

Historisches Wörterbuch der Biologie – Digitale Version

Inhalt und Layout identisch mit der 2011 im Druck erschienenen dreibändigen Ausgabe

Inhaltsverzeichnis (mit anklickbaren Verknüpfungen)

Band 1

Einleitung	xiii
Artikelverzeichnis	ii
Wortverzeichnis	i
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
Pflanze	11
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

Georg Toepfer

Historisches Wörterbuch der Biologie

Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe

Band 3

Parasitismus – Zweckmäßigkeit

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
Pflanze	11
Phylogenese	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

Parasitismus

Die Bezeichnung ›Parasitismus‹ erscheint in der Biologie im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts (Nitzsch 1818: »Schmarotzerleben [...] der vollkommene Parasitismus [...], namentlich bei Dipteren«¹; Erman 1819: »Parasitismus von mikroskopischen Entozoen [im Blut von Mollusken]«²). In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist er besonders in der Botanik verbreitet.³

Antike Ursprünge

Die Verwendung des Grundwortes ›Parasit‹ hat antike Ursprünge. Im antiken Griechenland wird es in verschiedenen Bedeutungen verwendet. Als ›Parasit‹ (griech. παράσιτος »Mittesser«; abgeleitet von »σιτος« »Getreide, Speise«) wird einerseits ein hochgeachteter Beamter mit einer bestimmten kultischen Funktion bezeichnet: der Auswahl der Speise für das Opfermahl. Später, in der klassischen griechischen Komödie, ist der Parasit der Typus eines völlig verarmten Menschen, der um eines Essens willen die Tischgesellschaft auch auf Kosten der eigenen Person zu unterhalten versucht.⁴ In der antiken Komödie beruht das Verhältnis von Parasit und Wirt also auf einer Gegenseitigkeit: Der Parasit nimmt nicht nur, sondern gibt im Gegenzug auch etwas und wird von seinem Wirt für diese Leistung auch bewusst ausgewählt. Für den biologischen Begriff ist allerdings kennzeichnend, dass der Parasitismus ein einseitiges Verhältnis beschreibt, bei dem der Vorteil der Interaktion nur auf der Seite des Parasiten liegt, der seinen Wirt gegen dessen Interessen sucht.

Wortgeschichte in der Biologie

Biologisch sind zuerst Pflanzen, so die Misteln und Moose, die auf Bäumen wachsen, als ›Parasiten‹ bezeichnet worden. In Form des Adjektivs *parasitisch* (›parasiticum‹) erscheint der Ausdruck Ende des 16. Jahrhunderts bei dem Botaniker A. Zaluziansky à Zaluzian, der ihn (unter Verweis auf Scaliger) in einem Kapitel über die Verbindungen von Pflanzen verwendet. Der Ausdruck bezeichnet hier die Eigenschaft

parasitisch (Zaluziansky à Zaluzian 1592) 1
 Entozoon (Rudolphi 1808) 2
 Parasitismus (Nitzsch 1818) 1
 Ektoparasiten (Leuckart 1827) 3
 Entoparasiten (Leuckart 1827) 3
 hyperparasitisch (Haliday 1833) 8
 Pseudoparasit (von Martius 1835; van Mons 1835) 3
 Brutparasitismus (Schmarda 1866) 4
 superparasitisch (Woodward 1877) 8
 Hyperparasitismus (Newman 1878) 7
 Raumparasitismus (Klebs 1881) 4
 Superparasitismus (Fiske 1910) 7
 Parasitoid (Reuter 1913) 8

einiger Pflanzen, in oder auf anderen zu leben, so wie die Mistel auf Bäumen (›alia in alia vivit, ut quercus & viscum«).⁵ Im Englischen erscheint der Ausdruck zuerst 1646 bei T. Browne. Er beschreibt die Mistel sowie einige Farne und Moose als ›parasitisch‹ (›Parasitical‹) und charakterisiert sie durch ihre Ernährung auf Kosten anderer Lebewesen (›living upon the stock of others«).⁶ Sein Landsmann, der Botaniker N. Grew, übernimmt später diese Kennzeichnung.⁷ In E. Chambers' Wörterbuch aus dem Jahr 1728 erscheint statt des Adverbs das Substantiv (›parasites‹), und die schmarotzenden Pflanzen werden in der ›Familie der parasitischen Pflanzen‹ (›family of parasite plants‹) zusammengefasst.⁸

Wohl erst seit dem 18. Jahrhundert ist auch von Parasiten unter den Tieren die Rede, z.B. schmarotzenden Würmern oder Schlupfwespen. C. von Linné nennt den Bandwurm (der Gattung *Taenia*), der ihm aus dem Darm von Menschen und anderen Wirbeltieren bekannt ist, 1735 eine *parasitische Art* (›species parasitica‹⁹); sein Schüler P.S. Pallas widmet den parasitischen Würmern 1760 eine eigene Abhandlung.¹⁰ Am Ende des 18. Jahrhunderts tritt auch das deutsche Wort *Schmarotzer*, dessen Etymologie weitgehend ungeklärt ist (15. Jh. ›smorotzer‹: »Bettler«), in die biologische Fachsprache ein. P.A. Nennich identifiziert in seinem Wörterbuch von 1793-95 eine ganze Reihe von Schmarotzerarten, u.a. einen »Schmarotzerkrebs«, der seine empfindlichen Körperteile durch die Schalen anderer Tiere schützt (also der später so genannte ›Einsiedlerkrebs‹), und eine »Schmarotzermöwe« (*Larus parasiticus*, wie sie schon Linné nennt¹¹), die anderen Tieren die Nahrung abjagt¹² (also die heute so genannten ›Raubmöwen‹).

Wissenschaftsgeschichte

Die am längsten bekannten Parasiten sind die auf der Haut und in den Eingeweiden lebenden Parasiten des Menschen. Seit dem 3. Jahrtausend vor Christus werden diese Parasiten in den schriftlichen Zeug-

Der Parasitismus ist eine (regelmäßige) Interaktion zwischen Organismen (meist verschiedener Arten), aus der ein Interaktionspartner, der Parasit, einen Nutzen zieht, der andere aber einen Schaden davonträgt. Im Unterschied zu einem Räuber ist ein Parasit in der Regel an nur *einen* anderen Organismus, seinen Wirt, gebunden. Außerdem ist es charakteristisch für einen Parasiten, dass er seinen Wirt nicht unmittelbar tötet, sondern nur schädigt, z.B. durch Entzug von Körpersubstanz zur eigenen Ernährung.

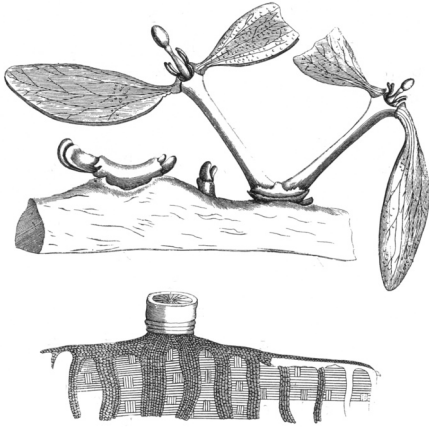


Abb. 358. Misteln, die an einem Apfelbaum parasitieren. Der Querschnitt unten zeigt, wie die Wurzeln der Mistel das Gewebe des Apfelbaumes durchdringen (aus Malpighi, M. (1679). *Anatome plantarum*, Bd. II: Tab. XXVI).

nissen verschiedener Kulturen beschrieben, z.B. in dem altägyptischen Papyrus Ebers aus der Mitte des zweiten vorchristlichen Jahrtausends.¹³ Hippokrates unterscheidet nach der Form drei verschiedene Arten parasitischer Würmer, lange und kurze runde (*Ascaris*) sowie breite (*Taenia*).¹⁴ Auch Aristoteles und später Galen beschreiben drei verschiedene Arten von »Eingeweidewürmern«¹⁵, Aristoteles daneben auch Läuse, Flöhe und Wanzen, von denen er eine spontane Entstehung in geeigneten Medien annimmt¹⁶.

Die erste Beschreibung der Leberegel bei Schafen gibt 1347 Jean de Brie, ein französischer Schäfer.¹⁷ G. Gambuccini verfasst 1547 die erste Abhandlung über parasitische Würmer.¹⁸ Einen großen Aufschwung erlebt die Parasitologie durch den Einsatz der Mikroskopie in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts.

»Als Parasiten bezeichnen wir, im weitern und eigentlichen Sinne des Wortes, alle diejenigen Geschöpfe, die bei einem lebendigen Organismus Nahrung und Wohnung finden« (Leuckart 1879, 3).

»Le parasitisme peut être défini la condition de vie normale et nécessaire d'un organisme qui se nourrit aux dépens d'un autre – appelé l'hôte – sans le détruire, comme le fait le prédateur à l'égard de sa proie« (Caullery 1922, 13).

»[A]n animal, whose environment is formed by another living animal« (Philipchenko 1937).

»[A] small organism living on or in, and at the expense of, a larger one« (Chandler & Read 1961, 16).

F. Redi liefert 1668 die erste Abbildung eines Leberegels.¹⁹ Auch A. van Leeuwenhoek beschäftigt sich in den 1670er Jahren mit ihnen: Er untersucht mittels seines Mikroskops die Erreger in der Lunge der Schafe und vermutet, dass sie mit dem aufgenommenen Wasser in ihren Wirt gekommen sind.²⁰ Die Aufklärung des Lebenszyklus des Leberegels gelingt Leeuwenhoek jedoch nicht; er nimmt sich der Sache erst wieder an, nachdem G. Bidloo 1698 einen Brief an ihn richtet.²¹ 1681 beschreibt Leeuwenhoek auch den ersten einzelligen Parasiten (*Giardia lamblia*).

C.A. Rudolphi, der zu Beginn des 19. Jahrhunderts eine umfassende Monografie über die Eingeweidewürmer schreibt und damit als »Vater der Helminthologie« gilt, stellt fest, dass diese obligatorisch im Innern anderer Organismen leben und nicht daneben auch noch ein freies Leben führen können. Rudolphi prägt auch den von der Lebensform ausgehenden Begriff **Entozoa** (»Innentiere«), d.h. im Inneren anderer Organismen lebende Tiere (↑Symbiose).²² Bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts ist die Auffassung verbreitet, dass die in den Eingeweiden lebenden Würmer einen Teil des Wirtsorganismus darstellen und kein selbständiges Leben führen können. Erst 1851 kann F. Küchenmeister durch Fütterungsversuche nachweisen, dass die »Finnen« (im Fleisch lebende Larven) Entwicklungsstadien der Bandwürmer sind.²³ Er ermittelt später Rind und Schwein als Zwischenwirte, entwickelt eine Vorstellung der Wirtsspezifität der Parasiten und deckt auch den Entwicklungszyklus des Leberegels auf, indem er die Larven in Schlamm-schnecken nachweist und zeigt, dass sie ihren Wirt aktiv aufsuchen.²⁴

Zusammen mit den nur mikroskopisch sichtbaren Einzellern bilden die Parasiten die Gruppe von Organismen, von denen am längsten angenommen wurde, dass sie spontan entstehen. So vermutet noch Rudolphi, dass parasitische Würmer durch entzündliche Prozesse erkrankter Gewebe entstehen können und H. Burmeister glaubt noch 1837 an die spontane Entstehung der Eingeweidewürmer, Milben und Läuse.²⁵

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden zahlreiche Parasiten als Krankheitserreger des Menschen beschrieben, u.a. 1876 der Erreger der Elephantiasis *Wuchereria bancrofti* durch J. Bancroft²⁶ und 1881 der Erreger der Malaria (*Plasmodium*) durch C.L.A. Laveran²⁷.

Allgemeine Definitionen

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden explizite Definitionen für die Lebensform der Parasiten gegeben. C.T. von Siebold definiert (tierische) Parasiten 1844

als Organismen, »welche nicht ohne Vermittlung anderer Thiere existiren können, indem ihnen diese letzteren Wohnort und Nahrung zugleich bieten«. ²⁸ Siebold liefert daneben Einsichten in den Lebenskreislauf vieler Parasiten; ihm gelingt der Nachweis, dass dieser oft mit einem Wirtswechsel verbunden ist. ²⁹

In seiner Monografie über den Parasitismus von 1875 definiert P.J. van Beneden: »Ein Schmarotzer ist ein Thier, welches berufsmässig auf Kosten seines Nachbarn lebt, und dessen ganzes Streben darin besteht, denselben haushälterisch auszubeuten, ohne sein Leben in Gefahr zu bringen«. ³⁰ Van Beneden grenzt den Parasitismus von anderen Formen der biologischen Interaktion von Organismen ab: Im Gegensatz zum Verhältnis der *Konkurrenz* liege beim Parasitismus eine direkte und keine über gleichgerichtete Ressourcenausbeute vermittelte Schädigung vor. Der Schmarotzer ernährt sich nach van Beneden von dem »Eigentum« seines Wirts, nicht aber von dessen Nahrung. ³¹ Auf der anderen Seite ist das Parasiten-Wirt-Verhältnis auch von einem *Räuber-Beute-Verhältnis* zu unterscheiden. Nach van Beneden ist es das Kennzeichen eines Parasiten – im Gegensatz zu einem Räuber – den Organismus, den er ausnützt, d.h. seinen Wirt, nicht zu töten. ³² Unterschieden von einem echten Parasiten sind nach van Beneden auch solche Organismen, die nur in bestimmten Lebensstadien (z.B. im Larvenstadium) regelmäßig an einem anderen Organismus parasitieren (z.B. Schlupfwespen). Van Beneden grenzt diese Kategorie von den Parasiten ab, ohne ihr aber einen Namen zu geben ³³; später werden sie *Parasitoide* genannt (s.u.). Mit den Bestimmungen, die van Beneden den Parasiten gibt, sind weitere Merkmale eines parasitischen Verhältnisses gegeben, u.a. die Kleinheit eines Parasiten relativ zu seinem Wirt und die damit zusammenhängende Schädigung von meist nur einem Organismus (im Gegensatz zu einem Räuber, der im Lauf seines Lebens zahlreiche andere Organismen schädigt). Van Beneden entwickelt seine Kategorien zur Beschreibung des Parasitismus noch weitgehend deskriptiv und analysiert sie nicht im Rahmen der Evolutionstheorie.

Spätere Definitionen des Parasitismus zielen meist auf die Einseitigkeit der Ernährungsabhängigkeiten in den Beziehungen von Organismen verschiedener Arten; daneben existieren aber auch »ökologische« Definitionen, die sich auf das Bereitstellen eines ganzen Lebensraums durch den Wirt beziehen (vgl. Tab. 226). ³⁴

Bezweifelt wird aber auch, dass sich überhaupt eine scharfe Definition des Parasitismus geben lässt.

Denn Parasiten unterscheiden sich voneinander in ihren physiologischen, ökologischen und phylogenetischen Verhältnissen in starkem Maße. ³⁵ Besonders die phylogenetische Vielfalt gilt einigen Biologen dabei als Grund für die Heterogenität des Phänomens; denn klare Grenzen gebe es in der Biologie nur ausgehend von phylogenetischen Grenzen (Brooks & McLennan 1993: »there is no such thing as an unambiguous definition of parasitism, because only common ancestry is unambiguous in biology, and parasites do not represent a monophyletic group« ³⁶).

Differenzierungen

F.S. Leuckart führt 1827 zwei grundlegende Unterscheidungen ein: Er differenziert nach der taxonomischen Stellung des Parasiten zwischen »Phytoparasiten« (»Schmarotzerpflanzen«) und »Zooparasiten« (»Schmarotzerthieren«) sowie nach dem Aufenthaltsort des Parasiten im oder auf dem Wirt zwischen *Endoparasiten* und *Ektoparasiten* (»Entoparasiten«: »Im Innern des Körpers lebend« und »Ektoparasiten«: »Auf dem Körper lebend« ³⁷). Leuckarts Schüler J.H. Schmidt unterscheidet bereits in seiner Dissertation aus dem Jahr 1825 zwischen *Ento-* und *Ectophyta* sowie *Ento-* und *Ectozoa* ³⁸ – und greift damit eine schon seit längerem bestehende Terminologie auf (↑Symbiose). Der Sache nach differenziert auch A.P. de Candolle 1832 zwischen diesen beiden Formen (»un parasitisme [...] externe ou interne«). ³⁹ In den 1840er Jahren wird Leuckarts Terminologie von anderen Parasitenforschern wie C.M. Dising und C.T. von Siebold angenommen. ⁴⁰

Ein Organismus, der in enger Assoziation mit einem Organismus einer anderen Art lebt und als Parasit erscheint, tatsächlich aber in keinem schädigenden Verhältnis zu seinem Wirt steht, wird seit den 1830er Jahren als *Pseudoparasit* bezeichnet. Das Wort wird anfangs insbesondere auf epiphytisch wachsende Pflanzen wie Lianen (von Martius 1835 ⁴¹) und auf Symbionten bezogen (van Mons 1835: »Quel est le légume qui n'a pas sa plante pseudoparasite, une

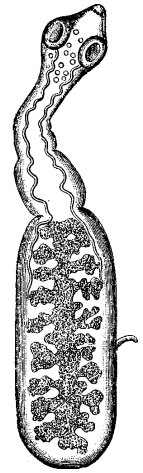


Abb. 359. Bandwurm (*Taenia echinococcus*), ein Darmparasit des Hundes (aus Beneden, P.J. van (1875). *Les commensaux et les parasites dans le règne animal* (dt. *Die Schmarotzer des Tierreichs*, Leipzig 1876): 228).

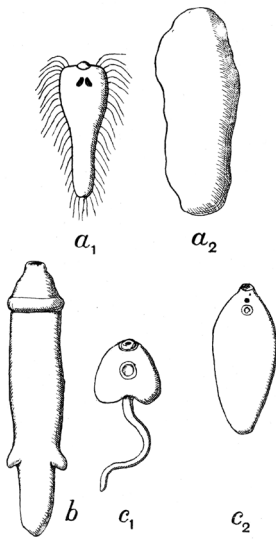


Abb. 360. Stadien aus dem Lebenszyklus eines Leberegels: Das Ei entwickelt sich zu einer freischwimmenden Larve (a₁); diese entwickelt sich zu einer Sporozyste (a₂), wenn sie in eine Schnecke gelangt; innerhalb der Sporozyste entstehen Redien (b); die wiederum Zerkarien (c₁) hervorbringen und sich, nachdem sie von einem Schaf aufgenommen wurden, zu dem ausgewachsenen Leberegel (c₂) entwickeln (aus Huxley, J. (1912). *The Individual in the Animal Kingdom*: 22).

plante particulière qui, sans être établie sur ses racines, vit des excréments de ses racines?»⁴²).

Der Botaniker A.B. Frank fasst 1877 unter dem *Pseudoparasitismus* alle Fälle zusammen, »wo das Auf- oder Ineinanderwachsen zweier Wesen durch den Zufall bedingt, für keins der Beiden notwendig ist, indem keiner durch den andern ernährt wird, vielmehr nur eine mechanische Verbindung besteht, so dass auch lebloses Substrat den tragenden Organismus ersetzen kann.«⁴³ Beim »Parasitismus« müssten die beteiligten Wesen dagegen »ganz und gar von einem anderen Organismus, dem Wirth, beziehentlich der Nährpflanze, ernährt werden, ohne dass sie diesem dafür eine Gegenleistung bieten.«⁴⁴

Komplexe Lebenszyklen

Der Entwicklungszyklus von Parasiten verläuft nicht selten über verschiedene Wirte und kann dabei sogar gezielte Manipulationen des Verhaltens der Wirte einschließen. Ein bekannter und imposanter Fall ist ein parasitischer Saugwurm (*Leucochloridium*), der eine Schnecke (*Succinea*) als Zwischenwirt nutzt und dabei sowohl das Aussehen als auch das Verhalten der Schnecke in einer Weise verändert, so dass sie leichter von einem Vogel gefressen wird, in dem der Parasit seinen Entwicklungszyklus fortsetzen kann.⁴⁵ Die von dem Saugwurm verursachte Verhaltensänderung der Schnecke besteht darin, dass diese sich verstärkt im Sonnenlicht aufhält, um damit eher von Vögeln entdeckt zu 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 von dem nächsten Wirt, einem weidenden Säugetier, aufgenommen werden kann.⁴⁶

Diskutiert werden diese Manipulationen des Verhaltens des Wirts durch den Parasiten auch vor dem Hintergrund des Konzepts des *erweiterten Phänotyps* (↑Genotyp). R. Dawkins beurteilt 1982 das veränderte Aussehen und Verhalten der Schnecke in dem obigen Beispiel als einen Teil des erweiterten Phänotyps des Parasitengenoms, weil es von dessen Genen bewirkt wird und deren Fitness erhöht. Ein Parasit ist für Dawkins also nicht nur häufig räumlich in den Wirt integriert, vielmehr können auch seine physiologischen Wirkungen integrale Bestandteile des Verhaltens des Wirts werden. Die Grenze zwischen Wirt und Parasit kann in solchen Fällen nicht mehr morphologisch oder ethologisch gezogen werden, sondern allein funktional: Verhaltensweisen des Wirts, die von dem Parasiten initiiert werden und dem Wirt schaden, sind damit funktional nicht eigentlich dem Wirt, sondern dem Parasiten zuzuordnen, eben als Teil seines »erweiterten Phänotyps«. In der Koevolution von Wirt und Parasit kann es zu einer engen physiologischen und ethologischen Durchdringung von Wirt und Parasit kommen, in der die Grenze zwischen Parasitismus und Symbiose nicht mehr scharf gezogen werden kann.

Formen des Parasitismus

Die am weitesten verbreitete Form des Parasitismus betrifft Ernährungsbeziehungen: Ein Organismus ernährt sich von der Körpersubstanz eines anderen (*Nahrungsparasitismus*). Zwei andere Formen des Parasitismus haben auch eine eigene terminologische Bezeichnung erhalten: der Raumparasitismus bei Pflanzen und Tieren sowie der Brutparasitismus bei Vögeln und anderen Tieren. Den Ausdruck *Raumparasitismus* führt G. Klebs 1881 ausgehend von Untersuchungen von endophytisch wachsenden Algen ein.⁴⁷ Er wird seit den 1880er Jahren auch auf Tiere übertragen.⁴⁸ Nach F. Dahl (1910) liegt ein Raumparasitismus vor, wenn bei zusammen vorkommenden Organismen einer den anderen »lediglich durch seine Gegenwart, nicht durch seine Ernährung« schädigt.⁴⁹ Der *Brutparasitismus* ist in Form des Verhaltens des Kuckucks bereits in der Antike bekannt.⁵⁰ Der Terminus erscheint seit Mitte des 19. Jahrhunderts (Schmarda 1866: »der Nest- und Brutparasitismus einiger Vögel«⁵¹; engl. Davis 1904: »brood parasitism«⁵²). W.M. Wheeler überträgt das Konzept 1910 auch auf Ameisen.⁵³ Insgesamt sind etwa 85 Vogelarten, d.h. rund 1% aller bekannten Vogelarten interspezifische Brutparasiten.⁵⁴ Neben dem interspezifi-

schen Brutparasitismus ist auch der intraspezifische Brutparasitismus verbreitet, also das Legen von Eiern in ein fremdes Gelege eines Artgenossen.

