinism«²⁹⁹, ↑Evolutionssystembiologie).

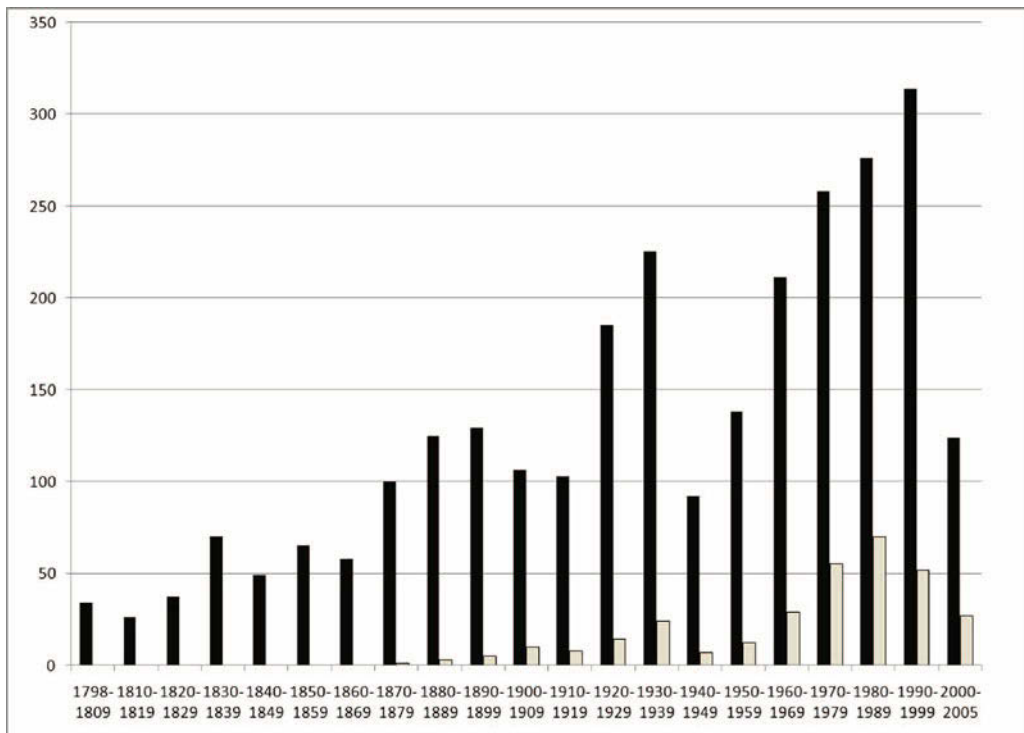


Abb. 355. Häufigkeit von Monografien, die im Titel die Wörter »Organismus« oder »Organismen« (schwarze Säulen) bzw. »Lebewesen« (graue Säulen) enthalten. Dargestellt ist die Summe von Werktiteln in Dekaden von 1798 bis 2005. Datengrundlage: GBV Online-Katalog norddeutscher Bibliotheken im Juni 2006. Mehrfachzahlungen eines Werkes sind aufgrund der mehrfachen Aufnahme des gleichen Werkes in den Katalog nicht ausgeschlossen. Es sind nicht nur biologische Werke berücksichtigt.

Wissenschaftlicher oder philosophischer Begriff?

Der für die Biologie grundlegende Charakter des Organismusbegriffs bringt es mit sich, dass er nicht immer als ein wissenschaftlicher, sondern gelegentlich auch als ein philosophischer Begriff verstanden wird. So vertritt J. Needham bereits 1928 die These, »Organismus« sei kein naturwissenschaftlicher Begriff, sondern eine philosophische Betrachtungsweise, die auf jeden beliebigen Gegenstand angewandt werden könne.³⁰⁰ L. von Bertalanffy wendet dagegen ein, im Sinne eines Systems, das sich in einem dynamischen Gleichgewicht befinde, sei »Organismus« durchaus ein naturwissenschaftlicher Begriff.³⁰¹ Er bezeichnet ihn sogar als einen »Urbegriff« und eine »eigenartige Denkform«, die es ermögliche, den besonderen System- und Gestaltcharakter des Lebendigen auszudrücken.³⁰² Kausal sei der Organismus »unerklärbar«, erst in der systemtheoretischen Betrachtung erschließe sich sein eigentliches Wesen; der Begriff des Organismus sei damit eine der Biologie eigene »Beschreibungsform« und stelle den für sie grundlegenden Begriff dar: »sollte ein hypothetisch-deduktives System in der Biologie möglich sein, so wird der Begriff des Organismus dessen oberster Begriff sein müssen, weil eben das eigentliche Wesen des Lebens in der Organisation der Stoffe und Vorgänge liegt«³⁰³.

Diesem Verständnis gemäß gibt von Bertalanffy 1932 eine komplexe Definition des Organismusbegriffs, in die viele zentrale theoretische Begriffe Eingang finden: »Ein lebender Organismus ist ein in hierarchischer Ordnung organisiertes System von einer großen Anzahl verschiedener Teile, in welchem eine große Anzahl von Prozessen so geordnet ist, daß durch deren stete gegenseitige Beziehung innerhalb weiter Grenzen bei stetem Wechsel der das System aufbauenden Stoffe und Energien selbst wie auch bei durch äußere Einflüsse bedingten Störungen das System in dem ihm eigenen Zustand gewahrt bleibt oder hergestellt wird oder diese Prozesse zur Erzeugung ähnlicher Systeme führen«.³⁰⁴

Zauber- und Pluswort

Die im Begriff des Organismus zugleich vorhandene wissenschaftliche Verankerung und holistischen Konnotationen haben ihn schon immer zu einem attraktiven Konzept gemacht. Ausdrücklich als »Zauberwort« bezeichnet J. Hennig 1968 den Ausdruck »organisch«.³⁰⁵ In ihm drücke sich die Sehnsucht nach einem einheitlichen Grund des Lebens aus. Es stelle heute ein eindeutiges »Pluswort« dar, weil es mit einem positiven Wertaspekt verbunden sei. Offensichtlich wird in zahlreichen Diskursen mehr die

positive Aura des Wortes als seine genaue Bedeutung eingesetzt. Seinen Glanz erlangt das Wort auch gerade im Gegensatz zu seinem engen etymologischen Verwandten, der kalten »Organisation«. Im Kontrast zu dem Technischen, Konstruierten und Zwanghaften, das in »Organisation« steckt, ist »Organismus« ein warmer Begriff mit einer Aura des Gewachsenen, Ganzen und Unverfügbaren. So kann dann auch der humanistische Anarchist E. Jünger 1960 seine Hoffnung auf den »Weltstaat« richten, in dem es zu einem Ende der Staaten im Plural komme und stattdessen zu einer neuen Entfaltung des »Organismus«: »Dann könnte der menschliche Organismus als der eigentlich Humane, vom Zwang der Organisation befreit, reiner hervortreten«.³⁰⁶ Insgesamt präsentiert sich »Organismus« damit als ein Wort der Wissenschaftssprache, das etwas vom Zaubhaften des Menschlichen und Unmittelbaren bewahrt hat.

Lebewesen

Das Wort »Lebewesen« (zuerst »lebwesen«) ist seit der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts nachgewiesen.³⁰⁷ Der Ausdruck hat in erster Linie eine außerwissenschaftliche Verbreitung. Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts erscheint er kaum in den Titeln biologischer Werke; und wenn doch, dann meist in populären Schriften.³⁰⁸ Erst seit den 1890er Jahren wird der Begriff häufiger im Titel wissenschaftlicher Abhandlungen geführt³⁰⁹; insgesamt taucht er von 1878 bis 2005 im Titel von rund 350 Monografien auf (nach dem GBV; vgl. Abb. 355). Eine viel geringere Verbreitung hat das englische Äquivalent »living being«: Es taucht im Singular überhaupt nur in einer einzigen Monografie des Online-Katalogs der British Library und des Britischen Verbundkatalogs auf³¹⁰; im Plural erscheint der Ausdruck auch nur in den Titeln von neun Werken, die aber alle Übersetzungen aus fremden Sprachen sind und bis auf einen einzigen aus dem 20. Jahrhundert stammen. Der französische Ausdruck »être vivant« steht in seiner Häufigkeit als Titel von Monografien zwischen dem deutschen »Lebewesen« und dem englischen »living being«.

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort »Lebewesen« häufig synonym mit »Organismus« verwendet. Es gibt aber auch signifikante Unterschiede im Gebrauch der Wörter: Bei Kant sind die Konzepte des Lebewesens und des Organismus insofern unterschieden, als er den Begriff des ↑Lebens über das Vermögen der (durch ein inneres Begehren hervorgerufenen) Bewegung bestimmt (und daher auf Tiere beschränkt), das Konzept des Organismus aber über das wechselseitige Verhältnis der Teile in einem Sys-

tem einführt (und es damit auch auf Pflanzen beziehen kann) (s.o.).³¹¹ Insgesamt impliziert der Terminus ›Organismus‹ stärkere Bezüge zu dem gegliederten Aufbau des damit bezeichneten Gegenstandes; bei ›Lebewesen‹ liegt die Betonung dagegen eher auf spezifischen Aktivitäten, Vermögen und Fähigkeiten des bezeichneten »Wesens«, weniger auf dessen Struktur. ›Organismus‹ verweist damit auf eine Erklärungsebene, während ›Lebewesen‹ der primäre deskriptive Begriff ist.

Extensional werden die Wörter ›Organismus‹ und ›Lebewesen‹ heute meist gleichbedeutend verwendet: Jeder als Organismus identifizierte Gegenstand gilt auch als ein Lebewesen und umgekehrt. Trotzdem sind sie intensional voneinander unterschieden. Das Wort ›Organismus‹ bezieht sich auf die geordnete Struktur und die geschlossene Einheit eines Systems; ein Lebewesen ist dagegen ein offeneres System, das einer Lebensgeschichte unterliegt, das nicht allein für sich besteht, sondern erst mit seiner ↑Umwelt eine Einheit bilden kann (s.o.) und einer Transformation in seiner individuellen und in einer generationenübergreifenden Geschichte unterliegen kann. Außerdem ist die Kennzeichnung von etwas als ›Lebewesen‹ mit einer impliziten Bewertung verbunden: Die Implikation des Wertvollen aus dem Lebendigen wird zumindest in vielen Kontexten nahe gelegt, wenn sie auch häufig im Vagen bleibt.

Ein weiterer Unterschied der Begriffe liegt darin, dass über das Konzept des Organismus eine analytische Einstellung gegenüber dem Gegenstand eingenommen wird, ›Lebewesen‹ dagegen viel mehr die Ganzheit und Unverfügbarkeit des Bezeichneten benennt. Der Begriff des Lebewesens gilt geradezu als Paradigma eines analytisch unergründlichen Gegenstandes (↑Leben: Tab. 166). So heißt es bei Heidegger: »Vermutlich ist für uns von allem Seienden, das ist, das Lebe-Wesen am schwersten zu denken, weil es uns einerseits in gewisser Weise am nächsten verwandt und andererseits doch zugleich durch einen Abgrund von unserem ek-sistenten Wesen geschieden ist.«³¹² Die Schwierigkeiten einer Wissenschaft von den Lebewesen ergeben sich daraus, dass der Begriff mit Bestimmungen wie Unvorhersehbarkeit, Einzigartigkeit, Innerlichkeit und Subjekthaftigkeit in Verbindung gebracht wird.³¹³ Verbreitet ist es darüber hinaus, das Konzept ›Lebewesen‹ über unscharfe Kategorien wie »Selbstsein« und »Würde« zu charakterisieren.³¹⁴

In der heutigen, von der Naturwissenschaft stark beeinflussten Sprache ist es trotzdem verbreitet, Lebewesen nicht über ihre lebensweltlich unmittelbar erfahrbaren Vermögen und Tätigkeiten, sondern über

naturwissenschaftliche Konzepte, z.B. als »offene Systeme« zu definieren (↑Ganzheit). In diesem Sinne sind es nicht selten systemtheoretische oder biologische Charakterisierungen, über die der Begriff bestimmt wird. Eine Definition lautet z.B.: »The living being is an open system, cellular, self-reproducing, with self-regulated flow of matter, energy and information which run through it and control its growth and steady state. Because of its attributes such a system is capable of evolution, by adapting itself to changing environmental conditions.«³¹⁵ Auch in Theorien zur Selbstorganisation ist häufig von der »Organisation von Lebewesen« die Rede.³¹⁶ Ein Unterschied zwischen ›Lebewesen‹ und ›Organismus‹ wird hier nicht gemacht.

Trotz der größeren Nähe des Organismusbegriffs zum analytischen Ansatz der Biologie ist es bezeichnend, dass viele reduktionistische Forschungsprogramme im 20. Jahrhundert gerade an den Begriffen des Lebens und Lebewesens ansetzen, während die holistisch orientierte Biologie nicht selten vom Organismusbegriff ausgeht. Dies lässt sich etwa an einer Gegenüberstellung des reduktionistischen Programms W. Roux' und des die Ganzheit des Organismus betonenden Programms von H. Driesch zeigen.³¹⁷ Als Grund hierfür kann vermutet werden, dass über den Begriff des Lebens eine Analyse von Eigenschaften erfolgen kann; der Begriff des Organismus aber auf die integrierte Einheit eines Trägers aller Eigenschaften des Lebens verweist, der einer Analyse weniger zugänglich ist.³¹⁸

Einen »ontologischen Sonderstatus« schreibt P. Rohs 1994 den Lebewesen zu. Dieser Sonderstatus ergebe sich aus der »Selbstbeziehung« und »Subjektivität« der Lebewesen. Diese bedingen eine echte Teleologie und nicht bloß ein funktionales Verhältnis, wie es zwischen den Organen eines Organismus bestehe. Den Organen, als rein funktional zu beurteilenden und kausal miteinander interagierenden Teilen eines Organismus komme dieser Sonderstatus nicht zu. Lebewesen seien dagegen kausal nicht vollständig zu erfassen. Der Aspekt des Teleologischen, der über das bloß Funktionale hinausgehe, beziehe sich nach Rohs auf Wertaussagen. Für die Lebewesen sei ihr eigenes Überleben der Wert, auf den alles zu beziehen sei; die Lebewesen verfügten daher über einen »Willen zum Leben«, der organisierten Maschinen gerade abgehe. Das spezifisch Teleologische und Lebendige der Lebewesen sei ihr »Selbsterhaltungstrieb«.³¹⁹

Ausführlich argumentiert M. Schark 2005 für eine ontologisch-metaphysisch begründete Unterscheidung von ›Lebewesen‹ und ›Organismus‹. Sie hält

den Begriff des Lebewesens für einen »Grundbegriff unserer deskriptiven Metaphysik«, so dass es ein »Fehler« wäre, ihn für einen biologischen Begriff zu halten; er sei vielmehr ein ontologischer. Allein der Begriff des Organismus bilde einen Grundbegriff der Biologie.³²⁰ Die Lebewesen gehören nach Scharck zu den vertrautesten und hervorstechendsten Bestandteilen unserer Lebenswelt und stellen daher keine theoretischen Entitäten der Wissenschaften dar, sondern vorwissenschaftliche Gegenstände. Das Verhältnis zwischen dem biologischen Begriff des Organismus und dem ontologischen Begriff des Lebewesens sieht Scharck als das einer Präzisierung: Die Biologie könne zu einem genaueren Verständnis der materiellen Grundlage der Lebensphänomene beitragen, vorausgesetzt sei in ihren Analysen aber immer ein lebensweltliches Vorverständnis von Lebewesen. Vor aller Theorie seien die Lebewesen durch charakteristische Fähigkeiten und Aktivitäten gekennzeichnet, allen voran durch die schon von Aristoteles genannten Vermögen der Ernährung (Selbsterhaltung), des Wachstums und der Fortpflanzung.³²¹ Zwischen den Begriffen »Lebewesen« und »Organismus« bestehe somit eine einseitige Identifikationsabhängigkeit: Etwas könne nicht wissenschaftlich als Organismus oder lebendes System beschrieben werden, wenn es nicht zuvor als Lebewesen identifiziert sei, diese Identifikation hänge aber andererseits nicht von der Beschreibung des Gegenstandes als Organismus oder lebendes System ab.³²² Scharck argumentiert daher auch dafür, dass zwischen den Begriffen »Organismus« und »Lebewesen« keine Intensions-, sondern nur eine Extensionsgleichheit bestehe: »Organismus« ist für sie der erste theorieimprägnierte Begriff zur Charakterisierung (der Körper) von Lebewesen.

Explizit wendet sich Scharck gegen die cartesische Maschinentheorie des Lebendigen, nach der Lebewesen ebenso wie Maschinen nichts anderes als organisierte Körper seien. Im Unterschied zu Maschinen sieht Scharck Lebewesen durch ein Moment der *Aktivität* gekennzeichnet, das unmittelbar mit Lebendigkeit verknüpft sei. Die elementare Form der Aktivität bestehe im Stoffwechsel, der von einem Lebewesen aktiv betrieben werde und seine Abgrenzung gegen die Umgebung von sich aus, d.h. vermöge seiner physischen Verfasstheit, einschließe. Aufgrund dieser Bestimmung über eine Aktivität gehe ein Lebewesen auch nicht darin auf, ein Körper zu sein: Ein Lebewesen habe einen Körper, sei aber nicht bloß ein Körper. Auch Scharck schreibt den Lebewesen eine Minimalform des Subjektseins zu, insofern sie diese mit Plessner und Jonas als »raumbehauptende« und »für sich seiende« Individuen beschreibt.³²³

Lebende Substanz

Seit der Antike ist der Begriff der »lebenden Substanz« in Gebrauch, der gerade das nicht an einen individuellen Körper gebundene Leben bezeichnen kann. Der Ausdruck findet sich besonders häufig bei christlichen Autoren, z.B. bei Augustinus (»filius ille iunior, qui sua substantia uiuens prodige dispersa et perdita eguit«)³²⁴ und in der jüdischen Schrift »Pirke de Rabbi Eliezer«, einem Genesis-Kommentar (»extremata est omnis substantia vivens in terra«).³²⁵ Im biologischen Kontext erscheint der Ausdruck u.a. 1749 bei G.L.L. Buffon (»Il existe donc dans les végétaux et dans les animaux une substance vivante qui leur est commune, c'est cette substance vivante et organique qui est la matière nécessaire à la nutrition«³²⁶) und 1884 bei A. Weismann (»der Tod beruht nicht auf einer Ureigenschaft der lebenden Substanz«³²⁷). E. Korschelt argumentiert 1917, dass es trotz der Sterblichkeit der Individuen eine prinzipielle Unsterblichkeit der »lebenden Substanz« gebe (↑Tod): »Nicht die Individuen sind unsterblich, auch nicht diejenigen der Einzelligen und die Keimzellen, denn sie teilen sich und ihre Individualität geht damit verloren, wohl aber liegt eine gewisse Unsterblichkeit der lebenden Substanz in deren ununterbrochener Kontinuität von ihrem ersten Auftreten bis zu ihrer höchsten Entwicklung«.³²⁸

Nach diesem Verständnis überdauert die lebende Substanz die verschiedenen Gestaltungen des Lebens im Laufe der Evolution. Weil das Prädikat »lebendig« üblicherweise nur auf individuelle Systeme bezogen wird, ist es aber zumindest fraglich, ob von dieser Substanz sinnvoll ausgesagt werden kann, dass sie lebt. Im Sinne eines Gefüges von Funktionen (wie Ernährung, Stoffwechsel und Fortpflanzung), das sich über seine Verkörperung in verschiedenen Individuen hinweg erhält, stellt die »lebendige Substanz« gerade nicht ein individuelles System dar. Von vielen Biologen im 20. Jahrhundert wird der Begriff abgelehnt. L. von Bertalanffy stellt 1934 dezidiert fest, eine »lebende Substanz« gebe es nicht, »sondern nur lebende Organismen«³²⁹ und »Organisation von Substanzen«³³⁰.

Lebendes System

Im Englischen taucht die Formulierung »living system« in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts auf (Waring 1722: »a living System of Ethicks«³³¹; Akenside 1742: »the living System of the Earth«³³²). Aber erst in der zweiten Jahrhunderthälfte wird sie auf Organismen im engeren Sinne bezogen (Anonymus 1774: »the influence exerted by dead parts of the

animal body when they act as stimuli to the living system«³³³, Sullivan 1794: »To a naturalist, as well as to a metaphysician, the living system is a constant miracle«³³⁴, Saumarez 1799: »every living system is protected and preserved from decomposition and decay«³³⁵). Die Formulierung erscheint im 18. und 19. Jahrhundert allerdings nicht oft.³³⁶ Auch das deutsche »lebendes System« wird bereits Ende des 18. Jahrhunderts gebraucht, so 1796 in der Übersetzung eines Werks von J. Brown (»eine genauere Kenntniß des Einflusses der unbelebten Körper auf das lebende System«³³⁷) und 1801 von J.G. Fichte (»lebendiges System von Trieben«³³⁸). Der deutsche Ausdruck entwickelt sich jedoch erst im 20. Jahrhundert zu einem biologischen Terminus (meist in der Form »lebendes System«).

Seit den 1920er Jahren etabliert sich die Rede von Organismen als »lebenden Systemen« zu einer festen Formel. Anfangs wird der Begriff von Biologen, die durch die Gestalttheorie beeinflusst sind, verwendet; er wird dann rasch von der biologischen Systemtheorie (durch L. von Bertalanffy) aufgegriffen.³³⁹ Betont wird mit diesem Ausdruck die Einheit und Geschlossenheit, aber auch die analog zu anderen (z.B. technischen) Systemen mögliche Analyse der Wirkungsmechanismen der Organismen.

Äquivalent zu dem Ausdruck »lebendes System« wird der Begriff »organisches System« verwendet, der sich schon 1802 bei G.R. Treviranus findet (v.a. im Plural für die Teilsysteme eines Organismus).³⁴⁰ Mitte des 20. Jahrhunderts hat der Terminus »lebendes System« eine weitere Verbreitung, v.a. auch im englischsprachigen Raum.³⁴¹ Die Komponente »System« in diesem verspricht einen Anschluss an physikalische Theorien und Methoden; der Ausdruck erscheint daher besonders in solchen Kontexten, in denen dieser Anschluss entweder vorhanden ist oder als Programm formuliert wird (z.B. in der Ökologie: ↑Ökosystem).

Gegenüber »lebender Körper« hat der Ausdruck »lebendes System« den Vorteil, weniger auf eine Einheit des Materiellen und Stofflichen zu verweisen und stärker das Dynamische zu betonen, auf dem die spezifische Existenzweise von Lebewesen beruht. Ebenso wie »Organismus« ist »lebendes System« ein primär wissenschaftlich-theoretischer Begriff, kein lebensweltlicher wie »Lebewesen«.

Mechanismus

Das lateinische Wort »machina« erscheint erst im frühen Mittelalter, zunächst in der Bedeutung »Kunststück«³⁴²; es stellt eine Ableitung aus dem griechi-

schen »μηχάνημα« »Maschine« dar.³⁴³ In der griechischen Antike gilt die Mechanik als ein Teil der Kunst (»τέχνη«), die der Natur entgegengesetzt ist oder genauer über sie hinausgeht (»παρὰ φύσιν«).³⁴⁴ Mittels der Kunst (auch in der Medizin) gelingt es nach dieser Auffassung dem Menschen, die Natur in der Weise zu vervollständigen (»ἐπιτελεῖ«) und zu imitieren (»μιμνῆται«), dass sie seine Bedürfnisse befriedigt.³⁴⁵ Eine künstliche Einrichtung, die in diesem Sinne wirksam ist, sei sie materiell oder mental, wird »mechanisch« (»μηχανή«) genannt.³⁴⁶ Dabei handelt es sich nicht notwendig um eine Überschreitung oder »Überlistung der Natur« (F. Krafft), sondern eher um ein »klug ergriffenes Mittel« (W. Schadowaldt), mit dem die natürlichen Verhältnisse in besonderer (nützlicher) Weise verändert werden.