Der Definition des Parasitismus gemäß müssen auch viele Formen der heterotrophen Ernährung der Tiere als »parasitisch« bezeichnet werden. Denn auch hier erfolgt oft eine Schädigung des Beuteorganismus, ohne dass dieser getötet wird, so z.B. in der Regel bei Tieren, die sich von Pflanzen ernähren. Begrifflich durchaus konsequent spricht H. Plessner in diesem Sinne 1928 von dem »konstitutiven Schmarotzertum der tierischen Welt«.⁵⁵ Im Unterschied zum echten Schmarotzer ernähren sich viele herbivore Tiere allerdings nicht nur von *einem* anderen Organismus, sondern von vielen.

Darüber hinaus sind aus einer thermodynamischen Perspektive alle Organismen als Parasiten beschrieben worden. Denn die Entwicklung und Aufrechterhaltung der Ordnung einer dissipativen Struktur, die die Organismen thermodynamisch betrachtet sind, kann nur lokal unter Energiezufuhr von der Umwelt erfolgen. Der Energieaustausch mit der Umwelt ist also eine Voraussetzung für die Aufrechterhaltung einer dissipativen Struktur. E. Schrödinger formuliert es 1943 so, ein Organismus »ernähre« sich von »negativer Entropie«⁵⁶; er bestehe mittels eines »Kunstgriffs«, dem »fortwährenden »Aufsaugen« von Ordnung aus seiner Umwelt«⁵⁷.

Im Anschluss daran werden Organismen mit Parasiten verglichen, »die sich von der Ordnungsstruktur der Welt ernähren, selber aber nur Unordnung verbreiten« (Heuser-Keßler 1986).⁵⁸

Parasiten auf genetischer Ebene

Nicht nur Organismen mit einem eigenen Körper und Stoffwechsel, sondern auch Viren oder sich selbst-replizierende Elemente im Genom eines Organismus, die für diesen Organismus nicht funktional sind, können als Parasiten beschrieben werden (Orgel & Crick 1980: »Selfish DNA: die ultimate parasite«⁵⁹). Parasiten in diesem Sinne sind also Teile eines Organismus, die die eigene Reproduktion auf Kosten der Reproduktion des Gesamtorganismus befördern. Ihre Entstehung kann erklärt werden durch eine Selektion nicht auf Ebene des Organismus, sondern seiner selbst-replizierenden Teile (der DNA-Sequenzen). S. Nee und J. Maynard Smith sprechen 1990 in einem weiten Sinne von *molekularen Parasiten* und defi-

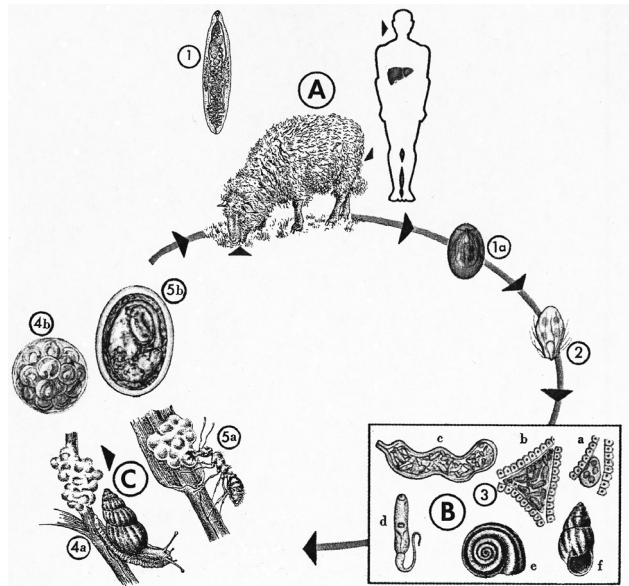


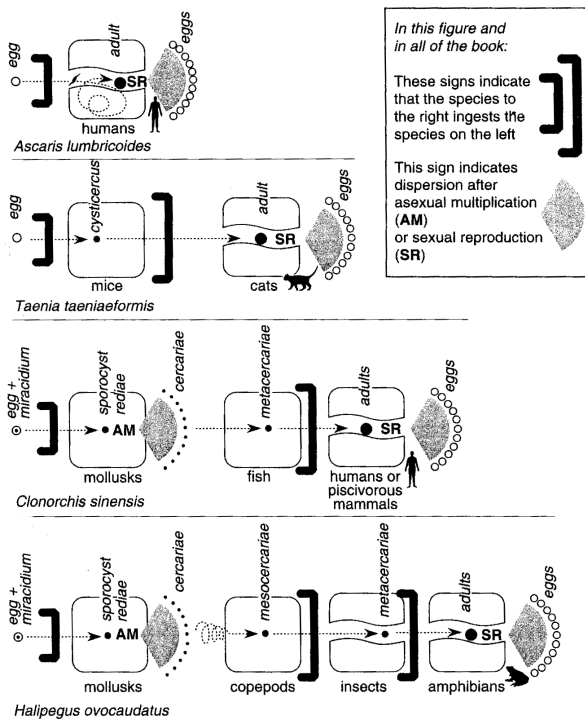
Abb. 361. Entwicklungszyklus des Kleinen Leberegels (*Dicrocoelium dendriticum*). A Endwirte (in denen sich die Larven zum erwachsenen Tier entwickeln): hauptsächlich Schaf und Rind, Mensch als Nebenwirt (»Zufallswirt«); 1 Geschlechtsreifer Leberegel; 1a Ei mit ausgebildetem Miracidium (Wimpernlarve); 2 Geschlüpftes Miracidium; B Erster Zwischenwirt: Landschnecken; 3a-c Sporocysten, 3d Cercarie (Larve), 3e-f Schalen der Zwischenwirte; C Zweiter Zwischenwirt: Ameise; 4a Von der Schnecke abgesetzte Schleimbällen an einem Grashalm, 4b Einzelner, von Schnecken abgesetzter Schleimbällen, 5a Ameise verzehrt Schleimbällen, 5b Reife Metacercarie aus Ameise (aus Piekarski, G. (1962/73). *Medizinische Parasitologie in Tafeln*: 98).

nieren diese als Nucleinsäuren, denen es gelingt, die Genprodukte anderer Nucleinsäuren auszubeuten: »A parasite can be considered to be the device of a nucleic acid which allows it to exploit the gene products of other nucleic acids – the host organisms«⁶⁰.

F. Dyson versteht darüber hinaus die Nucleinsäuren allgemein als die »Software« und die »Parasiten« der Aminosäuren, die die »Hardware« der Zellen darstellen.⁶¹ Hinter diesem Verständnis steht die Vorstellung, dass das eigentliche ↑Leben der ↑Stoffwechsel ist, der an den Aminosäuren und Proteinen hängt, nicht an der Reproduktionsfähigkeit.

Häufige Lebensform

Schätzungen gehen davon aus, dass die Organismen von weit mehr als der Hälfte aller existierenden Arten Parasiten sind.⁶² In der sehr gut untersuchten Fauna der britischen Inseln sind Mitte der 1970er Jahre 20.244 Arten von Insekten bekannt; von diesen lassen sich 16.929 leicht einem Ernährungstyp



hige Nachkommen zeugen kann. Die eigene Infektion der Weibchen bildet also quasi ein Gegengift zur Neutralisation der Infektion des Paarungspartners. Diese Verhältnisse können als Ergebnis einer Evolutionsstrategie der Bakterien interpretiert werden.⁶³

»Parasitogenetische Regeln«

Zur Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Wirt und Parasit (Wirtsspezifität) werden in der Mitte des 20. Jahrhunderts so genannte »parasitogenetische Regeln« aufgestellt. Die drei bekanntesten Regeln lauten⁶⁴: 1. »Bei stetigen Parasiten lässt sich aus der Verwandtschaft der Parasiten auf die Verwandtschaft der Wirte schließen« (»Fahrenholzsche Regel«); 2. »Bei stetigen Parasiten lässt sich aus der Organisationshöhe der Parasiten meist unmittelbar auf das relative Stammesalter der Wirte schließen« (d.h. »Primitive Wirte enthalten primitive Parasiten«, »Szidatsche Regel«); 3. »Wirtstiere, die einer artenreichen Gattung angehören, besitzen oft eine viel verschiedenartigere Parasitenfauna als Wirtsarten wenig artenreicher Gattungen« (»Eichlersche Entfaltungsregel«).

Abb. 362. Vier Modelle parasitischer Lebenszyklen, mit einer Sequenz von einem, zwei, drei oder vier verschiedenen Wirtsarten. Offene Kreise: Eier, gefüllte Kreise Larven oder Adultstadien der Parasiten (aus Combes, C. (1995). *Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme*, engl.: *Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*, Chicago 2001: 37).

zuordnen, gut 72% davon dem Ernährungstyp des Parasitismus (vgl. Abb. 363).

Die quantitativ häufigsten Parasiten auf der Erde sind wahrscheinlich Bakterien der Gattung *Wolbachia*. Diese leben in den Zellen vieler Insekten und werden über die weiblichen Eier von einer Generation zur nächsten weitergegeben. Im Dienste der eigenen Reproduktion ist es den Bakterien bei einigen Wirtsarten gelungen, das Geschlechterverhältnis der Wirtsinsekten so zu verschieben, dass fast ausschließlich Weibchen gebildet werden (denn durch die Bildung von Männchen werden sie nicht weitergegeben). In einigen Fällen können diese dann parthenogenetisch Nachkommen erzeugen; in anderen Fällen gelingt es den Bakterien sogar, durch Veränderung des Hormonhaushalts ein Männchen in ein Weibchen umzubilden. Bei einem hohen Durchseuchungsgrad in der Population kann es für ein Insektenweibchen von Vorteil sein, selbst infiziert zu sein, weil sie nach der Paarung mit einem infizierten Männchen nur bei vorliegender eigener Infektion überlebensfähig

Evolution des Parasitismus

Eine evolutionstheoretische Deutung erfährt der Parasitismus bereits bei Darwin, indem er das Verhältnis dynamisch als einen Kampf zwischen Parasit und Wirt versteht (»a sort of struggle between the parasite and its prey«⁶⁵).

Später ist es verbreitet, hier von einem »Wettrüsten« zu sprechen und den Parasitismus als einen wesentlichen Motor der Evolution zu sehen. Die wechselseitige Bezogenheit von Wirt und Parasit aufeinander bedingt es, dass jede Veränderung eines Organismus eine Veränderung der Selektionsbedingungen für den anderen nach sich zieht. L. Van Valen hat dieser Autodynamik der Evolution 1973 den Namen *Rote-Königin-Hypothese* gegeben (nach einer Figur aus L. Carrolls »Through the Looking-Glass«): Um mit den Veränderungen in ihrer Umwelt Schritt zu halten, müssen sich die Organismen einer Population beständig selbst verändern.⁶⁶

Weil jeder Parasitismus definitionsgemäß zum Schaden anderer Organismen erfolgt, die daraufhin Mechanismen der Bekämpfung der Parasiten entwickeln, kann ein ausgeprägter Parasitismus als ein für jede Interaktion selektionsgeschichtlich frühes Stadium angesehen werden. Der Selektionsprozess wird sich in der Regel dahin entwickeln, den Schaden für den Wirt zu begrenzen. W.M. Wheeler geht 1923

Order	Predators	Non-parasitic herbivores	Parasites		Saprophages
			on plants	on animals	
Thysanura					23
Protura					17
Collembola					261
Orthoptera		39			
Psocoptera		70			
Phthiraptera				308	
Odonata	42				
Thysanoptera			183		
Hemiptera	123		283	5	
Homoptera			976		
Megaloptera	4				
Neuroptera	54				
Mecoptera	3				
Lepidoptera			2,233		
Coleoptera	215	65	909	18	1,637
Hymenoptera	170	241	435	5,342	36
Diptera	54		922	542*	1,672
Siphonaptera				47	
TOTALS	665	415	5,941	6,262	3,646
% of insect fauna	3.9	2.4	35.1	37.0	21.5

Abb. 363. Ernährungstypen britischer Insekten (Anzahl der Arten in den größten taxonomischen Ordnungen). Insekten, deren Ernährung nicht eindeutig einem Typ zugeordnet werden konnte, sind nicht berücksichtigt. Viele der aufgeführten Insekten gehören nur in bestimmten Lebensphasen einem Typ zu: Viele Schmetterlinge (Lepidoptera) sind z.B. nur als Raupen parasitisch, als Imagines dagegen vielfach symbiontisch. Umgekehrt sind nicht wenige Fliegen (Diptera) (*) nur als Imagines parasitisch (z.B. Vertreter der Familien der Culicidae, Ceratopogonidae und Simuliidae) (aus Price, P.W. (1977). *General concepts on the evolutionary biology of parasites. Evolution* 31, 405-420: 406).

so weit, die Parasitismusvermeidung (besonders in menschlichen Gemeinschaften) als einen »kategorischen Imperativ« der Biologie zu bezeichnen: »Biology has one great categorical imperative to offer to us and that is: Be neither a parasite nor a host, and try to dissuade others from being parasites or hosts«.⁶⁷

Aufgrund seiner weiten Verbreitung wird dem Parasitismus eine große Rolle in der Evolution der Organismen zugeschrieben.⁶⁸ Durch zunehmende Spezialisierung auf bestimmte Wirtstypen haben jeweils die von den typischen Vertretern einer Art abweichenden Individuen einen Vorteil, so dass der Parasitismus an der Wurzel einer beständigen Dynamik in der Koevolution von Wirt und Parasit stehen kann. Hohe Variation, auf phänotypischer und genetischer Ebene, kann also das Ergebnis eines starken Parasitendruckes in einer Wirtspopulation sein.⁶⁹ Eine besondere Bedeutung wird dem Parasitismus darüber hinaus für die Erhaltung der Sexualität zugeschrieben (↑Geschlecht), weil diese einen Mechanismus darstellt, eine hohe Variation in einer Population aufrechtzuerhalten (und dabei doch keine Zufallsvariation erzeugt, sondern auf in der Vergangenheit bewährte Kombinationen zurückgreift).

P.W. Price gibt 1977 eine Übersicht über einige allgemeine Prinzipien zur Charakterisierung der Evolution von Parasiten.⁷⁰ Kennzeichnend ist danach die Anpassung der Parasiten an kleinräumige, diskontinuierliche Umweltbedingungen, die sich aus der Bindung an einen Wirtsorganismus ergibt. Das für den Parasiten nicht vorhersehbare Vorkommen des Wirts bedingt die Schwierigkeit, auf Artgenossen zu treffen und kann damit eine Erklärung für die weite Verbreitung von ungeschlechtlicher, parthenogenetischer Fortpflanzung unter den Parasiten liefern. Die weite Verbreitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wiederum führt zu einer starken Fraktionierung der Genpools und bedingt damit insgesamt hohe Artbildungsraten und eine ausgeprägte adaptive Radiation. Sympatrische Muster der Artbildung sind dabei offenbar mindestens ebenso wichtig wie allopatrische durch geografische Isolation.

Super- oder Hyperparasitismus

Ein Super- oder Hyper-Parasitismus liegt vor, wenn ein Parasit einen anderen Parasiten befällt. Verbreitete Superparasiten sind Schlupfwespen, die ihre

Eier in die Larven von parasitischen Insekten legen, die in anderen Insekten leben. Als *hyperparasitisch* (»hyperparasitic«) werden Hymenopteren bereits 1833 bezeichnet.⁷¹ Von einer *super-parasitischen* Lebensgeschichte (»super-parasitic history«) spricht H. Woodward 1877, und zwar in Bezug auf einen Krebs (*Cryptothiria*) und zwei Asseln (*Bopyrus* und *Cryptoniscus*)⁷².

Die abstrakten Bezeichnungen für das Phänomen *Hyperparasitismus* bzw. *Superparasitismus* werden erst in der zweiten Hälfte des 19. bzw. im 20. Jahrhundert gebildet (Newman 1878: »In Diptera I have observed the frequent occurrence of hyperparasitism, that is when the fly has deposited its egg on or in the larva of a Lepidopteron: the larva proceeding from that egg has become the prey of a Biophagan, and thus the original life has been forfeited; the life of the dipterous destroyer has also been forfeited; and the destroyer of the destroyer, or the hyperparasite, has been the only life to escape«⁷³; Fiske 1910: »super-parasitism«⁷⁴).

Parasitoid

Organismen, die allein im Larvenstadium parasitisch leben und dabei ihren Wirt töten, im Adultstadium aber freilebend sind, d.h. zu ihrer Ernährung nicht mehr nur an einen Wirtsorganismus gebunden sind, werden »Parasitoide« genannt.⁷⁵ Sie stehen in Bezug auf ihre Ernährungsform also zwischen dem Parasitismus und dem Räubertum. Das Wort geht zurück auf O.M. Reuter, der es 1913 prägt: »Parasitenartige Raubinsekten (*Parasitoidea*). Das Ei wird auf oder unter die Haut des zukünftigen Raubes gelegt oder in die nächste Nähe desselben. Die vom Raub lebende Larve fängt nicht ihre Beute ein, sondern wird vom Muttertiere damit versehen. In typischen Fällen stirbt die Beute, nachdem sie zum größten Teil verzehrt worden ist. Die Imago weicht in ihrem Bau nicht von dem für die Ordnung typischen ab.«⁷⁶

Die Bezeichnung wird 1923 von W.M. Wheeler übernommen⁷⁷ und verbreitet sich im Anschluss daran auch im englischen Sprachraum. In einem nicht-terminologischen Sinn kommt der Ausdruck bereits Mitte des 19. Jahrhunderts vor (Fowler 1860: »Parasitoid«: »Resembling a parasite«⁷⁸; Macdonald 1865: »parasitoid form of foetal development«⁷⁹) Die bekanntesten Parasitoide sind Hautflügler und Fliegen, die ihre Eier auf oder in die Wirtsorganismen ablegen, von denen sich die Larven dann ernähren. Schätzungen gehen davon aus, dass etwa 25% aller Organismenarten auf der Erde Parasitoide sind.⁸⁰

Nachweise

- 1 Nitzsch, C.L. (1818). Die Familien und Gattungen der Thierinsekten (insecta epizoica). Magazin der Entomologie 3, 261-316: 270.
- 2 Erman, P. (1819). Wahrnehmungen über das Blut einiger Mollusken (Vorgelesen den 25. April 1816). Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften in Berlin aus den Jahren 1816-1817, 199-216: 215.
- 3 Guillemin, J.B.A. (1825). Gui. Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd. 7, 585-586: 585; Candolle, A.P. de (1830). Collections de mémoires servir à l'histoire du règne végétal, sixième mémoire: Sur la famille des Loranthacées; ders. (1832). Physiologie végétale, Bd. 3: 1401; Decaisne, J. (1847). Sur le parasitisme des Rhinanthacées; Johnston, G. (1853). The Botany of the Eastern Borders: 258 (nach OED 1989); Frauenfeld, G. von (1864). Das Vorkommen des Parasitismus im Thier- und Pflanzenreiche.
- 4 Vgl. Meier, M.H.E. (1838). Parasiten. In: Ersch, F.S. & Gruber, F.G. (Hg.). Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste, Bd. 11, 417-423; Kruschwitz, P. & Hiepe, T. (2000). Die antiken Wurzeln des Begriffs »Parasit«. Nova Acta Leopold. N.F. 83, 147-158; Enzensberger, U. (2001). Die Parasiten: 13ff.
- 5 Zaluziansky à Zaluzian, A. (1592). Methodi herbariae libri tres (Frankfurt 1604): [85] (Cap. I, xxxii: De coniunctis plantis).
- 6 Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica: 98 (nach OED 1989).
- 7 Grew, N. (1682). The Anatomy of Plants: Preface.
- 8 Chambers, E. (1728). Cyclopædia or an Universal Dictionary of Arts and Science.
- 9 Linné, C. von (1735). Systema naturae: Observationes in regnum animale, Punkt 10.
- 10 Pallas, P.S. (1760). De infestis viventibus intra viventia.
- 11 Linné, C. von (1735/58). Systema naturae, Bd. 1: 136.
- 12 Nemnich, P.A. (1793-95). Allgemeines Polyglotten-Lexicon der Naturgeschichte, 4 Bde.: 4, 334.
- 13 Théodoridès, J. (1966). Les grandes étapes de la parasitologie. Clio Medica 1, 129-145; 185-208.
- 14 Hippokrates, Krankheiten: 4, 54.
- 15 Aristoteles, Hist. anim. 551a.; vgl. Hoeppli, R. (1959). Parasites and Parasitic Infections in Early Medicine and Science: 8; Foster, W.D. (1965). A History of Parasitology: 2.
- 16 a.a.O.: 556bff.
- 17 Vgl. Reinhard, E.G. (1957). Landmarks of parasitology, I. The discovery of the life cycle of the liver fluke. Experimental Parasitology 6, 208-232: 209; Kean, B.H., Mott, K.E. & Russell, A.J. (eds.) (1978). Tropical Medicine and Parasitology. Classic Investigations, 2 vols.: 561f.
- 18 Gambuccini, G. [lat.: Gabucinus, H.] (1547). De lumbricis alvum occupantibus, ac de ratione curande eos, qui ab illis infestantur, commentaries; vgl. Reinhard (1957): 209; Egerton, F.N. (2004). A history of the ecological sciences, part 12: Invertebrate zoology and parasitology during the 1500s. Bull. Ecol. Soc. Amer. 85, 27-31: 28.
- 19 Redi, F. (1668). Esperienze intorno alla generazione

- del'insetti: 190; vgl. Reinhard (1957): 212; Egerton, F.N. (2005). A history of the ecological sciences, part 17: invertebrate zoology and parasitology during the 1600s. Bull. Ecol. Soc. Amer. 86, 133-144: 137.
- 20** Leeuwenhoek, A. van. (1679). [Brief vom 21. Feb. 1679] (Collected Letters, vol. 1-15, Amsterdam 1939-99): II, 417-419; vgl. Egerton, F.N. (2006). A history of the ecological sciences, part 19: Leeuwenhoek's microscopic natural history. Bull. Ecol. Soc. Amer. 87, 47-58: 53.
- 21** Bidloo, G. (1698). [Letter from G. Bidloo to Antony van Leeuwenhoek. About the animals which are sometimes found in the liver of sheep and other beasts] (Nieuwkoop 1972); vgl. Foster (1965): 52.
- 22** Rudolphi, C.A. (1808-10). Entozoorium sive vermium intestinalium historia naturalis, 2 Bde.
- 23** Küchenmeister, F. (1852). Ueber die Umwandlung der Finnen (Cysticerci) in Bandwürmer (Taenien). Vierteljahrsschrift für die Praktische Heilkunde (Prag) 33, 106-159; ders. (1853). Ueber Cestoden im Allgemeinen und die des Menschen insbesondere: 11ff.
- 24** Vgl. Reinhard (1957).
- 25** Burmeister, H. (1837). Handbuch der Naturgeschichte, 2. Abth. Zoologie: 388f.
- 26** Bancroft, J. (1876) On filaria. Trans. Intercol. Med. Congr. Melbourne, 49-54.
- 27** Laveran, C.L.A. (1880). Note sur un nouveau parasite trouvé dans le sang de plusieurs malades atteints de fièvre palustre. Bull. Acad. Med. 9, 1235-1236; ders. (1881). Un nouveau parasite trouvé dans le sang de plusieurs malades atteints de fièvre palustre. Bull. Mém. Soc. Médic. Hôpitaux Paris, 2e sér. 17, 158-164.
- 28** Siebold, C.T. von (1844). Parasiten. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 2, 641-692: 641; ähnlich: Küchenmeister, F. (1855). Die in und an dem Körper des gesunden Menschen vorkommenden Parasiten, 2 Bde.: I, 1.
- 29** Siebold, C.T.E. von (1854). Über die Band- und Blasenwürmer.
- 30** Beneden, P.J. van (1875). Les Commensaux et les Parasites dans le Règne Animal (dt. Die Schmarotzer des Thierreichs. Leipzig 1876): 94.
- 31** a.a.O.: 7.
- 32** a.a.O.: 94.
- 33** a.a.O.: 7f.
- 34** Nachweise für Tab. 226: Leuckart, (1879). Allgemeine Naturgeschichte der Parasiten: 3; Caullery, M. (1922). Le parasitisme et la symbiose: 13; Philipchenko, A.A. (1937). [Ecological concept of parasitism]. Uchen. Zapiski Leningr. Gos. Univ. Ser. Biol. 3, 4-14; zit. nach Dogel, V.A. (1962). General Parasitology: 5; Chandler, A.C. & Read, C.P. (1961). Introduction to Parasitology: 16.
- 35** Vgl. Noble, E.R. & Noble, G.A. (1961/76). Parasitology. The Biology of Animal Parasites; Schmidt, G.D. & Roberts, L.S. (1977/85). Foundations of Parasitology.
- 36** Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1993). Parascript. Parasites and the Language of Evolution: 4.
- 37** Leuckart, F.S. (1827). Versuch einer naturgemäßen Eintheilung der Helminthen: 7.
- 38** Schmidt, J.H. (1825). De corporum heterogeneorum in plantis animalibusque genesi: 45.
- 39** Candolle, A.P. de (1832). Physiologie végétale, Bd. 3: 1401.
- 40** Diesing, C.M. (1840). Neue Gattungen von Binnewürmern nebst einem Nachtrag zur Monographie der Amphistomen. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte 2, 219-242: 234; Siebold, C.T. von (1844). Parasiten. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 2, 641-692: 641.
- 41** Martius, C.F.P. von (1835). Conspectus regni vegetabilis secundum characteres morphologicos praesertim carpicos in classes ordines et familias digesti: 31; ders. (1838). Ueber die geographischen Verhältnisse der Palmen, mit besonderer Berücksichtigung der Haupt-Floren-Reiche (Forts.). Gelehrte Anzeigen der Königlich-Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München 6, 953-960: 960.
- 42** Mons, J.B. van (1835). Arbres fruitiers, leur culture en Belgique et leur propagation par la graine, Bd. 1: 500.
- 43** Frank, A.B. (1877). Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Beitr. Biol. Pflanz. 2, 123-200: 195.
- 44** a.a.O.: 196.
- 45** 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, R. (1982). The Extended Phenotype: 212f.
- 46** Hohorst, W. & Graefe, G. (1961). Ameisen – obligatorische Zwischenwirte des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). Naturwiss. 48, 229-230; Dawkins (1982): 218.
- 47** 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.
- 48** Zelinka, C. (1887). Studien über Rädertiere. Der Raumparasitismus und die Anatomie von *Discopus synaptae* nov. gen. nov. sp. Zool. Anz. 1887, 465-468; Hertwig, R. (1910). Lehrbuch der Zoologie: 402.
- 49** Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39; vgl. 91f.
- 50** Vgl. Aristoteles, Hist. anim. 563b f.; Aelian, De nat. animal. 3, 30.
- 51** Schmarda, L.K. (1866). Die Tiergeographie und ihre Aufgabe. Geographisches Jahrbuch 1, 402-427: 416.
- 52** Davis, J.R.A. (1904). The Natural History of Animals. The Animal Life of the World in its, vol. 7: 186.
- 53** Wheeler, W.M. (1910). Ants. Their Structure, Development and Behavior (3rd printing 1960): 406.
- 54** Payne, R.B. (1977). The ecology of brood parasitism in birds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8, 1-28; ders. (1998). Brood parasitism in birds: Strangers in the nest. Bioscience 48, 377-386; May, R.M. & Robinson, S.K. (1985). Population dynamics of avian brood parasitism. Amer. Nat. 126, 475-494.
- 55** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 234.

- 56 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben?, München 1989): 126.
- 57 a.a.O.: 129.
- 58 Heuser-Keßler, M.-L. (1986). Die Produktivität der Natur: 68.
- 59 Orgel, L.E. & Crick, F.H.C. (1980). Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284, 604-607; vgl. Doolittle, W.F. & Sapienza, C. (1980). Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284, 601-603.
- 60 Nee, S. & Maynard Smith, J. (1990). The evolutionary biology of molecular parasites. *Parasitol. Suppl.* 100, S5-S18: S5.
- 61 Dyson, F. (1985). Origins of Life (dt. Die zwei Ursprünge des Lebens, Hamburg 1988): 20; 23.
- 62 Price, P.W. (1977). General concepts on the evolutionary biology of parasites. *Evolution* 31, 405-420: 405f.
- 63 Werren, J.H. (1997). Biology of *Wolbachia*. *Ann. Rev. Entomol.* 42, 587-609; vgl. Zimmer, C. (2001). *Wolbachia*: a tale of sex and survival. *Science* 292, 1093-1096.
- 64 Vgl. Eichler, W. (1942). Die Entfaltungsregel und andere Gesetzmäßigkeiten in den parasitogenetischen Beziehungen der Mallophagen und anderer ständiger Parasiten zu ihren Wirten. *Zool. Anz.* 137, 77-83; Szidat, L. (1956). Geschichte, Anwendung und einige Folgerungen aus den parasitogenetischen Regeln. *Z. Parasitenkde.* 17, 237-268.
- 65 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 70; vgl. 234.
- 66 Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1, 1-30: 17ff.; ders (1977). The red queen. *Amer. Nat.* 111, 809-810.
- 67 Wheeler, W.M. (1923). *Social Life Among the Insects*: 198.
- 68 Price, P.W. (1977). General concepts on the evolutionary biology of parasites. *Evolution* 31, 405-420; ders. (1980). *Evolutionary Biology of Parasites*.
- 69 May, R.M. (1983). Parasitic infections as regulators of animal populations. *Amer. Sci.* 71, 36-45.
- 70 Price (1977); vgl. ders. (1980).
- 71 Haliday, A.H. (1833). An essay on the classification of the parasitic hymenoptera of Britain, which correspond with the *Ichneumon*es minuti of Linnaeus. *Entomolog. Mag.* 1, 259-276; 333-350; 480-491: 482.
- 72 Woodward, H. (1877). Crustacea. *Encyclopaedia Britannica* (9. Aufl.), vol. 6, 632-666: 647.
- 73 Newman, E. (1878). Collected observations on British sawflies (Continued). *The Entomologist* 11, 147-154: 151; vgl. auch Wheeler, W.M. (1910). An aberrant *Lasius* from Japan. *Biol. Bull.* 19, 130-137: 135.
- 74 Fiske, W.F. (1910). Superparasitism: an important factor in the natural control of insects. *J. Econ. Entomol.* 3, 88-97; Jellison, W.L. (1933). Parasites of porcupines of the genus *Erethizon* (Rodentia). *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 52, 42-47: 42; Wilbert, H. (1959). Der Einfluss des Superparasitismus auf den Massenwechsel der Insekten. *Beitr. Entomol.* 9, 93-139.
- 75 Godfray, H.C.J. (1994). Parasitoids.
- 76 Reuter, O.M. (1913). Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte: 53.
- 77 Wheeler, W.M. (1923). *Social Life Among the Insects*: 46.
- 78 Fowler, R. (1860). *The Medical Vocabulary*: 239.
- 79 Macdonald, J. (1865). The parasitoid form of foetal development. *Medical Times and Gazette* 2, 346; vgl. 720; vgl. Anonymus (1865). [Report of the British Association for the Advancement of Science Annual Meeting held at Birmingham]. *The London Lancet* 2, 357-359: 359.
- 80 Price (1980).

Literatur

- Foster, W.D. (1965). A History of Parasitology.
- Théodoridès, J. (1966). Les grandes étapes de la parasitologie. *Clio Med.* 1, 129-145; 185-208.
- Enigk, K. (1986). Geschichte der Helminthologie im deutschsprachigen Raum.
- Grove, D.I. (1990). A History of Human Helminthology.
- Penso, G. (1990). Parassiti, microbi e contagi nella storia dell'umanità.
- Enzensberger, U. (2001). Die Parasiten.

Pflanze

Etymologisch geht das Wort ›Pflanze‹ (mhd. ›pflanze‹, ahd. ›pflanza‹) auf das lateinische ›planta‹ für »Setzling, Fußsohle« zurück und verweist damit auf das Feststehen des Setzlings mit dem Fuß. Ursprünglich bezieht sich das Wort also auf Kulturpflanzen. Der griechische Ausdruck ›φυτόν‹ »Erzeugnis, Gewächs, Pflanze« steht dagegen nicht in einem Zusammenhang der Agrikultur, sondern verweist auf das Dynamische, im ständigen Wachstum Begriffene der Pflanzen. An diese Bedeutung schließt auch das lateinische Wort ›vegetabilia‹ für das Pflanzenreich an (abgeleitet von ›vegere‹ »in Kraft sein, blühen« und ›vegetare‹ »beleben, erregen«; etymologisch verwandt damit ist das deutsche Wort ›wachen‹). Bis ins 19. Jahrhundert wird auch im wissenschaftlichen Sprachgebrauch für das Pflanzliche häufig von dem »Vegetabilischen« gesprochen. So hält G.W.F. Hegel 1830 fest: Es »beginnt die subjektive Lebendigkeit, das Lebendige in der vegetabilischen Natur«.¹

Antike und Mittelalter

Aristoteles behandelt die Pflanzen als eine spezifische Kategorie von Naturwesen. Er widmet ihnen aber keine eigene umfangreiche Abhandlung, sondern thematisiert sie in erster Linie im Vergleich zu den Tieren und stellt dabei insbesondere die fehlenden Vermögen der Wahrnehmung und Selbstbewegung der Pflanzen heraus. Weil sie aufgrund ihrer fehlenden Fähigkeit zur ↑Selbstbewegung, ↑Wahrnehmung und ↑Empfindung insgesamt weniger Tätigkeiten als die Tiere zeigen, sind die Pflanzen nach Aristoteles auch einfacher gebaut und verfügen über weniger Organe.²

So wie Aristoteles als Begründer der wissenschaftlichen Zoologie gilt, wird sein Schüler Theophrast vielfach als der Vater der wissenschaftlichen Botanik angesehen.³ Bei Theophrast finden sich systematische Überlegungen zu Bau, Physiologie und Systematik der Pflanzen. Das Darstellungsverfahren Theophrasts ähnelt weitgehend dem seines Lehrers. Er versucht das Material zu sammeln und zu ordnen und gibt eine Übersicht über die verschiedenen ihm

Zoophyt (Sextus Empiricus um 200)	25
Phytozoon (al-Fārābī 10. Jh.)	26
Pflanze (ahd. 10. Jh.)	11
Botanik (Dorsten 1540)	24
Phytologie (Tidicaeus 1582)	25
Vegetation (Thomson 1727)	23
Vegetationsorgane (Martin 1735)	23
Sexualorgane (Anonymus 1758)	23
Reproduktionsorgane (de Pauw 1768)	23
Algologie (Mertens 1803; Anonymus 1803)	25
Phycologie (Kützing 1843)	25
offene Form (Driesch 1909)	20

bekanntesten Pflanzen (etwa 550 verschiedene Arten). Theophrast teilt die Pflanzen in die vier größten Gattungen (»μέγιστα εἶδη‹) der Bäume, Sträucher, Halbsträucher und Kräuter.⁴ Morphologisch werden die Pflanzen in die Abschnitte Wurzel, Stamm, Ast und Zweig eingeteilt.⁵ Die Blätter, Blüten und Früchte – allgemein die mit der Reproduktion zusammenhängenden Teile – zählt Theophrast nicht zu den eigentlichen Pflanzenteilen, weil sie nur vorübergehend erscheinen.⁶ Im Gegensatz zu den Tieren sind die Teile der Pflanzen nach Theophrasts Beschreibung in ihrer Anzahl unbestimmt und wechselnd. Auch pflanzliche Bewegungserscheinungen beschreibt und erklärt Theophrast. So beobachtet er bei einigen Blumen das Schließen der Blüten nachts und bei anderen die Drehung ihrer Blüten mit dem Sonnenstand. Für beide Phänomene gibt er mit der Sonne einen äußeren Faktor als Ursache an. Die Hinwendung zur Sonne erklärt er durch eine Krümmung des Stengels auf der sonnenzugewandten Seite aufgrund eines Verlustes an Flüssigkeit durch die Einwirkung der Sonne.⁷ Bei einigen Pflanzen erkennt er bereits deren sexuelle Fortpflanzung und vergleicht die dortigen Befruchtungsvorgänge mit den Verhältnissen bei Tieren (↑Geschlecht).⁸ Neben der Beschreibung der Funktion der Pflanzenorgane gibt Theophrast eine Darstellung von Pflanzenkrankheiten. Darüber hinaus gilt Theophrast als Begründer der Pflanzengeografie: Durch den Alexanderfeldzug gelangt er zu Kenntnissen der indischen Vegetation und kann daher allgemeine geografische und vergleichende Angaben machen (↑Biogeografie).

Die spätantiken und mittelalterlichen Untersuchungen der Pflanzen stehen meist im Zusammenhang mit heilkundlichen Interessen. Von großem Einfluss sind die im ersten Jahrhundert entstandenen ›Materia medica‹ des Dioskurides.⁹ Als erstes Werk, das nach der Antike wieder die Pflanzen nicht im Hinblick auf den Nutzen für den Menschen, sondern um ihrer selbst willen thematisiert, gilt die Schrift ›De vegetabilibus‹ von Albertus Magnus.¹⁰

Eine Pflanze ist ein Organismus, der entweder zum monophyletischen Taxon der Landpflanzen (Plantae) oder zur polyphyletischen Gruppe der Algen (Algae) gehört. In der Regel ist dieser durch besondere Eigenschaften ausgezeichnet, v.a. die Fähigkeit zur autotrophen Ernährung, die Entfaltung der stoffwechselaktiven Oberflächen nach außen, eine offene Organisationsform sowie das Fehlen von Empfindungsfähigkeit und aktivem Lokomotionsvermögen im Erwachsenenstadium.



Abb. 364. *Rosa centifolia*. Farbiges Original im Wiener Dioskurides aus dem Jahr 512 (Cod. Vindob. med. graec. 1) fol. 282r (aus Stückelberger, A. (1994). Bild und Wort. Das illustrierte Fachbuch in der antiken Naturwissenschaft, Medizin und Technik: Tafel 22).

Neuzeit

Der Beginn der neuzeitlichen Botanik kann mit den Pflanzendarstellungen der drei »Väter der Botanik«, O. Brunfels, J. Bock und L. Fuchs, in den 1530er und 40er Jahren markiert werden.¹¹ Diese Werke und die Edition der klassischen Schriften von Dioscorides (1478) und Theophrast (1483) regen die direkte Beobachtung von Pflanzen in der Natur oder in speziell eingerichteten Gärten an. An verschiedenen Universitäten entstehen seit Mitte des 16. Jahrhunderts Lehrstühle für medizinische Botanik. Auch den Universitäten angeschlossene *botanische Gärten* werden in dieser Zeit eingerichtet, so in den 1540er Jahren in Padua und Paris, 1568 in Bologna und in den 1570er Jahren in Leiden und Leipzig. Neben den botanischen Gärten bildet das *Herbar*, also die Sammlung von getrockneten und gepressten Pflanzen, eine wichtige methodische Neuerung der Botanik des 16. Jahrhunderts. Der erste, der ein wissenschaftliches Herbar anlegt, scheint 1544 Luca Ghini, der Gründer des botanischen Gartens von Padua zu sein. Ghinis Schüler A. Cesalpino verfasst 1583 das erste wissenschaftliche Werk, das die Prinzipien der Botanik darstellt und eine Klassifikation der Pflanzen nach ihren Früchten und Samen gibt (↑Systematik; Ta-

xonomie).¹² A. Zaluziansky betont wenig später die Stellung der Botanik als eigenständige Wissenschaft, die unabhängig von der Medizin steht.¹³ Fortschritte in der Klassifikation werden im 17. Jahrhundert mit C. Bauhin erreicht, der für viele Pflanzen zwischen Gattungs- und Artnamen unterscheidet.¹⁴ Für die Morphologie der höheren Pflanzen entwickelt J. Jungius eine präzise Terminologie; er festigt außerdem die Grundlagen der systematischen Klassifikation, indem er streng zwischen essenziellen Merkmalen (besonders der »figura«) und akzidentellen Merkmalen (z.B. Farbe, Geruch, Wuchsform, Standort) unterscheidet.¹⁵ N. Grew und M. Malpighi liefern in den 1670er Jahren detaillierte Beschreibungen ihrer Anatomie.¹⁶ Eine Enzyklopädie über alle bis dahin bekannten 18.000 europäischen Pflanzenarten gibt J. Ray am Ende des Jahrhunderts heraus.¹⁷ Parallel zu dieser Enzyklopädie liefert J.P. de Tournefort viele neue Gattungsbeschreibungen.¹⁸ Die Sexualität der höheren Pflanzen wird von R.J. Camerarius in vielen Experimenten nachgewiesen, deren Ergebnisse er 1694 veröffentlicht.¹⁹

Das fehlende Empfindungsvermögen der Pflanzen

Seit der Antike gilt die Pflanze als Mittelglied zwischen den anorganischen, unbelebten Körpern und den »eigentlichen« Lebewesen, den Tieren. Die Abgrenzung der Pflanzen von den Tieren wird an verschiedenen Faktoren festgemacht, die als miteinander zusammenhängend gesehen werden, u.a. dem Fehlen einer Ortsbewegung und einer Empfindungsfähigkeit der Pflanzen. J.B. de Lamarck spricht den Pflanzen 1803 ebenso wie den niederen Tieren eine Empfindungsfähigkeit und selbst eine Reizbarkeit ab.²⁰ Sie erscheinen in seiner Darstellung als mechanische und passive Wesen ohne innere Bedürfnisse, deren Leben vollständig durch die Umwelt determiniert ist. Ein Zusammenhang zwischen diesen beiden fehlenden Eigenschaften der Pflanzen wird seit dem 17. Jahrhundert darin gesehen, dass die fehlende Ortsbewegung der Grund für die fehlende Empfindung ist: Die Empfindungsfähigkeit würde der Pflanze keinen Vorteil bringen, weil sie nicht weglaufen kann.²¹ 1815 argumentiert Lamarck, die Fähigkeit der Empfindung sei für ortsfeste Lebewesen wie die Pflanzen unnützlich und sogar gefährlich (»inutile et dangereuse«; »des facultés superflues«), denn die Nahrung komme zu ihnen selbst; sie müssten sie nicht aktiv auf- und aussuchen (»choisir«).²² Diese Ansicht verbreitet sich im 19. Jahrhundert zunehmend und wird auch von Philosophen aufgenommen: A. Schopenhauer argumentiert Mitte des Jahrhunderts, die Fähigkeit zur Empfindung, d.h. die Herstellung einer erfahre-

nen Wirkung zu einer äußeren Ursache, würde den Pflanzen zu ihrer Selbsterhaltung nicht nützen; daher verfügten sie nicht über sie.²³

Gegen die konzeptionelle Verbindung von fehlender Empfindung und Ortsbewegung bei Pflanzen wird aber auch eingewandt, dass es sehr wohl empfindungsfähige Tiere gebe, die nicht zur Ortsbewegung in der Lage sind. Es spreche daher nichts dagegen, auch den Pflanzen eine Empfindungsfähigkeit zuzuschreiben – ja sogar ein Gefühl und ein Glücksempfinden der Pflanzen wird von J.P. Tupper 1811 erwogen.²⁴ Seit der Entdeckung der »Sinnpflanze« (*Mimosa pudica*) in der Mitte des 17. Jahrhunderts geht die Entwicklung allgemein dahin, eine Empfindungsfähigkeit bei Pflanzen nicht ganz auszuschließen (↑Empfindung). Meist wird ihr allerdings allein eine Reizbarkeit zugeschrieben.