Seit Mitte des 17. Jahrhunderts wird das Wort in der Form »mechanism« ins Englische entlehnt³⁴⁷, seit Anfang des 18. Jahrhunderts auch ins Französische und Deutsche. In der neuzeitlichen Bedeutung bezeichnet es die Struktur einer Maschine oder eines natürlichen Gegenstandes, der aus aneinander angepassten Teilen besteht. Später wird der Ausdruck auch für abstrakte Gegenstände benutzt.

Seit dem 17. Jahrhundert steht der Ausdruck »Mechanismus« besonders in Verbindung zu Auffassungen von den Lebewesen als Maschinen.³⁴⁸ Während die antike Bedeutung die Mechanik als ein Werk des Menschen und damit als nicht vollständig in die Natur integriert versteht, wird das Wortverständnis seit dem späten 17. Jahrhundert von der Opposition von »Mechanismus« und »Organismus« beherrscht, wobei der Mechanismus dabei auf Seiten des rein Physischen und Physikalischen steht, das Konzept des Organismus dagegen auf Prinzipien verweist, die darüber hinausgehen.³⁴⁹ Gerade das Mechanische ist also das Natürliche. Umstritten ist dabei, inwiefern alle Lebenserscheinungen als reine Mechanismen beschrieben werden können. Besonders für die komplexen Aktivitäten der Tiere, wie Wahrnehmungen und Verhaltensweisen, die auf kognitiven Vorgängen beruhen, wird die Annahme eines bloßen Mechanismus meist abgelehnt. Für die Lebensäußerungen von ↑Pflanzen gelten bloße Mechanismen dagegen als ausreichend. In diesem Sinne plädiert J. Locke 1689 dafür, die Bewegungen von Pflanzen im Gegensatz zu denen von Tieren als einen rein mechanischen Vorgang (»bare Mechanism«) anzusehen und ihnen jede Form von sinnlicher ↑Wahrnehmung (»sensati-on«) abzusprechen.³⁵⁰

Das von »Mechanismus« abgeleitete Adjektiv **mechanistisch** wird seit Beginn des 19. Jahrhunderts verwendet. Programmatisch zur Kennzeichnung ei-

nes abzulehnenden Ansatzes in der Erklärung organischer Phänomene erscheint es bei dem Mediziner P.F. von Walther: In der Vorrede seiner »Physiologie des Menschen« von 1807 hält er fest, es sei sein Bestreben, »die Lehre von dem Organischen in sich selbst zu einem organischen Ganzen zu bilden«: »In dem Organismus soll kein Tod seyn, und alles, was von diesem her stammt, alle mechanistische und hydraulische Vorstellung zu vertilgen, war sein [des Verfassers] unablässiges Bemühen.«³⁵¹ Von Walther kritisiert, dass sich die Biologen und Ärzte sowohl von den Krankheiten als auch den Heilmethoden »allzusehr mechanistische Vorstellungen« machen.³⁵² Nach der Verwendung bei von Walther erscheint der Ausdruck »mechanistisch« in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts allerdings nicht häufig (Friedländer 1839: »[G.E. Stahl hat] den organischen Process selbst mitunter noch mechanistisch erklärt«³⁵³). H. Lotze gebraucht »mechanistisch« seit 1842 (»Anhänger der neuen mechanistischen Physiologie«³⁵⁴), v.a. in ablehnender Haltung zur Kennzeichnung von unzureichenden Theorien zur Erklärung von Instinkten³⁵⁵. Später werden häufig Descartes' Lehren als »mechanistisch« beschrieben, z.B. seine Theorie der Kosmogonie (Patru 1851: »mécanistique«)³⁵⁶ oder seine Erklärung mentaler Prozesse³⁵⁷. Seit den 1870er Jahren gilt auch Darwins Theorie der Selektion als »mechanistisch« (»the mechanistic system, or the negation of the organic vital force«³⁵⁸; »mechanistic explanation of the world«³⁵⁹). A. Weismann beantwortet 1876 die Frage »Sind die Principien der Selectionstheorie mechanische?« positiv, weil seiner Meinung nach innerhalb einer Naturwissenschaft die mechanische Auffassung die einzig mögliche ist.³⁶⁰

Antike

Der ausdrückliche Vergleich von Lebewesen mit Maschinen wird in der Antike selten gezogen.³⁶¹ Aristoteles entwirft das Wachstum des Embryos nach dem Modell eines handwerklichen Herstellungsprozesses und vergleicht an einer Stelle tatsächlich auch das organische Werden mit der Bewegung der ihm bekannten »wunderbaren automatischen Marionetten«, für deren Bewegung ein einmaliger Anstoß genügt, um eine Kettenreaktion in Gang zu setzen.³⁶² An anderer Stelle verweist Aristoteles auf die materialistische Auffassung Demokrits, der die von der Seele bewirkten Bewegungen mit den Bewegungen einer Holzfigur vergleicht, in die Quecksilber hineingegossen wurde.³⁶³ Die Teile von Tieren vergleicht Aristoteles wiederholt mit einfachen mechanischen Instrumenten wie einem Hebel oder Blasebalg.

Im Rahmen epikureischer und stoischer Lehren werden mehrere Versuche unternommen, das Wesen der Seele materialistisch zu verankern, z.B. indem sie als Mischung von Elementen beschrieben wird (»Epicurus (animam dixit) speciem ex igne et aere et spiritu mixtam«³⁶⁴), als Ordnung und Einheit einer Komposition von Elementen gilt (»Corpus autem nostrum, ex multis compositum, extrinsecus et intrinsecus unitum est atque propria habitudine constat; superior autem habitudo conexione istorum anima est«³⁶⁵) oder als Ausdruck körperlicher Funktionen und Säfte gedeutet wird (Siegel 1973: »Galen regarded the »soul« only as an expression of bodily functions and humoral balances«³⁶⁶). Häufig werden diese Auffassungen nur vorgestellt, um sie anschließend zu widerlegen. Es gibt aber auch Überlegungen, die durch den mechanischen Vergleich auf ein naturalistisches Verständnis von Lebensprozessen zielen. So verweist der römische Arzt Galen im zweiten nachchristlichen Jahrhundert auf die Auffassung einiger Ärzte, die die Entwicklung eines Embryos mit der mechanischen Einrichtung eines Theaters vergleichen, bei der durch eine einfache Hebelbewegung eine komplizierte Sequenz von Veränderungen ausgelöst wird.³⁶⁷ In diese Richtung weist auch Tertullians Vergleich der Seele mit einer Archimedischen Wasserorgel, einer Einrichtung, bei der komplexe Wirkungen durch einen in verschiedene Röhren geleiteten Wasserstrom verursacht werden.³⁶⁸ Die Überlegungen gehen z.T. sehr weit, so im späten vierten nachchristlichen Jahrhundert bei Gregor von Nyssa, wenn er mechanische Spielzeuge beschreibt, die typische Lebenserscheinungen wie eine bestimmte Form, Bewegungen und sogar eine Stimme zeigen, die aber nicht durch eine geistige Kraft (»νοητή τις δύναμις«), sondern allein durch ein der Materie innewohnendes bewegendes Vermögen (»κίνητική δύναμις«) hervorgebracht würden (↑Künstliches Leben).³⁶⁹ Auf diese Weise könne auch der Mensch als rein materielles, mechanisches Wunderwerk beschrieben werden (»μηχανικὸν τοῦτο τῆς φύσεως ἡμῶν ὄργανον«).³⁷⁰ Die durch den Handwerker in den Körper gelegte Technik (»τέχνη«) trete hier an die Stelle der Seele, wie es ausdrücklich heißt.³⁷¹

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Ein mechanistisches Lebensverständnis kann im christlichen Denken darin gesehen werden, dass die Lebewesen nach dem biblischen Schöpfungsbericht nach einem göttlichen Plan rational geschaffen wurden und damit von dem vorherigen Chaos abgehoben sind.³⁷² Thomas von Aquin stellt (erstmalig?) den später einflussreichen Vergleich von Lebewesen mit me-

chanischen Uhren an, um zu erläutern, dass nicht alles, was von Vernunft angestoßen werde, auch selbst über Vernunft verfügen müsse (also weder die Uhren noch alle Lebewesen).³⁷³

Die mechanistische Beschreibung eines Lebewesens als eine Maschine, wie sie in der Frühen Neuzeit verbreitet ist, kann als ein Versuch gedeutet werden, die analytisch-reduktionistischen Ansprüche der Wissenschaften im Rahmen eines theologischen Weltbildes zu etablieren. Denn das Maschinenmodell ermöglicht einerseits die Erklärung des Organismus als einen Mechanismus und beantwortet andererseits die Frage nach der Entstehung des Mechanismus durch einen intelligenten Designer, der analog zu einem menschlichen Designer tätig ist.³⁷⁴ Eine frühe Interpretation von Organismen als Automaten und Maschinen, die über keine Seele verfügen, gibt der spanische Arzt Gómez Pereira im 16. Jahrhundert.³⁷⁵

Der paradigmatische Typ einer mechanistischen Position liegt in der Auffassung der Lebewesen bei R. Descartes vor.³⁷⁶ Descartes versteht die Lebewesen ausgehend von dem Modell menschlicher Maschinen. Er verkleidet seine Ausführungen über den maschinenartigen Körperautomaten in die Form eines nur hypothetisch angenommenen Modells – wohl nicht zuletzt, um Auseinandersetzungen mit der kirchlichen Autorität aus dem Weg zu gehen.³⁷⁷ Inspiriert haben ihn v.a. hydraulisch betriebene Figuren der Gartenkunst, die an den Fürstenhöfen seiner Zeit verbreitet waren.³⁷⁸ Wenn auch die konkreten Erklärungen Descartes' zur Wirkungsweise der körperlichen Funktionen, z.B. der Reizleitung oder Muskelbewegung, sich alle als falsch erwiesen haben, so steht doch die gesamte Physiologie in der Tradition seines mechanistischen Erklärungsansatzes. Die metaphysische Voraussetzung für eine Maschinentheorie des Lebens schafft Descartes durch die strenge methodische Trennung von *res extensa* und *res cogitans*. Pflanzen und Tiere werden dabei als Teil der *res extensa* angesehen; methodisch werden sie damit der geometrischen Physik zugeordnet, die ihre klare und deutliche Erkenntnis durch die Bestimmung ihrer materiellen Eigenschaften der Größe, Figur und Bewegung ermöglicht. Die strikte Unterscheidung Descartes' von *res extensa* und *res cogitans* befreit die Untersuchung der Lebensvorgänge von Rücksichten auf bewusstseinstheoretische und metaphysische Bezüge und ermöglicht so eine unbekümmerte mechanistische Analyse des Lebens. Insbesondere der Verzicht auf die Seele als ein Erklärungsprinzip des Organischen wirkt als eine Befreiung der Forschung von den Hemmnissen der überkommenen Seelenmetaphysik. W. Sachs bemerkt 1991-92, »die

Entseelung der Natur« sei »die kognitive Voraussetzung für ihre unbegrenzte Manipulierbarkeit« gewesen.³⁷⁹ Gleichzeitig entstehen aus dieser Trennung aber auch massive Folgeprobleme, die z.B. in Bezug auf den mit einer Seele ausgestatteten Menschen die Frage aufwerfen, wie – in Handlungen, die durch den Willen ausgelöst sind, – die Vermittlung zwischen immaterieller Seele und nach mechanischen Gesetzen ablaufenden Körperfunktionen vorzustellen ist, ganz zu schweigen von den fatalen Konsequenzen der Entseelung für viele Pflanzen und Tiere.

In methodischer Hinsicht hat sich insbesondere die Maxime Descartes', komplexe Probleme, die nicht als Ganze zu lösen sind, in mehrere kleine zu zerlegen³⁸⁰, als fruchtbar erwiesen. Mit dieser Strategie kann Descartes als Begründer eines eigenen methodischen Ansatzes in der Erforschung des Lebendigen gelten: der *cartesischen Biologie*³⁸¹. Der Fortschritt der Physiologie hat aber auch gezeigt, dass dieser »reduktionistische« Ansatz gerade in der Untersuchung der Organismen an seine Grenzen stößt, weil die organischen Funktionen häufig nicht aus isolierten Prozessen, sondern erst aus der Wechselwirkung (↑Wechselseitigkeit) der Teile hervorgehen.

Im späten 17. und frühen 18. Jahrhundert steht der Begriff des Mechanismus noch nicht in scharfer Opposition zu dem des Organismus. Organismen gelten vielmehr als eine besondere Form von Mechanismen. Ausdrücklich behauptet dies G.W. Leibniz (s.o.).³⁸² Unterschieden seien die Organismen von den menschlichen Artefakten nur insofern, als sie bis in ihre kleinsten Teile Maschinen darstellten. Dass sie aber auch Mechanismen sind, daran besteht für Leibniz kein Zweifel: »Die Vorgänge im Körper des Menschen und jedes Lebewesens sind ebenso mechanisch wie die in einer Uhr, nur mit dem Gradunterschied, der notwendig zwischen einer Maschine von göttlicher Erfindung und dem Erzeugnis eines so beschränkten Handwerkers, wie des Menschen, bestehen muß.«³⁸³ Leibniz bezeichnet den organischen Körper eines Lebewesens daher auch als »eine Art göttlicher Maschine«, die »in jedem ihrer Teile Maschine ist.«³⁸⁴ Erst in der romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden das Mechanische und das Organische in eine polare Opposition zueinander gebracht. Erst dort wird das Mechanische zum Paradigma des Leblosen, des vollständig Bestimm- und Berechenbaren im Gegensatz zum Lebendigen des Organischen.³⁸⁵

Ordnung und Teleologie

Offensichtlich sind es zwei Momente des Maschinenmodells, die es in der Frühen Neuzeit attraktiv für

ein Verständnis der Lebensprozesse erscheinen lassen: die interne Ordnung und die externe Teleologie von Maschinen. Zunächst wird der Organismus als Maschine also als ein geordnetes Netzwerk von kausalen Prozessen verstanden, das eine vom Verstand nachvollziehbare und voll durchschaubare Ordnung abgibt, die in natürlichen Gesetzen beschrieben werden kann: Als Maschine ist der Organismus eine mechanische Ordnung. Das Verständnis des Organismus als Mechanismus kann dabei auch als ein normatives Ordnungsprojekt gedeutet werden: Der Organismus *soll* als mechanisch geordnet gesehen werden, damit seine Erkennbarkeit garantiert ist.³⁸⁶ Daneben ist eine Maschine eine von Menschen geplante und konstruierte materielle Einrichtung, die (oft selbsttätig) nutzbare Arbeit verrichtet. In der Maschine als zentrale Metapher zum Verständnis des Organismus entsteht also ein Bild des Organismus, in dem dieser auf etwas bezogen wird, das außerhalb seiner selbst liegt. Denn eine Maschine ist dadurch gekennzeichnet, dass sie entworfen ist, dass sie das Produkt einer Planung ist, dass also ihre Funktionalität auf einer Intentionalität beruht, die nicht von der Maschine selbst gesetzt ist.

Das Moment der Künstlichkeit und der externen Teleologie verliert der Begriff des Mechanismus aber zunehmend. In dem Maße, in dem die Naturwissenschaft auf die Hypothese eines Gottes als Designer verzichtet, verliert auch das Konzept des Mechanismus seine Bezüge zu einer externen Teleologie. Es können damit einfach alle natürlichen Körper zu Mechanismen oder Maschinen werden. In Zedlers Lexikon heißt es bereits 1739: »da alle Körper zusammengesetzt sind, ihre Veränderungen auch nach gewissen Regeln der Bewegung geschehen; so ist ein jeder Körper eine Maschine.«³⁸⁷

Dieses Verständnis zieht sich bis ins 20. Jahrhundert. Insbesondere im Umfeld der Kybernetik ist mit dem Begriff der Maschine nicht primär die Künstlichkeit eines Gegenstandes gemeint, sondern oft allein die gesetzliche Determination (häufig auch nur die Innen-Determination) von Prozessen in diesen Gegenständen. W.R. Ashby z.B. erhebt den Begriff der Maschine 1962 zu einem fundamentalen Konzept (»fundamental concept of »machine«), mit dem nichts als der gesetzliche Ablauf von Geschehnissen bezeichnet werden soll (»its internal state, and the state of its surroundings, defines uniquely the next state it will go to«).³⁸⁸ Bereits 1956 definiert Ashby eine Maschine allgemein als ein System, dessen Verhalten sich in Form von Gesetzen beschreiben lässt, so dass es vorhersagbar wird (»a system whose behaviour is sufficiently law-abiding or repetitive for us to be able to make some prediction about what it will do«).³⁸⁹

Kritik am Maschinenmodell des Lebendigen

Eine grundsätzliche Kritik am Maschinenmodell des Lebendigen und am Verständnis von Organismen als Mechanismus bezieht sich darauf, dass ein solcher Ansatz den Lebensbegriff ganz zu verlieren droht. Der mechanische Automat des Lebendigen droht, in den Worten A. Sutters (1988), zum »Platzhalter des verschwundenen Lebens« und die Natur insgesamt »methodisch zum Schattenbild der menschlichen Technik« zu werden.³⁹⁰ Wird die ganze Natur als eine Maschine oder ein Mechanismus verstanden, dann treten die differenzierenden Begriffe, die Unterschiede in der Konstitution bestimmter Naturgegenstände markieren können, in den Hintergrund.

Ein weiteres Problem jeder Maschinentheorie des Lebendigen ist, dass jede Maschine offensichtlich einen Designer voraussetzt, der Fortschritt der neuzeitlichen Naturwissenschaft aber gerade in einer zunehmenden Befreiung von Designvorstellungen besteht. In diesem Sinne löst also jedes Maschinenmodell des Lebens nicht die Frage nach der besonderen Natur von Lebewesen, sondern verschiebt lediglich die Antwort. Als Maschine betrachtet, muss dem Organismus nur deshalb keine eigene Organisationskraft zugeschrieben werden, weil er seine zweckmäßige Einrichtung von außen durch das zielgerichtete Handeln seines Konstrukteurs erhält.

Die organismusinterne Teleologie, die bei Aristoteles mit der jedem Lebewesen eigenen Seele gegeben war, wird bei Descartes zu einer organismusexternen, die für die zweckmäßige Anordnung der Teile verantwortlich ist. Was also bei Aristoteles die Seele ist, die als ein Teil des Organismus seine zweckmäßige Bewegung erklärt, ist bei Descartes der dem Organismus äußerliche Baumeister. Die Erklärungslücke, die in einem mechanischen Modell damit entsteht, dass der Organismus als natürliche Maschine ohne eigene Gestaltungskraft, aber trotzdem zweckmäßig eingerichtet gedacht wird, lässt sich offensichtlich allein durch den Rückgriff auf einen göttlichen Baumeister lösen. C.D. Broad konstatiert daher 1925, das Komplement zu einer mechanistischen Theorie der Organismen sei das Postulat eines Gottes (»the proper complement to a completely mechanistic theory about organisms is some form of the doctrine of Deism«).³⁹¹ Es erfolgt also, mit E.-M. Engels (1982) gesprochen, eine »Verlagerung des Telos aus der Natur in die Vernunft des göttlichen Schöpfers«.³⁹² Oder, wie es Sutter formuliert: »In der Körperautomaten-Doktrin steckt also eine kleine Automatenbauer-Theologie.«³⁹³ Die Maschinentheorie des Lebens mündet demnach über eine »Kryptoteleologie« direkt in eine Theologie. Die mechanische Metapher der Maschine erscheint daher

vielen als kein geeignetes Mittel, Organismen naturalistisch, d.h. ohne externe teleologische Bezüge und unabhängig vom Modell intentionalen Designs des Menschen zu erklären: »Für sich gesehen präsentieren die Maschinen ein Rätsel, keine Erklärung« (Mumford 1964).³⁹⁴

Um nicht auf eine deistische Position verwiesen zu sein, muss die Maschinentheorie also zumindest modifiziert werden. Ihre Schwäche ist ihr Unvermögen, kein Konzept der Selbstorganisation hervorgebracht zu haben, sondern auf eine Fremdorganisation angewiesen zu sein. In schlichter Klarsichtigkeit formuliert dies 1790 I. Kant und liefert damit den Theorien der ↑Selbstorganisation ihren Ausgangspunkt (vgl. Tab. 217): »Ein organisirtes Wesen ist also nicht bloß Maschine: denn die hat lediglich *bewegende* Kraft; sondern es besitzt in sich *bildende* Kraft und zwar eine solche, die es den Materien mittheilt, welche sie nicht haben (sie organisirt): also eine sich fort-pflanzende bildende Kraft, welche durch das Bewegungs-vermögen allein (den Mechanismus) nicht erklärt werden kann«.³⁹⁵

19. Jh.: *Erfolge des Maschinenparadigmas*

Aber trotz des Problems der Verlagerung der Organisation und Teleologie aus dem Organismus heraus zu einem externen Agenten, zu einer Fremdgestaltung und fremddienlichen Zweckmäßigkeit, ist das Bild der Maschine doch bis in die Gegenwart für viele Zweige der Biologie heuristisch sehr fruchtbar. Besonders für die Physiologie des 19. Jahrhunderts ermöglicht der Vergleich (und die experimentelle Untersuchung) von Organismen mit Maschinen ein sehr erfolgreiches Forschungsprogramm. Nicht wenige Naturforscher und Naturphilosophen sind von dem Erfolg dieses Programms offenbar selbst überrascht. So verzeichnet es H. Lotze 1842 als »für die unbefangene Vorstellung etwas Unglaubliches«, »dass die verwickelten Lebensvorgänge aus den Beziehungen der einzelnen zusammengesetzten Theile des Körpers nach den nämlichen Gesetzen entstehen sollen, welche auch abgesehen vom Leben das Verhalten jener Stoffe gegen einander bestimmen würden«.³⁹⁶ Als naturwissenschaftliches Forschungsprogramm sieht er aber doch keine Alternative zu diesem Ansatz, wie etwa in seiner Definition des Organismusbegriffs deutlich wird: »Organismus ist für uns nichts Anderes, als eine bestimmte, einem Naturzweck entsprechende, Richtung und Combination rein mechanischer Prozesse«.³⁹⁷

Mitte des 19. Jahrhunderts wird es von den führenden Naturwissenschaftlern als explizite Aufgabe der Biologie angesehen, die organischen Phänomene aus

ihren Mechanismen zu erklären. H. von Helmholtz formuliert es 1869 als »Endziel der Naturwissenschaften«, »die allen anderen Verbindungen zugrunde liegenden Bewegungen und deren Triebkräfte zu finden, also sich in Mechanik aufzulösen«.³⁹⁸ E. Haeckel erklärt es 1866 als seine Absicht, die Wissenschaft der Organismen durch eine »mechanisch-causale Begründung« auf die Ebene der Wissenschaft der anorganischen Körper zu erheben.³⁹⁹ Und A. Weismann formuliert zehn Jahre später apodiktisch, »dass für den Naturforscher die mechanische Auffassung der Natur die einzig mögliche ist«.⁴⁰⁰

Organismen als Maschinen im 20. Jh.

Eindeutige Ablehnung erfährt das Maschinenmodell für das Organische seitens der Vertreter eines ↑Vitalismus. Die in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts einflussreiche Position H. Drieschs betrachtet eine Maschine als ein System von Körpern, die in besonderer Weise angeordnet sind und miteinander wechselwirken. Aufgrund der besonderen Leistungen der Regulation und Restitution von Teilen (↑Entwicklung) ist Driesch der Auffassung, der Organismus könne keine Maschine sein: »Denn eine Maschine [...] kann nicht dieselbe bleiben, wenn man ihr Teile nimmt oder wenn man ihre Teile verlagert«.⁴⁰¹ Ein Organismus sei dazu aber durchaus in der Lage, wie Drieschs Versuche an Seeigeln zeigten (↑Vitalismus: Abb. 563).