Nicht nur in der Seelenordnungslehre nimmt die Pflanze traditionell den untersten Platz ein, auch in naturteleologischer Perspektive wird sie als Dienerin der Tierwelt gesehen. So heißt es bei Aristoteles, dass »die Pflanzen der Tiere wegen da« sind (eine Aussage, die aber in einem bestimmten Kontext steht; ↑Zweckmäßigkeit).²⁵ Umgekehrt sehen es manche Botaniker, allen voran C. von Linné, der 1760 der Auffassung ist, »daß die Tiere in erster Linie zum Nutzen der Pflanzen erschaffen sind und nicht – oder doch in zweiter Linie – die Pflanzen für die Tiere«.²⁶ Zur Stützung dieser Auffassung listet Linné einige »Pflichten der Tiere« gegenüber den Pflanzen auf, z.B. in Bezug auf ihre Ernährung und Ausbreitung. Im Allgemeinen sieht Linné jedoch ein Verhältnis der Gemeinschaft und wechselseitigen Abhängigkeit von Pflanzen und Tieren (↑Wechselseitigkeit). Aber auch in dem wechselseitigen Verhältnis der Ernährung können Einseitigkeiten ausgemacht werden. Der Psychologe F. Schultze konstatiert Ende des 19. Jahrhunderts, es werde »die Pflanze mehr bedient, als sie dient. Denn während Mensch und Tier mühsam von Ort zu Ort laufen müssen, um ihre Nahrung zu heischen, bleibt die Pflanze ruhig an ihrer Stelle, wie eine Königin, die viele Diener hat und weiss, dass ihr alles zur rechten Zeit gebracht wird.«²⁷

Pflanzenphysiologie

Vom 16. bis zum Beginn des 18. Jahrhunderts bildet die systematische Klassifikation eines der Hauptanliegen der wissenschaftlichen Beschäftigung mit den Pflanzen (↑Systematik; Taxonomie). Einen Höhepunkt erreicht dieser Ansatz in der Entwicklung und Begründung eines umfassenden Systems der Pflanzen unter konsequenter Anwendung der binären Nomenklatur durch C. von Linné.²⁸



Abb. 365. Gelber Hahnenfuß (aus Bock, H. (1539/77). *Kreütterbuch*, München 1964: 35).

Eine eigenständige Pflanzenphysiologie setzt dagegen erst in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts mit S. Hales experimentellen Untersuchungen zur Transpiration und zum Wasserhaushalt von Pflanzen ein.²⁹ Die Aufklärung der grundlegenden physiologischen Prozesse des Stoffwechsels bei Pflanzen erfolgt erst seit Ende des 18. Jahrhunderts, u.a. durch die Arbeiten von J. Ingenhousz und J. Senebier.³⁰ N.T. de Saussure gelingt in quantitativ exakten Experimenten 1804 der Nachweis, dass die Pflanzen den Kohlenstoff ihrer Körper aus dem Kohlendioxid der Luft gewinnen und dabei Sauerstoff freisetzen.³¹ Belegt ist damit auch der Stoffkreislauf zwischen den Pflanzen und Tieren, auf dem die Ökosysteme in globalem Maßstab beruhen (↑Kreislauf).

Das 19. Jahrhundert bringt mit den verbesserten mikroskopischen Methoden die Einsicht in den Aufbau der Pflanzen aus gleich geformten Elementen, den ↑Zellen.³² Seit Beginn des Jahrhunderts werden die gerichteten Wachstumsbewegungen der Pflanzen intensiv untersucht.³³ Im Rahmen von entwicklungsgeschichtlichen Studien wird der ↑Generationswechsel als ein weit verbreitetes Prinzip in der Fortpflanzung der Pflanzen erkannt.³⁴ Untersuchungen zur



Abb. 366. Doldenblütler in einer Darstellung aus dem 17. Jahrhundert (aus Morison, R. (1672). *Plantarum umbelliferarum distributio nova: Tab. 8*).

Chemie des Stoffwechsels der Pflanzen liefern seit Mitte des 19. Jahrhunderts Einblicke in ihren Nährstoffhaushalt, insbesondere in die Tatsache, dass sie neben der Photosynthese eine Atmung vollziehen wie die Tiere (↑Ernährung)³⁵, dass sie den Stickstoff nicht aus der Luft, sondern aus dem Boden gewinnen (↑Kreislauf)³⁶ und dass der aus der Luft gewonnene Kohlenstoff in den Chloroplasten zunächst in Form von Stärke fixiert wird³⁷. In der Entwicklung der klassischen ↑Genetik nehmen Züchtungsversuche mit Pflanzen eine zentrale Rolle ein³⁸; auch die zytologischen Verhältnisse bei der Befruchtung und Zellteilung werden wesentlich durch Untersuchungen an Pflanzen aufgedeckt³⁹. Die seit Beginn des 19. Jahrhunderts sich entfaltende Pflanzengeografie⁴⁰ entwickelt sich am Ende des Jahrhunderts zu einer allgemeinen Pflanzenökologie (↑Biogeografie).⁴¹ Nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch Darwin wird eine stammesgeschichtliche Interpre-

tation der Entfaltung der Pflanzenformen auf der Erde versucht (↑Phylognese).⁴²

Das 20. Jahrhundert ermöglicht mit neuen Methoden eine Analyse der molekularen Mechanismen der Physiologie und Genetik der Pflanzen, u.a. eine Aufklärung der für die Photosynthese zentralen Stoffwechselwege im Calvin-Zyklus (↑Ernährung/Photosynthese).

Definition des Begriffs

Seit dem 17. Jahrhundert werden Versuche einer allgemeinen »Definition« von Pflanzen unternommen. An exponierter Stelle steht dabei v.a. das Kriterium der *Ortsgebundenheit* der Pflanzen und die damit einhergehende Versorgung mit Nahrungsstoffen aus dem Substrat, dem sie aufsitzen.⁴³ Bereits Linné wendet aber gegen diese Definitionen ein, dass es auch Tiere gebe, die über keine Ortsbewegung verfügen (z.B. die Entenmuscheln) und dass andererseits manche Algen freischwimmend und offenbar zur Ortsbewegung fähig seien.⁴⁴ Linné bestimmt die Pflanzen daher über ihre besonderen Vermögen des »Wachstums« und des »Le-

bens«, die ihre Stellung als mittleres Reich der Natur zwischen den Steinen und den Tieren begründet. Formelhaft heißt es bei Linné 1751: »Lapides [...] crescunt. Vegetabilia [...] crescunt et vivunt [...]. Animalia [...] crescunt, vivunt, & sentiunt.«⁴⁵ Als Kriterium der Lebendigkeit der Pflanzen gilt Linné das selbsttätige Forttreiben von Säften (»vitam per propulsionem spontaneam humorum definimus«).⁴⁶ Auch kommen nach Linné die Pflanzen und Tiere im Gegensatz zu den Steinen darin überein, organisierte Körper zu sein (»Lapides organica non esse corpora, uti Plantae & Animalia«⁴⁷) (↑Organisation; Organismus).

Als weiteres zentrales Definitionsmerkmal der Pflanzen neben der Ortsgebundenheit gilt ihre autotrophe Ernährung, d.h. ihr Vermögen der Ernährung aus anorganischen Substanzen, die sie mit Hilfe des Sonnenlichtes zu organischen Komplexen aufbauen: »Die Pflanzen werden aus roher Materie [...]; dage-

gen ernähren sich die Thiere nur aus dem Reiche der Organisation«, wie J.G. Fichte 1797 bemerkt.⁴⁸ Ähnlich heißt es bei J. Moleschott 1852: »Darin liegt der Kern des Pflanzenlebens, daß es Luft und Erde organisiert.«⁴⁹ Fichte sieht daneben auch einen Zusammenhang zwischen der Heterotrophie der Tiere und ihrer Fähigkeit zur aktiven Lokomotion. Erstaunlich spät wird der fundamentale Unterschied in der Ernährung von Pflanzen und Tieren terminologisch fixiert: Erst 1892 führt A.B. Frank im ersten Band seines »Lehrbuchs der Botanik« die seitherverwendeten Ausdrücke *autotroph* und *heterotroph* ein (↑Ernährung). Trotz ihrer Ernährung von anorganischen Stoffen besteht auch unter Pflanzen eine ausgeprägte ↑Konkurrenz um Licht, Wasser und Nährstoffe. 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.«⁵⁰ Auch das pflanzliche Leben entfaltet sich nach de Candolle stets auf Kosten anderen Lebens – eine Auffassung, die C. Darwin rezipiert und die für die Formulierung seiner Evolutionstheorie von Bedeutung wird.

Zwei weitere Charakteristika von Pflanzen betreffen ihre allgemeine Morphologie: Die *offene Organisationsform*, d.h. eine Form des Wachstums, das sich den jeweiligen Umweltbedingungen anpassen kann und auf der Zusammensetzung des Pflanzenkörpers aus weitgehend selbständigen Untereinheiten beruht (s.u.), sowie die Entfaltung der stoffwechselaktiven Oberflächen nicht ins Körperinnere wie bei den Tieren, sondern nach außen. Gesehen wird diese Differenz seit langem. Im 18. Jahrhundert wird sie von H. Boerhaave⁵¹ und später von C. de Bonnet betont: »L'Animal est donc un Corps organisé qui se nourrit par des racines placées au-dedans de lui. La Plante est un Corps organisé, qui tire sa nourriture par des racines placées à son extérieur«⁵². Besonders klar herausgestellt wird die Entfaltung des Körpers nach außen in einem der grundlegenden Werke der Botanik aus dem frühen 19. Jahrhundert, der »Théorie élémentaire de la botanique« (1813/19) von A.-P. de Candolle (»[D]ans les animaux le siège essentiel de la nutrition est placé à l'intérieur [...] au contraire, les vaisseaux des plantes étant dirigés en dehors, il y aura sans cesse possibilité ou de les voir s'allonger, ou d'en voir de nouveaux se développer à leur côté extérieur«).⁵³ Im Zusammenhang damit steht das Fehlen eines inneren Verdauungstrakts (»canal intestinal«), das H.M.D. de Blainville 1822 als eines der kennzeichnenden Merkmale der Pflanzen im Vergleich zu den Tieren hervorhebt.⁵⁴

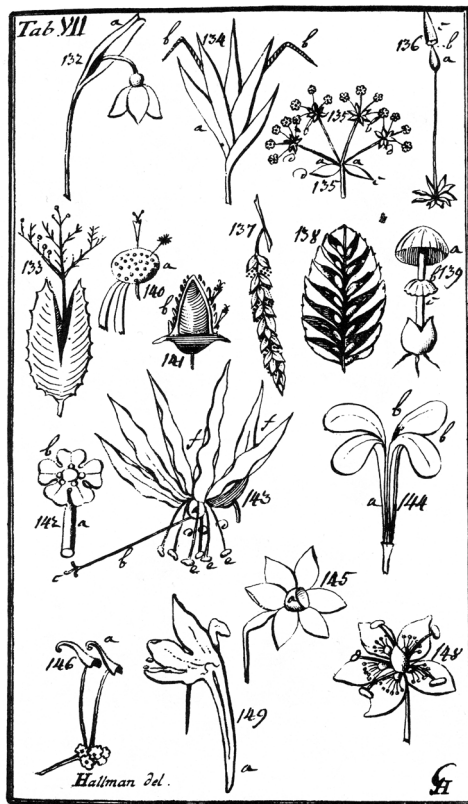


Abb. 367. Blüten von Pflanzen und ihre Teile (aus Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: Tab. VII).

Die fünf allgemeinen Merkmale der Pflanzen, ihre Autotrophie, Ortsgebundenheit, Empfindungslosigkeit, offene Form und Entfaltung nach außen, stehen offensichtlich nicht unverbunden nebeneinander, sondern lassen sich in ein Netz von Abhängigkeiten integrieren (vgl. Abb. 376).

Wird »Pflanze« als ein monophyletisches Taxon verstanden, sind es allerdings nicht bestimmte intrinsische Merkmale, die die Zugehörigkeit eines Organismus zu diesem Taxon determinieren, sondern seine relationale Eigenschaft, mit den anderen Organismen dieses Taxons einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren zu haben.

Das schlafende Tier

Die nicht zur Ortsbewegung fähige, passive Lebensform der Pflanze hat seit der Antike immer wieder Anlass gegeben, die Pflanze als ein »schlafendes Tier« zu interpretieren.⁵⁵ Mitte des 18. Jahrhunderts unterscheidet G.L.L. de Buffon zwischen zwei Zuständen in der tierischen Physiologie (»économie ani-

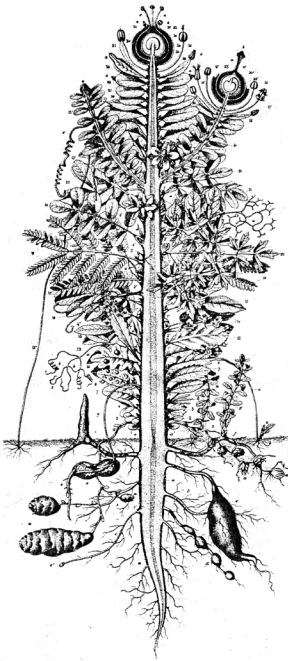


Abb. 368. Schematische Darstellung einer Pflanze durch P.J.F. Turpin (*«végétal type, idéal, appendiculé»*). Die Abbildung geht auf Entwürfe aus dem Jahr 1806 zurück, einer Zeit, zu der Turpin Goethes Schriften noch nicht kannte. 1837 veröffentlicht Turpin die Darstellung als Illustration einer Übersetzung von Goethes *Metamorphosenlehre* und deutet sie als die *Urpflanze* im Sinne Goethes. Sie wirkt allerdings eher wie eine Karikatur von Goethes Ideen, denn in ihr sind sämtliche Typen von Wurzeln, Blättern, Blüten und Früchten versammelt, die damals morphologisch beschrieben wurden. Von Goethe selbst gibt es keine bildliche Darstellung der *Urpflanze* (im Original 35 cm großer Holzschnitt in Turpin, P.J.F. (1837). *Esquisse d'organographie végétale*: pl. 3, in: *Oeuvres d'histoire naturelle de Goethe* (Übers. C.F. Martins, Genf 1837), Atlas; die Reproduktion aus Troll, W. (Hg.) (1926). *Goethes morphologische Schriften*: Tafel V).

male«), einen der Aktivität und einen der Ruhe und des Schlafs (↑Physiologie). Für den ersteren sind aktive Bewegung, Wahrnehmung und Empfindung kennzeichnend, für den zweiten das Fehlen dieser Aktivitäten. Weil eine Pflanze nicht über Selbstbewegung und Empfindung verfügt, vergleicht sie Buffon mit einem schlafenden Tier (*«un végétal n'est dans ce sens qu'un animal qui dort»*).⁵⁶ Dieser Vergleich wird von vielen Autoren gezogen, Mitte des 20. Jahrhunderts auch von H. Jonas: Weil die Pflanzen ihre Nahrung direkt aus ihrer Umgebung beziehen können, müssten sie diese nicht aktiv aufsuchen wie die Tiere. Die Tiere haben nach Jonas ein vermitteltes Verhältnis zu ih-

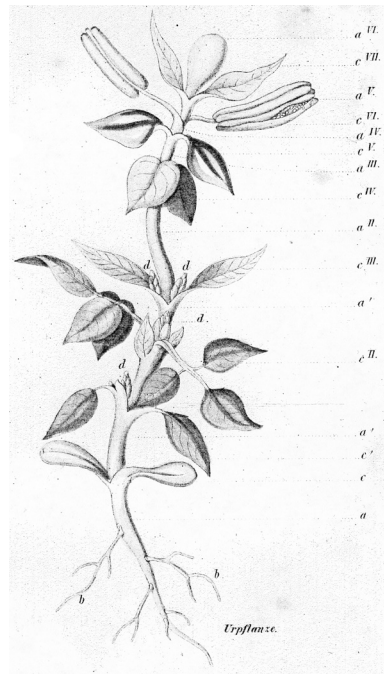


Abb. 369. Die »Urpflanze« in der Darstellung des Botanikers M.J. Schleiden. Das Bild soll »eine Abstraction von einer sehr einfachen und bekannten Pflanze, der *Anagallis phoenicea*« darstellen. Die Pflanze besteht aus (1) einem »durchgehenden Hauptkörper«, »Axe oder Stengelorgan« genannt, (a bis a^{VII}), (2) einem sich unter der Erde fortsetzenden Teil des Hauptkörpers, der Wurzel, mit seitlichen Organen, den »Nebenwurzeln« (b), (3) »seitlichen Anhängseln« des oberirdischen Hauptkörpers, die »Blattorgane oder Blätter«, (c bis c^{VII}) und (4) seitlichen Organen, die »sich ganz wie die Pflanze selbst verhaltend nur Wiederholungen dieser sind«, die »Knospen« (d). Die untersten Blätter sind die »Saamenlappen oder Keimblätter« (c), darauf folgen die »Laubblätter« (c^I und c^{II}) und darauf schließlich die Blätter der »Blume oder Blüthe«, nämlich der »Kelch« (c^V), die »Blumenkrone« (c^V), die »Staubfäden« (c^{VI}) und die »Fruchtblätter« (c^{VII}). Betont wird in der Darstellung die weitgehend gleiche Gestaltung aller Blätter. Die Deutung der Blütenorgane als Blätter geht auf Goethes *Metamorphoselehre* (1790) zurück. Die Einführung der Bezeichnung »Staub-« und »Fruchtblatt« erfolgt 1839 in E. Meyers *Preussens Pflanzengattungen nach Familien geordnet* (S. V) (aus Schleiden, M.J. (1848). *Die Pflanze und ihr Leben*: Taf. 4).

rer Umwelt (↑Bedürfnis), insofern sie sich einer Welt gegenüberstellen müssen, von der sie »kein stabil eingefügter Teil« seien, weil sie sich ihre Ressourcen erobern müssten: »Diese prekäre und ausgesetzte Art zu sein verpflichtet zu Wachheit und Bemühen, während pflanzliches Leben schlummern kann.«⁵⁷

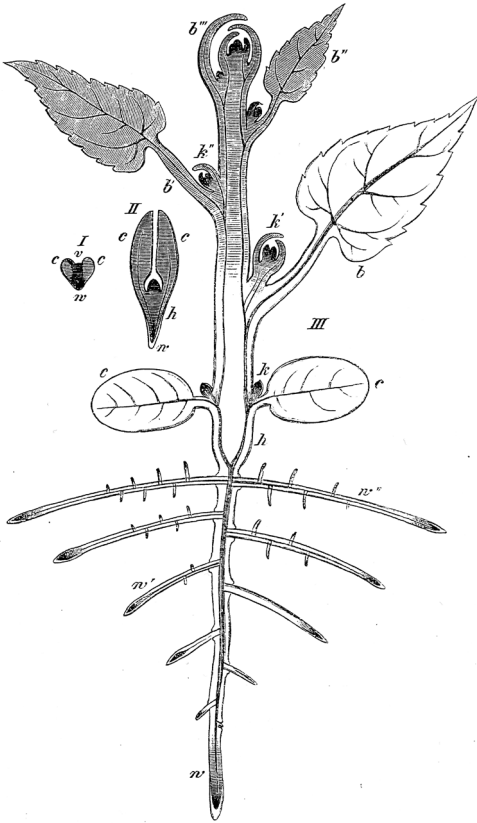


Abb. 370. »Schema einer dicotylen Pflanze«: I und II embryonale Zustände, III nach der Keimung; cc Kotyledonen (Keimblätter), w, w' Wurzeln; h hypokotyles Glied des Sprosses; b-b^m Blätter, k-k^m Knospen. Die Vegetationspunkte sind schwarz, die in Streckung begriffenen Teile grau gehalten. Auffallend ist, besonders im Vergleich zu den älteren Darstellungen, die Hervorhebung der Wurzel und das Weglassen der Blüte (aus Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie: 48).