Drieschs Versuch der Abgrenzung von Maschine und Organismus stößt jedoch auf wenig Anerkennung, und heute wird konzediert, es gebe »keinen physikalischen Grund, warum eine ›Maschine‹ nicht durch ihre eigenen Bestandteile, z.B. durch den Besitz eines genetischen Programms, morphogenetische Prozesse vollziehen kann«.⁴⁰² Das Programm des Mechanismus in einer weiten Interpretation ist heute die leitende Maxime der biologischen Forschung. Broad formuliert sie 1925 als die Annahme, dass ein lebender Körper allein aus Bestandteilen bestehe, die auch in leblosen Körpern vorkommen, und dass sein charakteristisches Verhalten vollständig von seiner Struktur und Zusammensetzung und den chemischen und physikalischen Gesetzen seiner Materie abgeleitet werden könne.⁴⁰³

Nicht nur hinsichtlich der gesetzlichen Mechanik der Prozesse, sondern auch ihrer wechselseitigen Bezogenheit aufeinander ist die Maschine ein heuristisch wertvolles Analogon der Organismen. Ihre jeweils besondere Struktur in der Anordnung ihrer Teile hebt sowohl Maschinen als auch Organismen von solchen Körpern ab, deren Struktur nicht spezifiziert ist. J. von Uexküll macht 1928 das Vorlie-

gen eines »Bauplans« (↑Typus) zum gemeinsamen Charakteristikum von Maschinen und Organismen, und er argumentiert, dass dieser Bauplan aus »den anorganischen Gesetzen der Physik, der Chemie und der allgemeinen Mechanik« nicht abgeleitet werden könne. Beschreibbar werde ein Organismus ebenso wie eine Maschine erst im Rahmen einer »speziellen Mechanik«.⁴⁰⁴

Die Anordnung der Teile in einem Bauplan kann als »Randbedingung« für die Wirksamkeit der physikalischen Gesetze gesehen werden, wie es M. Polanyi 1968 formuliert. Insofern diese Randbedingungen nicht selbst Teil der physikalischen Gesetze sind, stellen Maschinen und Organismen »irreduzible Strukturen« dar, die im Gegensatz zu unbelebten Naturgegenständen einer doppelten Kontrolle (»dual control«) unterliegen: den physikalischen Gesetzen und den Randbedingungen, die durch die Struktur des Systems vorgegeben werden.⁴⁰⁵ Mit A. Moreno und J. Umerez (2000) gesprochen leisten die von Organismen erzeugten Randbedingungen eine *Abwärtsverursachung* vom Ganzen des Organismus auf seine Teile (↑Ganzheit/Abwärtsverursachung). Diese Abwärtsverursachung bilde den Kern der lebendigen Organisation (»the core of living organization«), weil die jeweiligen Randbedingungen sowohl durch einen Organismus erzeugt und stabilisiert als auch seiner Identität zugrunde liegen würden (»Biological organisms generate and result from a certain kind of boundary conditions which selectively constrain those dynamical processes which constitute their identity«).⁴⁰⁶

Im Hinblick auf die Wirksamkeit jeweils spezifischer Randbedingungen, die für die Regelmäßigkeit der Prozesse im System maßgeblich sind, bilden Maschinen und Organismen zusammen eine Klasse von organisierten Gegenständen, die von den unbelebten Körpern der Natur unterschieden sind.⁴⁰⁷ Nach dieser Auffassung sind Organismen also gerade wegen ihrer Maschinenhaftigkeit mechanisch nicht erklärbar (Ginsborg 2006: »organisms are mechanically inexplicable, not in virtue of what distinguishes them from machines, but rather in virtue of what they have in common with machines [...]: they possess a regular structure, and display regularities in functioning, which cannot be accounted for in terms of the basic physical and chemical powers of matter alone«⁴⁰⁸).

Die Maschine versagt jedoch als Modell des Organismus im Hinblick auf die Hervorbringung des Ganzen, weil sie sich nicht selbst organisiert, sondern durch äußere Eingriffe gestaltet wurde. Und sie versagt auch, um das Nicht-Planvolle, Geheimnisvolle fremder Lebensformen zu bestimmen; denn als das

planvoll Entworfenen ist die Maschine das »Schaubild des gesicherten Ablaufs« und wird zum Paradigma für »das voll und ganz Definierte« (Baruzzi 1973).⁴⁰⁹

Aufgrund ihrer heuristischen Fruchtbarkeit ist die Betrachtung von Organismen als Maschinen im 20. Jahrhundert weit verbreitet. Das Spektrum der Positionen reicht von einer expliziten »Maschinentheorie des Lebens« (Schultz 1909)⁴¹⁰ bis hin zu beiläufigen und punktuellen Vergleichen. Bemerkenswert ist, dass gerade auch im Rahmen der Theorien zur Selbstorganisation bei H. Maturana und F. Varela Organismen als »Maschinen« beschrieben werden, wenn auch als eine besondere, vom Menschen noch nicht geschaffene Art von Maschinen, nämlich sich selbst erzeugende.⁴¹¹ Der Grund für diese Wortverwendung liegt vermutlich in Maturanas Verbindungen zur amerikanischen Kybernetikszene in Urbana seit Mitte der 1960er Jahre. Besonders populär ist daneben R. Dawkins' Kennzeichnung der Phänotypen von Organismen als »Überlebensmaschinen«.⁴¹² Die Metaphorik der Maschine muss aber nicht immer das Plädoyer für einen Mechanismus und Reduktionismus implizieren, sondern kann auch im Sinne der mechanistischen Irreduzibilität von Maschinen verstanden werden (wie explizit von Polanyi).

»Neue Mechanistische Philosophie«

Ein verstärktes wissenschaftstheoretisches Interesse richtet sich seit Mitte der 1990er Jahre auf das Konzept des Mechanismus. Es wird dabei anerkannt, dass dieses Konzept offensichtlich ein zentrales Erklärungsprinzip der Biologie bildet. Exponiert als ein Erklärungsprinzip erscheint der Mechanismusbegriff seit den 1970er Jahren. W. Wimsatt schreibt 1974, die Entdeckung von Mechanismen könne dazu dienen, Typen biologischer Phänomene zu erklären (»explaining types of phenomena by discovering mechanisms«).⁴¹³ R. Brandon identifiziert 1990 eine mechanistische Erklärung mit einer kausalen; jeder beschreibbare kausale Prozess sei ein Mechanismus (»A causal/mechanistic explanation is one that explains the phenomenon of interest in terms of the mechanisms that produced the phenomenon. [...] a mechanism is any describable causal process«).⁴¹⁴ Ein Beispiel für kausal/mechanistische Erklärungen sind für Brandon evolutionäre Anpassungserklärungen.

Die Bemühungen, den Mechanismusbegriff wissenschaftstheoretisch zu klären, werden seit einigen Jahren unter dem Titel der *Neuen Mechanistischen Philosophie* zusammengefasst. Ein wesentliches Anliegen dieser Richtung besteht darin, einen einheitlichen Begriff des Mechanismus zu entwickeln, der kontextübergreifend Anwendung finden kann. Als

wissenschaftliches Konzept wird dem Mechanismusbegriff gerade in der Biologie eine theoretisch wichtige Rolle zugeschrieben, weil er nicht auf die Formulierung allgemeiner Naturgesetze und deren Anwendung in Erklärungen nach dem *covering law*-Modell zielt, sondern lediglich auf Prozessmuster, die nur unter bestimmten lokal gültigen Bedingungen vorliegen. Die drei einflussreichsten Vorschläge zur Explikation des Begriffs gehen davon aus, (1) dass in Mechanismen *Entitäten* und *Aktivitäten* so organisiert sind, dass sie eine regelmäßige Veränderung von Start- zu Endbedingungen durchlaufen (Machamer, Darden & Craver 2000), (2) dass Mechanismen in der *Interaktion* von Teilen in einem komplexen System bestehen, wobei diese Interaktionen direkt und invariant erfolgen und die Veränderungen des Systems über allgemeine Regeln charakterisiert werden können (Glennan 2002), oder (3) dass ein Mechanismus eine Struktur darstellt, die eine Funktion aufgrund ihrer Teile sowie deren Operationen und *Organisation* wahrnimmt (Bechtel & Abrahamsen 2005) (vgl. Tab. 224).⁴¹⁵ Alle drei Definitionen betonen die organisierte Natur eines Mechanismus (†Organisation), die nicht in einer linearen kausalen Verknüpfung, sondern einer integrierten und regulierten Struktur besteht. Aufgrund dieses integrierten Charakters von biologischen Mechanismen, in denen Kausalketten eines Typs simultan und in Interaktion mit anderen Kausalketten durchlaufen werden und die beteiligten Komponenten außerdem auf verschiedene Orte verteilt sind, ist ihre Darstellung in Form von Diagrammen verbreitet (vgl. Abb. 356).⁴¹⁶

Angemessen ist das Konzept des Mechanismus für die Biologie auch deshalb, weil es in biologischen – besonders molekular- und neurobiologischen – Untersuchungen stets spezifische Entitäten sind, deren Verhältnis zueinander geklärt wird (Machamer, Darden & Craver 2000: »there are no activities in neurobiology and molecular biology that are not activities of entities«⁴¹⁷). Die Aktivitäten der Entitäten sind aber selbstverständlich nicht immer »mechanisch« im engeren Sinne; vielmehr sind es insgesamt vier Aktivitätstypen, die für molekular- und neurobiologische Analyse als elementar angesehen werden (»bottom out activities«): geometrisch-mechanische (z.B. in der Anlagerung von Molekülen aneinander), elektrochemische (z.B. im Stofftransport durch Membranen), energetische (z.B. bei der Diffusion von Stoffen) und elektromagnetische (z.B. bei der Erregungsleitung in Nervenzellen).⁴¹⁸

Nicht nur die Muster physiologischer Prozesse werden in der Biologie als »Mechanismen« beschrieben, auch für Vorgänge oberhalb der Ebene des Indi-

»Mechanisms are entities and activities organized such that they are productive of regular changes from start or set-up to finish or termination conditions« (Machamer, Darden & Craver 2000, 3).

»[A] mechanism for a behaviour is a complex system that produces that behaviour by the interaction of a number of parts, where the interactions between parts can be characterized by direct, invariant, change-relating generalization« (Glennan 2002, S344).

»A mechanism is a structure performing a function in virtue of its component parts, component operations, and their organization. The orchestrated functioning of the mechanism is responsible for one or more phenomena« (Bechtel & Abrahamsen 2005, 423).

Tab. 224. Drei Definitionen des Mechanismusbegriffs im Rahmen der »Neuen mechanistischen Philosophie« (Machamer, P., Darden, L. & Craver, C.F. (2000). *Thinking about mechanisms*. *Philos. Sci.* 67, 1-25; 3; Glennan, S. (2002). *Rethinking mechanistic explanation*. *Philosophy of Science* 69, S342-S353; S344; Bechtel, W.B. & Abrahamsen, A. (2005). *Explanation: a mechanist alternative*. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 36, 421-441; 423).

viduums wird dieser Ausdruck verwendet. Besonders verbreitet ist er in der evolutionsbiologischen Rede von der Selektion als einem Mechanismus. Diese Rede findet sich seit Ende des 19. Jahrhunderts (Allen 1885: »[Darwin] rendered conceivable the mechanism of evolution in the organic world«⁴¹⁹); Darwin selbst verwendet sie noch nicht⁴²⁰. Seit den 1930er Jahren werden v.a. die Prozesse zur Hervorbringung von Anpassungen »Mechanismen« genannt (so 1937 von T. Dobzhansky und 1966 von G.C. Williams).⁴²¹ Die von den »neuen mechanistischen Philosophen« gegebenen Definitionen des Mechanismusbegriffs (vgl. Tab. 224) lassen sich jedoch nicht direkt auf den »Mechanismus der Evolution« anwenden.⁴²² Es ist weder klar, welches die Entitäten und Aktivitäten des Evolutionsmechanismus sind, noch worin genau seine Organisation besteht oder welches seine Anfangs- und Endbedingungen sind und ob es solche überhaupt gibt, weil die Selektion ein kontinuierlicher, nicht in sich abgeschlossener Prozess ist. Mit einer Unterscheidung von S. Glennan⁴²³ könnte der Evolutionsmechanismus als *Prozessmechanismus* im Unterschied zu einem *Systemmechanismus* bezeichnet werden. Unklar bleibt dabei aber, inwiefern die für Systeme gewonnenen Analysen auf Prozesse übertragen werden können: Nicht-lokalisierte Prozesse wie die Evolution haben keine zu den physiologischen Mechanismen analoge Struktur und Organisation, die sich in Komponenten und Aktivitäten gliedern lässt.⁴²⁴ Einige Autoren ver-

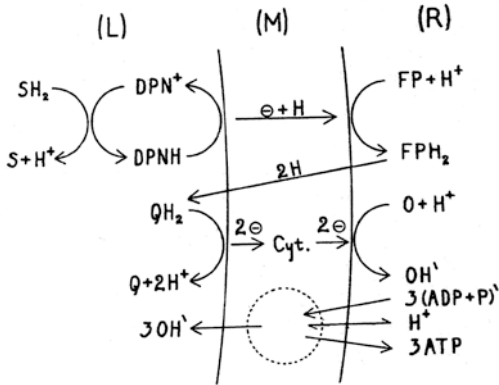


Abb. 356. Der »Mechanismus« des chemiosmotischen Systems der Phosphorylierung dargestellt in einem schematischen Diagramm. Über eine chemiosmotische Kopplung (»chemiosmotic coupling«) wird die osmotische Energie eines Protonengradienten dazu genutzt, ATP-Moleküle als Energiespeicher zu synthetisieren. Der Protonengradient wird über Protonenpumpen aufgebaut (oben); die Energie dafür stammt aus einem Oxidationsprozess eines Substrats (SH_2); der Rücktransport der Protonen entlang des Gradienten wird für die Synthese von ATP genutzt (unten). Nach der Mitchell-Hypothese vollzieht sich dieser Prozess an den Membranen der Mitochondrien und Chloroplasten. L: Innenseite der Membran; M: Membran; R: Außenseite der Membran. Die Identifizierung derartiger Mechanismen stellt ein zentrales Verfahren molekularbiologischer und neurobiologischer Forschung dar. Mechanismen sind Modelle der regelmäßigen Interaktion von Entitäten und entsprechen insofern auf lokaler Ebene den physikalischen Naturgesetzen (aus Mitchell, P. (1961). *Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism*. *Nature* 191, 144-148: 147).

teidigen die Beschreibung der Selektion als Mechanismus aber ausdrücklich: D.B. Barros argumentiert 2008, die Selektion sei zwar kein Mechanismus, der allein auf der Ebene der Individuen wirke; auf der Ebene der Individuen und ihrer Population könne sie aber sehr wohl als Mechanismus beschrieben werden, indem die Population als eine (abstrakte) Entität verstanden werde, und der Selektionsdruck, der Individuen bestimmter Typen bevorzuge, dabei im Sinne einer Aktivität wirksam sei (»Natural selection [...] is a two-level, multistage stochastic mechanism that explains the phenomenon of adaptation«).⁴²⁵

Unterschieden werden sollte in diesem Zusammenhang zwischen einem Mechanismus auf ontologischer Ebene im Sinne des Vorliegens einer bestimmten kausalen Struktur, die sich in der Interaktion von (mechanischen) Teilen (einer Maschine) manifestiert, und einem Mechanismus auf explanatorischer Ebene, der in der Zerlegung eines komplexen

Geschehens in einzelne Schritte oder kausale Faktoren besteht. In diesem letzteren Sinn kann vom Prozess der Selektion als einem Mechanismus gesprochen werden: Über das Selektionskonzept wird das Evolutionsgeschehen in bestimmte kausale Elemente zerlegt und schematisiert (↑Selektion).

Die besondere Bedeutung von Mechanismen und mechanistischen Erklärungen für die Biologie beruht offensichtlich auf der vielfach funktionalen Identifikation und Charakterisierung von Systemen und Teilsystemen in der Biologie. Es ist also die ↑Funktion oder der Zweck (↑Zweckmäßigkeit), die in vielen Fällen der biologischen Forschung zunächst erkannt werden, so dass erst danach in einem zweiten Schritt die kausalen Wege zur Realisierung der Funktion aufgedeckt werden. So verstanden, bildet der Mechanismusbegriff geradezu das methodische Komplement des biologischen Funktionsbegriffs: Ein Mechanismus ist der jeweilige kausale Weg der Realisierung einer Funktion. Paradoxe Weise erweist sich damit gerade das Konzept des Mechanismus, das einst im Zentrum der Physik stand und vielfach in explizite Opposition zum Begriff des Organismus gestellt wurde, als besonders fruchtbar für die Beschreibung und Analyse biologischer Phänomene.

Bezeichnenderweise können auch die konkreten Modelle, die zur Beschreibung der spezifischen kausalen Struktur von Organismen herangezogen werden, gerade als besondere Mechanismen verstanden werden: *Negative Rückkopplung* (↑Regulation) und *zyklische Organisation* (↑Kreislauf) stellen die mechanistischen Prinzipien dar, über die das Charakteristische organischer Systeme bestimmt wird. In den letzten Jahren wird daher dafür plädiert, »Mechanismus« und »Organismus« nicht als einander entgegengesetzte, sondern als einander korrespondierende, dialektisch miteinander verbundene Konzepte zu verstehen (Wolfe 2010: »mechanisms, organization, and organisms should be understood more dialectically as *interrelated concepts*«).⁴²⁶ Auch in historischer Perspektive lässt sich zeigen, dass Mitte des 18. Jahrhunderts Vorstellungen der Organisation lebendiger Körper, die insbesondere am Bild des ↑Kreislaufs orientiert sind, mechanistischen Modellen nicht entgegengesetzt sind, sondern diese in bestimmter Weise spezifizieren (Wolfe 2009: »Le »cercle d'action« n'est pas la négation de la causalité à la faveur d'un »monarque«, mais l'intégration de niveaux pluriels de causalité«⁴²⁷).

Kritisch kann gegen die Exponierung des Mechanismusbegriffs in wissenschaftstheoretischen Analysen allerdings eingewendet werden, dass dieser in biologischen Abhandlungen selbst gar nicht zu den

prominentesten Konzepten zählt. Häufiger als »Mechanismus« wird in zellbiologischen Untersuchungen z.B. der stärker aktivische Begriff der »Regulation« verwendet, der einem Organismus oder einer anderen biologischen Entität den Status eines Agenten einräumt.⁴²⁸ Fraglich ist auch der Nutzen der philosophischen Bestimmung eines allgemeinen Mechanismusbegriffs, der in der biologischen Forschungspraxis keine Entsprechung hat. Schließlich kann der Versuch, das hoch komplexe und flexible Netzwerk von Prozessen in einer Zelle nach anschaulichen mechanischen Analogien vorzustellen, auch gänzlich in die Irre führen.⁴²⁹ Nach der neueren Einsicht der molekularbiologischen »Systembiologie« liegt in der Wechselwirkung von Molekülen auf Zellebene häufig keine hohe Spezifität und Homogenität der Interaktion vor. Vielmehr stehen sehr viele Komponenten einer Zelle mit sehr vielen anderen in Kontakt (↑Ganzheit: Abb. 173) und das Muster der Interaktion weist eine hohe Kontextabhängigkeit auf.⁴³⁰

Organismische Biologie

Das Adjektiv »organismisch« lässt sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts nachweisen. Es erscheint wohl zuerst im Englischen (H.M.G. 1859-60: »particular organismic creations«⁴³¹; Winslow 1860: »organismic evolution«⁴³²; Laycock 1860: »organismic whole«⁴³³). 1886 spricht J.C. Burnett von einem organismischen Standpunkt (»organismic standpoint«⁴³⁴). Im Deutschen wird das Wort seit den 1860er Jahren gebraucht (Schmidt 1869: »organismisch«⁴³⁵); regelmäßig erscheint es aber erst im 20. Jahrhundert.

In einem speziellen Sinn nennt L. Rhumbler »organismisch« = lebend organismisch« eine Entität, die selbst lebt, im Gegensatz zu »organischen« Körpern, die nur in einer genetischen Verbindung zu einem lebenden Organismus stehen, also von diesen gebildet sind, aber selbst nicht leben müssen, z.B. »organische Membran« für eine leblose Membran, die einem Organismus entnommen ist.⁴³⁶

Als Begründer einer organismischen Biologie in einem umfassenderen Sinn gilt später W.E. Ritter, der in seiner Theorie des *Organismalismus* (»organismalism«) den Organismus als Einheit begreift, so dass seine Teile nur unter Bezug auf diese Einheit erklärt werden können, wie umgekehrt auch er nur durch seine Teile erklärt werden kann.⁴³⁷

Später ist es J. Schaxel, der von einer »organismischen Grundauffassung« der Organismen spricht.⁴³⁸ Im Anschluss daran nennt K. Lewin die »organismische Biologie« knapp auch *Organismik* (↑Biologie).⁴³⁹ L. von Bertalanffy grenzt seine eigene

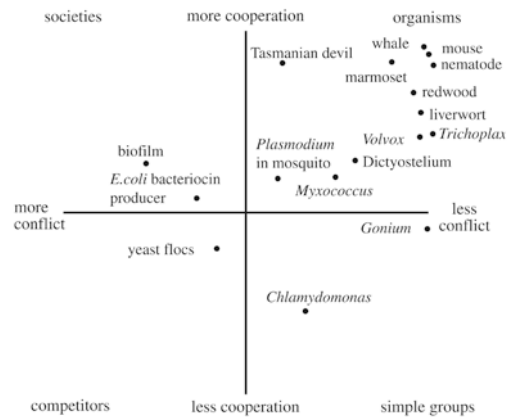


Abb. 357. Verteilung verschiedener Arten von Organismen und organismenähnlicher Zellgruppen über die beiden quantifizierten Größen des Konflikts (Abszisse) und der Kooperation (z.B. Arbeitsteilung; Ordinate). Zellassoziationen, die den größten Grad der Organismizität (»organismality«) aufweisen, die also als Organismen anzusehen sind, befinden sich in dem Quadranten rechts oben; links oben befinden sich Vergesellschaftungen (»societies«), rechts unten einfache Gruppen innerhalb derer wenig Konflikt besteht, so dass sie noch als Organismen gelten können, und links unten Konkurrenten, unter denen geringe Kooperation und hoher Konflikt besteht. Den höchsten Grad der Organismizität nehmen kleine Tiere wie Mäuse und Nematoden ein; bei größeren Tieren wie Walen besteht allein aufgrund der Vielzahl der in ihnen vorhandenen Zellen ein größeres Potenzial für Konflikt. Mit noch größeren Konflikten zwischen den Zellen ist bei Organismen zu rechnen, bei denen die Entwicklung nicht vollständig durch den Flaschenhals des Einzellstadiums der Zygote läuft, z.B. bei den Marmosetten, einer Gattung der Krallenaffen, bei denen es zu einem Austausch von Zellen zwischen den Zwillingen im Uterus kommt, oder bei dem Tasmanischen Teufel, bei dem der Gesichtskrebs von einem Tier zu einem anderen übertragen werden kann. Zwischen den Zellen von Pflanzen kann eine höhere Konkurrenz als zwischen den von Tieren bestehen, weil sich viele Pflanzen über vegetative Teile vermehren können; außerdem kann aufgrund des modularen Baus von Pflanzen die Kooperation zwischen ihren Zellen geringer und stärker lokalisiert sein als die zwischen Tierzellen. Ein noch größeres Konfliktpotenzial unter den Zellen gibt es bei Aggregationsverbänden (wie dem zellulären Schleimpilz Dictyostelium oder dem Myxobakterium Myxococcus), bei denen einige Zellen vegetative Aufgaben bei der Fruchtkörperbildung übernehmen und sich daher nicht reproduzieren. Eine organismische Lebensform ohne enge Kontiguität der Zellen findet sich bei Gruppen von parasitischen Zellen, die sich innerhalb eines Wirts befinden, z.B. die Plasmodien des Malariaerregers, die dadurch kooperieren, dass sie ihren Wirtsorganismus, die Anopheles-Mücke, zum vermehrten Stechen ihrer Wirte veranlassen (aus Queller, D.C. & Strassmann, J.E. (2009). Beyond society: the evolution of organismality. *Philos. Trans. Roy. Soc. B* 364, 3143-3155: 3145).

theoretische Biologie von dem Vitalismus und Mechanismus ab und bezeichnet sie 1932 ebenfalls als *organismische Biologie*.⁴⁴⁰ Zur Charakterisierung ganzheitlicher Standpunkte im Gegensatz zu atomistischen Analysen verwendet S.H. Bartley 1941 den Ausdruck **Organismizismus** (»configurationism, organismicism, Gestalt theory, or field theory«⁴⁴¹; vgl. Egler 1953: »Bertalanffian organismicism«).⁴⁴² Eine ausgehend von dem Organismuskonzept entworfene Biologie enthält nach von Bertalanffy die Möglichkeit zu einer wirklich eigenständigen Wissenschaft. Die anderen Grundlegungsversuche sind seiner Meinung nach dagegen von anderen Wissenschaften entlehnt: »der Mechanismus aus der Physik, der Darwinismus aus der Soziologie, der Vitalismus aus der Psychologie«.⁴⁴³

Der damit verwandte Ausdruck **Organizismus** erscheint im Französischen seit den frühen 1820er Jahren (»organicisme«).⁴⁴⁴ L. Rostan verbindet mit dem Ausdruck wenig später eine bestimmte medizinische Position, der zufolge alle Funktionen als Ergebnis der Organisation der Lebewesen und alle Krankheiten als Konsequenz ihrer Desorganisation zu verstehen sind.⁴⁴⁵ Später wird der Ausdruck »Organizismus« im Sinne von »Holismus« (und dem späteren Organismizismus) als Entgegensetzung zu »Vitalismus« verwendet, so 1856 von R. Virchow (»Organicismus«).⁴⁴⁶ Im 20. Jahrhundert dient das Wort allgemein zur Kennzeichnung holistischer Positionen.⁴⁴⁷ Eine Variante bildet die *organismische Evolutionstheorie*, die eine Theorie der Evolution ausgehend von dem Organismusbegriff formuliert (W.F. Gutmann & Weingarten 1992).⁴⁴⁸

Zur Bezeichnung der besonderen Seinsweise von Organismen ist auch von der **Organismizität** die Rede. Im Englischen verwendet B. Blanshard das Wort 1939 (»Leave out everything into which organism differentiates itself and you will find that the identity has vanished also; pure organismicity, unsullied and uninfected by the characters of its species, is a myth«).⁴⁴⁹ Mitte der 1970er Jahre erscheint der Ausdruck im Zusammenhang von Diskussionen um Abtreibung. J.J. Diamond ist 1975 der Auffassung, die menschliche Organismizität werde nach der Befruchtung schrittweise erreicht (»Organismicity is achieved in steps and lost in steps at death«⁴⁵⁰) und sei mit dem Beginn der spontanen Herzkontraktion des Embryos am 21. Tag vollständig vorhanden.⁴⁵¹ Im Französischen und Spanischen wird der Ausdruck vereinzelt seit Mitte der 1970er Jahre verwendet. Die französische Verwendung bezieht sich dabei auf die Reaktionsweise eines ganzen Organismus, dessen Existenz als eine zyklische kausale Struktur

vorgestellt wird (Roy 1975: »l'organismicité désigne précisément une réaction du organisme entier [...] l'organismicité s'oppose à la linéarité«).⁴⁵² Die spanische Verwendung stellt eine direkte Übersetzung eines Adjektivs dar, das L. von Bertalanffy verwendet (Viñas 1975: »totalidad, holístico, organismicidad, gestalt, etc.«⁴⁵³; im Original: von Bertalanffy 1955: »wholeness, holistic, organismic, gestalt, etc.«⁴⁵⁴). Im Deutschen erscheint das Wort seit Beginn der 1980er Jahre (Köhler 1983: »[Es] garantiert die »Organismizität« allgemeingültige Gruppierungen der Elemente der Erkenntnis«⁴⁵⁵; »Organismizität des Menschen«⁴⁵⁶). W.F. Gutmann verwendet den Ausdruck 1987 zunächst polemisch (»verblasene philosophische Vorstellungen der Organismizität als einer fern von jeder Mechanik bestehenden Eigenheit der Lebewesen«⁴⁵⁷), bevor er ihn 1988 in einem zusammen mit M. Weingarten verfassten Aufsatz positiv besetzt: »[Es] kann Physik traditioneller Art, obgleich Organismen nie gegen Gesetze der Physik verstoßen, Organismizität nicht beschreiben«.⁴⁵⁸ Als Grund für diese Irreduzibilität der Biologie auf die Physik streichen Gutmann und Weingarten die ↑Selbstbewegung der Organismen heraus: Eine »Bewegung aus sich heraus«, die »Wachstum, Lokomotion und Verhalten« bewirke, könne aus physikalischer Perspektive nicht erfasst werden: »Selbstbewegung [...] gibt es in der Physik nicht«.⁴⁵⁹

Im englischen Sprachraum ist in der Bedeutung von »Organismizität« auch der Ausdruck *Organismalität* (»organismality«) verbreitet. Er erscheint Mitte der 1970er Jahre, zunächst im Kontext der Debatte um Abtreibung menschlicher Embryonen (Diamond 1976: »hominal organismality« im Sinne von »biological hominality« und im Gegensatz zu »personal hominality«).⁴⁶⁰ In den wissenschaftstheoretischen Debatten um den Organismusbegriff taucht das Wort erst in den 1990er Jahren auf (Ghiselin 1997: »Life is a class, and organismality is defining«⁴⁶¹; Griesemer 2005: »standard evolutionary models cannot explain the origin of organismality«⁴⁶²; Queller & Strassmann 2009: »the evolution of organismality«⁴⁶³). Das dazu grundlegende Adjektiv »organismal« ist seit Mitte des 19. Jahrhunderts in Gebrauch (Willshire 1842: »organismal life«⁴⁶⁴; Meigs 1848: »the reproductive apparatus, extending its organismal influence beyond its own boundaries, and into the domain of other organs with which it has no direct anatomical connection«⁴⁶⁵).

Das am weitesten verbreitete deutsche Äquivalent zu »Organismizität« lautet **Organismenhaftigkeit**. Es erscheint seit den 1920er Jahren, zuerst 1921 bei dem klassischen Philologen K. Reinhardt, der dem

stoischen Philosophen Poseidonios eine »Lehre von der Organismenhaftigkeit der Elemente selber« zuschreibt (s.o.).⁴⁶⁶ Wenig später wird der Ausdruck auch im biologisch-medizinischen Kontext verwendet. So heißt es 1925 bei J. Schlesinger: »Seelisches ist [...] die Organismenhaftigkeit als solche; die Quintessenz des Organismus als Ganzem.«⁴⁶⁷

Elementarorganismus

Die Durchsetzung der Einsicht, dass alle Pflanzen und Tiere aus gleichgearteten Grundbausteinen, den Zellen, aufgebaut sind, führt zu der Behauptung, die Zellen bildeten die elementaren Organisationseinheiten der Lebewesen. Sie werden im Anschluss daran selbst als Organismen bezeichnet. F.J.F. Meyen ist bereits 1830 der Ansicht, jede Zelle bilde »ein für sich bestehendes, abgeschlossenes Ganze; sie ernährt sich selbst; sie bildet sich selbst und verarbeitet den aufgenommenen rohen Nahrungssaft zu sehr verschiedenartigen Stoffen und Gebilden.«⁴⁶⁸ M.J. Schleiden erscheint eine Zelle 1838 als »eigenthümlicher kleiner Organismus.«⁴⁶⁹ E. von Brücke schlägt 1862 für die Zellen die Bezeichnung »Elementarorganismen« vor.⁴⁷⁰ Der Ausdruck erscheint im gleichen Jahr und wohl im Anschluss an von Brücke auch bei J. Moleschott.⁴⁷¹ In der elementaren Organisation der Zellen – und nicht etwa in dem Vorhandensein einer einzelnen Substanz wie dem Eiweiß – besteht für von Brücke das Leben: »Wir können uns keine lebende vegetirende Zelle denken mit homogenem Kern und homogener Membran und einer blossen Eiweißlösung als Inhalt, denn wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche wir als Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweisse als solchem durchaus nicht wahr.«⁴⁷²

Mit der Erkenntnis der Entstehung der Zellen der höheren Organismen aus einer Symbiose von verschiedenen einfacher gebauten Organismen (†Symbiose/Endosymbiose), verliert die allgemeine Einschätzung der Zellen als Elementarorganismen an Plausibilität.⁴⁷³ Schon R. Altmann betrachtet 1890 nicht die Zellen, sondern die von ihm postulierten »Bioblasten«, aus denen sich das Protoplasma einer Zelle zusammensetzen soll, als die »wahren Elementarorganismen.«⁴⁷⁴

Minimalorganismus

Das Wort »Minimalorganismus« verwendet wohl zuerst G.V. Schulz 1949-50; es bildet nach Schulz ein Ziel biochemischer Forschung, die Größe eines »Minimalorganismus« zu ermitteln.⁴⁷⁵ Im Englischen

erscheint der Ausdruck (»minimal organism«) zuerst im Jahre 1965 bei J.B.S. Haldane.⁴⁷⁶ Er entwickelt den Begriff im Zusammenhang mit Überlegungen zur Entstehung des Lebens auf der Erde und einem *ersten Organismus* (»first organism«). Seit dieser Zeit wird der Ausdruck vereinzelt verwendet (Magnum 1999: »The minimal organism is a cell«⁴⁷⁷).

Ein Minimalorganismus lässt sich beschreiben als eine **Protozelle** – dies ein Ausdruck, der in verschiedenen, meist spekulativen Kontexten seit Mitte des 19. Jahrhunderts erscheint. Zuerst taucht der Ausdruck im Französischen auf: G. Gros bezeichnet 1851 einen hypothetischen einzelligen Organismus, der in seinen Eigenschaften zwischen Pflanzen und Tieren steht, als »Protozelle« (»protocellule qui n'est pas plus animale que végétale, mais à laquelle on pourrait prêter cette double qualité«⁴⁷⁸); in seiner Mittelstellung zwischen Pflanzen und Tieren kennzeichnet Gros die Protozelle als die gemeinsame »Matrix« dieser differenzierten Organisationsformen (»Notre protocellule euglénienne est [...] la matrice commune de tant de petits êtres qui peuplent les eaux, soit plantes, soit animaux«⁴⁷⁹). Als ein Modell für die Protozelle erscheint Gros das Augentierchen *Euglena*, das sich je nach Umständen in eine pflanzliche oder tierische Zelle verwandeln könne. Gros' Ausdruck etabliert sich jedoch nicht, und so kommt es Ende des Jahrhunderts zur Verwendung des Wortes in unterschiedlichen Kontexten, einerseits für eine besondere Form von Blutzellen (Pappenheim 1899: »Protozellen (granulationslos erscheinende Markzellen, grosse »Lymphocyten« mit breitem Leibessaum)«⁴⁸⁰) und andererseits für einen phylogenetischen Vorläufer der späteren Tiere (Ferri 1900: »Ein mikroskopischer, kaum wahrnehmbarer Punkt in der grauen, eiförmigen Masse einer Protozelle oder einer Molluske verwandelt sich in der aufsteigenden Serie der Organismen in das physiologische und psychische Wunder«⁴⁸¹). Im Sinne der phylogenetischen ersten Zelle gebraucht A. Hrdlička 1934 den Ausdruck (»the very first living protocell«⁴⁸²). Seit den 1950er Jahren spielt das Konzept in der empirischen Forschung zur Entstehung des Lebens eine wichtige Rolle.⁴⁸³

Seit den 1950er Jahren nimmt aber der Begriff der **Minimalzelle** eine noch wichtigere Rolle in den Versuchen zur Rekonstruktion der frühesten biologischen Evolution ein. Erste Nachweise für diesen Ausdruck finden sich für den Beginn des 20. Jahrhunderts, allerdings in der einfachen Bedeutung von »Zelle« (Aronson 1912: »The elementary organism, the cell, which constitutes the unit of all organic life – the minimal cell [...] – this cell consists not only

of the schematic protoplasm, cell membrane, nucleus with or without nucleolus, but it is a whole world in itself«⁴⁸⁴). In den Versuchen zur Rekonstruktion phylogenetisch früher Zellformen spielt das Konzept erst seit den 1950er Jahren eine Rolle. H. Gaffron, der den Ausdruck wohl als erster 1957 verwendet (»minimum cell«), versteht darunter den Mindestbestand an Stoffen und Reaktionen, die zur Aufrechterhaltung eines Stoffwechsels und den Aufbau einer Zelle notwendig sind; dieses System wird gleichzeitig als der Startpunkt der darwinschen Evolution vorgestellt (»the minimum number of reactions, and the simplest possible form of a metabolic mechanism sufficient to build and maintain »the aboriginal cell«, the starting point of Darwinian evolution«⁴⁸⁵). Seit den 1960er Jahren wird die Formulierung meist in der Form »minimal cell« gebraucht (Green & Fleischer 1964: »All the membrane systems of the cell may be looked upon as specializations of a primitive membrane system that goes back to the time in evolutionary development when the essential equipment of the minimal cell was first perfected«⁴⁸⁶; Green & Goldberger 1967: »We shall invoke a »minimal cell« in which this minimum of essential equipment [»without which no cell can survive«] is contained«⁴⁸⁷; Morowitz 1967: »An order of magnitude separates the sizes of the smallest actual cell and the theoretical minimal cell«⁴⁸⁸).

In einer Minimalzelle sind die elementaren Lebensprozesse des Selbstaufbaus aus einfachen Bestandteilen, der Herstellung einer Grenzstruktur gegen die Umgebung, der Aufnahme von Energie und Stoffen aus der Umgebung und der Selbsterneuerung der Zellbestandteile verwirklicht. Als ein Modell eines Minimalorganismus kann T. Gánti's *Chemoton* verstanden werden (↑Organisation: Abb. 350). P.L. Luisi und F.J. Varela konzipieren 1989 sich selbst replizierende Mizellen als minimale autopoietische Systeme.⁴⁸⁹ Seit den 1990er Jahren wird der Versuch unternommen, durch gezielte Ausschaltung einzelner Gene eine Minimalzelle herzustellen.⁴⁹⁰ Daneben spielt der Begriff weiterhin in den Debatten um den Ursprung des Lebens eine Rolle.⁴⁹¹

Der Terminus »Minimalorganismus« macht erst eine Karriere, nachdem seit Mitte der 1990er Jahre das Projekt der synthetischen Erzeugung von einfachen Organismen in die Nähe technischer Möglichkeiten rückt. In diesem Zusammenhang wird unter einem »Minimalorganismus« (»minimal organism«) ein synthetisch hergestellter, mit einem minimalen biochemischen Bestand an Stoffen ausgestatteter Organismus verstanden.⁴⁹² Ausgehend von der Struktur einfacher Bakterien wird der Versuch unternommen,

den minimalen Bestand von Genen, Enzymen und anderen Strukturbestandteilen eines Organismus zu ermitteln. Genetische Untersuchungen an Bakterien sollen zur Ermittlung eines *Minimalgenoms* führen, das für die Lebensfunktionen eines Organismus hinreichend ist.⁴⁹³ Einen häufigen Ausgangspunkt für Untersuchungen eines Minimalorganismus bildet das Bakterium *Mycoplasma genitalium*.⁴⁹⁴ Für dieses Bakterium wird ein minimales Genom mit 265 bis 350 proteinkodierenden Genen ermittelt.⁴⁹⁵ Inzwischen sind die Fragen nach einem Minimalgenom und Minimalorganismus Gegenstand der sogenannten *Genom-Informatik*.⁴⁹⁶

Die Forschung zu Minimalorganismen ist begleitet von ethischen Bedenken zur künstlichen Erzeugung von Leben (↑Künstliches Leben) und von Befürchtungen des Einsatzes von Minimalorganismen als Biowaffen (»Bioterror«).⁴⁹⁷

Pseudoorganismus

Als »Pseudoorganismen« (engl. »pseudo-organisms«) werden seit Mitte des 19. Jahrhunderts solche Naturkörper bezeichnet, die in gewissen Aspekten Organismen ähneln, ohne aber alle für sie charakteristischen Eigenschaften aufzuweisen. Seit den 1830er Jahren wird das Wort in erster Linie auf Krankheiten bezogen, entweder auf die Krankheit selbst oder konkreter auf bestimmte mit ihr verbundene Körper. In letzter Bedeutung erscheint das Wort 1830 bei G. H. von Schubert für krankhafte Auswüchse des Körpers (»In den Aftergebilden oder Pseudoorganismen des Leibes ist auch öfters im Kleinen eine Art von schlagendem Herzen, ein Nervensystem im Kleinen, als eine Nachbildung des eigentlichen, größeren Organismus«⁴⁹⁸; vgl. auch Naumann 1834: »Die eigentlichen Pseudoorganismen bilden eine Reihe, welche, von der Balg - bis zur Markgeschwulst, immer höhere Entwicklungsgrade wahrnehmen lässt«⁴⁹⁹). Dem ontologischen Begriff von ↑Krankheiten entsprechend bezieht J.M. Leuphold das Wort 1834 direkt auf Krankheiten. Er ist der Auffassung, Krankheiten könnten »in einem dem Organismus fremdartigeren Zuviel bestehen, das sich parasitisch in ihm und schon an sich auf dessen Kosten als Pseudoorganismus zu entwickeln strebt«.⁵⁰⁰ In diesem Sinne gilt für einige Autoren in einem abstrakteren Sinne jede Krankheit als ein Pseudoorganismus (Anonymus 1835: »die Krankheit als einen Pseudoorganismus, als einen Rückschritt auf tiefere Stufen des Lebens«⁵⁰¹).

Die Begriffsbildung ist abgeleitet von dem älteren Ausdruck »Pseudoorganisation«, der als Synonym für »Afterorganisation« verwendet wird (Anonymus

1824: »Afterorgan (Pseudoorgan), ein Gebilde, das zwar seiner Entstehung und seinem Gefüge nach dem Organismus angehört, aber im normalen Zustande desselben nicht vorhanden, sondern das Product einer krankhaften Thätigkeit ist, und die naturgemäße Verrichtung des Körpers mehr oder weniger hindert. Die Bildung eines solchen Organs heißt Afterorganisation (Pseudoorganisation)«⁵⁰²).

Später im 19. Jahrhundert werden anorganischen Kristalle, die in ihren Formen einfachen Organismen ähneln, mit diesem Ausdruck belegt (Morris 1883 unter Verweis auf Experimente von G. Fournier).⁵⁰³ Seit den 1920er Jahren sind es v.a. Viren, die auf diese Weise bezeichnet werden.⁵⁰⁴

Superorganismus

Der Ausdruck »Superorganismus« wird seit Ende des 19. Jahrhunderts in soziologischen Analysen auf die menschliche Gesellschaft bezogen (engl. Brooklyn Ethical Association 1889: »super-organism«⁵⁰⁵; auch »supra-organism«⁵⁰⁶; franz. de Greef 1889: »super-organisme social«⁵⁰⁷ oder »superorganisme«⁵⁰⁸). Der erste, der diesen Ausdruck verwendet, ist offenbar W.E. Hearn in einer Abhandlung über den Haushalt als archaischen Typ der menschlichen Assoziation im Jahr 1878: »Superorganisms have their perils not less than the organisms of which they are composed«.⁵⁰⁹

Biologische Verwendungen im frühen 20. Jh.

In die Biologie führt der Insektenforscher W.M. Wheeler das Konzept 1922 ein. (Angeblich verwenden auch E. Marais und M. Maeterlinck zu Beginn des 20. Jahrhunderts den Ausdruck in Bezug auf soziale Insekten.⁵¹⁰) Wheeler bezeichnet damit die Einheit von Organismen einer Art, die in einem »Staat« zusammenleben und durch Arbeitsteilung kooperieren.⁵¹¹ Die Gruppe kooperierender Insekten bilde eine neue organische Einheit (»a new organic unit«), in der die Individuen hinsichtlich ihres Überlebens wechselseitig voneinander abhängen (»interdependent«). Bereits 1911 beschreibt Wheeler Insektenkolonien als »Organismen«. Er gibt als allgemeine Merkmale eines Organismus die Funktionen der Ernährung, Fortpflanzung und des Schutzes an und definiert einen Organismus als ein komplexes, individualisiertes System von Aktivitäten, das primär auf die Assimilation von Stoffen aus der Umgebung, die Produktion ähnlicher Systeme und den Schutz von sich selbst und seiner Nachkommen gegenüber störenden Umwelteinflüssen gerichtet ist (vgl. Tab. 216).⁵¹² Weil auch die Kolonien sozialer Insekten, wie z.B. die vieler Ameisen, diese Kriterien erfüllen,

I. Wesentliche Merkmale

1. Reproduktionsfähigkeit

Superorganismen sind Komplexe aus mehreren Organismen, die in einem bestimmten Stadium ihrer Entwicklung zur Erzeugung von Komplexen gleicher Art in der Lage sind.

2. Individuenreichtum

Superorganismen bestehen aus vielen Mitgliedern, so dass die Selektion weniger stark auf dem Überleben des einzelnen Individuums liegt (wie bei anderen Arten von sozialen Verbänden), sondern auf dem Bestand der gesamten Kolonie.

3. Mehrjähriges Bestehen

Superorganismen haben sich von zyklischen Umweltschwankungen (Jahreszeiten) insofern emanzipiert, als sie auch widrige Perioden als Einheit überdauern, so dass der Selektionsdruck wiederum nicht allein auf dem Überleben einzelner Individuen (z.B. einer Königin), sondern der gesamten Kolonie lastet.

II. Verbreitete Zusatzmerkmale

1. Sesshaftigkeit

Superorganismen sind meist an einen festen Standort gebunden und bilden in dieser Hinsicht – bei aller Mobilität ihrer Mitglieder – räumlich lokalisierte Einheiten.

2. Innerorganismische Homöostase

Superorganismen bilden meist ein stabiles inneres Milieu aus, indem sie z.B. Nahrungsspeicher anlegen (etwa in Form von Pilzgärten bei Ameisen) oder eine strenge Nesthygiene betreiben.

3. Ausgeprägte Schutzeinrichtungen

Superorganismen sind – zur Abwehr von Feinden, denn sie bilden eine attraktive Beute für viele Räuber – meist entweder schwer erreichbar und versteckt (Termiten) oder weisen starke Wehreinrichtungen auf (spezialisierte »Soldatenkasten«).

Tab. 225. Merkmale von Superorganismen. Die meisten dieser Merkmale haben zur Folge, dass Superorganismen als Einheiten der Selektion unterliegen, und nicht allein ihre Mitglieder (nach Moritz, R.F.A. & Southwick, E.E. (1992). *Bees as Superorganisms*: 4-6).

sieht sich Wheeler dazu berechtigt, den Ameisenstaat einen »Organismus« zu nennen.