Verbunden damit ist von der »Unschuld« der Pflanzen die Rede: Ohne Empfindung und Bewusstsein sei ihr auch jede Form von Lust fremd, so H. Conrad-Martius 1934.⁵⁸

Die Lebendigkeit von Pflanzen

Seit der Antike und z.T. bis in die Gegenwart wird nicht von allen Autoren anerkannt, dass die Pflanzen zu den Lebewesen gehören. Unter den vorsokratischen Philosophen nimmt Empedokles auch die Pflanzen als eine Stufe in seine Seelenwanderungslehre auf. Er schreibt auch ihnen Wahrnehmung, Begierde und Gefühl zu.⁵⁹ Für Platon bildet das Leben der Pflanzen dagegen keine Etappe einer Seelenwan-



Abb. 371. Schema einer Blütenpflanze. Im Gegensatz zur Darstellung bei Sachs ist auch die Blüte abgebildet. Alle Blätter der Blüte inserieren aber, anders als bei der »Urpflanze« Schleidens, auf der einen Ebene des Blütenbodens. Wie in den Vorgängerdarstellungen ist auch hier die Metamorphose der Blätter nicht repräsentiert. R!: Reduktions- teilung ((aus Firbas, F. (1939). Spermatophyta. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 20. Aufl., 419-560: 419).

derung mehr; er nennt sie aber weiterhin Lebewesen (»ζῷον«), weil auch er ihnen die Vermögen der Wahrnehmung und des Begehrens zuschreibt (†Bedürfnis).⁶⁰ Galen schließt sich später dieser Auffassung Platons an und gesteht ebenfalls den Pflanzen sinnliche Wahrnehmung und Leben zu, denn auch sie könnten unterscheiden zwischen dem für sie Nützlichen und Schädlichen und verfügten über autonome Bewegungen.⁶¹ Aristoteles stellt dagegen die Pflanzen (»φυτῶν«) den Tieren als den Lebewesen (»ζῷον«) gegenüber.⁶² Pflanzen verfügen nach Aristoteles zwar über die niederen Seelenvermögen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, jedoch nicht über die Fähigkeiten der Wahrnehmung und Empfindung, die in seiner Sicht das eigentliche Wesen des Lebens ausmachen.⁶³ Auf das Wahrnehmungsvermögen können die Pflanzen nach Aristoteles verzichten, weil sie ihre Nahrung quasi von selbst aus dem Boden erhalten würden (†Wahrnehmung). Aristoteles spricht den Pflanzen daher ausdrücklich den Status eines Lebewesens ab⁶⁴, auch wenn er von ihnen behauptet, sie würden leben (†Tier): »Pflanzen leben, ohne an Ortsbewegung und Wahrnehmung teilzuhaben.«⁶⁵ Insgesamt verfügt Aristoteles über ein relatives Lebenskonzept, wenn er die Anerken-

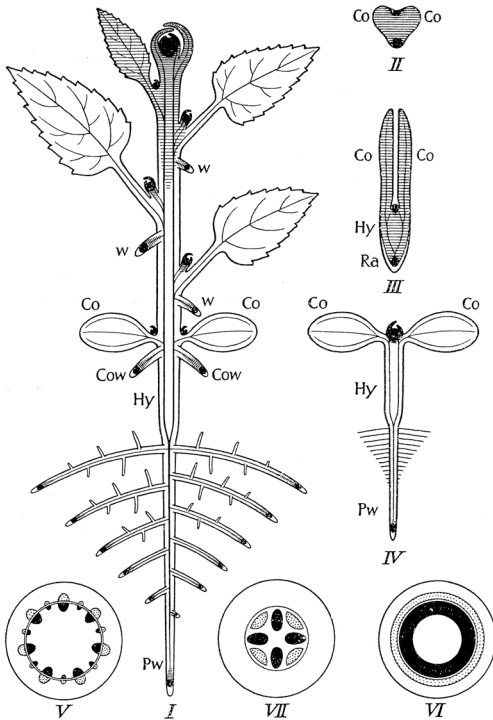


Abb. 372. »Bauplan der Samenpflanzen« als Schema für das »Urbild der Samenpflanzen«. II, III Embryo jung (II) und entwickelt (III). IV Keimpflanze. V-VI Achsenquerschnitte. VII Wurzelquerschnitt. Co Kotyledonen (Keimblätter); Hy Hypokotyl; Ra Radikula; Pw die aus dieser bei der Keimung hervorgehende Primärwurzel, in IV mit Wurzelhaaren; w sproßbürtige Wurzeln; Cow sproßbürtige Wurzeln im Bereich der Kotyledonen. In I-IV Vegetationspunkte schwarz, wachsende Teile schraffiert. In V-VII Bastteile punktiert und Holz schwarz gehalten. Holz und Bast in V und VI durch den Kambiumring voneinander geschieden. Ebenso wie das Vorbild dieser Abbildung, die Darstellung von Sachs, ist auch hier keine Blüte vorhanden. Auch die Metamorphose der Blätter ist überhaupt nicht dargestellt. Dass bei jedem Blatt eine Adventivwurzel entspringt, stellt einen Hinweis auf die Phytontheorie dar (aus Troll, W. (1954). *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Ein Hilfsbuch für den botanischen Unterricht und für das Selbststudium, I. Teil: Der vegetative Aufbau*: 4; eine ähnliche Abbildung ohne die sproßbürtigen Wurzeln in Troll, W. (1948). *Allgemeine Botanik*: 20; dort beschriftet als »Schema der Urpflanze«; mit sproßbürtigen Wurzeln in: Troll, W. (1951). *Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. Gen.* 4, 376-389: 377).

nung der Lebendigkeit vom Vergleichsgegenstand abhängig macht: Im Vergleich zu anderen Körpern schreibt Aristoteles den Pflanzen eine Seele zu, im Vergleich zu den Tieren seien sie dagegen unbeselt,

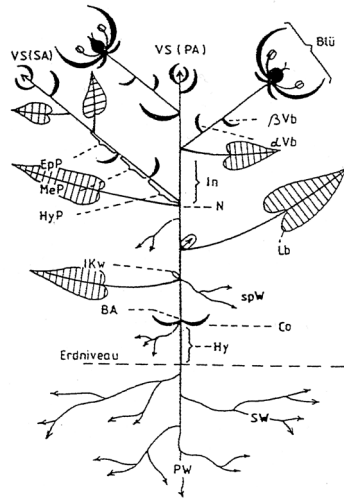


Abb. 373. »Organisationstypus« einer angiospermen Pflanze. Beschriftung: VS (SA) Vegetationsspitze, PA Primärachse, SA Sekundärachse, Blü Blüte, Vb Vorblatt, N Nodus, In Internodus, Lb Lamina des Blattes, EpP Epipodium, IKw Knospe, BA Basis, spW sproßbürtige Wurzeln, Co Kotyledonen, Hy Hypokotyl, PW Primärwurzel, SW Sekundärwurzel (aus Froebe, H.A. & Claßen-Bockhoff, R. (1994). *Das trialektische Typuskonzept der botanischen Morphologie*. In: Gutmann, W.F., Mollenhauer, D. & Peters, S. (Hg.). *Morphologie & Evolution (=Senckenberg-Buch 70)*, 143-167: 161).

d.h. auch unbelebt.⁶⁶ Aristoteles' Schüler Theophrast geht sogar noch insofern über seinen Lehrer hinaus, als er überhaupt nicht mehr von einer »Pflanzenseele« spricht (weil das Wort »Seele« in den überlieferten Schriften nicht erscheint; allerdings verwendet er den Ausdruck »θρεπτικόν« zur Bezeichnung der besonderen physiologischen Vermögen der Pflanzen).⁶⁷

Die jüdisch-christliche Lehre, die die Beseeltheit mit dem Atem der Lebewesen in Verbindung bringt (wie bereits in der etymologischen Verbindung der hebräischen Ausdrücke für »Leben« und »Atem« hervorgeht; ↑Leben), geht noch weiter und spricht den Pflanzen häufig nicht nur ein Leben, sondern auch eine Seele ab, weil sich bei ihnen kein unmittelbar wahrnehmbarer Atem zeigt. Dass die Pflanzen nicht als Lebewesen gelten, zeigt auch der Schöpfungsmythos der Bibel, in dem von der Erschaffung der »Pflanzen« und »Bäume« bereits am dritten Tag berichtet wird; die »lebendigen Wesen« erscheinen dagegen erst am fünften.⁶⁸

Die Stoiker und der von ihnen beeinflusste Galen erkennen den Pflanzen die Seele (»ψυχή«) ganz ab, nach ihnen verfügen sie lediglich über Natur

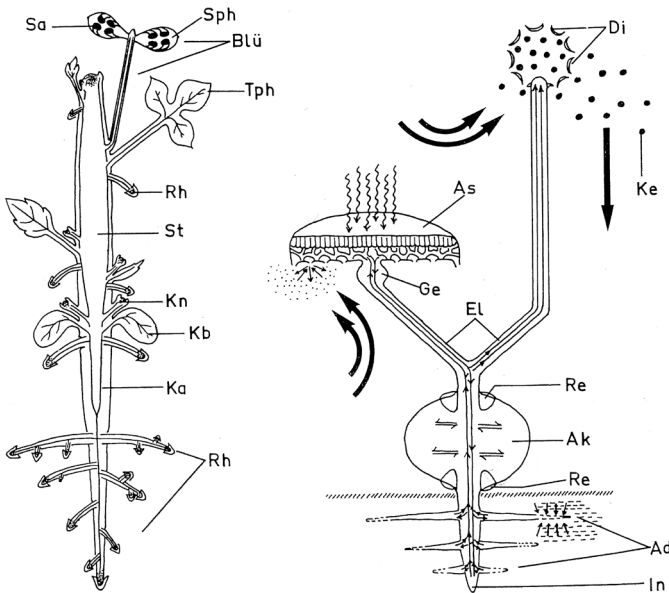


Abb. 374. Homolog- und Analogmodell einer spermatophyten und einer terrestrischen Pflanze. Links »Homolog-Modell« oder »Phylogenetisches Modell« nach dem »Kriterium der identischen Organisation«, d.h. dem vererbten Bauplan. Rechts: »Analog-Modell« oder »Ökologisches Modell« nach dem »Kriterium der identischen Konstruktion«, d.h. der funktionalen Anordnung der Teile als Ergebnis der Anpassung an die Umwelt. Beschriftung: links: Modell einer Spermatophyten Pflanze im Zustand der Samenreife: Blü Blüte, Ka Hypokotyl, Kb Kotyledon, Rh Wurzel (Rhiza), Sa Same, Sph Sperma(to)phyll, St Stengel (Kaulos), Tph Trophophyll; rechts: Modell einer terrestrischen Pflanze im Zustand der Keimabgabe: As Assimilator, Ad Adduktoren (für Wasser), Ak Akkumulatoren (Speicher), Di Dispensor (für Keime), EL Elevatoren (für Assimilator und Dispensor), Ge Gelenk (zur Verstellung des Assimilators), In Insitor (zur Verankerung des Aufbaus, Ke Keim (Germ), Re Regeneratoren (aus Ritterbusch, A. (1977). Homolog- und Analogmodell einer spermatophyten und einer terrestrischen Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90, 363-368: 366).

(»φύσις«).⁶⁹ Ähnlich sieht auch Augustinus keine Notwendigkeit, den Pflanzen eine Seele (»anima«) zuzuschreiben, weil sie über keine Sinneswahrnehmung im eigentlichen Sinne verfügen würden – aber sie hätten andererseits doch Leben (»vita«).⁷⁰ Im Allgemeinen gilt für die christlichen Gelehrten, wie für Aristoteles, dass die Pflanzen alle Veränderungen im Wesentlichen passiv wie die tote Materie erleiden. Terminologisch wird dies in verschiedener Weise zum Ausdruck gebracht, etwa in der Behauptung, in den Pflanzen seien »nur Naturkräfte, aber kein Vorstellungsvermögen wirksam«, wie es Philon von Alexandrien formuliert.⁷¹

Die Auffassung des Aristoteles' zu den Pflanzen wird von den arabischen Gelehrten des Mittelalters weitgehend übernommen. Avicenna knüpft die Frage, ob Pflanzen Lebewesen sind, an die Definition



Abb. 375. »Die Gestalt der höheren Blütenpflanze, Zeichnung zur Veranschaulichung der Entsprechung der Gestaltungstendenz in der ganzen Pflanze und im einzelnen Blatt«. Dargestellt ist nicht ein Organisationstypus, sondern ein »Gestalttypus«, weil die Abbildung »die regelhafte Veränderung der Blattformen und die Dynamik von Ausdehnung und Zusammenziehung an all den Organen zeigt [...]«, wo sie vorkommt«. Hervorgehoben ist insbesondere die Metamorphose der Blätter (aus Harlan, V. (2002). Das Bild der Pflanze in Wissenschaft und Kunst: 84).

des Lebensbegriffs: Zeigt sich das Leben allein in der Fähigkeit zur Nahrungsaufnahme, dann komme ihnen Leben zu; wird das Leben aber an die Wahrnehmung und freie Ortsbewegung geknüpft, dann seien sie unbelebt.⁷²

Auch in der Frühen Neuzeit wird die Lebendigkeit der Pflanzen von vielen Gelehrten hinterfragt. J. Jungius spricht den Pflanzen Mitte des 17. Jahrhunderts eine Seele ab, weil ihre Lebensleistungen sich allein aus Anordnung und Bau der Teile erklären lassen würden (»vero organisatio sola sufficiat«) (↑Organisation).⁷³ Ganz im Unterschied zur antiken Tradition verzichten auch die Begründer der Pflanzenanatomie am Ende des 17. Jahrhunderts, N. Grew und M. Malpighi, in Bezug auf Pflanzen darauf, von einer »Seele« zu sprechen.⁷⁴ Auch wenn ihnen ein »Leben« nicht abgesprochen wird, so werden sie (im Anschluss an

Aristoteles) häufig doch nicht als ›Lebewesen‹ verstanden. Was den Pflanzen für die echte Lebendigkeit fehle, bezeichnet C.A. Crusius Mitte des 18. Jahrhunderts als »Seele«, die eine Bewegung aus eigenem Antrieb ermöglicht.⁷⁵ Linné spricht sich 1746 eindeutig für die Lebendigkeit der Pflanzen aus; seiner Auffassung nach leben Pflanzen nicht weniger als Tiere (›Plantas non secus atque animalia vivere‹).⁷⁶ Als wichtige Argumente dafür erscheinen bei Linné die Fortpflanzungsfähigkeit der Pflanzen und die Bewegung von Säften in ihnen (s.o.). Die Sache bleibt aber im 18. Jahrhundert umstritten. So heißt es in Kants Nachlasswerk: »Die organische Körper sind entweder bloß vegetirende oder lebende Körper und ihr Reich entweder Pflanzen oder Thierreich ohne oder mit Willkür begabt die letztern stellverändernd.«⁷⁷ An anderen Stellen spricht Kant den Pflanzen aber doch ein Leben zu.⁷⁸

Zu einer Diskussion um die Lebendigkeit der Pflanzen kommt es erneut an der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert. Angeregt durch die chemischen Untersuchungen seiner Zeit zur Atmung, betrachtet F.W.J. Schelling Pflanze und Tier als zwei polare Prinzipien der Natur: Der ursprüngliche Gegensatz in der Organisation von beiden bestehe darin, dass Pflanzen im Licht ›Lebensluft aushauchen‹, und Tiere beim Atmen ›Lebensluft zersetzen‹ (ein Phänomen, das Schelling allerdings – naturwissenschaftlich hier nicht ganz auf der Höhe seiner Zeit – noch im Rahmen der Phlogistontheorie deutet). Wird die Aktivität des Tieres mit dem Leben verknüpft, dann gilt für die Pflanzen: »Die Vegetation ist der negative Lebensproceß. Die Pflanze selbst hat kein Leben, sie entsteht nur durch Entwicklung des Lebensprincips, und hat nur den Schein des Lebens im Moment dieses negativen Processes. In der Pflanze trennt die Natur, was sie im Thier vereinigt.«⁷⁹

Schließlich wird auch in der Gegenwart dafür argumentiert, Pflanzen zwar als ›Organismen‹, nicht aber als ›Lebewesen‹ zu bezeichnen.⁸⁰ G.H. von Wright zögert 1998, Pflanzen als Lebewesen anzusehen, weil ihre Bewegungen nicht intentional zu verstehen seien: »Plants can be alive or dead but we do not normally conceptualize their movements (and other changes in them) under the aspect of intentionality. For this reason we may hesitate to call them living beings.«⁸¹ Nach der Analyse K. Akermas ist den Pflanzen allgemein ein »Erleben/Bewusstsein« abzuspochen.⁸² Pflanzen seien daher keine »psychophysischen Einheiten«; ihnen fehle ein »Bewusstsein« und »mentale Eigenschaften«; Pflanzen würden daher nicht eigentlich »zur Extension des Wortes ›Lebewesen‹ gehören«⁸³.

In bioethischer Hinsicht dient die fehlende Erlebnis- und Empfindungsfähigkeit der Pflanzen bis in die Gegenwart als Argument für ihren Ausschluss aus dem Kreis der ethisch relevanten Lebewesen (↑Bioethik).⁸⁴

Trotz dieser Relativierungen liegt seit langem die dominante Einschätzung vor, dass auch Pflanzen Lebewesen sind – dies gilt spätestens seit Mitte des 19. Jahrhunderts mit der Etablierung der Lehre von den Zellen als universalen Bausteinen der Lebewesen und den Versuchen, einen universalen genealogischen Stammbaum der Pflanzen und Tiere aufzustellen.

Diese Zuweisung ist kulturell tief verankert: Psychologische Untersuchungen zur begrifflichen Differenzierung bei Kindern ergeben, dass diese bereits im Alter von fünf Jahren Pflanzen und Tiere gemeinsam als Lebewesen ansprechen. In den Augen der Kinder bestehen die Gemeinsamkeiten in Bezug auf Ernährung, Wasserbedarf, Wachstum und Altern. Die Kategorisierung durch die Kinder spiegelt damit das vorherrschende Urteil ihres sozialen Umfelds.⁸⁵

Offene Form

Die Terminologie von ›Offenheit‹ und ›Geschlossenheit‹ der Form zur Charakterisierung des Bauprinzips von Pflanzen und Tieren geht auf H. Driesch zurück, bei dem es 1909 heißt: »Tiere seien ›geschlossene‹, Pflanzen seien ›offene‹ Formen; Tiere erreichen einen Punkt, auf dem sie fertig sind, Pflanzen sind, wenigstens in sehr vielen Fällen, nie fertig.«⁸⁶ Im Anschluss daran charakterisiert H. Plessner 1928 die pflanzliche Gestalt als *offene Organisationsform*: Ihr mangle es an einem Zentralorgan, in dem der ganze Körper repräsentiert sei, und aufgrund der potenziellen Selbständigkeit der Teile stelle der besondere Bau einer Pflanze weniger ein Individuum als vielmehr ein *Dividuum* dar (↑Individuum).⁸⁷

Der Sache nach argumentiert bereits Aristoteles in diese Richtung, wenn er feststellt, es fehle den Pflanzen eine »Mitte«, und sie seien daher auch nicht zur Wahrnehmung befähigt.⁸⁸ Die geringere Spezifität der Form von Pflanzen im Vergleich zu Tieren kann nach Aristoteles auf das ausgeprägte Vermögen zur ↑Regeneration von Körperteilen zurückgeführt werden. Im Gegensatz zu manchen Tieren, die auch ein begrenztes Regenerationsvermögen haben, enthält eine Pflanze nach Aristoteles Wurzel und Spross potenziell in jedem ihrer Teile (›ἢ δ' ἐν τῷ φυτόν δύναται πανταχῆ γὰρ ἔχει καὶ ῥίζαν καὶ καυλὸν δύναται«⁸⁹) – alle Pflanzenteile sind also, in späterer Terminologie, *totipotent*. Theophrast bemerkt, dass

die Teile der Pflanzen im Gegensatz zu denen der Tiere in ihrer Anzahl unbestimmt und wechselnd sind (s.o.). In dem Kompilationswerk *De plantis* aus dem Ende des ersten vorchristlichen Jahrhunderts heißt es, die Teile der Pflanzen »haben keine bestimmte Grenze«.⁹⁰

Die Anschauung von der größeren Selbständigkeit der Teile in der Pflanze gegenüber dem Tier geht auf die Beobachtung zurück, dass bei vielen Pflanzen der ganze Organismus aus einem einzelnen Teil, z.B. einem Blatt, sich wieder regenerieren kann. Pflanzen (aber auch einige Tiere) können daher zerteilt werden, und die Teile bilden wieder einen vollständigen Organismus. Diese Organismen besitzen also nicht die Individualität, die den (meisten) Tieren eigen ist. Auf diesen Beobachtungen aufbauend, bemerkt A. von Humboldt 1797, dass das Verhältnis der Teile zueinander in einem solchen Lebewesen nicht das einer funktionalen Wechselbedingung ist (↑Wechselseitigkeit), sondern lediglich das einer physischen Gestaltseinheit: »da giebt es mechanisch verbundene (d.h. zusammenhängende) Organe, welche sich nicht unbedingt wechselseitig wie Mittel und Zweck verhalten«⁹¹, und diese Organismen seien daher eher ein »Aggregat von Individuen« als selbst ein Individuum⁹². Ebenso betrachtet E. Darwin einige Jahre später ausdrücklich jede Knospe eines Baums als ein im Prinzip selbständiges Individuum (»every bud of a tree is an individual vegetable being; and [...] a tree therefore is a family or swarm of individual plants«).⁹³

Im 19. Jahrhundert wird das Fehlen eines Zentrums der Organisation und sich daraus ergebende Teilbarkeit als das wesentliche Merkmal der pflanzlichen Morphologie beschrieben. So heißt es bei de Candolle 1819: »les animaux ont un centre de nutrition et de vie, il en doit résulter qu'ils ne peuvent que très-rarement être divisibles en plusieurs individus [...] Les plantes, au contraire, n'ayant point de centre commun, et étant douées de la faculté de produire indéfiniment de nouveaux vaisseaux, pourront être divisées sans perdre la vie, et devront par conséquent se multiplier de boutures«.⁹⁴

Im Anschluss an diese botanischen Darstellungen findet sich bei G.W.F. Hegel der Hinweis, dass bei Pflanzen, anders als bei Tieren, alle Lebensfunktionen von den Teilen wahrgenommen werden könnten. Der Prozess der Gliederung und Erhaltung des »vegetabilischen Subjekts« ist für He-

gel »ein Außersichkommen und Zerfallen in mehrere Individuen [...], für welche das eine ganze Individuum mehr nur der Boden als subjektive Einheit von Gliedern ist; der Teil – die Knospe, Zweig usf. – ist auch die ganze Pflanze. Ferner ist deswegen die Differenz der organischen Teile nur eine oberflächliche Metamorphose, und der eine kann ganz leicht in die Funktion des anderen übergehen«.⁹⁵ Zur Pflanze bemerkt Hegel daher, bei ihr sei »das Partikulare ganz unmittelbar identisch mit ihrer Lebendigkeit überhaupt. [...] Bei der Pflanze also sind die Glieder nur Besondere gegeneinander, nicht zum Ganzen; die Glieder sind selbst wieder Ganze«.⁹⁶ An anderer Stelle heißt es bei Hegel: »jeder Zweig ist eine neue Pflanze und nicht etwa wie im tierischen Organismus nur ein vereinzelttes Glied«.⁹⁷

Im Gegensatz zum Tier gilt die Pflanze also nicht als Individuum, sondern als ein Aggregat aus selbständigen Teilen (»Dividuum«). 1822 bemerkt C.F. Heusinger: »Die Uridee der Pflanze stellt sich uns dar als zwei neben einander liegende Kugeln, die des Thiers als zwei ineinander liegende Blasen«.⁹⁸ C.H. Schultz-Schultzenstein schreibt 1843 über das Wachstum der Pflanzen, es sei »unbegrenzt und kann in's Unendliche fortgehen; das Wachstum eines Baumes, eines wuchernden Grases ist niemals abgeschlossen«.⁹⁹ Das Wachstum der Tiere habe dagegen »eine bestimmte Grenze« und die Körpergestalt erscheine »vollkommen abgeschlossen«. Carus sieht die Pflanzen als eine »Vielheit von Einheiten«; sie sei eigentlich »Stückwerk« und ohne inneres Zent-

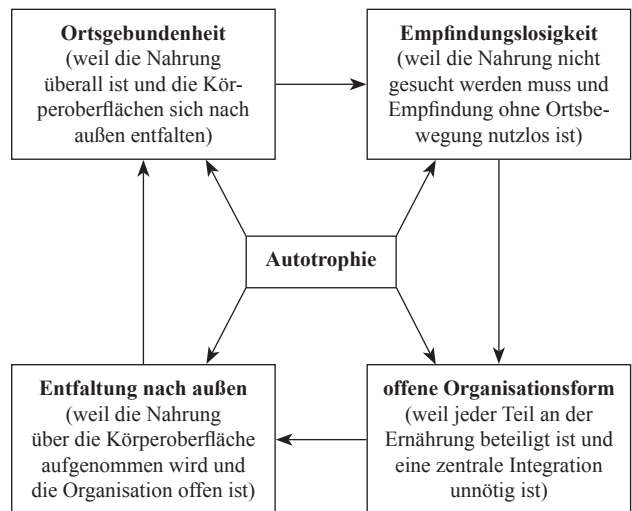


Abb. 376. Ein Bündel charakteristischer Merkmale von Pflanzen und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen.