Anders als in der Zoologie wird der Ausdruck »Superorganismus« in der Botanik verwendet. Das Wort erscheint hier im Zusammenhang mit Diskussionen um die Einheit von Pflanzengesellschaften. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist es in erster Linie der amerikanische Botaniker F.E. Clements, der Pflanzengesellschaften als Organismen ansieht, weil sie einen gegliederten Aufbau zeigen und eine gesetzmäßige Entwicklung durchlaufen (↑Biozönose; Entwicklung/ökologische Entwicklung). Bei

Clements sind es Organismen verschiedener Arten, die zusammen eine regelmäßige Sukzession in einer Gemeinschaft bilden, die der Vorstellung einer über dem Individuum stehenden organisierten Einheit zugrunde liegt.⁵¹³ Im Anschluss an die Überlegungen Clements' wird eine biologische Gemeinschaft *Quasiorganismus* (»quasi-organism«⁵¹⁴) genannt. J. Phillips spricht 1931 von dem *komplexen Organismus* (»complex-organism«).⁵¹⁵ W.C. Allee nennt 1934 sowohl die Einheit von Pflanzen und Tieren an einem Ort (»biotic communities«) als auch die Einheit aller Lebewesen (»the biota«) und ihrer Umwelt eine *superorganismische Einheit* (»superorganismic unity«).⁵¹⁶ F.E. Clements und V.E. Shelford bezeichnen eine Gemeinschaft schließlich 1939 als einen *Superorganismus* (»super-organism«).⁵¹⁷

Daneben wird auch der Vorschlag gemacht, einen Superorganismus (oder auch schon die Einheit einer Schafherde oder eines Wolfsrudels⁵¹⁸) als *Metaorganismus* (»meta-organism«) zu bezeichnen – der Übergang vom Organismus zum Metaorganismus wäre dann analog benannt zu dem vom Protozoon (Einzeller) zum Metazoon (Mehrzeller) oder von der Population zur Metapopulation⁵¹⁹. – Bevor der Ausdruck »Metaorganismus« in diesem biologischen Sinn verwendet wird, trägt er seit dem 19. Jahrhundert eine spiritistisch-okkultistische Bedeutung. In diesem Kontext definiert L. Hellenbach den »Meta-Organismus« 1878 als »eine uns unbekannte Organisation«, eine unsichtbare Entität, die hinter dem sinnlich wahrnehmbaren Organismus steht und sich bei dessen Tod von ihm löst.⁵²⁰

Vorgeschichte des Konzepts

Der Vergleich der »Staaten« der sozialen Insekten mit menschlichen Gesellschaften reicht bis in die Antike zurück (↑Sozialverhalten). In der Neuzeit erweist sich die »Fable of the Bees« (1705) von B. de Mandeville als besonders einflussreich. In der romantischen Naturphilosophie an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert wird nicht nur ein einzelnes Individuum, sondern auch die Einheit aller Lebewesen als »Organismus« konzipiert. So erklärt F.W.J. Schelling 1798 das Leben nicht als Eigenschaft einzelner Naturdinge, sondern sieht die Natur als Ganzes als einen »allgemeinen Organismus«.⁵²¹ Und G.W.F. Hegel spricht in ähnlicher Weise von dem »geologischen Organismus der Erde«.⁵²² Nachdem die Interaktion von Pflanzen und Tieren im globalen Maßstab in Form der ökologischen Stoffkreisläufe physiologisch erkannt ist (↑Kreislauf), erfahren diese zunächst noch spekulativen Vorstellungen eine naturwissenschaftliche Begründung. Vor dem etablier-

ten naturwissenschaftlichen Hintergrund kann daher auch G.T. Fechner 1848 Pflanzen und Tiere als Glieder eines irdischen *Gesamtorganismus* (»Gesamtorganismus«) bezeichnen.⁵²³

Zur Auszeichnung von Interaktionseinheiten von Organismen als Organismen höherer Ordnung nicht auf einer globalen, sondern lokalen Ebene kommt es seit den 1860er Jahren in den frühen Überlegungen zur Abgrenzung ökologischer Gemeinschaften (↑Biozönose). Von botanischer Seite wird das Zusammenleben der Organismen in einem Wald als »Organismus« beschrieben. E.A. Roßmäßler versteht einen Wald 1863 als eine »gewaltige Vereinigung« von unterschiedenen, aber zusammenstimmenden Gegenständen; er sei ein »formenreicher Inbegriff von Körpern und Erscheinungen«⁵²⁴, für das die deutsche Sprache kein Wort habe. Er nennt den Wald »ein tausendfach zusammengesetztes Ganzes, an welchem jedes Glied seine bestimmte Stelle einnimmt«.⁵²⁵ Im Anschluss an Roßmäßler entwickelt A. Möller Anfang des 20. Jahrhunderts mit dem Begriff des »Dauerwaldgedankens« eine holistische Vorstellung des »Waldorganismus«⁵²⁶: »So war also der Boden nicht das starre, unveränderliche, tote Postament, auf dem sich der Wald als etwas von ihm zu Trennendes erhob, beide waren miteinander verbunden und beeinflussten sich in lebendiger, dauernder Wirkung gegenseitig, wie die Organe eines Organismus«.⁵²⁷

Für den englischsprachigen Raum ist die Rede von *superorganisch* (»super-organic«) bei H. Spencer einflussreich. Spencer bezeichnet mit diesem Ausdruck die überindividuelle soziale Organisation, die sich aus der Interaktion mehrerer Organismen ergibt.⁵²⁸ Die Wechselseitigkeit der Glieder in einer sozialen Gemeinschaft ist nach Spencer der Kooperation der Teile in einem Körper verwandt. Auch in der sozialen Kooperation spricht er daher von einer *wechselseitigen Abhängigkeit* (»mutual dependence«) der Glieder⁵²⁹. Eine superorganische Integration verschiedener Organismen zu einem sozialen Gefüge sieht Spencer schon bei einfachen Lebewesen verwirklicht, seine eigentliche Entfaltung habe das Superorganische aber beim Menschen. In der sozialen Welt des Menschen komme das Superorganische auch darin zum Ausdruck, dass hier nicht allein der einzelne Organismus transzendiert werde, sondern die Sphäre des Biologischen überhaupt, insofern nicht mehr allein die biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung als Ziele des Gemeinwesens fungierten. Als »superorganisch« könnten daher im Besonderen das Streben nach einer besseren Welt und eine soziale Fortentwicklung, die oberhalb und jenseits der natürlichen Evolution abläuft, bezeich-

net werden. Der Begriff bezieht sich bei Spencer also primär auf einen jenseits der Biologie liegenden Gegenstand. Bis in die ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts wird der Begriff des Superorganischen in diesem spencerschen Sinn verwendet (z.B. 1917 bei A.L. Kroeber).⁵³⁰ Seit den 1920er Jahren dominiert dagegen die innerbiologische Bedeutung.

Soziobiologie des Superorganismus

Im pflanzensoziologischen Kontext der Botanik kann sich das Konzept des Superorganismus im 20. Jahrhundert nicht durchsetzen. Es bleibt eine Minderheitenposition, Pflanzengesellschaften als organismus-ähnliche Einheiten anzusehen. Als vorherrschende Auffassung etabliert sich die alternative Sichtweise, die Phytozöosen individualistisch interpretiert als Überschneidungsbereich der Umweltansprüche von Pflanzen verschiedener Arten (†Biozönose).

In der Zoologie wird der Begriff des Superorganismus dagegen bis in die Gegenwart verwendet. Hier bezieht er sich auf die eusozialen Verbände von Organismen einer Art (†Sozialverhalten). Mit den Ansätzen der Soziobiologie und der Dominanz von Modellen zur Genselektion seit Mitte der 1960er Jahre wird die Entstehung dieser Verbände mittels Modellen der Verwandtenselektion erklärt. Ganz abgelehnt wird das Konzept des Superorganismus von einigen, weil es Selektion auf einer höheren Ebene als die des Individuums nahelegen könnte – und eine solche Selektionsebene für ineffektiv gehalten wird (†Selektion/Gruppenselektion).

In den so genannten »Staaten« von Bienen, Ameisen, Termiten und anderen Tieren verfügen viele der beteiligten Organismen nicht mehr über die Fähigkeit der Reproduktion. Sie sind allein Funktionsträger im Hinblick auf die Reproduktion der »Königin«, indem sie Nahrung herbeischaffen, Reinigungsaufgaben übernehmen, den Stock gegen Eindringlinge verteidigen oder anderes. Der Weg hin zu dieser arbeitsteiligen Organisation von Organismen lässt sich bei anderen Arten, die Anfänge solcher Arbeitsteilungen zeigen, nachvollziehen. In der soziobiologischen Modellierung stand am Anfang der Entwicklung der Konflikt zwischen den beiden Verhaltensstrategien, entweder in die eigene Reproduktion zu investieren oder der Reproduktion der Mutter zu helfen. Der Verzicht auf die eigene Reproduktion war evolutionär möglich, weil diese Strategie aufgrund des hohen Verwandtschaftsgrades der Arbeiterinnen mit der Königin in manchen Situationen die höhere Fitness mit sich brachte. Hat sich ein solches System aber erst einmal gebildet, ist der Rückschritt zur eigenen Reproduktion der Organismen oft nicht mehr mög-

lich, auch wenn er im Hinblick auf die Optimierung der individuellen Fitness von Vorteil wäre. So sind in den Staaten einiger tropischer Blattschneiderameisen die Arbeiterinnen mit den Nachkommen der Königin nur noch so gering verwandt (weil diese sich nicht nur mit einem Männchen wie sonst üblich, sondern mit vielen paart), dass eine eigene Reproduktion eine höhere Fitness versprechen würde. Aber offenbar ist dieser Schritt physiologisch durch die Rückbildung der Eierstöcke und ethologisch durch die feste Etablierung bestimmter Verhaltensmuster nicht mehr möglich.

An der Grenze zwischen Organismen und Superorganismen bewegen sich in mancher Hinsicht die Bakterien. Vor dem Hintergrund des umfangreichen Austauschs von genetischem Material zwischen Bakterien wird von einigen Autoren das ganze Reich der Bakterien als ein Superorganismus angesehen (†Bakterium).⁵³¹ »Organismus« stellt aber darüber hinaus eine problematische Kategorie in Bezug auf bakterielle Systeme dar, weil diese aus genetisch heterogenen Zusammenlagerungen von Individuen bestehen können, bei denen ein lateraler Gentransfer häufig vorkommt und bei denen zwischen Kooperation und Konkurrenz fließende Übergänge bestehen.⁵³²

Wegen der selbständigen Lebensfähigkeit ihrer Elemente sind Superorganismen notorisch labile Gebilde. Die Einschränkung der Möglichkeit zur Verselbständigung der Teile ist bei solchen Formen am größten, bei denen die Elemente in einer räumlichen Verbindung stehen und eine Gestaltseinheit bilden. Denn erst der räumliche Zusammenschluss führt zu einer so weitgehenden Spezialisierung, dass die Elemente des Superorganismus weitere ethologische Fähigkeiten verlieren. Solange die Elementarorganismen aber ein räumlich weitgehend unabhängiges Leben führen, sind bei ihnen die wesentlichen ethologischen Grundfunktionen der Ernährung, des Schutzes und der Lokomotion weiterhin vorhanden (wie bei den Insekten, die Superorganismen bilden, dabei aber im Wesentlichen nur die Funktion der selbständigen Reproduktion verlieren).

Der räumliche Zusammenschluss zu einer neuen Einheit, der zu einer sehr weitgehenden Integration der ursprünglich selbständigen Organismen führte, ist in der Evolution nur sehr selten erfolgt. Die bekanntesten Beispiele sind die Entstehung der eukaryotischen Zelle nach der Endosymbiontenhypothese (†Symbiose) und natürlich die Entstehung der Mehrzeller durch Zusammenschluss oder Zusammenbleiben von solchen Zellen einer Art, die auch zu einem selbständigen Leben in der Lage wären. Vor dem Hintergrund des potenziell selbständigen Lebens sei-

ner Zellen stellt also jeder mehrzellige Organismus einen Superorganismus dar. Im Bereich der Mehrzeller erfolgte eine Entdifferenzierung von Organismen aufgrund ihrer Integration in ein superorganismisches neues Individuum dagegen kaum.

Die Vorstellung des Zusammenschlusses von Organismen zu einem Superorganismus von planetarem Ausmaß stellt aber eine vielfach variierte literarische Vision dar. Sie erscheint etwa bei S. Lem in seinem Roman ›Solaris‹ (1961). E. Jünger taufte 1965 in ähnlichen, aber wohl unabhängig davon entwickelten Gedanken, ein solches planetares Individuum auf den sinnigen Namen *Fechneria mirabilis*.⁵³³

Superorganismus und Gruppenselektion

Zu einer evolutionstheoretischen Wiederbelebung des Superorganismuskonzepts (›revival of the superorganism‹) kommt es im Rahmen von Entwürfen für eine Theorie zur hierarchischen Ordnung von Selektionsebenen. D.S. Wilson und E. Sober argumentieren 1989 gegen die Privilegierung der Ebene des Individuums (und des Gens) als einziger Selektionsebene und halten auch Gruppen oder Arten für Einheiten, die einer Selektion unterliegen können (↑Selektion). Die Autoren definieren einen Superorganismus als eine Ansammlung von Individuen, die zusammen eine funktionale Organisation aufweisen, wie sie nach der formalen Definition einem Organismus zukommt (›a collection of single creatures that together possess the functional organization implicit in the formal definition of organisms‹⁵³⁴). Als Kern der formalen Definition von Organismen sehen sie die Zusammensetzung eines Systems aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (›a form of life composed of mutually dependent parts that maintain various vital processes‹). Eine Kolonie sozialer Insekten ist nach Wilson und Sober in dem Maße als ein Superorganismus anzusehen, in dem die gruppeninterne Selektion auf Individuenebene unterdrückt bzw. von der Selektion auf der Ebene der Kolonie überlagert ist.⁵³⁵ Weil diese Bedingung in der Natur tatsächlich verwirklicht sei, sehen Wilson und Sober Superorganismen nicht nur als theoretische Möglichkeit, sondern als Realität der Natur (›they actually exist in nature‹⁵³⁶). Superorganismen sind für sie reale Einheiten der Funktion und der Selektion.

Kritisch wird gegen dieses Verständnis des Superorganismus eingewandt, dass es (aufgrund seines selektionstheoretischen Ausgangspunkts) zu stark auf das Kriterium der Reproduktion zugeschnitten ist. Das ursprüngliche Konzept des Superorganismus von Wheeler bezog sich aber nicht nur auf eine funktionale Integration im Hinblick auf Reprodukti-

on, sondern ebenso im Hinblick auf Ernährung und Schutz.⁵³⁷

Die reproduktive Arbeitsteilung zwischen den Organismen in einer Kolonie gilt aber allgemein weiterhin als das zentrale Bestimmungsmerkmal von Superorganismen. Deutlich wird dies etwa in der Definition, die R.F.E. Moritz und E.E. Southwick 1992 dem Begriff geben: ›Superorganismic units with organisms arranged in at least two non-uniform types and differentiated into sterile and reproductive organisms with different functions‹.⁵³⁸ Darüber hinaus geben die Autoren eine Liste von Merkmalen, die Superorganismen allgemein charakterisieren (vgl. Tab. 225).

Wird ein Organismus aus einer selektionstheoretischen Perspektive als diejenige Einheit beschrieben, in der maximale Kooperation und minimaler Konflikt unter den Teilen des Systems durch Selektion auf dieser Ebene entstanden ist (s.o.), dann spricht viel dafür, die eusozialen Kolonien der Insekten nicht als ›Superorganismen‹, sondern als ›Organismen‹ zu bezeichnen, wie dies D.C. Queller 1997 vorschlägt.⁵³⁹ Diese Sicht findet zwar manche Anhänger (z.B. Martens 2010: ›a superorganism is nothing more than an organism in the full sense of the word, but one whose parts are themselves multicellular organisms‹⁵⁴⁰) – sie hat aber auch ihre Gegner, die darauf verweisen, dass Superorganismen zwar hinsichtlich der genetischen Homogenität und Kooperation ihrer Elemente sowie ihrer damit zusammenhängenden Eigenschaft, eine Ebene der Selektion darzustellen, konventionellen Organismen ähneln, in anderer Hinsicht, insbesondere der Verbindung in einem kohärenten Körper, von diesen aber doch klar unterschieden sind (Hamilton et al. 2009)⁵⁴¹.

B. Hölldobler und E.O. Wilson definieren einen Superorganismus in ihrer Monografie aus dem Jahr 2009 als eine Gesellschaft, die analoge Organisationseigenschaften aufweist wie die physiologischen Eigenschaften einzelner Organismen (›A society, such as a eusocial insect colony, that possesses features of organization analogous to the physiological properties of single organisms‹).⁵⁴² Als wesentliches Merkmal gilt dabei die Differenzierung in reproduktive Kasten und Arbeiterkasten (die der Definition der Eusozialität zugrunde liegt; ↑Sozialverhalten). Während Wilson die Kategorie des Superorganismus für ein unscharfes Konzept hält, das ein ganzes Spektrum von Formen, einschließlich solcher, die am Beginn der Eusozialität stehen, umfassen kann, will Hölldobler den Begriff für solche weit entwickelten Formen der Eusozialität reservieren, bei denen eine Konkurrenz um Reproduktion unter den Individuen

innerhalb einer Kolonie stark reduziert oder ganz abwesend ist.⁵⁴³ Die Autoren betonen den enormen Erfolg der Organisationsform des Superorganismus in quantitativer Hinsicht: Zwar würden nur 2% der bekannten 900.000 Insektenarten zu den sozialen Insekten gehören (die in Kolonien lebenden Bienen, Wespen, Ameisen und Termiten), diese würden aber doch etwa die Hälfte der Biomasse aller Insekten ausmachen – und zwar in einer Größenordnung, die der Biomasse des Menschen auf der Erde entspreche (10^{11} kg).⁵⁴⁴

Nachweise

- 1 Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. *Brit. J. Hist. Sci.* 39, 319-339: 320; ders. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. *Hist. Philos. Life Sci.* 32, 155-194: 157f.
- 2 Marcianus Graecus 299, M, f. 116v (Collection des anciens alchimistes grecs, 3 Bde., ed. M. Berthelot, Paris 1888): III, 242; vgl. Balan, B. (1975). Premières recherches sur l'origine et la formation du concept d'économie animale. *Rev. hist. sci.* 28, 289-326: 326; Mertens, M. (1995). Les alchimistes grecs. Zosime et Panoplis. *Mémoires authentiques*: xxii-xxiv; liii-liv; Cheung (2006): 320f.
- 3 Gerhoh von Reichersberg (1126-32). *De edificio Dei*. In: Libelli de lite imperatorum et pontificum, 3 Bde., hg. v. E. Dümmler et al., Hannover 1891-97: III, 172f.; auch in *Patrologia Latina*, Bd. 194, 1258c; vgl. Cheung (2006): 321.
- 4 Kucharczik, K. (1998). Der Organismusbegriff in der Sprachwissenschaft des 19. Jahrhunderts: 23.
- 5 Stotz, P. (2002). *Handbuch der Altertumswissenschaft*, Abt. 2, Teil 5, Bd. 1. Einleitung, Lexikologische Praxis, Wörter und Sachen, Lehnwortgut = *Handbuch zur lateinischen Sprache des Mittelalters*, 5 Bde.: I, 485.
- 6 Echelard-Dumas, M. (1976). Der Begriff des Organismus bei Leibniz: „biologische Tatsache“ und Fundierung. *Stud. Leibn.* 8, 160-186: 160; OED (1989): X, 922.
- 7 Schmidt, H. (1986). Die lebendige Sprache. Zur Entstehung des Organismuskonzepts.
- 8 Vgl. DF, Bd. 2 (1942): 264.
- 9 a.a.O.: 267.
- 10 Kucharczik (1998): 23.
- 11 Aristoteles, *De an.* 412a28.
- 12 a.a.O.: 412b18f.
- 13 Aristoteles, *De an.* 407b34-408a1.
- 14 Vgl. Perler, D. (1996). War Aristoteles ein Funktionalist? *Z. philos. Forsch.* 50, 341-363: 355.
- 15 Aristoteles, Über die Seele (Übers. W. Theiler). In: Grumach, E. u.a. (Hg.). *Aristoteles, Werke in deutscher Übersetzung*, Bd. 13, Berlin 1959: 25; vgl. Bolton, R. (1978). Aristotle's definitions of the soul: *De anima* II, 1-3. *Phronesis* 23, 258-278: 275; Bos, A.P. (2003). The Soul and its Instrumental Body. A Reinterpretation of Aristotle's Philosophy of Living Nature: 85f.
- 16 Bos (2003): 92; 102.
- 17 Vgl. Bonitz, H. (1870). *Index Aristotelicus*: 521; Bos (2003): 87.
- 18 Philoponus, J. (6. Jh.). In *Aristotelis De anima libros commentaria* (ed. M. Hayduck, Berlin 1897): 217, 13; vgl. Alexander von Aphrodisias (2.-3. Jh.). *De anima liber cum Mantissa* (ed. I. Bruns, Berlin 1885): 16, 11; Bos (2003): 85.
- 19 Thomas von Aquin, *Commentarius in libros de anima II et III*: 2, 1, 20 (Nr. 230); vgl. *Summa contra gentiles*: 4, 44, 5.
- 20 Suárez, F. (1571-74). *De anima (Opera omnia)*, Bd. 3, hg. v. M. André, Paris 1856): 473; vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 95.
- 21 So z.B. King, R.A.H. (2001). Aristotle on Life and Death: 41; vgl. Bos (2003): 85f.
- 22 Galen, *De usu partium corporis humani (Opera omnia)*, ed. C.G. Kühn, Bd. 8, Leipzig 1824): 30; dt. Übers.: Richter, J. (1996). Die Theorie der Sympathie: 146.
- 23 Galen, *De methodo medendi (Opera omnia)*, ed. C.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 643.
- 24 Vgl. Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 129.
- 25 Vgl. Snell, B. (1946/55). Die Entdeckung des Geistes: 22.
- 26 Livius, *Ab urbe condita* II, 32.
- 27 Platon, *Politeia* 462c, d; 464b.
- 28 Aristoteles, *Politica* 1253a.
- 29 Platon, *Phaidros* 264c.
- 30 Nestle, W. (1927). Die Fabel des Menenius Agrippa (Griechische Studien. Untersuchungen zur Religion, Dichtung und Philosophie der Griechen, Stuttgart 1948, 502-516); Hale, D.C. (1973). Analogy of the body politic. In: Wiener, P.P. (ed.). *Dictionary of the History of Ideas*, vol. I, 67-70.
- 31 Marc Aurel, *Ad se* II, 1; vgl. Galen, *De usu partium corporis humani* (engl. On the Usefulness of the Parts of the Body, 2 vols, ed. M. Tallamdyge May, Ithaca, N.Y. 1968): II, 516ff. (XI, 8).
- 32 Aristoteles, *De motu animalium* (dt. Über die Bewegung der Lebewesen, übers. v. J. Kollesch, Werke, Bd. 17, Darmstadt 1985, 7-23): 703a-b.
- 33 Aristoteles, *Politica* 1253a.
- 34 Vgl. Kullmann, W. (1974). Der platonische Timaios und die Methode der aristotelischen Biologie. In: Döring, K. & Kullmann, W. (Hg.). *Studia Platonica*. Festschrift für H. Gundert, 139-163: 159.
- 35 Aristoteles, *De part. anim.* 652a.
- 36 Vgl. Legée, G. (1973). Les lois de l'organisation d'Aristote à Geoffroy Saint-Hilaire. *Histoire et Nature* n.s. 1, 3-25: 14.
- 37 Seneca, *Quaestiones naturales* II, 2, 2; vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 346f.; ders. (1953). Poseidonios. In: *Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswis-*

- senschaft, Bd. 22, 1, 558-826: 650.
- 38 Reinhardt (1921): 237; 323.
- 39 Reinhardt, K. (1926). *Kosmos und Sympathie*: 43.
- 40 Marsilius von Padua (1324). *Defensor pacis* (dt. *Der Verteidiger des Friedens*, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29 (I, 1, §3).
- 41 Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 127.
- 42 Bruno, G. (1584). *Spaccio de la bestia trionfante*, *Epistola esplanatoria* (Œuvres complètes, Bd. V/1, ed. G. Aquil-ecchia, Paris 1999): 23.
- 43 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: II/I, 13, 2.
- 44 Descartes, R. [1632]. *Traité de l'homme* (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 119-202): 202.
- 45 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1979): 331.
- 46 Vgl. Moscovici, S. (1968). Versuch über die menschliche Geschichte der Natur (Frankfurt/M. 1982): 314.
- 47 Descartes [1632]: 202; ders. (1637). *Discours de la méthode* (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 49f.
- 48 Descartes, R. [1632]. *Traité de l'homme* (dt. *Über den Menschen* (1632) sowie Beschreibung des menschlichen Körpers (1648), hg. v. K.E. Rothschuh, Heidelberg 1969): 136.
- 49 Descartes, R. (1649). *Les passions de l'ame* (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 351.
- 50 Vgl. Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant; Duchesneau, F. (1998). *Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz*.
- 51 Schlanger, J. (1971). *Critique des totalités organiques*: 51.
- 52 Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 15.
- 53 Vgl. Jantzen, J. (1994). Physiologische Theorien. In: Baumgartner, M., Jacobs, W.G. & Krings, H. (Hg.). *Friedrich Wilhelm Joseph Schelling. Historisch-Kritische Ausgabe, Erg.bd. zu Werke Bd. 5 bis 9. Wissenschaftshistorischer Bericht zu Schellings Naturphilosophischen Schriften 1797-1800*, 373-668: 380.
- 54 Digby, K. (1644). *Two Treatises in the one of which the Nature of Bodies, in the other, the Nature of Man's Soule is Looked into*: 205; vgl. Cheung, T. (2008). *Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800*: 25; Blank, A. (2010). *Biomedical Ontology and the Metaphysics of Composite Substances 1540-1670*: 127ff.
- 55 Digby (1644): 208.
- 56 More, H. (1659). *The Immortality of the Soul* (Dordrecht 1987): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).
- 57 Cudworth, R. (1678). *The True Intellectual System of the Universe*, 3 vols. (1845, Bristol 1995): I, 240; vgl. Duchesneau (1998): 181.
- 58 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 200.
- 59 Helmont, J.B. van (1648). *Ortus medicinae*; vgl. Pagel, W. (1982). *Joan Baptista van Helmont*: 96ff.
- 60 Vgl. Canguilhem, G. (2000). *Vie*. In: *Dictionnaire de la Philosophie*, 1924-1941: 1935.
- 61 Jungius, J. (1662). *Doxoscopiae physicae minores*: Part. 2, Sect. 3, *Fragm. 5* (De vita plant.): I; vgl. Hoppe, B. (1976). *Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit*: 76.
- 62 Vgl. Des Chene, D. (2005). *Mechanisms of life in the seventeenth century*: Borelli, Perrault, Régis. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 36, 245-260.
- 63 Chalcidius, *Commentarius in Timaeum* (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962): 235 (CCXXII).
- 64 Aristoteles, *De an.* 412b 5-6; vgl. 412a 28-412b1; 412b26f.
- 65 Philon von Alexandria (Philo Judaeus), *De opificio mundi* (Philonis Alexandrini opera quae supersunt, Bd. 1, Berlin 1896, 1-60): 35 (Sekt. 102); ders. *De sacrificiis Abelis et Caini* (Philonis Alexandrini opera quae supersunt, Bd. 1, Berlin 1896, 202-257): 242 (Sekt. 98); vgl. Alexander von Ahrodisias (2.-3. Jh.). *De anima libri mantissa* (Commentaria in Aristotelem Graeca, Suppl. 2.1, Berlin 1887, 101-186): 120; 164.
- 66 Thomas von Aquin (ca. 1269). *Commentarius in libros de anima II et III*: 2, 1, 20 (Nr. 230); ders. (1259-64). *Summa contra gentiles*: 4, 44, 5.
- 67 Thomas von Aquin (1259-64): 4, 44, 5; vgl. 4, 44, 6.
- 68 Suárez, F. (1597). *Disputatio metaphysica*: Disp. V, sec. 6, No. 5 (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): XXV, 182a; vgl. No. 8 (183a); ders. [1571-74]. *De anima* (Opera omnia): III, 473ff. (Buch III, Kap. 2, Nr. 7ff.); vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. *Brit. J. Hist. Sci.* 39, 319-339: 324; ders. (2008). *Res vivens*: 126.
- 69 Suárez, F. (1597). *Disputatio metaphysica*, V. (Über die Individualität und das Individuationsprinzip (Fünfte metaphysische Abhandlung), hg. v. R. Specht, Hamburg 1976): 219.
- 70 More, H. (1642). *Psychodia Platonica*: F4v (Bk. 1, Cant. 2, Nr. 24).
- 71 Boyle, R. (1666-67). *The Origin of Forms and Qualities* (The Works, vol. 1, ed. by R. Boulton, London 1669): 62; vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 25; nicht in: *The Works of Robert Boyle*, vol. 5, ed. M. Hunter & E.B. Davis, London 1999!
- 72 Anonymus (1670). Review: Tenison, T. (1670). *The Creed of M. Hobbes Examined*. *Philos. Trans.* 5, 2080-2081: 2081.
- 73 Leibniz, G.W. (1687). Brief an Antoine Arnauld vom 9. Oktober 1687 (Leibniz, *Philosophischer Briefwechsel*, Bd. 1: *Der Briefwechsel mit Antoine Arnauld*, hg. v. R. Finster, Hamburg 1997, 294-349): 306.
- 74 Locke, J. (1689). *An Essay Concerning Human Understanding* (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1979): 456 (III, 6, 29).
- 75 Clarke, S. (1706-08). Letter to Mr. Dodwell [for Anthony Collins] (Works, vol. III, London 1738): 789; nach McLaughlin, P. (1989). *Kants Kritik der teleologischen Urteilkraft*: 9.
- 76 Bourguet, L. (1729). *Lettres philosophiques sur la formation des sels et des cristaux et sur la génération & le mécanisme organique des plantes et des animaux*: XXXV.

- 77 Vgl. Osler, M.J. (2003). Early modern uses of hellenistic philosophy. Gassendi's Epicurean project. In: Miller, J. & Inwood, B. (eds.). *Hellenistic and Early Modern Philosophy*, 30-44: 38.
- 78 Gassendi, P. (1658). *Syntagma philosophicum* (Opera omnia, Bd. 2, Lyon 1658): 250.
- 79 a.a.O.: 252.
- 80 Stahl, G.E. (1684). *De intestinis, eorumque morbis ac symptomatis, eognoscendis & curandis*: [9] (Titel von Sektion 1, Teil 2); vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. *Brit. J. Hist. Sci.* 39, 319-339: 329; ders. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. *Hist. Philos. Life Sci.* 32, 155-194: 166.
- 81 Stahl, G.E. (1684). *Dissertatio physiologica-medica de sanguificatione in corpore semel formato*: Cap. IV, 3, letzter Absatz.
- 82 Vgl. Cheung (2006): 329.
- 83 Stahl, G.E. (1692). *De motu tonico vitali*; ders. (1706). *De mechanismi et organismi diversitate*.
- 84 Stahl, G.E. (1707). *Demonstratio de mixti et vivi corporis vera diversitate*. In: *Theoria medica vera* (3 Bde., Leipzig 1831-33, Bd. 1, 81-158): 95.
- 85 ebd.
- 86 Sahl, G.E. (1708). *Medicinae dogmatico-systematicae partis theoreticae sectio I. quam constituit Physiologia*. In: *Theoria medica vera* (3 Bde., Leipzig 1831-33, Bd. 1, 221-491): 408.
- 87 a.a.O.: 489.
- 88 a.a.O.: 420.
- 89 Stahl, G.E. (1706). *Disquisitio de mechanismi et organismi diversitate* (dt. Über den Unterschied zwischen Organismus und Mechanismus, hg. v. B.J. Gottlieb, Leipzig 1961, 48-53); 52f.
- 90 a.a.O.: 48f.
- 91 a.a.O.: 49; 53.
- 92 Vgl. Geyer-Kordesch, J. (2000). Pietismus, Medizin und Aufklärung in Preußen im 18. Jahrhundert. *Das Leben und Werk Georg Ernst Stahls*: 156.
- 93 a.a.O.: 176.
- 94 Vgl. Echelard-Dumas, M. (1976). Der Begriff des Organismus bei Leibniz: „biologische Tatsache“ und Fundierung. *Stud. Leibn.* 8, 160-186; Duchesneau, F. (1998). Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz: 336; Nunziante, A.-M. (2002). Organismo come armonia. La genesi del concetto di organismo vivente in G.W. Leibniz; Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. *Brit. J. Hist. Sci.* 39, 319-339: 325f.
- 95 Leibniz, G.W., *Antibarbarus physicus pro philosophia reali contra renovationes qualitatuum scholasticarum et intelligentiarum chimaericarum* (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 337-344): 344; ders., *Du rapport general de toutes choses* (Sämtliche Schriften und Briefe, Bd. VI, 4B, Berlin 1999, 1614-1615): 1615.
- 96 Leibniz, G.W. (1687). Brief an Antoine Arnauld vom 9. Oktober 1687 (Leibniz, *Philosophischer Briefwechsel*, Bd. 1: Der Briefwechsel mit Antoine Arnauld, hg. v. R. Finster, Hamburg 1997, 294-349): 308.
- 97 Leibniz, G.W. (1704). [Brief an Lady Masham von Anfang Mai 1704] (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887, 338-343): 340; vgl. Brief vom 30.6.1704 (a.a.O.: 356).
- 98 Leibniz, G.W. (ca. 1705). *Fragment* (Opusculum et fragments inédits, ed. L. Couturat, Hildesheim 1988): 16 (§13).
- 99 Leibniz (1704): 340; ders., *Schreiben an Clarke*, §115-116 (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Hildesheim 1965): 417f.; vgl. Duchesneau (1998): 340; ders. (2004). Leibniz's model for analyzing organic phenomena. *Perspectives on Science* 11, 378-409; Cheung, T. (2009). System, Mikrooperator und Transformation: Leibniz' gemeinsames Ordnungsdispositiv der Monade und des Lebendigen im naturgeschichtlichen Kontext. In: Neumann, H.-P. (Hg.). *Der Monadenbegriff zwischen Spätrenaissance und Aufklärung*, 143-201: 150ff.
- 100 Leibniz, G.W. (1705). *Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques* (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
- 101 Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (Euvres philosophiques, Paris 1954, 233-289); vgl. Canguilhem, G. (1952/80). *La connaissance de la vie*: 57.
- 102 Leibniz, G.W. (1705). *Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques* (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
- 103 Vgl. Smith, J.E.H. & Phemister, P. (2007). Leibniz and the Cambridge Platonists. The debate over plastic natures. In: Phemister, P. & Brown, S. (eds.). *Leibniz and the English-Speaking World*, 95-110: 100.
- 104 Smith, J.E.H. (2006). The Leibnizian organism between Cudworth's plastic natures and Locke's thinking matter. In: Duchesneau, F. & Giarid, J. (eds.). *Leibniz selon les Nouveaux essais sur l'entendement humain*, 129-140: 132.
- 105 Leibniz, G.W. [1716]. [Fünftes Schreiben an Clarke]. (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 389-420): 417f. (§115); vgl. ders. (1705). *Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques* (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340.
- 106 Leibniz (1687): 308; 344; vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. *Brit. J. Hist. Sci.* 39, 319-339: 325f.; Smith, J.E.H. (2009). "A mere organic body like a clock?" Organic body and the problem of idealism in the late Leibniz. *Eighteenth-Century Thought* 4, 87-109: 90; Duchesneau, F. (2010). Leibniz. *Le vivant et l'organisme*: 12; 22.
- 107 Leibniz, G.W., *Du rapport general de toutes choses* (Sämtliche Schriften und Briefe, Bd. VI, 4B, Berlin 1999, 1614-1615): 1615; vgl. Cheung (2006): 326.
- 108 Vgl. Rather, L. & Frerichs, J.B. (1970). The Leibniz-Stahl controversy, II. Stahl's survey of the principle points of doubt. *Clio Medica* 5, 53-67: 56f.; Duchesneau, F. (1995). Leibniz et Stahl: divergences sur le concept d'organisme. *Stud. Leibn.* 27, 185-212; Gierer, A. (1996). Organisms-

- Mechanisms: Stahl, Wolff and the case against reductionist exclusion. *Science in Context* 9, 511-530; Hartmann, F. (2000). Die Leibniz-Stahl-Korrespondenz als Dialog zwischen monadischer und dualistisch-, „psycho-somatischer“ Anthropologie. *Acta Historica Leopoldina* 30, 97-124.
- 109** Grew, N. (1701). *Cosmologia sacra*: 32.
- 110** ebd.
- 111** a.a.O.: 35.
- 112** a.a.O.: 34.
- 113** a.a.O.: 42.
- 114** a.a.O.: 46.
- 115** Vgl. Garrett, B. (2003). Vitalism and teleology in the natural philosophy of Nehemiah Grew. *Brit. J. Hist. Biol.* 36, 63-81.
- 116** Bourguet, L. (1729). *Lettres philosophiques sur la formation des sels et des cristaux et sur la génération & le mécanisme organique des plantes et des animaux*: 66; Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae*: 4; vgl. Cheung (2006): 327f.
- 117** Evelyn, J. (1664/1706). *Sylva, or A Discourse of Forest-Trees and the Propagation of Timber in His Majesties Dominions* (4. Aufl.): 353; vgl. die Ausgabe London 1776: 648.
- 118** Vgl. Chenung (2006): 323.
- 119** Vgl. Schaxel, J. (1919/22). *Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie*: 12ff.
- 120** Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (*Œuvres philosophiques*, Paris 1954, 233-289): 245.
- 121** a.a.O.: 234.
- 122** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (*Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 42.
- 123** Vgl. z.B. Seneca, *Epistulae* 121, 24; Plinius, *Naturalis historia* 9, 86; 11, 183; 226.
- 124** Zedler, J.H. (1739). *Molecularæ minerales*. In: *Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste*, Bd. 21, 897-901: 898.
- 125** Nachweise für Tab. 216: Platon, *Phaidros* 264c; Aristoteles, *De motu animalium* (dt. Über die Bewegung der Lebewesen, übers. v. J. Kollesch, Werke, Bd. 17, Darmstadt 1985, 7-23): 703a-b; Marsilius von Padua (1324). *Defensor pacis* (dt. Der Verteidiger des Friedens, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29 (I, 1, §3); Descartes, R. (1649). *Les passions de l'âme* (*Œuvres* XI, Paris 1986, 291-497): 351 (I, 30); Malebranche, N. (1674-75). *De la recherche de la vérité*, 2 Bde. (Paris 1721): II, 57 (II, 6, 4); Ray, J. (1691). *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*: 216; Boerhaave, H. (1727). *Historia plantarum*: 3 (*Prooemium*); Zedler, J.H. (1740). *Organismus*. In: *Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste*, Bd. 25, 1868; Bordeu, T. (1751). *Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action* (*Œuvres complètes*, 2 Bde., Paris 1818): I, 187; Tarin, P. (1754). *Dissection*. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). *Encyclopédie*, Bd. 4, 1046-1047: 1046; Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. 5, 165-485): 373; Lamarck, J.B. (1797). *Mémoires de physique et d'histoire naturelle*: 249f.; vgl. 246; Cuvier, G. (1798). *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*: 5; Wagner, J.J. (1803). *Von der Natur der Dinge*: 472 (§474); Burdach, K.F. (1810). *Die Physiologie*: 67; Oken, L. (1810). *Lehrbuch der Naturphilosophie*, 3 Bde., Bd. 2: 10 (Nr. 817); Lucae, S.C. (1816). *Entwurf eines Systems der medicinischen Anthropologie*: 1; Carus, C.G. (1823). *Grundzüge der allgemeinen Naturbetrachtung* (Einleitung zu dem noch ungedruckten Werke über die Ur-Theile des Schalen- und Knochengerüsts). In: Goethe, J.W. von (1823). *Zur Morphologie*, Bd. 2, 84-95: 87; Müller, J. (1834-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen*, 2 Bde.: I, 18f. (I, i); Whewell, W. (1840/47). *The Philosophy of the Inductive Sciences*, 2 vols.: II, 619; Lotze, H. (1842). *Leben. Lebenskraft* (Kleine Schriften Bd. 1, Leipzig 1885, 139-220): 161; Schleiden, M.J. (1842-43/49). *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*: 141; Schiff, J.M. (1858-59). *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1: 4; Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 357; Liebmann, O. (1899). *Organische Natur und Teleologie*. In: *Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien*, Zweites Heft, 230-275: 236; Wheeler, W.M. (1911). *The ant-colony as an organism*. *J. Morphol.* 22, 307-325: 308; Schmidt, H. (1912). *Wörterbuch der Biologie*: 370; Johannesen, W. (1909/26). *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*: 336; Bertalanffy, L. von (1937). *Das Gefüge des Lebens*: 12; vgl. ders. (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 83; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*: 1; Sommerhoff, G. (1950). *Analytical Biology*: 195; Bethé, A. (1952). *Allgemeine Physiologie*: 1; Anonymus (1967). *Organismus*. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). *Brockhaus ABC Biologie*, 604-605: 604; Dawkins, R. (1982). *The Extended Phenotype*: 250; Queller, D.C. (1997). *Cooperators since life began*. *Quart. Rev. Biol.* 72, 184-188: 187; Wilson, R.A. (2005). *Genes and the Agents of Life*: 59; 50; 63; Buddensiek, F. (2006). *Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge*: 30.
- 126** Vgl. Schiller, J. (1978). *La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie*: 33.
- 127** Vgl. Kucharczik, K. (1998). *Der Organismusbegriff in der Sprachwissenschaft des 19. Jahrhunderts*: 23.
- 128** Bourguet, L. (1729). *Lettres philosophiques sur la formation des sels et des cristaux et sur la génération & le mécanisme organique des plantes et des animaux*: 58.
- 129** a.a.O.: 160.
- 130** Buffon (1749): 234.
- 131** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (*Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Neuchâtel 1781, Bd. 7-9): I, 79.
- 132** Linné, C. von (1735/58-59). *Systema naturae* (10. Aufl.), 2 Bde.: I, 6.
- 133** Linné, C. von (1749/87). *Oeconomia naturae* (in: *Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae*, Bd. 2, 3. Aufl, 2-58): 9f.; nach Müller-Wille, S. (1999). *Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné* (1707-78): 130.
- 134** Jacob, F. (1970). *La logique du vivant* (dt. *Die Logik*

des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 41; 54.

135 Ficino, M. (1469). De amore (dt. Über die Liebe oder Platons Gastmahl, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r).

136 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae: 11 (Nr. 35); ebenso 2. Aufl. 1710.

137 Boerhaave, H. (1708/27). Institutiones medicae (4. Aufl.): 15 (Nr. 47); vgl. Duchesneau, F. (1982). La physiologie des lumières. Empirisme, modèles et théorie: 111.

138 Boerhaave, H. (1715). Sermo academicus De comparando certo in physicis: 39.

139 Boerhaave, H. (1727). Historia plantarum: 3 (Prooemium); vgl. Müller-Wille (1999): 122.

140 Boerhaave (1727): 3.

141 ebd.

142 Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, 2 vols. (Oxford 1924).

143 Bordeu, T. (1751). Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action (Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 187; vgl. Kaitaro, T. (1997). Diderot's Holism: 107f.; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens: 185; Wolfe, C.T. (2009). Organisation ou organisme? L'individuation organique selon le vitalisme montpellierain. Dix-huitième siècle 41, 99-119: 107.

144 Barthez, P.J. (1778/1806). Nouveaux élémens de la science de l'homme, Bd. 2: 5; Cheung, T. (2008). Regulating agents, functional interactions, and stimulus-reaction-schemes: the concept of "organism" in the organic system theories of Stahl, Bordeu, and Barthez. Science in Context 21, 495-519: 496f.

145 Tarin, P. (1754). Dissection. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 4, 1046-1047: 1046.

146 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 297; vgl. auch Wolfe, C. (1999). Machine et organisme chez Diderot. Recherches sur Diderot et sur l'Encyclopédie 26, 213-231.

147 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (hg. v. P. Quintili, Paris 2004): 358; vgl. Callot, É. (1965). La philosophie de la vie au XVIIIe siècle: 291.

148 Diderot (1778; Paris 1978): 335 (Paris 2004: 153).

149 Voltaire (1766). Le philosophe ignorant (Complete Works, vol. 62, Oxford 1987, 25-105): 52 (Nr. XIX).

150 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 2.

151 ebd.

152 Vgl. Selle, G. von (1944/56). Geschichte der Albertus-Universität zu Königsberg in Preußen: 159ff.; Fett, G. (1945). Die Geschichte der medizinischen Fakultät der Albertus Universität in Königsberg (1544-1744). Med. Diss. Berlin: 20f.; Kühlenbäumer, M. (1967). Boerhaave und seine deutschen Schüler unter Berücksichtigung von Berlin, Greifswald, Königsberg und Würzburg. Med. Diss. Münster: 77f.; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 87; Oberhausen, M. & Pozzo, R. (Hg.) (1999). Vorlesungsverzeichnisse der Universität Königsberg (1720-1804), 2 Bde.

153 Vgl. Düsing, K. (1968). Die Teleologie in Kants Weltbegriff: 154ff.; Debru, C. (1980). L'introduction du concept d'organisme dans la philosophie Kantienne: 1790-1803.

Arch. Philos. 43, 487-514; Löw (1980): 272; Mathieu, V. (1989). Kants Opus postumum: 212-246; Huneman, P. (2000). Métaphysique et biologie. Kant et la constitution du concept d'organisme.

154 Kant, I. (Op.p.). Opus postumum (AA, Bde. XXI-XXII): XXII, 78; vgl. XXI, 187; XXII, 547.

155 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. II, 427-443): 435.

156 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 429.

157 a.a.O.: 193f.

158 a.a.O.: 398.

159 a.a.O.: 368; 374; 398.

160 a.a.O.: 372.

161 a.a.O.: 372ff.

162 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 394ff.; Quarfood, M. (2006). Kant on biological teleology: towards a two-level interpretation. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 37, 735-747.

163 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte; vgl. Lenoir, T. (1980). Kant, Blumenbach, and vital materialism in german biology. Isis 71, 77-108; Richards, R.J. (2000). Kant and Blumenbach on the *Bildungstrieb*: a historical misunderstanding. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 31, 11-32.

164 Kant (1790/93): 374.

165 ebd.

166 a.a.O.: 373.

167 a.a.O.: 370.

168 Vgl. Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 22.

169 Lenoir, T. (1981). Teleology without regrets. The transformation of physiology in Germany 1790-1847. Stud. Hist. Philos. Sci. 12, 293-354: 297; ders. (1982). The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology: 12.

170 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B 555.

171 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 189; 257; ders. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 117.

172 Schelling (1799): 117.

173 a.a.O.: 123; 125.

174 a.a.O.: 133.

175 Schelling, F.W.J. (1804). System der gesamten Philosophie (Werke, 2. Ergbd., München 1956): 301.

176 Schelling (1799): 172.

177 Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 97f.

178 Kiehmeyer, C.F. [1790/93]. Entwurf zu einer vergleichenden Zoologie (Gesammelte Schriften, Berlin 1938, 13-29): 21.

179 Kiehmeyer, C.F. [1799]. Über mechanische und organische Bewegung (Gesammelte Schriften, Berlin 1938, 42-58): 53.

180 a.a.O.: 54f.

181 Schelling, F.W.J. (1795). Ueber die Möglichkeit einer

Form der Philosophie überhaupt: 298.

182 Röschlaub, A. (1798). Untersuchungen über Pathogenie oder Einleitung in die medizinische Theorie, Bd. 2: 117.

183 Bertele, G.A. (1803). Versuch einer Lebenserhaltungskunde: 9; 216; vgl. Cheung, T. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. Hist. Philos. Life Sci. 32, 155-194: 175.

184 Treviranus, G.R. (1802). Biologie, Bd. 1: 67.

185 a.a.O.: 68.

186 a.a.O.: 66f.

187 Oken, L. (1802). Uebersicht des Grundrisses des Systems der Naturphilosophie und der damit entstehenden Theorie der Sinne: 12; vgl. ders. (1805). Die Zeugung: 1.

188 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde., Bd. 2: 10 (Nr. 817).

189 a.a.O.: 12 (Nr. 831).

190 a.a.O.: 11 (Nr. 822).

191 a.a.O.: 17 (860); 37 (Nr. 976).

192 Troxler, D. (1804). Über die Sinne, und die Elemente der Sensationen, besonders die zwei höchsten. In: ders., Versuche in der organischen Physik, 5-114: 5.

193 Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 67.

194 Burdach, K.F. (1837). Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur. Anthropologie für das gebildete Publicum: 102.

195 a.a.O.: 106.

196 Carus, C.G. (1838-40/47-49). System der Physiologie, 2 Bde.: I, 29.

197 a.a.O.: 38.