rum wie ein Tier, ihr fehle damit »Einheit und Ganzheit«. ¹⁰⁰ G.T. Fechner erläutert und kritisiert einen derartigen Standpunkt 1848 in einem Vergleich: »wenn die Thiere monarchische Bienenstöcke sind, sind die Pflanzen republikanische Ameisenhaufen. Eine Republik hat aber so gut ihre Einheit als eine Monarchie«. ¹⁰¹ Die Organisationsform der Tiere vergleicht Fechner weiter mit einem nach innen eingestülpten Sack, der auf Sinnesorgane zum Kontakt mit der Außenwelt angewiesen ist; die Pflanze sei dagegen ein nach außen umgewendeter Sack, dessen ganze Oberfläche der Empfindung fähig ist und daher keiner besonderer Sinnesorgane bedarf. ¹⁰² Denselben politischen Vergleich wie Fechner zieht 1894 E. Haeckel: Er fasst eine Pflanze als »republikanischen Zellenstaat« auf und setzt sie ab von dem »centralisierten monarchischen Zellenstaat der Metazoen«. ¹⁰³

In vielen Variationen wird im 19. Jahrhundert das besondere Verhältnis der Teile zum Ganzen des Organismus in einer Pflanze, das in dessen geringerer Integration besteht, beschrieben. Bei M.J. Schleiden heißt es 1849: »Die Pflanze will mit ihrer Formbildung dem Spiel der Mannigfaltigkeit dienen, sie ist äusserlich, ihre Individualität daher weder beabsichtigt noch geschützt. Das Thier bildet sich nach Zweckgesetzen, differenziert sich möglichst im Innern und strebt nach abgeschlossener Individualität gegen die Aussenwelt. Daher sind die Veränderungen und Umbildungen der Elementarorgane beim Thier unendlich grösser als bei den Pflanzen und die Individualität derselben fast null, während bei der Pflanze die Elementarorgane gerade am schärfsten individualisiert sind und die kaum festzuhaltende Individualität der Pflanze fast ganz in die Individualitäten der einzelnen Zellen zerfällt«. ¹⁰⁴ Auf der untersten Ebene der Organisation, der Zellen, konstatiert Schleiden also eine größere »Selbständigkeit« bei den Pflanzen als bei den Tieren: Bei diesen sei die Zelle »ganz in der Individualität des Ganzen untergegangen und aufgelöst, jeder Theil gilt daher nur im Zusammenhange mit dem andern etwas und lebt nur um dem Ganzen zu dienen«; bei den Pflanzen sei aber im Gegenteil »die Individualität des Ganzen zurückgesetzt gegen die des Elementarorgans und die ganze Pflanze scheint nur für und durch das Elementarorgan zu leben«. ¹⁰⁵ Pflanzen erreichen demnach also nicht die extreme Differenzierung zwischen den Organen, wie sie bei Tieren auftritt. Schleiden macht darauf aufmerksam, dass sich die Differenzierung der pflanzlichen Organe v.a. in zeitlicher Abfolge entfaltet: Die verschieden gestalteten Teile wie Blätter, Blüten und Früchte stehen bei vielen Pflanzen nicht gleichzeitig im Raum ihres Körpers nebeneinander wie bei den

Tieren, sondern entwickeln sich nacheinander. Die Pflanze befinde sich daher in »beständiger Metamorphose der Gestalt«. ¹⁰⁶ Es könnte ein Zusammenhang dieser ausgeprägten Zeitgestalt der Pflanzen mit ihrer Ortsgebundenheit und der daraus folgenden Abhängigkeit von den lokalen Bedingungen hergestellt werden; Schleiden tut dies allerdings nicht. Aus der besonderen Stellung der Zellen bei den Pflanzen leitet Schleiden auch die Berechtigung ab, die Lehre von den Pflanzenzellen zu einer eigenen botanischen Grunddisziplin zu machen. In seinem Lehrbuch steht diese gleichberechtigt neben der Morphologie und Organologie der Pflanzen.

Aus evolutionstheoretischer Sicht besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Fähigkeit zur Selbstständigkeit der Teile einer Pflanze (im Sinne einer Reproduktion durch Fragmentation; ↑Fortpflanzung) und ihrem im Vergleich zu Tieren geringeren Differenzierungsgrad. Denn wenn für einzelne Teile die Option der eigenen Reproduktion besteht, ist die Selektion in Richtung der Kooperation mit den anderen Teilen vermindert. In teleologischen Begriffen ausgedrückt, sind die Teile in der Pflanze nicht in dem Maße bloßes Mittel wie sie es im Tier sind (wie schon A. von Humboldt bemerkt; s.o.). In seiner einflussreichen Arbeit zur Evolution der Individualität von 1987 betont L. Buss besonders auch den Einfluss der starren Zellwände der Pflanzen und des Fehlens einer getrennten Keimbahn: Die flexiblen Zellen der Tiere ermöglichen die Bewegung der Zellen und damit die Festlegung eines komplexen (und geschlossenen) Körperbauplans in frühen Entwicklungsstadien. Die starren Zellwände der Pflanzen bedingen dagegen eine nur geringe Beweglichkeit der Zellen und verhindern eine starke embryonale Differenzierung des Körpers. Die eingeschränkte Beweglichkeit der Pflanzenzellen verhindert nach Buss auch eine Trennung in somatische und Keimbahn-Zellen, d.h. eine früh in der Individualentwicklung erfolgende Absonderung einzelner Zellen als Keimzellen, wie sie für Tiere typisch ist. Für die Entwicklung der Pflanzen ist im Gegensatz dazu eine *somatische Embryogenese* kennzeichnend, d.h. die Entwicklung von Keimzellen ausgehend von (apikalen) somatischen Zellen. Bei Pflanzen gibt es also keine vom Soma getrennte Keimbahn, und viele Körperzellen sind zur Erzeugung eines neuen Pflanzenindividuums in der Lage. Der reproduktive Konflikt zwischen den Teilen und dem Ganzen ist bei Pflanzen demnach stärker ausgeprägt als bei Tieren, die über eine abgetrennte Keimbahn verfügen, so dass jede Zelle ihre Reproduktion ausschließlich durch die Reproduktion des Gesamtorganismus befördern kann. Allerdings schränkt die

begrenzte Beweglichkeit der Pflanzenzellen auf der anderen Seite den Konflikt zwischen den Zellen bei Pflanzen ein.¹⁰⁷

Von einigen Autoren wird der Charakter der Teilbarkeit vieler Pflanzen, d.h. die Selbständigkeit ihrer Bausteine, dadurch zum Ausdruck gebracht, dass sie als »Metapopulation«¹⁰⁸ bezeichnet werden, die sich aus »Modulen« zusammensetzen (↑Morphologie; Population).

Vegetation

Die Pflanzenwelt eines Gebietes wird seit dem 18. Jahrhundert als »Vegetation« bezeichnet (abgeleitet aus lat. »vegetatio« »Belebung, belebende Bewegung«; mlat. »Wachstum«); im Deutschen etabliert sich der Ausdruck in dieser Bedeutung erst in den 1820er Jahren (Meyer 1822: »Flora des Königreichs Hannover oder Schilderung seiner Vegetation«).¹⁰⁹ Die ältere, seit dem 17. Jahrhundert geläufige Bedeutung »Wachstum (v.a. von Pflanzen)«¹¹⁰ bleibt bis ins 19. Jahrhundert erhalten. In ähnlichem Zusammenhang wie später »Vegetation« wird der Ausdruck *Flora* verwendet (↑Biogeografie).

Eine terminologische Unterscheidung zwischen »Flora« und »Vegetation« etabliert sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts. Nach J. Thurmman (1849) bezieht sich »Flora« lediglich auf die Enumeration der Arten eines Gebietes; »Vegetation« dagegen auf die Proportion (relative Häufigkeit) und Assoziation der Individuen verschiedener Arten.¹¹¹ Während also »Vegetation« den ökologischen Aspekt des Zusammenlebens von Pflanzen in Pflanzengemeinschaften betont, bezieht sich der Ausdruck »Flora« allein auf den taxonomischen Aspekt des Vorkommens von Pflanzensippen in einem Gebiet. Die Flora bildet, wie es F. Firbas 1939 formuliert, den »Bestand an systematischen Sippen« einer Region.¹¹²

vegetativ

Eine verschlungene Begriffsgeschichte verbirgt sich hinter dem Adjektiv »vegetativ«. In klassischen lateinischen Texten erscheint »vegetativa« selten und wird im Sinne eines Akts der Stärkung oder Belebung verwendet.¹¹³ Zur Bezeichnung des unteren Teils der Seele in der Zergliederung der Seele nach Aristoteles etabliert sich im Mittelalter der Ausdruck *vegetative Seele* (Beda Venerabilis?: »anima vegetativa«¹¹⁴; Albertus Magnus: »Una est anima in homine, cuius potentiae sunt vegetabilis, sensibilis, rationalis in una substantia fundata«¹¹⁵; Thomas von Aquin: »anima vegetativa«¹¹⁶). Noch bis ins 19. Jahrhundert findet

dieser Ausdruck in biologischen Argumentationen Verwendung.¹¹⁷ Zu den vegetativen Vermögen der Seele gehören nach klassischer Auffassung die Funktionen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, also die Vermögen, die neben den Tieren auch den Pflanzen zukommen.

Im 18. Jahrhundert wird jedoch gerade die Fortpflanzung von den vegetativen Vermögen ausgeschlossen, wie sich besonders am Begriff des *Vegetationsorgans* zeigt: Im Englischen erscheint die entsprechende Formulierung bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts (Martin 1735: »the Root is thus formed, and instructed with all its several Organs of Vegetation«¹¹⁸; Mawe & Abercrombie 1778: »leaves, defined to be the organs of vegetation«¹¹⁹). Im Französischen und Deutschen lässt sie sich erst seit der Mitte des 18. Jahrhunderts nachweisen (de Chevigny & Limiers 1752: »les organes de la végétation des Plantes«¹²⁰; Senebier 1782: »parenchyme, considéré comme l'organe de la végétation [bei Pflanzen]«¹²¹; dt. Übers. 1785: »Vom Zellgewebe, als einem Organ der Vegetation [...], worin die Zubereitung der Pflanzensäfte vollendet wird«¹²²; Wezel 1785: »Organe der Vegetation [beim Menschen]«¹²³). J.C. Reil bezeichnet 1802 ein Organ des Körpers (eines Menschen), »durch welches die Substanz erzeugt wird, von welcher Empfindung, Bewegung und Harmonie aller Verrichtungen des Körpers abhängt«, knapp als *Vegetationsorgan*.¹²⁴ Wenig später wird dieser Ausdruck in die Botanik übernommen (Weber & Mohr 1805).¹²⁵

Als Gegenbegriff etabliert sich seit dem 18. Jahrhunderts der Ausdruck *Sexualorgane* (Anonymus 1758: »organes sexuels [bei Insekten]«¹²⁶; als Übersetzung zu Swammerdam 1738: »organa genitalia«¹²⁷; Anonymus 1772: »sexual organs«¹²⁸; Blumenbach 1789: »Sexualorgane«¹²⁹). Später verbreitet sich v.a. der Ausdruck *Reproduktionsorgane* (de Pauw 1768: »les organes de la reproduction dans l'espece humaine«¹³⁰; Anonymus 1783: »Organs of Reproduction [bei Blütenpflanzen]«¹³¹; als Übersetzung für Linné 1774: »Visceribus Genitalibus«¹³²; Darwin 1800: »organs of reproduction [in plants]«¹³³; dt. Übers. 1801: »Reproduktionsorgane«¹³⁴; vgl. auch Anonymus 1786: »Fortpflanzungsorgan [eines Büffels auf Sumatra]«¹³⁵; als Übersetzung für Marsden 1784: »organ of generation«¹³⁶; Fibig 1791: »Fortpflanzungsorgane [bei Pflanzen]«¹³⁷).

Diese Terminologie etabliert sich im 19. Jahrhundert: A. Brongniart unterscheidet 1828 bei Pflanzen Reproduktionsorgane (»les organes de la reproduction« oder »organes reproducteurs«) und Vegetationsorgane (»les organes de la végétation«), die auf

das individuelle Wachstum bezogen sind.¹³⁸ H. Karsten zählt 1847 bei Palmen »Stamm«, »Wurzel« und »Blatt« zu den »Vegetationsorganen«; diese seien die »dem Einzelwesen eigenthümlichen, dasselbe zusammensetzenden Theile«. Er unterscheidet diese (wenn auch nicht sehr deutlich) von anderen, die er als die »zur Erhaltung und Fortpflanzung der Art bestimmte Organe« bezeichnet, nämlich die »Knospen«.¹³⁹ Parallel zu »Vegetationsorgan« etabliert sich die Rede von »vegetativen Zellen«, die sich u.a. 1873 bei J. Sachs findet¹⁴⁰; vegetative Zellen sind nach Sachs Zellen, die normalerweise nicht auf die Funktion der Fortpflanzung spezialisiert sind – eine Fortpflanzung durch vegetative Zellen ist aber definitorisch nicht ausgeschlossen.

Anders ist dies dagegen wenige Jahre später in dem Wortgebrauch bei A. de Bary, der an der Etablierung der Terminologie entscheidend beteiligt ist: Er verwendet seit 1877 vielfach den Ausdruck »Vegetationsorgan« und versteht darunter »die Gesamtheit derjenigen Organe, welche nicht Fortpflanzungsorgane sind, d.h. nicht der (ungeschlechtlichen oder geschlechtlichen) Keimbildung oder ihrer unmittelbaren Vorbereitung dienen, welche also die gesamten Arbeiten der Erhaltung des physiologischen Individuums übernehmen.«¹⁴¹ Die »vegetativen« Organe der Pflanzen grenzt de Bary von den »Fortpflanzungsorganen« ab.¹⁴² Eine »vegetative Fortpflanzung« – oder zumindest eine Fortpflanzung durch vegetative Organe – kann es im Rahmen dieser Terminologie also nicht geben.

Diese strenge Differenzierung wird aber wenige Jahre später wieder relativiert, insofern als »vegetative Vermehrung« die Art der Fortpflanzung bezeichnet wird, die ohne vorhergehende sexuelle Vereinigung von verschiedenen Organismen erfolgt, also die ungeschlechtliche Vermehrung durch die Abspaltung von Zellen oder Zellkomplexen. Je nachdem, ob die Zellen auf diese Funktion spezialisiert sind oder nicht, kann dann zwischen einer (gametischen) *Parthenogenese* und einer (agametischen) *Fragmentation* unterschieden werden (↑Fortpflanzung: Tab. 77). Das »Vegetative« wird also nicht mehr im Gegensatz zu dem Reproduktiven, sondern allein im Gegensatz zu dem Sexuellen bestimmt. Zu einem feststehenden Terminus wird der Ausdruck »vegetative Fortpflanzung« (engl. »vegetative reproduction«¹⁴³) seit Mitte des 19. Jahrhunderts.

In einem allgemeinen Sinn bleibt »vegetativ« aber immer auf das Pflanzliche im Gegensatz zum für die Tiere Typischen bezogen. Die Charakteristika der Tiere machen also den Unterschied und markieren den Gegenbegriff zum Vegetativen. Das Vegetative

kann dabei aber auch dasjenige bezeichnen, was die Tiere mit den Pflanzen gemeinsam haben. Vor diesem Hintergrund führt J.C. Reil 1807 den Ausdruck *vegetatives Nervensystem* ein, um damit den Teil des Nervensystems zu bezeichnen, der die Steuerung der für die Ernährung und Verdauung zuständigen Organe übernimmt (↑Empfindung).¹⁴⁴ Darauf aufbauend schlägt K.F. Burdach 1837 für eine allgemeine Terminologie vor, den Anteil des Lebens der Tiere und des Menschen, der sich »ohne Empfindung und willkürliche Bewegung« vollzieht, als den »vegetativen« anzusehen; er nennt diesen Anteil »unser pflanzliches oder vegetatives Leben« und grenzt ihn ab von den »animalen Thätigkeiten«, die unmittelbar auf die Seele bezogen seien.¹⁴⁵ Im Hinblick auf das Leben der Tiere und des Menschen trägt »vegetativ« aber vielfach eine pejorative Konnotation. So spricht H. Jonas 1974 im Zusammenhang einer Diskussion des Hirntodes als Todeskriterium beim Menschen von der »Sinnlosigkeit bloß vegetativer Fortexistenz«.¹⁴⁶

Botanik

»Botanik« ist ursprünglich die Bezeichnung für die Lehre der Heilkräuter. Der Wortstamm geht auf griech. ἄβοτάνη »Weide, Gras, Pflanze« zurück. Theophrast verwendet das Verb ἄβοτάνιζειν für die Tätigkeit des Jätens.¹⁴⁷ Latinisiert wird das Wort bei Plinius in der Form »botanismo« als Bezeichnung für die Tätigkeit des Gärtners¹⁴⁸ und bei mittelalterlichen Autoren, so bei Isidor von Sevilla, der ein »botanicum herbarium« kennt.¹⁴⁹ Neuzeitlich erscheint das Wort zuerst in der Form »Botanologicon« (1534) als Buchtitel eines Werkes zur Medizin des Dioskurides von Euricius Cordus.¹⁵⁰ Wenig später kommt ein »Botanicon« (1540) von T. Dorsten in Frankfurt heraus¹⁵¹ – eine Überarbeitung von E. Rösslins »Kreutterbuch von allem Erdtgewächs« (1533); in einer Liste gedruckter Werke aus dem Jahr 1555 erscheint es unter dem Titel »Botanica« (Constantin 1555: »Dorstenii Botanica.i.de herbis«¹⁵²). C. Bauhin verwendet spätestens seit 1590 den Ausdruck »Botanica«; er stellt ihn nicht selten parallel zu »Anatomica« (1590: vel Anatomica, vel Botanica¹⁵³; 1604: »Anatomica ac Botanica & publice & privatim docemus«¹⁵⁴). Seit 1620 erscheint der Ausdruck im Titel von Bauhins taxonomischen Schriften zur Einteilung der Pflanzen.¹⁵⁵ L. Cotgrave führt »botanique« als eigenes Lemma in seinem französisch-englischen Wörterbuch von 1611 und übersetzt es mit »Hearball; of, or belonging to hearbes, or, to skill in hearbs«.¹⁵⁶ In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts führen viele

Werke das Wort ›botanica‹ in ihrem Titel.¹⁵⁷ In die deutsche Sprache geht der Ausdruck im späteren 17. Jahrhundert ein. Aber erst mit C. von Linné avanciert ›Botanik‹ zum Titel für das Teilgebiet der Naturkunde, das die Erforschung der Pflanzen betrifft. In seiner ›Philosophia botanica‹ von 1751 definiert Linné die Botanik in diesem Sinne: »Botanica est scientia naturalis quae vegetabilium cognitionem tradit.«¹⁵⁸ Auf Linné geht auch die Kennzeichnung der Botanik als *scientia amabilis* (»amabilem scientiam«) zurück (1767).¹⁵⁹

Bereits im 16. Jahrhundert erscheint auch die Bezeichnung *Phytologie* (Tidicaeus 1582)¹⁶⁰, die auch heute noch manchmal vorgezogen wird, weil sie parallel zu ›Zoologie‹ gebildet ist¹⁶¹. C.G. Selle schreibt 1787: »Derjenige Theil der Physik, welcher sich mit den Kräften und Wirkungen der Pflanzen beschäftigt, ist bald *Physiologia plantarum*, bald Phytologie genannt worden. Der letztere Name ist der schickliste. Die Phytologie unterscheidet sich von der Botanik darinn, daß diese nicht die Kräfte und Wirkungen, sondern blos die Struktur der Pflanzen zum Gegenstande hat.«¹⁶²

Der böhmische Botaniker A. Zaluziansky à Zaluzian führt 1592 die Einteilung der Pflanzenkunde in einen allgemeinen und einen speziellen Teil ein.¹⁶³ Die ältere rein aufzählende Beschreibung von Pflanzen, wie sie für die Kräuterbücher der Renaissance kennzeichnend ist,¹⁶⁴ wird dabei um eine systematische Darstellung ergänzt, in der der allgemeine Bau und die Funktion der Pflanzenteile untersucht werden. In einer eng an Theophrast angelehnten Darstellung gliedert Zaluzian sein Werk in die Geschichte der Pflanzen, *Historia plantarum*, in der es um die Morphologie und Klassifikation der Pflanzen geht, und die Ursachen der Pflanzen, *De causis plantarum*, die physiologische Fragen betrifft. Ein ergänzender dritter Teil, *Methodus herbariae*, enthält darüber hinaus methodologische Grundsätze der Botanik.

Phykologie

Der Ausdruck ›Phykologie‹ (abgeleitet von griech. φυκος‹ »Tang, Seegras«) wird spätestens 1843 durch F.T. Kützing geprägt.¹⁶⁵ Der Gegenstand der Phykologie ist die wissenschaftliche Untersuchung der Algen, also einer Teilgruppe der Pflanzen. Die Phykologie ist damit eine Teildisziplin der Botanik. Eine andere Bezeichnung des Gegenstandes, die aber wegen der Verbindung eines lateinischen und griechischen Worthelementes vielfach abgelehnt wird, lautet *Algologie* (Mertens 1803; Anonymus 1803).¹⁶⁶

Das Wort ›Alge‹ (engl. ›algae‹¹⁶⁷) ist abgeleitet von lat. ›alga‹ »Seegras, Tang«.¹⁶⁸ Es kann sich im Lateinischen also allgemein auf im Wasser lebende Pflanzen beziehen. In den Kräuterbüchern der Renaissance werden die Algen meist ignoriert. Seit Ende des 16. Jahrhunderts (beginnend mit dem Werk von Zaluziansky à Zaluzian¹⁶⁹) werden die Algen meist zusammen mit den Farnen, Moosen, Flechten und Pilzen am Ende der Darstellung der Pflanzen abgehandelt.¹⁷⁰ Im System Linnés bilden die Algen eine Gruppe der ›Kryptogamen‹.