198 Carus, C.G. (1823). Grundzüge der allgemeinen Naturbetrachtung (Einleitung zu dem noch ungedrucktem Werke über die Ur-Theile des Schalen- und Knochengestübes). In: Goethe, J.W. von (1823). Zur Morphologie, Bd. 2, 84-95: 87f.; vgl. auch Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen: 65f.; Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 334.

199 Vgl. Cheung (2006): 335f.

200 Cuvier, G. (1798). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux: 5.

201 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. I: v.

202 ebd.

203 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles des quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.

204 Müller, J. (1834-40). Handbuch der Physiologie des Menschen, 2 Bde.: I, i; I, 18f.

205 Baer, K.E. von (1828-37). Über Entwicklungsgeschichte der Thiere, 2 Bde.: II, 3 und passim; in Bd. 1 dagegen nur ausnahmsweise: I, 200; 208.

206 Owen, R. (1837). The Hunterian Lecture in Comparative Anatomy (Chicago 1992): 225; 230.

207 Blainville, D. de (1829). Cours de physiologie générale et comparée, 2 Bde.: I, 3f.

208 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la phi-

losophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 289.

209 Vgl. Cheung (2006): 336f.; ders. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. Hist. Philos. Life Sci. 32, 155-194: 180f.

210 Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature (ed. F.-E. Guérin), 9 Bde., Paris 1833-39: VI (1838): 408.

211 Dictionnaire de médecine, ed. E. Littré & C. Robin, 12. Auf. Paris 1865: 1056; Dictionnaire de l'Académie française, 2 Bde., 7. Aufl., Paris 1878: II, 316.

212 Vgl. Cheung (2006): 338f.

213 Schleiden, M.J. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze: 141.

214 ebd.

215 Rousseau, J.J. (1755). Économie. In: Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences, des arts et des métiers, Bd. 5, 337-348: 338.

216 Comte, A. (1839). La partie dogmatique de la philosophie sociale. Cours de philosophie positive, Bd. 4: 254.

217 Spencer, H. (1874/85). The Principles of Sociology, vol. I (New York 1901): 453; vgl. ders. (1864). The Principles of Biology, vol. I: 101f.; vgl. Ritsert, J. (1966). Organismusanalogie und politische Ökonomie. Soziale Welt 17, 55-65; Kellermann, P. (1967). Kritik einer Soziologie der Ordnung. Organismus und System bei Comte, Spencer und Parsons; Meyer, A. (1969). Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie. Arch. Begriffsgesch. 13, 128-199; Dohrn-van Rossum, G. (1978). Organismus, Politischer Körper. In: Brunner, O., Conze, W. & Koselleck, R. (Hg.). Geschichtliche Grundbegriffe, Bd. 4, 519-560.

218 Canguilhem, G. (2000). Vie. In: Dictionnaire de la Philosophie, 1924-1941: 1937.

219 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 59.

220 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 166.

221 a.a.O.: 566.

222 Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-1859; Cornell, J.F. (1986). Newton of the grassblade? Darwin and the problem of organic teleology. Isis 77, 405-421: 417f.

223 Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 303.

224 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung.

225 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?

226 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 129.

227 El-Hani, C.N. & Emmeche, C. (2000). On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation. Theor. Biosci. 119, 234-275: 235.

228 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbil-

dung in der Biologie: 15.

- 229 McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. *Dialektik* 5, 27-43: 40; vgl. Weingarten, M. (1992). *Organismuslehre und Evolutionstheorie*: 88.
- 230 McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: Bayertz, K. (Hg.). *Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie*, 7-22: 17.
- 231 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 412.
- 232 Bauch, B. (1917). Immanuel Kant: 451.
- 233 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit, 2 Bde.: I, 206.
- 234 Vgl. z.B. Pflüger, E. (1875). Beiträge zu der Lehre von der Respiration, I. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. *Pflüger's Arch.* 10, 251-269; 641-644; Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., *Studien zur Descendenz-Theorie*, Bd. 2, 275-330: 306.
- 235 Blainville, D. de (1833). *Cours de physiologie générale et comparée*, Bd. 3: 383.
- 236 Whitehead, A.N. (1926). *Science and the Modern World*: 47; 98; 129; vgl. Hampe, M. (1990). Die Wahrnehmungen der Organismen. Über die Voraussetzungen einer naturalistischen Theorie der Erfahrung in der Metaphysik Whiteheads: 175.
- 237 Lloyd Morgan, C. (1926). A concept of the organism, emergent and resultant. *Proc. Aristot. Soc.* 27, 141-176: 143; vgl. auch Needham, J. (1928). Recent developments in the philosophy of biology. *Quart. Rev. Biol.* 3, 77-91: 78f.; ders. (1928). *Organicism in biology*. *J. Philos. Stud.* 3, 29-40: 33.
- 238 Vgl. Fox Keller, E. (1995). *Refiguring Life. Metaphors of Twentieth Century Biology* (dt. *Das Leben neu denken. Metaphern der Biologie im 20. Jahrhundert*, München 1998): 117.
- 239 Dawkins, R. (1986). *The Blind Watchmaker*: 10.
- 240 Vgl. Weingarten, M. (1997). Was ist der Gegenstand biologischer Forschung: das Leben oder der Organismus? In: Klenner, H., Losurdo, D., Lensink, J. & Bartels, J. (Hg.). *Repräsentatio Mundi. Festschrift zum 70. Geburtstag von H.H. Holz*, 503-526; Gutmann, M., Hertler, C. & Weingarten, M. (1998). Ist das Leben überhaupt ein wissenschaftlicher Gegenstand? Fragen zu einem grundlegenden biologischen Selbst(miß)verständnis. In: *Was wissen Biologen schon vom Leben? Loccumer Protokolle* 14/97, 111-128.
- 241 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 411f.
- 242 Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Principles of self-generation and self-maintenance. *Acta Biotheor.* 34, 125-138: 134; dies. (1985). Organisation von Lebewesen – Selbstherstellung und Selbsterhaltung (in: Hesch, R.D. (Hg.). *Endokrinologie. Teil A. Grundlagen*, München 1989, 203-221): 209; Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). *Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft*, 149-180: 158.
- 243 Meyer, R. (1916). Zur Histogenese und Einteilung der Ovarialkystome. *Monatsschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie* 44, 302-331: 328.
- 244 Vgl. Prigogine, I. (1979). Vom Sein zum Werden: 100.
- 245 an der Heiden, Roth & Schwegler (1985).
- 246 Holenstein, E. (1983). Zur Semantik der Funktionalanalyse. *Z. allg. Wiss.theor.* 14, 292-319: 300.
- 247 Vgl. Schark, M. (2005). *Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie*: 278f.
- 248 Dawkins, R. (1990). Parasites, desiderata lists and the paradox of the organism. *Parasitol. Suppl.* 100, S63-S73: S64.
- 249 Wilson, R.A. (2005). *Genes and the Agents of Life*: 59.
- 250 Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). *On Semiotic Modeling*, 117-166: 154.
- 251 Lotze, H. (1856). *Mikrokosmos. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit*, Bd. 1: 148.
- 252 Haldane, J.S. (1884). *Life and mechanism*. *Mind* 9, 27-47: 34; vgl. ders. (1913). *Mechanism, Life and Personality* (London 1921): 80.
- 253 Uexküll, J. von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 196.
- 254 Scheler, M. (1923-24). *Das Wesen des Todes* (Schriften aus dem Nachlass, Bd. III. *Philosophische Anthropologie, Gesammelte Schriften*, Bd. 12, 253-327): 260.
- 255 Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 192.
- 256 a.a.O.: 193.
- 257 a.a.O.: 194.
- 258 a.a.O.: 192.
- 259 Haldane, J.S. (1931). *The Philosophical Basis of Biology* (dt. *Die philosophischen Grundlagen der Biologie*, Berlin 1932): 8.
- 260 Uexküll, T. von (1987). Die Wissenschaft von dem Lebendigen. *Perspekt. Philos.* 13, 451-461: 457.
- 261 Uexküll, T. von (1989). Organismus und Umgebung. Perspektiven einer neuen ökologischen Wissenschaft. In: Altner, G. (Hg.). *Ökologische Theologie*, 392-408: 393.
- 262 Canguilhem, G. (1947). *Le vivant et son milieu*. In: ders. (1952/80). *La connaissance de la vie*, 129-154: 144.
- 263 Plessner (1928): 195 (meine Hervorhebung).
- 264 Turner, J.S. (2000). *The Extended Organism. The Physiology of Animal-Built Structures*: 24.
- 265 Queller, D.C. (1997). Cooperators since life began. *Quart. Rev. Biol.* 72, 184-188: 187.
- 266 Queller, D.C. (2000). Relatedness and the fraternal major transitions. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 355, 1647-1655: 1653; vgl. auch Sober, E. (1991). Organisms, individuals, and units of selection. In: Tauber, A.I. (ed.). *Organism and the Origins of Self*, 275-296: 289; Queller, D.C. & Strassmann, J.E. (2009). Beyond society: the evolution of organismality. *Philos. Trans. Roy. Soc. B* 364, 3143-3155: 3144.

- 267 Strassmann, J.E. & Queller, D.C. (2007). Insect societies as divided organisms: The complexities of purpose and cross-purpose. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 104, 8619-8626: 8625.
- 268 Remane, A. (1950). Ordnungsformen der lebenden Natur. *Stud. Gen.* 3, 404-410: 410; vgl. ders. (1954). Ordnungsformen in der lebenden Natur. *Jahrb. Akad. Wiss. Lit. Mainz* 1954, 195-209.
- 269 Michod, R.E. & Nedelcu, A.M. (2003). On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. *Integrative and Comparative Biology* 43, 64-73.
- 270 Michod, R.E. (2005). On the transfer of fitness from the cell to the multicellular organism. *Biol. Philos.* 20, 967-987: 988.
- 271 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. *Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*: 64.
- 272 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1979): 331 (II, XXVII, §4).
- 273 Jonas, H. (1965). Spinoza and the theory of organism. *J. Hist. Philos.* 3, 43-57: 47.
- 274 Grene, M. (1972). Aristotle and modern biology. *J. Hist. Ideas* 33, 395-424: 411.
- 275 Johnson, W. (1921). *Logic*, part 1: 199.
- 276 Lewis, D.K. (1986). On the Plurality of Worlds: 202.
- 277 Vgl. Runggaldier, E. & Kanzian, C. (1998). Grundprobleme der Analytischen Ontologie: 99; 155; Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 35ff.
- 278 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 152.
- 279 Schark (2005): 12.
- 280 a.a.O.: 277.
- 281 Simons, P. (1987). Parts. A Study in Ontology: 124; Schark (2005): 282.
- 282 Schark (2005): 242.
- 283 a.a.O.: 290.
- 284 a.a.O.: 294.
- 285 Wilson, R.A. (2005). Genes and the Agents of Life: 6f.
- 286 Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. *Zeitschrift für Konstitutionslehre* 12, 1-49: 9.
- 287 Haeckel, E. (1863). Ueber die Entwicklungstheorie Darwin's. *Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte* 38, 17-30: 17.
- 288 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 250.
- 289 Gutmann, M. (2000). The status of organism: towards a constructivist theory of organism. In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). *Organisms, Genes and Evolution*, 17-31: 30.
- 290 Dyer, B.D. (1989). Symbiosis and organismal boundaries. *American Zoologist* 29, 1085-1093: 1087.
- 291 Pepper, J.W. & Herron, M.D. (2008). Does biology need an organism concept? *Biological Reviews* 83, 621-627: 626.
- 292 a.a.O.: 622.
- 293 Vgl. Wilson, J. (2000). Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations. *Philos. Sci. (Proc.)* 67, S301-S311: S303.
- 294 Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
- 295 Goodwin, B.C. (1994). How the Leopard Changed Its Spots. *The Evolution of Complexity*: 1.
- 296 Webster, G. & Goodwin, B. (1996). Form and Transformation: 131.
- 297 Vgl. Laubichler, M.D. (2000). The organism is dead. Long live the organism! *Perspectives on Science* 8, 286-315; ders. (2000). Symposium "The organism in philosophical focus" – An introduction. *Philos. Sci.* 67 (Proc.), S256-S259; Walsh, D. (2006). Evolutionary essentialism. *Brit. J. Philos. Sci.* 57, 425-448; Goodwin, B. & Dawkins, R. (1995). What is an organism?: A discussion. In: Thompson, N.S. (ed.). *Behavioral Design (= Perspectives in Ethology, vol. 11)*, 47-60.
- 298 West Eberhard, M.J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102, 6543-6549: 6543; vgl. dies. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*.
- 299 Walsh, D.M. (2010). Two neo-Darwinisms. *Hist. Philos. Life Sci.* 32, 317-340: 317.
- 300 Needham, J. (1928). Recent developments in the philosophy of biology. *Quart. Rev. Biol.* 3, 77-91: 88.
- 301 Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. *Biologia generalis* 5, 379-394: 393.
- 302 Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 74.
- 303 Bertalanffy, L. von (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 86.
- 304 a.a.O.: I, 83.
- 305 Hennig, J. (1968). Organisch. *Sprache im technischen Zeitalter* 28, 376-383: 376.
- 306 Jünger, E. (1960). *Der Weltstaat. Organismus und Organisation* (Sämtliche Werke, Bd. 7, Stuttgart 1980, 481-526): 526.
- 307 Vgl. Fischart, J. (Übs.) (1575). affenteurliche vnd vngeheurliche geschichtschrift vom leben, rathen vnd thaten der [...] Gargantua vnd Pantagruel: 65 (nach DWB Bd. 6, 1885).
- 308 Vgl. z.B. Haeckel, E. (1878). Das Protistenreich. Eine populäre Übersicht über das Formengebiet der niedersten Lebewesen.
- 309 Vgl. z.B. Jaeger, G. (1892). Stoffwirkung in Lebewesen. *Grundgesetzliches für Lebenslehre und Lebenspraxis*; Hauptmann, C. (1893). Beiträge zu einer dynamischen Theorie der Lebewesen; Roux, W. (1892). Über die Selbstregulation der Lebewesen.
- 310 Shute, C.W. (1942). *The Psychology of Aristotle. An Analysis of the Living Being*.
- 311 Vgl. Ingensiep, H.W. (2004). Organismus und Leben bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). *Kant Reader*, 107-136; ders. (2009). Probleme in Kants Biophilosophie. Zum Verhältnis von Transzendentalphilosophie, Teleologiemetaphysik und empirischer Bioontologie bei Kant. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). *Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung*, 79-114.

- 312** Heidegger, M. (1946). Über den Humanismus (Frankfurt/M. 1991): 17.
- 313** Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 197ff.
- 314** Rehmann-Sutter, C. (1993-94). Was ist ein Lebewesen? Zur philosophischen Herausforderung durch die Molekularbiologie. *Scheidewege* 23, 142-159.
- 315** Omodeo, P. (1996). What is a living being? In: Rizzotti, M. (ed.). *Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology*, 187-198: 187.
- 316** Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Organisation von Lebewesen – Selbsterstellung und Selbsterhaltung (in: Hesch, R.D. (Hg.) *Endokrinologie*, Teil A. Grundlagen, München 1989, 203-221); Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). *Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft*, 149-180.
- 317** Roux, W. (1915). Das Wesen des Lebens. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). *Die Kultur der Gegenwart*, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. *Allgemeine Biologie*, 173-187; Driesch, H. (1931). Das Wesen des Organismus. In: Driesch, H. & Woltereck, H. (Hg.). *Das Lebensproblem im Lichte der modernen Forschung*, 384-450; vgl. Weingarten, M. (1997). Was ist der Gegenstand biologischer Forschung: das Leben oder der Organismus? In: Klenner, H., Losurdo, D., Lensink, J. & Bartels, J. (Hg.). *Repräsentatio Mundi. Festschrift zum 70. Geburtstag von H.H. Holz*, 503-526: 510.
- 318** Weingarten (1997): 514.
- 319** Rohs, P. (1994). Über die Möglichkeit einer teleologischen Deutung der Natur. In: Pleines, J.-E. (Hg.). *Teleologie. Ein philosophisches Problem in Geschichte und Gegenwart*, 69-84: 81f.
- 320** Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 1.
- 321** a.a.O.: 7; 246.
- 322** a.a.O.: 25.
- 323** a.a.O.: 294f.
- 324** Augustinus, *Sermones* (Patrologia Latina, 38): 1458 (Nr. 330).
- 325** Pirke vel capitula R. Elieser: 52 (cap. XXIII), in: Ganz, D.B.S. (1644). *Chronologia sacra-profana: a mundi conditu ad annum M. 5352 vel Christi 1592* (zu Genesis 7, 23).
- 326** Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux*. In: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 2: 303.
- 327** Weismann, A. (1884). *Ueber Leben und Tod*: 84.
- 328** Korschelt, E. (1917). Lebensdauer, Altern und Tod: 154; vgl. 2. Aufl. 1922: 282; 3. Aufl. 1924: 412.
- 329** Bertalanffy, L. von (1934). Wandlungen des biologischen Denkens. *Neue Jahrbücher für Wissenschaft und Jugendbildung* 10, 339-366: 346.
- 330** Bertalanffy, L. von (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 82.
- 331** Waring, R. (1722). *The Picture of Love Unveil'd*: 99.
- 332** [Akenstide, M.] (1742). The principles of a theory of the immaterial world. *The Literary Magazine: Or, The History of the Works of the Learned* 12, 443-450: 446.
- 333** Anonymus (1774). *Medical News. Medical and Philosophical Commentaries* 2, 198-216: 200.
- 334** Sullivan, R.J. (1794). A View of Nature. In *Letters to a Traveller Among the Alps*, vol. 3: 465.
- 335** Saumarez, R. (1799). [On generation and the principle of life]. *Medical and Physical Journal* 2, 242-247; 321-326: 325.
- 336** Anonymus (1809). *Index. Trans. Amer. Philos. Soc.* 6, 14; Carson, J. (1820). On the elasticity of the lungs. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 110, 29-44: 30.
- 337** Brown, J. (1796). *System der Heilkunde* (übers. v. C.H. Pfaff): 367; vgl. auch Horn, E. (1800). Beiträge zur medizinischen Klinik, Bd. 2: 425.
- 338** Fichte, J.G. (1801). Darstellung der Wissenschaftslehre (Sämtliche Werke, Bd. II, Berlin 1845-46, 1-163): 130 (II, §41, 4).
- 339** Pütter, A. (1923). Stufen des Lebens. Eine Einführung in die Physiologie: 546; vgl. Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 71; ders. (1932). *Theoretische Biologie*, Bd. 1: 13.
- 340** Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte*, Bd. 1: 37; Bertalanffy, L. von (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 57.
- 341** Lillie, R.S. (1942). Living systems and non-living systems. *Philos. Sci.* 9, 307-322; Miller, J.G. (1965). Living systems: structure and process. *Behav. Sci.* 10, 337-379; Weiss, P. A. (1969). The living system: determinism stratified. *Stud. Gen.* 22, 361-400; Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1974). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model (dt. in: Maturana, H.R. (1982). *Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit*, 157-169).
- 342** Cassiodorus, *Variorum*: 1, 45, 10.
- 343** Hippokrates, περὶ ἀρθρῶν 42; [Aristoteles], *Mechanica* 848a 36.
- 344** [Aristoteles], *Mechanica* 847a12; vgl. Krafft, F. (1967). Die Anfänge einer theoretischen Mechanik und die Wandlung ihrer Stellung zur Wissenschaft von der Natur. Beiträge zur Geschichte der Wissenschaft und der Technik 9, 12-33: 27; Schneider, H. (1989). Das griechische Technikverständnis: 217ff.; Schiefsky, M.J. (2007). Art and nature in ancient mechanics. In: Bensaude-Vincent, B. & Newman, W. (eds.). *The Artificial and the Natural. An Evolving Polarity*, 67-108.
- 345** Aristoteles, *Physik* 199a16f.
- 346** [Aristoteles], *Mechanica* 847a19; vgl. Schadewaldt, W. (1960). Die Begriffe „Natur“ und „Technik“ bei den Griechen (Hellas und Hesperien. Gesammelte Schriften, 2 Bde. Stuttgart 1970, II, 512-524): 520; Schiefsky (2007).
- 347** Stillingfleet, E. (1662). *Origines sacrae*: 401 (III, §15) (nach OED 1989).
- 348** Burdon-Sanderson, J. (1893). The mechanistic view of the phenomenon of life. *Athenaeum* 16. Sept.: 379.
- 349** Vgl. Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant: 24.
- 350** Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human

- Understanding (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1975): 147f.
- 351** Walther, P.F. von (1807). Physiologie des Menschen mit durchgängiger Rücksicht auf die comparative Physiologie der Thiere: xi.
- 352** a.a.O.: 442.
- 353** Friedländer, L.H. (1839). Vorlesungen über die Geschichte der Heilkunde: 361.
- 354** Lotze, H. (1842). Allgemeine Pathologie und Therapie, als mechanische Naturwissenschaften: 107; vgl. ders. (1851). Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens: 57.
- 355** Lotze, H. (1852). Medicinische Psychologie: 540.
- 356** Patru, G.A. (1851). De la méthode de Descartes: 8.
- 357** Ueberweg, F. (1866). Grundriss der Geschichte der Philosophie, 3. Theil: 53.
- 358** Schmid, R. (1883). The Theories of Darwin (Übers. G.A. Zimmermann): 209.
- 359** a.a.O.: 232; beide Zitate nicht im deutschen Original von 1876.
- 360** Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 284; 330.
- 361** Vgl. Espinas, A. (1903). L'organisme ou la machine vivante en Grèce, au IV^e siècle avant J.C. Revue de métaphysique et de morale 11, 703-715; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 220.
- 362** Aristoteles, De gen. an. 734b9ff.; vgl. Kullmann, W. (1981). Die wissenschaftliche Bedeutung der aristotelischen Biologie. In: Gedenkschrift für A. Giannarás: 62.
- 363** Aristoteles, De an. 406b15-22; vgl. De motu animalium 701b2-10.
- 364** Macrobius, Commentarii in somnium Scipionis I, 14, 20 (in: Epicurea, ed. H. Usener, Leipzig 1887): 218 (Fragm. 315); vgl. Epikur, Fragm. 314.
- 365** Stoicorum veterum fragmenta (ed. H. von Arnim, Bd. 2, Leipzig 1905): 221.
- 366** Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 18.
- 367** Galen, De foetuum formatione 4.688f.; vgl. Berryman, S. (2002). Galen and the mechanical philosophy. Apeiron 35, 235-253; dies. (2009). The Mechanical Hypothesis in Ancient Greek Natural Philosophy.
- 368** Tertullian (um 200). De anima 14; vgl. Berryman, S. (2003). Ancient automata and mechanical explanation. Phronesis 48, 344-369: 364.
- 369** Gregor von Nyssa (um 380). De anima et resurrectione (Migne, Patrologia latina): 33D1-36A15; vgl. Meissner, H.M. (1990). Rhetorik und Theologie. Der Dialog Gregors von Nyssa De anima et resurrectione: 232f.
- 370** Gregor von Nyssa (um 380): 36A8-9.
- 371** a.a.O.: 36B5-15.
- 372** Vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 29.
- 373** Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II/I, 13, 2.
- 374** Abram, D. (1991). The mechanical and the organic: on the impact of metaphor in science. In: Schneider, S.H. & Boston, P.J. (eds.). Scientists on Gaia, 66-74: 67.
- 375** Pereira, G. (1554). Antoniana Margarita; vgl. Sanhueza, G. (1997). La pensée biologique de Descartes dans ses rapports avec la philosophie scolastique. Le cas Gomez-Pereira.
- 376** Vgl. Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen: 41ff.; Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens. Harvey und Descartes – der vitale und der mechanische Aspekt des Kreislaufs: 115ff.
- 377** Vgl. Sutter (1988): 54ff.
- 378** Descartes, R. (1632). Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 119-202): 130ff.; 202; ders. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 55f.
- 379** Sachs, W. (1991-92). Natur als System. Vorläufiges zur Kritik der Ökologie. Scheidewege 21, 83-97: 95.
- 380** Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 18 (II, 8).
- 381** Vartanian, A. (1953). Diderot and Descartes. A Study of Scientific Naturalism in the Enlightenment: 215; 221; 232; Rheinberger, H.-J. (1987). Organismus und Organisation. Der Wunderblock. Zeitschrift für Psychoanalyse 17, 8-18: 8; McLaughlin, P. (2009). Cartesische und newtonianische Biologie. Zur Entstehung des Vitalismus. In: Schädle, S. & Bahr, P. (Hg.). Das Leben, I: Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs, 305-321.
- 382** Leibniz, G.W. [1716]. [Fünftes Schreiben an Clarke] (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 389-420): 417f. (§115); vgl. ders. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340.
- 383** Leibniz, G.W. [1715-16]. [Schreiben an Clarke] (Hauptschriften zur Grundlegung der Philosophie, Bd. 1, übers. v. A. Buchenau, hg. v. E. Cassirer, Hamburg 1996, 81-182): 156 (5. Schreiben, Nr. 116); vgl. Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890: 418.
- 384** Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 469.
- 385** Schlanger, J. (1971). Les métaphores de l'organisme: 51.
- 386** Sutter (1988): 14f.
- 387** Zedler, J.H. (1739). Mechanisch. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 20, 20-21: 21.
- 388** Ashby, W.R. (1962). Principles of self-organizing systems. In: Buckley, W. (ed.). Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook (Chicago 1968, 108-118): 111.
- 389** Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 225.
- 390** Sutter (1988): 52; 51.
- 391** Broad, C.D. (1925). The Mind and its Place in Nature: 90.
- 392** Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 85.
- 393** Sutter (1988): 61.
- 394** Mumford, L. (1964). The Myth of the Machine (dt.

Mythos der Maschine, Frankfurt/M. 1977): 437.

395 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 374.

396 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. 1, Leipzig 1885, 139-220): 142.

397 a.a.O.: 161.

398 Helmholtz, H. von (1869). Über die Entwicklungsgeschichte der neueren Naturwissenschaften (zit. nach: Engelhardt, D. von (Hg.) (1997). Forschung und Fortschritt, 93-115): 101.

399 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, XIVf.

400 Weismann, A. (1876). Studien zur Descendenztheorie, Bd. 2. Über die letzten Ursachen der Transmutationen: 330.

401 Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 120; vgl. ders. (1935). Die Maschine und der Organismus.

402 Weber, M. (1999). Hans Drieschs Argumente für den Vitalismus. Philos. Nat. 36, 263-293: 388.

403 Broad, C.D. (1925). The Mind and its Place in Nature: 46.

404 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 156.

405 Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1309f.

406 Moreno, A. & Umerez, J. (2000). Downward causation as the core of living organization. In: Andersen, P.B. et al. (eds.). Downward Causation. Minds, Bodies and Matter, 99-117: 107; vgl. Moreno, A. (2000). Closure, identity and the emergence of formal causation. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics, 112-121.

407 Vgl. Polanyi (1968).

408 Ginsborg, H. (2006). Kant's biological teleology and its philosophical significance. In: Bird, G. (ed.). A Companion to Kant, 455-469: 462; vgl. dies. (2004). Two kinds of mechanical inexplicability in Kant and Aristotle. J. Hist. Philos. 42, 33-65.

409 Baruzzi, A. (1973). Mensch und Maschine. Das Denken sub specie machinae: 31; 61.

410 Schultz, J. (1909). Die Maschinen-Theorie des Lebens.

411 Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). De máquinas y seres vivos (engl. Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living, Dordrecht 1980); dies. (1975). Autopoietic systems. A characterization of the living organization (dt. in: Maturana, H.R. (1982). Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, 170-236): 184.

412 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978): 23f.

413 Wimsatt, W. (1974). Reductive explanation. A functional account. In: Cohen, R.S. et al. (eds.). Proceedings of the Philosophy of Science Association (PSA), 671-710: 671.

414 Brandon, R. (1990). Adaptation and Environment: 185.

415 Nachweise für Tab. 224: Machamer, P., Darden, L. & Craver, C.F. (2000). Thinking about mechanisms. Philos. Sci. 67, 1-25: 3; Glennan, S. (2002). Rethinking mechanistic explanation. Philos. Sci. 69, S342-S353: S344; Bechtel,

W.B. & Abrahamsen, A. (2005). Explanation: a mechanist alternative. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 421-441: 423.

416 Vgl. Machamer, Darden & Craver (2000): 15ff.; Bechtel & Abrahamsen (2005): 427f.

417 Machamer, Darden & Craver (2000): 5.

418 a.a.O.: 14.

419 Allen, G. (1885). Charles Darwin: 183.

420 Ruse, M. (2005). Darwinism and mechanism: metaphor in science. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 285-302: 291.

421 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 150; Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought: 9; vgl. Ruse (2005): 297f.

422 Vgl. Skipper, R.A. Jr. & Millstein, R.L. (2005). Thinking about evolutionary mechanisms: natural selection. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 327-347.

423 Glennan (2002): S343.

424 Vgl. Skipper & Millstein (2005): 341.

425 Barros, D.B. (2008). Natural selection as a mechanism. Philos. Sci. 75, 306-322: 318.

426 Wolfe, C.T. (2010). Do organisms have an ontological status? Hist. Philos. Life Sci. 32, 195-232: 209; vgl. Bechtel, W. (2007). Biological mechanisms: organized to maintain autonomy. In: Boogerd, F. et al. (eds.). Systems Biology. Philosophical Foundations, 269-302: 296f.

427 Wolfe, C.T. (2009). Organisation ou organisme? L'individuation organique selon le vitalisme montpelliérain. Dix-huitième siècle 41, 99-119: 118.

428 Moss, L. [2010]. Is the philosophy of mechanism philosophy enough? [Manuskript]

429 Vgl. Mayer, B., Blinov, M. & Loew, L. (2009). Molecular machines or pleiomorphic ensembles: signaling complexes revisited. Journal of Biology 8, 81, 1-8.

430 a.a.O.: 6.

431 H.M.G. (1859). Mr. Hugh Miller's 'Geology in its Bearings upon the two Theologies, Natural and Revealed'. Journal of Sacred Literature 8, 413-427: 416.

432 Winslow, F. (1860). Dr. Laycock on mind and brain. The Journal of Psychological Medicine and Mental Pathology 13, 354-377: 373.

433 Laycock, T. (1860). Mind and Brain, vol. 2: 25; vgl. 60; 64; 73.

434 Burnett, J.C. (1886). Diseases of the Skin, from the Organismic Standpoint.

435 Schmidt, J.C. (1869). Elemente zur Begründung einer mathematisch-physikalischen Organismenlehre: 16.

436 Rhumbler, L. (1905). Aus dem Lückengebiet zwischen organismischer und anorganischer Materie. Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 15, 1-38: 1.

437 Ritter, W.E. (1919). The Unity of the Organism, or the Organismal Conception of Life; vgl. Beckner, M. (1967). Organismic Biology. In: Edwards, P. (ed.). The Encyclopedia of Philosophy, vol. 5, 549-551.

438 Schaxel, J. (1919). Über die Darstellung allgemeiner Biologie: 18; ders. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 235.

439 Lewin, K. (1922). Der Begriff der Genese in Physik,

Biologie und Entwicklungsgeschichte: 73.

- 440 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 80; vgl. ders. (1933). *Modern Theories of Development*: 46; Bendmann, A. (1967). L. von Bertalanffys organismische Auffassung des Lebens in ihren philosophischen Konsequenzen.
- 441 Bartley, S.H. (1941). *Vision. A Study of its Basis*: 8.
- 442 Egler, F.E. (1953). Bertalanffian organismicism. *Ecology* 34, 443-446.
- 443 von Bertalanffy (1932-42): I, 113.
- 444 Caffin, J.F. (1822). *Inductions physiologiques*; Am. D. (1824). [Rez. Caffin, J.F. (1822). *Inductions physiologiques*]. *Bulletin des sciences médicales* 1, 218-219: 219; Bérard, F.J. (1824). Notes. In: ders. (Hg.). *Lettre de Cabanis*: 164; vgl. auch Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 101.
- 445 Rostan, L. (1831). *Exposition des principes de l'organicisme* (Paris 1846); vgl. Hall, T.S. (1969). *Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology*, 600 B.C.–1900 A.D., 2 vols.: II, 252f.; vgl. auch Dunglison, R. (1853). *Medical Lexicon: Organicism* (nach OED 1989).
- 446 Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 9, 3-55: 53.
- 447 Haldane, J.S. (1931). *The Philosophical Basis of Biology* (dt. *Die philosophischen Grundlagen der Biologie*, Berlin 1932): 15; von Bertalanffy (1932-42): I, 90.
- 448 Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1992). *Grundlagen von Konstruktionsmorphologie und organischer Evolutionstheorie*. Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 38, 51-68.
- 449 Blanshard, B. (1939). *The Nature of Thought*, vol. 2 (London 1969): 465.
- 450 Diamond, J.J. (1976). Abortion, animation and biological hominization. In: *Abortion, part IV. Hearings before the Subcommittee on Constitutional Amendments of the Committee on the Judiciary, Ninety-fourth Congress, First Session*, 594-605: 602.
- 451 Diamond, J.J. (1976). Testimony before the Subcommittee on Constitutional Amendments, May 9, 1975. In: *Abortion, part IV. Hearings before the Subcommittee on Constitutional Amendments of the Committee on the Judiciary, Ninety-fourth Congress, First Session*, 605-615: 611.
- 452 Roy, J.-Y. (1975). *Médecine: crise et défi. Recherches sociographiques* 16, 43-67: 51.
- 453 Viñas, A. (1975). La interpretación estructural en la ciencia moderna: aportaciones para una teoría de la estructura económica. *Revista de economía política* 71, 191-222: 196.
- 454 Bertalanffy, L. von (1955). The meaning of general system theory (in: *General System Theory. Foundations, Development, Applications*, New York 1968, 30-53): 45.
- 455 Köhler, J. (1983). Die Grenze von Sinn. Zur strukturalen Neubestimmung des Verhältnisses Mensch-Natur: 43.
- 456 a.a.O.: 189.
- 457 Gutmann, W.F. (1987). Organismus und Konstruktion, II. Wie die Eigenheiten der Lebewesen von Philosophie, Biophysik und Morphologie verpaßt werden. *Natur und Museum* 117, 288-298: 297.
- 458 Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1988). Organismen als Konstrukte. Theoreme, die eine Eigenständigkeit der Biologie gegenüber der Physik sichern. *Biologische Rundschau* 26, 331-345: 339.
- 459 ebd.
- 460 Diamond, J.J. (1976). Abortion, animation and biological hominization. In: *Abortion, part IV. Hearings before the Subcommittee on Constitutional Amendments of the Committee on the Judiciary, Ninety-fourth Congress, First Session*, 594-605: 603; vgl. ders. (1976). Testimony before the Subcommittee on Constitutional Amendments, May 9, 1975, in: ebd., 605-615: 605; 606; 609.
- 461 Ghiselin, M.T. (1997). *Metaphysics and the Origin of Species*: 91.
- 462 Griesemer, J.R. (2005). The informational gene and the substantial body: on the generalization of evolutionary theory by abstraction. In: Jones, M.R. & Cartwright, N. (eds.). *Idealization XII: Correcting the Model. Idealization and Abstraction in the Sciences*, 59-115: 69.
- 463 Queller, D.C. & Strassmann, J.E. (2009). Beyond society: the evolution of organismality. *Philos. Trans. Roy. Soc. B* 364, 3143-3155.
- 464 Willshire, W.H. (1842). On the subjectivity of disease (continued). *The Lancet* 1, 746-749: 746.
- 465 Meigs, C.D. (1848). *Females and their Diseases*: 458.
- 466 Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 323; vgl. 237; vgl. ders. (1926). *Kosmos und Sympathie*: 43.
- 467 Schlesinger, J. (1925). Die personale Betrachtungsweise in der Medizin als Grundlage jeder psychiatrischen Problemstellung. *Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie* 97, 557-569: 563.
- 468 Meyen, F.J.F. (1830). *Phytotomie*: 212 (§230).
- 469 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. *Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med.* 5, 137-176: 138.
- 470 Brücke, E. von (1862). Die Elementarorganismen. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Cl. (2. Abt.)* 44, 381-406.
- 471 Moleschott, J. (1862). *Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere*: 512.
- 472 von Brücke (1862): 386.
- 473 Vgl. Metzner, H. (1973). Die Zelle – Elementarorganismus oder Symbiose? *Naturwiss.* 60, 507-515.
- 474 Altmann, R. (1890). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 142.
- 475 Schulz, G.V. (1949-50). Über den makromolekularen Stoffwechsel der Organismen. *Naturwiss.* 37, 196-200; 223-229: 226; 227.
- 476 Haldane, J.B.S. (1965). Data needed for a blueprint of the first organism. In: Fox, S.W. (ed.). *The Origins of Prebiological Systems and of their Molecular Matrices*, 11-15: 12.
- 477 Magnus, M. (1999). *Gods of the Word. Archetypes in the Consonants*: 114.
- 478 Gros, G. (1851). De l'embryogénie ascendante des espèces ou génération primitive, équivoque et spontanée et métamorphoses de certains animaux et végétaux inférieurs. *Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou* 24, 283-340: 289.
- 479 a.a.O.: 296; vgl. Gros, G. (1852). Note sur la génération spontanée et l'embryogénie ascendante. *Annales des*

- sciences naturelles, Zoologie 17 (3. sér.), 193-206: 197; Nowakowski, E. (1877). Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen, II. *Polyphagus euglenae*, eine Chytridiacee mit geschlechtlicher Fortpflanzung. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 2, 201-219: 201.
- 480** Pappenheim, A. (1899). Vergleichende Untersuchungen über die elementare Zusammensetzung des rothen Knochenmarkes einiger Säugethiere (Nebst Bemerkungen zur Frage des gegenseitigen Verhältnisses der verschiedenen Leukocyten- Formen zu einander). Arch. pathol. Anat. Physiol. klein. Med. 157, 19-76: 48.
- 481** Ferri, E. (1900). Das Verbrecherthum im modernen Roman (übers. v. W. Thal). Die Neue Zeit 18, 444-448: 448.
- 482** Hrdlička, A. (1934). Normal variation. Proc. Amer. Philos. Soc. 74, 253-261: 255.
- 483** Anderson, N.G. (1956). Cell division, part one. A theoretical approach to the primeval mechanism, the initiation of cell division, and chromosomal condensation. Quart. Rev. Biol. 31, 169-199: 173; Fox, S.W. (1965). Simulated natural experiments in spontaneous organization of morphological units from proteinoid. In: ders. (ed.). The Origins of Prebiological Systems and of their Molecular Matrices, 361-373: 372; Morowitz, H.J., Heinz, B. & Deamer, D.W. (1988). The chemical logic of a minimum protocell. Origins Life Evol. Biosph. 18, 281-287.
- 484** Aronson, M. (1912). Remarks about hormones and organotherapy. The Medico-Pharmaceutical Critic and Guide 15, 286-295: 286.
- 485** Gaffron, H. (1957). Photosynthesis and the origin of life. In: Rudnick, D. (ed.). Rhythmic and Synthetic Processes in Growth, 127-154: 127.
- 486** Green, D.E. & Fleischer, S. (1964). Role of lipid in mitochondrial function. In: Dawson, R.M.C. & Rhodes, D.N. (eds.). Metabolism and Physiological Significance of Lipids, 581-617: 612.
- 487** Green, D.E. & Goldberger, R.F. (1967). Molecular Insights into the Living Process: 3.
- 488** Morowitz, H.J. (1967). Biological self-replicating systems. In: Snell, F.M. (ed.). Progress in Theoretical Biology, vol. 1, 35-58: 55.
- 489** Luisi, P.L. & Varela, F.J. (1989). Self-replicating micelles – a chemical version of a minimal autopoietic system. Origins of Life and Evolution of the Biosphere 19, 633-643.
- 490** Bork, P. (1995). Exploring the *Mycoplasma capricolum* genome: a minimal cell reveals its physiology. Molec. Microbiol. 16, 955-968.
- 491** Fleischaker, G.R. (1990). Origins of life: an operational definition. Origins Life Evol. Biosph. 20, 127-137: 132.
- 492** Shanks, N. & Joplin, K.H. (1999). Redundant complexity: a critical analysis of intelligent design in biochemistry. Philos. Sci. 66, 268-282: 280; Cho, M.K. et al. (1999). Ethical considerations in synthesizing a minimal genome. Science 286, 2087-2090: 2087.
- 493** Itaya, M. (1994). Accounting for minimal genome size required for life. Nucleic Acids Sympos. Ser. 31, 231-232; Manioff, J. (1996). The minimal cell genome "On being the right size". Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 93, 10004-10006.
- 494** Fraser, C.M. et al. (1995). The minimal gene complement of *Mycoplasma genitalium*. Science 270, 397-403.
- 495** Hutchison, C.A. III et al. (1999). Global transposon mutagenesis and a minimal mycoplasma genome. Science 286, 2165-2169: 2168.
- 496** Chandonia, J.M. et al. (2002). Computational structural genomics of a complete minimal organism. Genome Informatics 13, 390-391.
- 497** Cho et al. (1999).
- 498** Schubert, G.H. von (1830). Die Geschichte der Seele, Bd. 2: 404.
- 499** Naumann, M.E.A. (1834). Handbuch der medicinischen Klinik, Bd. 4, 1: 547.
- 500** Leupholdt, J.M. (1834). Die gesammte Anthropologie: neu begründet durch allgemeine Biosophie und als zeitgemäße Grundlage der Medicin: 124.
- 501** Anonymus (1835). [Rez. Jahn, F. (1835). System der Physiatrik oder der hippokratischen Medicin, Bd. 1. Physiologie der Krankheit und des Heilungsprocesses oder allgemeine Pathologie und Iatreusiologie]. Repertorisches Jahrbuch für die Leistungen der gesammten Heilkunde, Bände 3-4, 88-89: 88f.
- 502** Anonymus (1824). Afterorgan. In: Binzer, D.A. & Pierer, H.A. (Hg.). Encyclopädisches Wörterbuch der Wissenschaften Künste und Gewerbe, Bd. 1: 187.
- 503** Morris, C. (1883). The variability of protoplasm. Amer. Nat. 17, 926-931: 928.
- 504** Anonymus (1925). The bacteriophage. Science 61, x; MacFarlane Burnet, F. (1956). Structure of influenza virus. Science 123, 1101-1104: 1102.
- 505** Brooklyn Ethical Association (1889). Evolution of society. In: Evolution. Popular Lectures and Discussions, 203-230: 217; Patten, S.N. (1894). The organic concept of society. Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci. 5, 88-93: 93.
- 506** Ward, L.F. (1902). Contemporary sociology. Amer. J. Sociol. 7, 475-500: 488; Park, T. (1941). The laboratory population as a test of a comprehensive ecological system (concluded). Quart. Rev. Biol. 16, 440-461: 457.
- 507** de Greef, G. (1889). Introduction à la sociologie, Bd. 2: 8; 33.
- 508** Roque da Costa, C. (1889). L'évolution du système représentatif: 36; Tourtoulon, P. de (1908). Les principes philosophiques de l'histoire du droit: 82: »super-organisme«.
- 509** Hearn, W.E. (1878). The Aryan Household, Its Structure and Its Development: 296.
- 510** Vgl. Wieser, W. (1998). Die Erfindung der Individualität oder Die zwei Gesichter der Evolution: 462.
- 511** Wheeler, W.M. (1922). Social life among the insects. Sci. Monthly 14, 497-524: 502; vgl. ders. (1923). Social Life Among the Insects: 10.
- 512** Wheeler, W.M. (1911). The ant-colony as an organism. J. Morphol. 22, 307-325: 308.
- 513** Vgl. Weil, A. & Trepl, L. (2001). Zur Entstehung der Superorganismus-Theorie der Pflanzenökologie des frühen 20. Jahrhunderts. Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 19-32.
- 514** Blackman, F.F. & Tansley, A.G. (1905). Review: Clements, F.E. (1905). Research Methods in Ecology. New Phytologist 4, 232-253: 248; Tansley, A.G. (1920). The

classification of vegetation and the concept of development. *J. Ecol.* 8, 118-144: 123.

515 Phillips, J. (1931). The biotic community. *J. Ecol.* 19, 1-24: 20; ders. (1935). Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts, III. The complex organism: conclusions. *J. Ecol.* 23, 488-508.

516 Allee, W.C. (1934). Concerning the organization of marine coastal communities. *Ecol. Monogr.* 4, 541-554: 552.

517 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). *Bio-Ecology*: 22; vgl. Clements, F.E., Weaver, J.E. & Hanson, H.C. (1929). *Plant Competition*: 314.

518 Eisler, R. (1949). The empiric basis of moral obligation. *Ethics* 59, 77-94: 89; vgl. aber 90.

519 Moritz, R.F.A. & Southwick, E.E. (1992). Bees as Superorganisms: 4.

520 Hellenbach, L. (1878). *Der Individualismus im Lichte der Biologie und Philosophie der Gegenwart*: 197.

521 Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele* (AA, Bd. I, 6): 189: 257.

522 Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 361.

523 Fechner, G.T. (1848). *Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen*: 308 (2. Aufl. Hamburg 1899: 232).

524 Roßmäßler, E.A. (1863). *Der Wald*: 9.

525 a.a.O.: 550.

526 Möller, A. (1922). *Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung* (Oberteuringen 1992): 39.

527 a.a.O.: 30f.

528 Spencer, H. (1862/1901). *First Principles*: 289 (II, XIV).

529 a.a.O.: 300.

530 Vgl. z.B. Kroeber, A.L. (1917). The superorganic. *Amer. Anthropol.* 19, 163-213.

531 Ruiz-Mirazo, K., Etxeberría, A., Moreno, A. & Ibáñez, J. (2000). Organisms and their place in biology. *Theor. Biosci.* 119, 209-233: 224.

532 Vgl. Dupré, J. & O'Malley, M.A. (2007). Metagenomics and biological ontology. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 38, 834-846: 842.

533 Jünger, E. (1965). *Grenzgänge* (Sämtliche Werke, Bd. 13, Essays VII, Fassungen II, Stuttgart 1981, 175-192): 186.

534 Wilson, D.S. & Sober, E. (1989). Reviving the superorganism. *J. theor. Biol.* 136, 337-356: 339.

535 a.a.O.: 346.

536 a.a.O.: 338.

537 Mitchell, S.D. (1995). The superorganism metaphor: then and now. In: Maasen, S., Mendelsohn, E. & Weingart, P. (eds.). *Biology as Society, Society as Biology: Metaphors*, 231-247: 244.

538 Moritz, R.F.A. & Southwick, E.E. (1992). Bees as Superorganisms: 4.

539 Queller, D.C. (1997). Cooperators since life began. *Quart. Rev. Biol.* 72, 184-188: 187; ders. (2000). Relatedness and the fraternal major transitions. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 355, 1647-1655: 1653.

540 Martens, J. (2010). Organisms in evolution. *Hist. Phi-*

los. Life Sci. 32, 373-400: 389.

541 Hamilton, A., Smith, N.R. & Haber, M.H. (2009). Social insects and the individuality thesis: cohesion and the colony as a selectable individual. In: Gadau, J. & Fewell, J. (eds.). *Organization of Insect Societies. From Genome to Sociocomplexity*, 570-596.

542 Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (2009). *The Superorganism. The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*: 513.

543 a.a.O.: 514; vgl. Reeve, H.K. & Hölldobler, B. (2007). The emergence of a superorganism through intergroup competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 104(23), 9736-9740.

544 Hölldobler & Wilson (2009): 4f.

Literatur

Barnes, R.D. et al. (1989). Is the Organism Necessary? *Amer. Zool.* 29, 1055-1197.

Duchesneau, F. (1998). *Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz*.

Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. *Brit. J. Hist. Sci.* 39, 319-339.

Pepper, J. & Herron, M.D. (2008). Does biology need an organism concept? *Biol. Rev.* 83, 621-627.

Huneman, P. & Wolfe, C.T. (eds.) (2010). *The Concept of Organism: Historical, Philosophical, Scientific Perspectives*. *Hist. Philos. Life Sci.* 32, Nr. 2-3.