Sowohl das phylogenetische Verhältnis der Algen zu den Pflanzen (nicht alle Algen sind Pflanzen) als auch die innere Ordnung der Algen ist bis zur Gegenwart im Fluss.¹⁷¹ Grundlegend zur Klassifikation der höheren Algen ist noch immer die seit dem 19. Jahrhundert geläufige Einteilung in Braun-, Rot- und Grünalgen.¹⁷²

Zoophyt

Als ›Zoophyten‹ werden seit der Antike solche Organismen bezeichnet, die Eigenschaften von Pflanzen und Tieren miteinander verbinden, insbesondere heterotroph sich ernährend, aber nicht zur aktiven Ortsbewegung befähigten Lebewesen wie die Korallen.

Wortgeschichte

Der Ausdruck erscheint bereits vereinzelt in der Antike. Um das Jahr 50 nach Christus verwendet ihn Philon von Alexandrien, allerdings nicht zur Bezeichnung einer taxonomischen Gruppe, sondern im Sinne der Belebung (insbesondere der Fruchtbildung) von Pflanzen (»ζωοφύτew«).¹⁷³ Als ursprüngliche Quelle kommt auch Theophrast in Frage. In einem übertragenen Sinn erscheint der Ausdruck auch bei Plutarch am Ende des ersten nachchristlichen Jahrhunderts.¹⁷⁴ In dem später geläufigen biologischen Sinn verwendet Sextus Empiricus das Wort im zweiten bis dritten Jahrhundert nach Christus (bei ihm »ζωόφύτα«).¹⁷⁵ Anfang des fünften Jahrhunderts erscheint es bei Nemesios von Emesa¹⁷⁶, Anfang des siebten bei Isidor von Sevilla, bevor es sich in der Renaissance in den Schriften von Nikolaus von Kues (1444), C. Gesner (1551), P. Belon (1553), G. Rondelet (1555) und U. Aldrovandi (1606) findet.¹⁷⁷

Der lateinische Ausdruck *plantanimalia* wird meist auf die 1476 posthum erschienene Interpretation der aristotelischen Schriften durch T. Gaza zurückgeführt¹⁷⁸ – er findet sich aber wohl nicht in diesem Werk¹⁷⁹, sondern erscheint offenbar erst im 16. Jahrhunderts (zuerst wohl in den 1520er Jahren bei G.

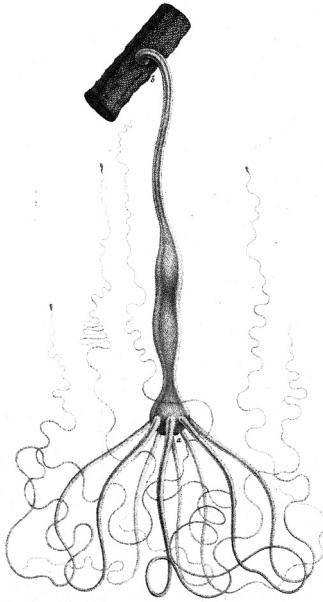


Abb. 377. Ein Süßwasserpolyp (aus Trembley, A. (1744). *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en terme de cornes*: Pl. 5, Fig. 1).

Budaeus¹⁸⁰, dann 1552 bei Wotton, 1553 bei Belon, 1555 bei Rondelet und 1558 bei Gesner¹⁸¹). In dem lateinischen Wort, das einen Austausch in der Reihenfolge der beiden Wortbestandteile gegenüber der antiken Überlieferung enthält, drückt sich eine neue Einordnung der Zoophyten aus: Sie werden nicht mehr als Tierpflanzen, sondern als Pflanzentiere, d.h. als Tiere angesehen, eine nach moderner (phylogenetischer) Taxonomie richtige Zuordnung.

Die deutschen Ausdrücke *Tierpflanzen* und *Pflanzentiere* erscheinen als Übersetzungen in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts (Anonymus 1717: »Zoophytum, ein Thiergewächs oder Thierpflanze«¹⁸²; Ludovici 1742: »Die Naturforscher haben die Schwämme unter die Zahl der Zoophytorum, der Thierpflanzen, das ist, solcher Gewächse, die gleich wie andere Thiere ein Leben haben sollen, gestellt«¹⁸³; Klein 1747: »Phytozoa oder Zoophyta, Pflanzen-Thiere, Thier-Pflanzen«¹⁸⁴; Anonymus 1753: »Thierpflanzen und Pflanzenthiere«¹⁸⁵; Anonymus 1754: »die Thierpflanzen und Pflanzenthiere, welche zugleich an der Natur der Thiere und der Pflanzen Antheil haben«).¹⁸⁶

Taxonomische Einordnung

Die Zoophyten oder Pflanzentiere bilden eine taxonomische Gruppe, in die solche Organismen aufgenom-

men werden, die weder zu den Pflanzen noch zu den Tieren gerechnet werden können. Dass es eine solche Gruppe gibt, erkennt schon Aristoteles an, wenn er bemerkt: »Bei manchen Gebilden im Meer kann man [...] streiten, ob es ein Tier oder eine Pflanze ist.«¹⁸⁷

Im Verlauf der Biologiegeschichte erfahren die Zoophyten, insbesondere die Korallen, eine sehr wechselhafte taxonomische Zuordnung: Zunächst werden sie zu den Pflanzen gestellt, so in der Antike durch Dioscurides und seit dem späten 16. Jahrhundert bis ins 18. Jahrhundert durch F. Imperato, A. Cesalpino, J.P. Tournefort und J. Ray.¹⁸⁸ E. Wotton stellt sie 1552 als eine eigene Abteilung auf.¹⁸⁹ In Aldrovandis zoologischer Enzyklopädie von 1606 stehen die Zoophyten in der (auf Aristoteles zurückgehenden) Gruppe der »Blutlosen«, zu der außerdem die Weichtiere, Schattiere, Krustentiere und Insekten gehören.¹⁹⁰ P. Boccone ordnet die Korallen aufgrund des Fehlens von Wurzeln 1671 den Mineralien zu.¹⁹¹ Die bis heute gültige taxonomische Zuordnung zu den Tieren geht auf J.A. Peyssonnel zurück, der die Organismen in ihrer natürlichen Umwelt in Nordafrika beobachten kann und in einem nur indirekt veröffentlichten Brief an die »Royal Society« in London aus dem Jahr 1750 davon berichtet.¹⁹² Mit der Bestätigung durch B. de Jussieu im Jahr 1742 findet die Zuordnung zu den Tieren allgemeine Anerkennung.¹⁹³ Monografische Behandlung erfährt die Gruppe der Zoophyten seit Ende des 17. Jahrhunderts.¹⁹⁴

Für G.W. Leibniz bildet das Vorhandensein der Zoophyten einen Beleg für das von ihm postulierte Kontinuitätsprinzip der Natur, nach dem alle Lebewesen eine einzige Kette von Formen bilden (»une seule chaîne«¹⁹⁵) und die abgegrenzten Klassen allein Ausdruck einer noch unzureichenden Kenntnis sind. Im Anschluss an den Hallenser Theologen J.F. Buddeus bezeichnet er die Zoophyten als *Pflanzen-Tiere* (»plant-animaux«).

Tierpflanzen und Pflanzentiere

Bereits von arabischen Gelehrten des 10. Jahrhunderts wird die Differenzierung zwischen *Tierpflanzen* oder *Zoophyten* (»zoophyta«; arab. »hayawān nabātī«) und *Pflanzentieren* oder *Phytozoen* (»phytozooa«; arab. »nabāt hayawānī«) eingeführt: Während erstere körperlich als Tier, seelisch aber als Pflanze angesehen werden (z.B. einige zur Selbstbewegung befähigten Schnecken oder Würmer), sei es bei letzteren umgekehrt (z.B. bei der Dattelpalme).¹⁹⁶

Mitte des 18. Jahrhunderts bemühen sich einige Autoren um eine Begründung der Abgrenzung von Zoophyten und Phytozoen. D. Diderot rechnet 1778 zu den Zoophyten (»animal-plant«) solche

Organismen, die ortsgebunden und zurückgezogen (»retourné«) wie eine Pflanze leben, z.B. die Süßwasserpolypen. Im Gegensatz dazu bewegen sich viele Phytozoen (»Plante-animal«) nach Diderot frei (im Wasser), seien aber durch ihre chemischen Eigenschaften von den Pflanzen unterschieden. Auch die fleischfressenden Pflanzen sind für Diderot Pflanzentiere.¹⁹⁷ Spätestens seit Ende des 18. Jahrhunderts verwischt sich diese terminologische Differenzierung wieder und ein Zoophyt wird zugleich auch als »Phytozoon« bezeichnet.¹⁹⁸ Für C.G. Ehrenberg ist ein Phytozoon ein einzelner Polyp innerhalb des Stocks eines Zoophyten.

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts greift G.R. Treviranus die Differenzierung auf: Die Tierpflanzen (Zoophyta) weisen nach Treviranus im Gegensatz zu den Pflanzentieren (Phytozoa) einen inneren Bau auf, der dem der Tiere ähnelt; äußerlich seien beide Gruppen dagegen den Pflanzen ähnlich. Zu ersteren rechnet er die Seeigel, Polypen, Medusen, Seefedern, Korallen, Schwämme und Infusionstierchen; letztere umfassen die Pilze, Algen, Flechten, Moose, Farne und einige Wasserpflanzen (Najaden).¹⁹⁹

Kuriosität und taxonomische Restegruppe

In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts bilden die Polypen des Süßwassers beliebte Studienobjekte. Ihre pflanzenartige Fortpflanzung durch Knospung wird in einem Brief aus dem Jahr 1702 durch A. van Leeuwenhoek beschrieben.²⁰⁰ Große Aufmerksamkeit erfahren die Beobachtungen und Experimente zu dem vielarmigen Süßwasserpolypen (*Hydra viridis*) durch A. Trembley in den 1740er Jahren.²⁰¹ Trembley beschreibt die Kontraktionsfähigkeit, Vermehrung und Regeneration der Polypen und sieht sie aufgrund ihrer Gestalt, Färbung und Lebensweise als eine neue Klasse von Organismen an, die zwischen den Pflanzen und Tieren steht.

In seinem System der Natur von 1735 ordnet C. von Linné die Organismen, die traditionell zu den Zoophyten gezählt werden, v.a. zu den Würmern (»Vermes«), einige aber auch zu den Pflanzen.²⁰² Später hält Linné es für möglich, dass neben den beiden Reichen der Pflanzen und Tiere noch ein drittes organisches Reich angenommen werden muss, in das er insbesondere die Pilze stellt und das er *Regnum chaoticum* nennt.²⁰³ Angeregt wird Linné dazu durch seine Korrespondenz mit O. von Münchhausen, der bereits vorher ein *Regnum Neutrum* oder *Mittelreich* fordert, das zwischen den drei Reichen der Mineralien, Pflanzen und Tieren liege und in das die Polypen, Korallen, Pilze und Flechten aufzunehmen seien.²⁰⁴

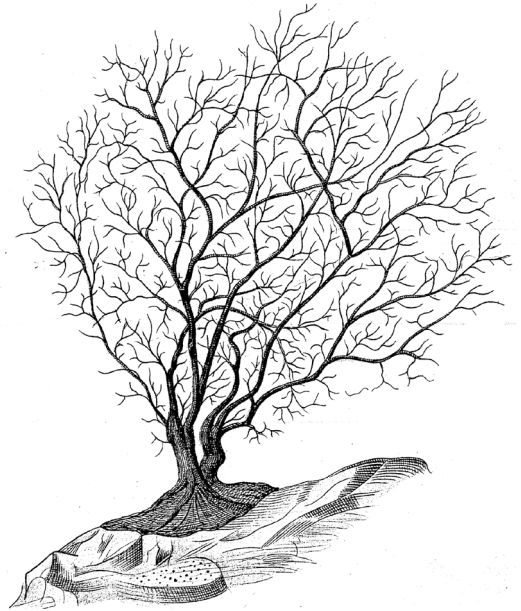


Abb. 378. Sponginskelett eines Schwammes der Art *Dendrilla rosea*, var. *typica* (aus Lendenfeld, R. von (1889). *A Monograph of the Horny Sponges: Pl. 45, Fig. 11*; vgl. ders. (1883). *Über Coelenteraten der Südsee, II. Mitteilung. Neue Aplysinidae. Z. wiss. Zool. 38(2), 234-313: Taf. X, Fig. 3*).

Auch in anderen taxonomischen Übersichten aus der Mitte des 18. Jahrhunderts werden zu den Zoophyten so unterschiedliche Gruppen wie die Hohltiere, Stachelhäuter, Schwämme und viele Algen gezählt.²⁰⁵ Zu Beginn des 19. Jahrhunderts identifiziert Cuvier die Zoophyten mit der vierten Abteilung (»division«) in seiner Einteilung des Tierreichs von 1817, den *Animalia radiata*.²⁰⁶ Eine wichtige taxonomische Unterteilung der Zoophyten nimmt R. Leuckart 1848 vor, indem er die Hohltiere (Coelenteraten) von den Stachelhäutern (Echinodermen) abtrennt (↑Taxonomie) – und damit einen entscheidenden Beitrag zur Auflösung des Taxons der Zoophyten leistet.²⁰⁷

Nachweise

- 1 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 337 (§337).
- 2 Aristoteles, *De part. anim.* 656a1ff.
- 3 Theophrast, *Historia plantarum*; ders., *De causis plantarum*.
- 4 Theophrast, *Historia plantarum* 1.3.1; vgl. Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 112ff.
- 5 Theophrast, *Historia plantarum* 1.1.9.
- 6 a.a.O.: 1.1.2.
- 7 Theophrast, *De causis plantarum* 2.19.5.
- 8 a.a.O.: 2.9.5-15.
- 9 Vgl. Riddle, J.M. (1985). *Dioscorides on Pharmacy and Medicine*.
- 10 Vgl. Stannard, J. (1980). The botany of St. Albert the Great. In: Meyer, G. & Zimmermann, A. (Hg.). *Albertus Magnus Doctor Universalis 1280/1980*, 345-372.
- 11 Vgl. Brunfels, O. (1530-36). *Herbarum vivae eicones* (dt. 1532-37); Bock, J. (1539). *Neu Kreutterbuch*; Fuchs, L. (1542). *De historia stirpium* (dt. 1543).
- 12 Cesalpino, A. (1583). *De plantis*.
- 13 Zaluziansky à Zaluzian, A. (1592). *Methodi herbariae libri tres*.
- 14 Bauhin, G. (1623). *Pinax theatri botanici*.
- 15 Jungius, J. (1678). *Isagoge phytoscopica*.
- 16 Grew, N. (1672/82). *The Anatomy of Plants*; Malpighi, M. (1675-79). *Anatomia plantarum*, 2Bde.
- 17 Ray, J. (1686-1704). *Historia plantarum*, 3 Bde.
- 18 Tournefort, J.P. de (1694). *Éléments de botanique*, 3 Bde.
- 19 Camerarius, R.J. (1694). *Epistula [...] de sexu plantarum*.
- 20 Lamarck, J.B. de (1803). *Histoire naturelle des végétaux*, 15 Bde.: I, 214.
- 21 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1975): 148 (II, 9); vgl. auch Singer, P. (1982). *Animal Liberation* (dt. *Befreiung der Tiere*, München 1982): 263.
- 22 Lamarck, J.B. de (1815-22). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, 7 Bde.: I, 23.
- 23 Schopenhauer, A. (1836/54). *Über den Willen in der Natur* (Sämtliche Werke, Bd. 3, Stuttgart & Frankfurt/M. 1962, 299-479): 391f.
- 24 Tupper, J.P. (1811). *An Essay on the Probability of Sensation in Vegetables*: 118.
- 25 Aristoteles, *Politica* 1256b.
- 26 Linné, C. von (1760). *Politia naturae* (dt. in Anker, J. & Dahl, S. (1938). *Werdegang der Biologie*, 274-279): 279.
- 27 Schultze, F. (1897). *Vergleichende Seelenkunde*, Bd. 1, 2. Abt.: 178.
- 28 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*; ders. (1753). *Species plantarum*, 2 Bde.
- 29 Hales, S. (1727). *Vegetable Statics*.
- 30 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*.
- 31 Saussure, T. de (1804). *Recherches chimiques sur la végétation*.
- 32 Moldenhawer, J.J.P. (1812). *Beiträge zur Anatomie der Pflanzen*; Schleiden, M. (1842-43). *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*, 2 Bde.
- 33 Knight, T.A. (1806). *On the direction of the radicle and germen during the vegetation of the seeds*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 96, 99-108.
- 34 Hofmeister, F.W.B. (1851). *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen* (Moose, Farnn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen.
- 35 Dutrochet, H.R.J. (1837). *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, 2 Bde.
- 36 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*. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 6, 102-112.
- 37 Sachs, J. (1865). *Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen*.
- 38 Mendel, G. (1866). *Versuche über Pflanzenhybriden* (Leipzig 1901); De Vries, H. (1901-03). *Die Mutationstheorie*, 2 Bde.
- 39 Strasburger, E. (1875). *Zellbildung und Zelltheilung*.
- 40 Humboldt, A. von (1805). *Essai sur la géographie des plantes*; Candolle, A. de (1820). *Essai élémentaire de géographie botanique*.
- 41 Warming, E. (1895). *Plantensamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi* (dt. *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*, Berlin 1896); Schimper, A.F.W. (1898). *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*.
- 42 Engler, A. (1879-82). *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt*, 2 Bde.
- 43 Jungius (1678): cap. I: 3; Boerhaave, H. (1727/31). *Historia plantarum*: Prooem. 3.
- 44 Linné, C. [Föreläs. öf] *Fundamenta botanica*. Uppsala Universitets Bibliothek, handskriftsavdelningen: D75: d: 4; nach Müller-Wille, S. (1999). *Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78)*: 116.
- 45 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: Aph. 3.
- 46 Linné, C. von (1746). *Sponsalia plantarum* (in: *Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae*, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 64 (§II); vgl. Müller-Wille (1999): 120.
- 47 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 (1999): 130.
- 48 Fichte, J.G. (1796-97). *Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre*, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 24.
- 49 Moleschott, J. (1852). *Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe*: 100.

- 50 De Candolle, A.P. (1820). Géographie botanique. In: Cuvier, F. (ed.). Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 18, 359-422: 384.
- 51 Boerhaave (1727/31).
- 52 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bde. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 485 (X, 32).
- 53 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 15.
- 54 Blainville, H.M.D. de (1822). De l'organisation des animaux ou principes d'anatomie comparée, Bd. 1: xl.
- 55 Aristoteles, De gen. anim. 778b20-779a4; Ethica Nicomachea 1176a34f.; Ethica Eudemica 1216a3-5; Klages, L. (1929-36). Der Geist als Widersacher der Seele (Bonn 1981): 1081.
- 56 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (in: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4, Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318.
- 57 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 192.
- 58 Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 83.
- 59 Empedokles FVS 31 A 70; 31 B 117; vgl. Anaxagoras (Diels/Kranz) 59 A 117.
- 60 Platon, Timaios 77b.
- 61 Galen, De substantia (Opera omnia, 20 Bde., ed. C.G. Kühn, Leipzig 1821-33): IV, 765f.
- 62 Aristoteles, De an. 416a4; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 114; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 42.
- 63 Aristoteles, De an. 414af.; vgl. 410b22; 413a32-b2; De part. anim. 653b22f.
- 64 Aristoteles, De part. anim. 681a12-15; 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: 119.
- 65 Aristoteles, De an. 410b; vgl. 413a20-b4; De gen. anim. 731b4f.
- 66 Aristoteles, Hist. anim. 588b; vgl. De part. anim. 655b; De an. 413b
- 67 Theophrast, De causis plantarum 1.12.5; vgl. Regenbogen, O. (1940). Theophrastos von Eresos. Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswissenschaft, Suppl.-Bd. 7, 1354-1562: 1456; Wöhrle, G. (2010). „Dieselbe Seele der Art, wenn auch nicht der Zahl nach“ (Arist. *de An.* I 5.411b19ff.). Aristoteles und Theophrast über pflanzliches Leben. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 161-170: 165.
- 68 Genesis I, 11-25.
- 69 Stoicorum Veterum Fragmenta II, 530ff.; 458ff.; vgl. Stein, L. (1886). Die Psychologie der Stoa: 91.
- 70 Augustinus, De genesi ad litteram liber imperfectus (Migne, Patrologia Latina, Bd. 34, 219-246): 229 (V, 24); vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 101; 119.
- 71 Philon von Alexandria, De plantatione 155 (§ 13); vgl. Ingensiep (2001): 110.
- 72 Vgl. Nabielek (1998): 119.
- 73 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.
- 74 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: 290.
- 75 Crusius, C.A. (1745/66). Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiewien sie den zufälligen entgegengesetzt werden: 946 (§458).
- 76 Linné, C. von (1746). Sponsalia plantarum (in: Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 64.
- 77 Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI): 541; vgl. 568.
- 78 Kant, I. Opus postumum (AA): XXI: 196; XXII: 510; vgl. Ingensiep, H.W. (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: 103.
- 79 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 185.
- 80 Akerma, K. (2000). Wann beginnt ein menschliches Leben? Conceptus 33, 133-146: 138.
- 81 Wright, G.H. von (1998). In the Shadow of Descartes: 100.
- 82 Akerma (2000): 137.
- 83 Akerma, K. (2007). *Wir selbst*. Der Archimedische Punkt für eine willkürfreie Definition des Wortes »Lebewesen«. www.philosophieren.de (März 2007): 9f.
- 84 Singer, P. (1981). The Expanding Circle. Ethics and Sociobiology: 123; vgl. Ingensiep, H.W. (2004). Organismus und Leben bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 107-136.
- 85 Inagaki, K. & Hatano, G. (1996). Young children's recognition of commonalities between animals and plants. Child Developm. 67, 2823-2840.
- 86 Driesch, H. (1909). Philosophie des Organischen, 2 Bde.: I, 48; vgl. 2. Aufl. 1921: 40; ders. Driesch, H. (1919). Studien über Anpassung und Rhythmus. Biolog. Zentralbl. 39, 433-462: 462.
- 87 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 218; 220.
- 88 Aristoteles, De an. 424b.
- 89 Aristoteles, De longitudine et brevitate vitae 467a23 (VI).
- 90 Nicolaus Damascenus, De plantis (engl. Amsterdam 1989): 142.
- 91 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte

Muskel- und Nervenfasern, 2 Bde.: II, 435.

92 a.a.O.: 436.

93 Darwin, E. (1800). *Phytologia*: 2.

94 Candolle, A.-P. de (1813/19). *Théorie élémentaire de la botanique*: 15f.

95 Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 371 (§343); vgl. Höhle, V. (1988). *Hegels System. Der Idealismus der Subjektivität und das Problem der Intersubjektivität*: 322; Spahn, C. (2007). *Lebendiger Begriff, begriffenes Leben. Zur Grundlegung der Philosophie des Organischen bei G.W.F. Hegel*: 242.

96 Hegel (1817/30): 372.

97 Hegel, G.W.F. (1820/29). *Vorlesungen über die Ästhetik* (Werke, Bd. 13-15, Frankfurt/M. 1970): I, 183.

98 Heusinger, C.F. (1822). *System der Histologie, Erster Theil: Histographie, Erstes Heft: Einleitung oder Allgemeine Histologie*: 7.

99 Schultz [-Schultzenstein], C.H. (1843). *Die Anaphytose oder Verjüngung der Pflanzen*: 29.

100 Carus, C.G. (1846/51). *Psyche. Zur Entwicklungsgeschichte der Seele*: 111.

101 Fechner, G.T. (1848). *Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen*: 293; vgl. 2. Aufl. 1899: 221.

102 a.a.O.: 332; 362 (2. Aufl. 1899: 249).

103 Haeckel, E. (1894-96). *Systematische Phylogenie*, 3 Bde.: I, 287.

104 Schleiden, M.J. (1842-43/49). *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*: 64.

105 a.a.O.: 65.

106 a.a.O.: 64.

107 Buss, L.W. (1987). *The Evolution of Individuality*: 130f.

108 White, J. (1979). *The plant as a metapopulation*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145.

109 Thomson, J. (1727). *Summer. A Poem*: 440 (nach OED 1989); vgl. Meyer, G.F.W. (1822). *Flora des Königreichs Hannover oder Schilderung seiner Vegetation*; Behlen, S. (1823). *Clima, Lage und Boden in ihrer Wechselwirkung auf die Wald-Vegetation*; Wildbrand, J.B. (1824). *Uebersicht der Vegetation Deutschlands nach ihren natürlichen Familien*.

110 Vgl. Digby, K. (1661). *A Discourse Concerning the Vegetation of Plants*.

111 Vgl. Thurmann, J. (1849). *Essai de phytostatique*, 2 Bde.: I, 22.

112 Firbas, F. (1939). *Anhang. Pflanzengeographie*. In: *Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik*, 20. Aufl., 561-585: 561.

113 Apuleius, *Metamorphoses* 1.2.

114 *Auctor incertus* (Beda?), *Venerabilis Bedae Sententiae, sive axiomata philosophica ex Aristotele et aliis praestantibus collecta* (*Patrologia Latina*, Bd. 90): 967D.

115 Albertus Magnus, *Spec. nat.* 23; nach Eisler, R. (1899/1904). *Wörterbuch der philosophischen Begriffe*, Bd. 2: 324; vgl. auch Albertus Magnus (ca. 1265). *De animalibus* (ed. H. Stadler, 2 Bde., Münster 1916-20): II, 1095; 1323.

116 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: I, 78; ders., *De unitate intellectus*: cap. 1 co.; cap. 3 co.

117 Tyndall, J. (1879). *Fragments of Science*, vol. II: 243 (nach OED).

118 Martin, B. (1735). *The Philosophical grammar; Being a View of the Present State of Experimented Physiology, or Natural Philosophy*: 255.

119 Mawe, T. & Abercrombie, J. (1778). *The Universal Gardener and Botanist, or, a General Dictionary of Gardening*: [Folium].

120 Chevigny, S.D.V. de & Limiers, H.P. de (1752). *La science des personnes de cour d'épée et de robe*, Bd. 6: 344; vgl. Maty, M. (1752). *Journal britannique*: 206.

121 Senebier, J. (1782). *Mémoires physico-chymiques, sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les êtres des trois règnes de la nature, & sur-tout ceux du règne végétal*, Bd. 3: 358.

122 Senebier, J. (1785). *Physikalisch-chemische Abhandlungen über den Einfluß des Sonnenlichts auf alle drei Reiche der Natur und auf das Pflanzenreich insonderheit*, Bd. 3: 176.

123 Wezel, J.C. (1785). *Versuch über die Kenntniß des Menschen*, Bd. 2: 133.

124 Reil, J.C. (1802). *Ueber die Erkenntniß und Cur der Fieber. Besondere Fieberlehre*, Bd. 4. *Fieberhafte Nervenkrankheiten*: 11.

125 Weber, F. & Mohr, D.M.H. (1805). *Einige Worte über unsre bisherigen, hauptsächlich karpologisehen Zergliederungen von kryptogamischen Seegewächsen*. *Beiträge zur Naturkunde* 1, 204-346: 257.

126 Anonymus (Übers.). (1758). *Swammerdam, Sur une mert abeille dans le temps de sa ponte* (*Histoire des insectes, cinquième observation*). In: *Collection académique composée des mémoires, actes ou journaux des plus célèbres académies et sociétés*, Bd. 5: 317-344: 344.

127 Swammerdam, J. (1738). *Bybel der Nature, of historie der insecten*, Bd. 2: 14; 390; 456; 506; u.a.

128 Anonymus (1772). [Rez. Milne, C. (1772). *Institutes of Botany, part II*]. *The Monthly Review* 47, 267-274: 272.

129 Blumenbach, J.F. (1789). *Über den Bildungstrieb*: 103.

130 Pauw, C. de (1768). *Recherches philosophiques sur les Américains*, Bd. 1: 89; vgl. de Boyer Marquis d'Argens, J.-B. (1768). *Histoire de l'esprit humain*, Bd. 12: 327 (unter Bezug auf Pauw).

131 Anonymus (Transl.) (1783). Linné, C. von (1774). *A System of Vegetables According to their Classes, Orders, Genera, Species with their Characters and Differences*, vol. 1: 10; vgl. auch Bertholon (1786). *Analysts of a treatise concerning the influence of electricity on vegetables*. *The Edinburgh Magazine, or Literary Miscellany* 4, 345-354: 346.

132 Linné, C. von (1774). *Systema vegetabilium secundum classes ordines genera species cum characteribus et differentiis*, vol. 1: 8.

133 Darwin, E. (1800). *Phytologia; or The Philosophy of Agriculture and Gardening*, vol. 1: 515.

134 Darwin, E. (1801). *Phytonomie*, Bd. 1 (übers. v. E.B.G. Hebenstreit): 170.

- 135** Anonymus (1786). Von den Rejangs auf Sumatra nach Marsdens Geschichte dieser Insel, 3 Theil. In: Sprengel, M.C (Hg.). Beiträge zur Völker- und Länderkunde 6, 193-296: 231.
- 136** Marsden, M. (1784). The History of Sumatra: 95; vgl. Marsden, M. (1785). Natürliche und bürgerliche Beschreibung der Insel Sumatra in Ostindien: 131: »Zeugungs-glied«.
- 137** Fibig, J. (1791). Einleitung in die Naturgeschichte des Pflanzenreichs: 131.
- 138** Brongniart, A. (1828). Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles: 7.
- 139** Karsten, H. (1847). Die Vegetationsorgane der Palmen: 90.
- 140** Sachs, J. (1868/73). Lehrbuch der Botanik: 236 (Algen, Oedogonien).
- 141** de Bary, A. (1877). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne: 2.
- 142** a.a.O.: 4.
- 143** Coleridge, S.T. (1848). Hints Towards the Formation of a More Comprehensive Theory of Life (ed. S.B. Watson): 73; [Bennett, A.W. & Murray, G.] (1881). A reformed system of terminology in Cryptogames. Bot. Gaz. 6, 164-165: 164.
- 144** Reil, J.C. (1807). Über die Eigenschaften des Ganglien-Systems und sein Verhältniss zum Cerebral-Systeme. Arch. Physiol. 7, 189-254: 229; vgl. Ackerknecht, E.H. (1974). The history of the discovery of the vegetative (autonomic) nervous system. Med. Hist. 18, 1-8: 3; Clarke, E. & Jacyna, L.S. (1987). Nineteenth-Century Origins of Neuroscientific Concepts: 315; Ingensiep, H.W. (2006). Leben zwischen „Vegetativ“ und „Vegetieren“. Zur historischen und ethischen Bedeutung der vegetativen Terminologie in der Wissenschafts- und Alltagssprache. NTM 14, 65-76: 69.
- 145** Burdach, K.F. (1837). Anthropologie für das gebildete Publicum: 5; vgl. 2. Aufl. 1847: 259 (§130).
- 146** Jonas, H. (1974). Against the stream, dt.: Gegen den Strom. In: ders. (Hg.). Technik, Medizin und Ethik. Zur Praxis des Prinzips Verantwortung (Frankfurt/M. 1985), 224-241: 224; vgl. Ingensiep, H.W. (2004). Vom „Vegetieren“ zu „Human Vegetables“. Zur Herkunft und Ambivalenz der Pflanzenmetaphorik in der Bioethik. Ethik Jahrbuch 2004, 48-55; ders. (2006); 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: 133f.
- 147** Theophrast, De causis plantarum 3.20.9.
- 148** Plinius, Naturalis historia 18, 169.
- 149** Isidor, Origines: 4, 10, 4.
- 150** Euricius Cordus (1534). Botanologicon.
- 151** Dorstenius, T. (1540). Botanicon, continens herbarum, aliorumque simplicium, quorum usus in medicina est, descriptiones, & iconas ad vivum effigiatas: ex praecipuis tam Grecis quam Latinis authoribus jam recens concinnatum. Additis etiam, quae neotericorum observationes & experientiae vel comprobant denuo, vel nuper invenerunt; vgl. Roth, F.W.E. (1902). Die Botaniker Eucharius Rösslin, Theodor Dorsten und Adam Lonicer 1526-1586. Zentralblatt für Bibliothekswesen 19, 271-286; 338-345.
- 152** Constantin, R. (1555). Nomenclator insignium scriptorum, quorum libri extant: 163.
- 153** Bauhin, C. (1590). De Corporis humani fabrica libri IIII: [Präfatio].
- 154** Bauhin, C. (1604). Institutiones anatomicae corporis virilis et muliebris historiam exhibentes: [Ad lectorem asclepiadeum]
- 155** Bauhin, C. (1620). Prodromus theatri botanici; ders. (1623). Pinax theatri botanici.
- 156** Cotgrave, L. (1611). A Dictionarie of the French and English Tongue.
- 157** Vgl. z.B. Parkinson (1640). Theatrum botanicum; Montalbani, O. (1657). Bibliotheca botanica; Chiflet, J.-J. (1658). Liliun Francicum, veritate, historica, botanica et heraldica illustratum; Major, J.D. (1665). Dissertatio botanica; Morison, R. (1669). Praeludia botanica; vgl. Möbius, M. (1944). Wie sind die Bezeichnungen Zoologie, Botanik und Mineralogie entstanden? Jen. Z. Med. Naturwiss. 77, 216-229: 222.
- 158** Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 1.
- 159** Linné, C. von (1767). Systema naturae, Bd. 2 (12. Aufl.): 10.
- 160** Tidicaeus, P. (1582). Phytologia generalis; Burdach, C.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 54 (§168).
- 161** Vgl. Walter, H. (1946-63). Einführung in die Phytologie, 4 Bde.
- 162** Selle, C.G. (1787). Studium physico-medicum oder Einleitung in die Natur- und Arzneiwissenschaft: 154.
- 163** Zaluziansky a Zaluzian, A. (1592). Methodi herbariae libri tres.
- 164** Vgl. Brunfels, O. (1532-37). Contrafayt Kreüterbuch; Bock, H. (1539/77). Kreütterbuch; Fuchs, L. (1543). New Kreuterbuch.
- 165** Kützing, F.T. (1843). Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange; vgl. Harvey, W.H. (1846-51). Phycologia britannica, or a History of British Sea-Weeds.
- 166** Mertens [1803]. [Brief an Treviranus]. In: Treviranus, G.R. (1803). Biologie, Bd. 2: 151; Anonymus (1803). [Rez. Turner, D. (1802). A Synopsis of the British Fuci, 2 vols.]. Allg. Lit. Zeit. 1803 (Nr. 328), 417-423; 425-432: 417 [in dem rezensierten Werk offenbar nicht!]; Agardh, C.A. (1829). Einige Bemerkungen über Hr. Dr. Meyen's kritische Beiträge zum Studium der Süßwasser-Algen. Flora 14, 209-225: 209; Landsborough (1849). British Seaweeds: Pref. 3 (nach OED 1989); Dangeard, P. (1923). Traité de l'algologie. Introduction à la biologie et à la systématique des algues; Ettl, H. (1980). Grundriß der allgemeinen Algologie.
- 167** Turner, W. (1551). Herbal (Collen 1568): 110 (nach OED).
- 168** Sextus Turpilius (2. Jh. vor Chr.). Comici 23; Catull 64, 60; Vergil, Aeneis 7, 590.
- 169** Zaluziansky a Zaluzian (1592).
- 170** Ragan, M.A. (1998). On the delineation and higher-level classification of algae. Eur. J. Phycol. 33, 1-15.

- 171** Vgl. Prescott, G.W. (1951). History of phycology. In: Smith, G.E. (ed.). Manual of Phycology, 1-11; Papenfuss, G.F. (1955). Classification of the algae. In: A Century of Progress in the Natural Sciences, 115-224; Ragan, M.A. (1998). On the delineation and higher-level classification of algae. *Europ. J. Phycol.* 33, 1-16.
- 172** Lamouroux, J.V.F. (1813). Essai sur les genres de la famille des Thallasiophytes npon-articulées. *Ann. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 20, 21-47; 115-139; 267-293; Harvey, W.H. (1836). Algae. In: Mackay, J.T. (ed.). *Flora Hibernica*, vol. 2, 157-256.
- 173** Philon von Alexandrien, *De specialibus legibus* (ed. L. Cohn, Berlin 1906): 127 (2, 169); 260 (4, 217); vgl. Schiller, J. (1980). *Physiology and Classification*: 15.
- 174** Plutarch, *Quaestionum convivalium* VII, 2.
- 175** Sextus Empiricus, *Adversus dogmaticos libros quinque* (ed. H. Mutschmann, Leipzig 1914): 14 (I, 41); vgl. Schiller (1980): 15; Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. *Arch. Protistenk.* 148, 225-243.
- 176** Nemesios (5. Jh.). *De natura hominis* (ed. C.F. Matthaei, Halle 1802): 42, 3; vgl. Jäger, W.W. (1914). Nemesios von Emesa: 105; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 112.
- 177** Schiller (1980): 15.
- 178** Gaza, T. (1476). *Praefatio in libros de animalibus Aristotelis philosophi*; vgl. Gesner, C. (1558). *Historiae animalium liber III qui est de piscium & aquatiliu animalium natura*: 1066; Schiller, J. (1974). Queries, answers and unsolved problems in eighteenth century biology. *Hist. Sci.* 12, 184-199: 185.
- 179** Leuckart, R. (1875). Die Zoophyten. Ein Beitrag zur Geschichte der Zoologie. *Archiv für Naturgeschichte* 41, 70-110: 90; die Anwendung einer Schriffterkennungssoftware auf die digitalisierte Datei des Exemplars in der Bayerischen Staatsbibliothek brachte kein positives Ergebnis.
- 180** Stephanus (1572). *Thesaurus Graecae Linguae*, Bd. 1: 1390; Leuckart (1875): 89.
- 181** Wotton, E. (1552). *De differentiis animalium*: 341?; Belon, P. (1553). *De aquatilibus*: 432; Rondelet, G. (1555). *Libri de piscibus marinis*, Ps. 2. *Universae aquatiliu Historiae pars altera*: 107; Gesner (1558): 1066; vgl. Leuckart (1875): 88-90.
- 182** Anonymus (Übers.) (1717). *Pomet, P., Der aufrichtige Materialist und Specerey-Händler (Original: Histoire generale des drogues, 1694)*: 207.
- 183** Ludovici, C.G. (1742). Allgemeine Schatz-Kammer der Kauffmannschaft, Bd. 3: 121.
- 184** Klein, J.T. (1747). Zufällige Gedancken über ein obhandenes System vor die bisherige Steinartige See-Gewächse; nebst einem Abriss, wie selbige in begreifliche Ordnung zu bringen. *Versuche und Abhandlungen der Naturforschende Gesellschaft in Danzig* 1, 346-357: 346.
- 185** Anonymus (Übers.) (1753). *Donati, V., Auszug seiner Natur-Geschichte des Adriatischen Meers den Boden des Meers zu untersuchen, nebst Instrumenten in solcher Tiefe zu fischen; von Classen der Meerpflanzen, der Polyparen, der Thierpflanzen und Pflanzenthiere, oder Uebergang der Natur vom Pflanzenreiche zum Thierreiche.*
- 186** Anonymus (1754) (Übers.). *Herrn Franz Palazzo Akademische Vorlesung Von der Stufenfolge aller erschaffenen Dinge, und der Verbindung, darinne sie gegen einander stehen (aus den Opere fisico-mediche del Antonio Vallisnieri, Bd. II, 284ff.). Allgemeines Magazin der Natur, Kunst und Wissenschaften* 3, 250-280: 261; vgl. Halle, J.S. (1757-60). *Die Naturgeschichte der Thiere in systematischer Ordnung*, 2Bde.: I, 9f.; Reimarus, J.A.H. (1773). *Von der Natur und den Eigenschaften der Pflanzenthiere, oder der vielfachen Thiere. Anhang zu: Reimarus, H.S., Angefangene Betrachtungen über die besonderen Arten der thierischen Kunsttriebe.*
- 187** Aristoteles, *Hist. Anim.* 588b; vgl. *De part. anim.* 681a.
- 188** Imperato, F. (1599). *Dell'istoria naturale*: 713; vgl. Schiller (1980): 17f.
- 189** Wotton, E. (1552). *De differentiis animalium libri X.*
- 190** Aldrovandi, U. (1606). *De reliquis animalibus exan-guibus.*
- 191** Boccone, P. (1671). *Recherches et observations [...] dans l'Académie de l'Abbé Bourdelot*: 1-4.
- 192** Vgl. Réaumur, A. (1734-42). *Mémoire pour servir à l'histoire des insectes: Préface LXXIV*; Schiller (1980): 18.
- 193** Jussieu, B. de (1742). *De quelques productions marines qui ont été mises avec nombre de plantes et qui sont l'ouvrage d'un nombre d'insectes de mer. Mém. Acad. Sci.* 1742, 290.
- 194** Vgl. Ziegra, K. (1667). *De zoophytis*; Pallas, P.S. (1766). *Elenchus zoophytorum*; ders. (1787). *Charakteristik der Thierpflanzen*; Maratti, G.F. (1776). *De plantis zoophytis et lithophytis in mari mediterraneo viventibus*; Ellis, J. (1786). *The Natural History of Many Curious and Uncommon Zoophytes*; Esper, E.J.C. (1791-1809). *Die Pflanzen-thiere, 3 Theile.*
- 195** Leibniz, G.W. (1702). *Brief an Varignon (Philosophische Schriften, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266)*: 264.
- 196** Fārābī, Abū Nasr (10. Jh.), *Risāla fī ada al-hayawān wa-afālihā wa-qawāhā (Traité philosophiques par al-Kindī – al-Fārābī – Ibn Bajjah – Ibn Ady, ed. A. Badawi, Benghazi 1973, 65-107)*: 91, 4; vgl. Nabeelek, R. (1998). *Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.)*. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 88-160: 119.
- 197** Diderot, D. (1778). *Éléments de physiologie (Euvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516)*: 301.
- 198** Modeer, A. (1786). *Bibliotheca helminthologica, seu enumeratio auctorum qui de vermibus scilicet cryptozois gymnodelis tustaceis atque phytozois tam vivis quam petrificatis scripserunt*; Necker, N.J. de (1790). *Phytozoologie philosophique*; Goldfuß, G.A. (1817). *Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres. Omne vivum ex ovo*: 25; Ehrenberg, C.G. & Hemprich, F.W. (1829). *Symbolae physicae, Evertebrata excl. Insecta, I. Phytozoa: Tab. I et II.*
- 199** Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*, Bd. 1: 404ff.
- 200** Leeuwenhoek, A. van (1702). *Brief vom 25.12.1702. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 23, 1304-1311; vgl. Dobell, C. (1932/58). *Antoni van Leeuwenhoek and his "Little Animals"*: 281.

- 201** Trembley, A. (1743). Observations and experiments upon the freshwater polypes. *Philos. Trans.* 467; ders. (1744). Mémoire pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes; vgl. Dawson, V.P. (1987). Nature's Enigma. The Problem of the Polyp in the Letters of Bonnet, Trembley and Réaumur.
- 202** Linné, C. von (1735). *Systema naturae*: [10].
- 203** Linné, C. von (1767). *Mundus invisibilis*. In: *Amoenitates Academicae seu Dissertationes variae physicae, medicae botanicae*, Bd. 7 (Erlangen 1789), 385-408.
- 204** Münchhausen, O. von (1765-66). *Bibliotheca botanico-oeconomica*. Des Hausvaters Botanische, Physikalische und Oekonomische Bibliothek, Zweyter Theil; vgl. Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. *Arch. Protistenk.* 148, 225-243.
- 205** Vgl. z.B. Pallas, P.S. (1766). *Elenchus zoophytorum*.
- 206** Cuvier, G. (1817/36). *Le règne animal distribué d'après son organisation*, 3 Bde.: I, 31.
- 207** Leuckart, R. (1848). Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere.

Literatur

- Meyer, E.H.F. (1854-57). *Geschichte der Botanik*.
- Sachs, J. (1875). *Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860*.
- Möbius, M. (1937). *Geschichte der Botanik*.
- Möbius, M. (1944). Wie sind die Bezeichnungen Zoologie, Botanik und Mineralogie entstanden? Ein Beitrag zur Geschichte der Naturwissenschaft. *Jenaische Z. Med. Naturwiss.* 77, 216-229.
- Mägdefrau, K. (1973/92). *Geschichte der Botanik*.
- Morton, A.G. (1981). *History of Botanical Science*.
- Greene, E. (1983). *Landmarks of Botanical History*, 2 vols.
- Wagenitz, G. (1996/2003). *Wörterbuch der Botanik*. Die Termini in ihrem historischen Zusammenhang.
- Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. *Arch. Protistenk.* 148, 225-243.

Phylogenese

Das Wort ›Phylogenese‹ (von griech. ›φῶλον‹ »Geschlecht, Familie, Stamm«) erscheint zuerst 1866 bei E. Haeckel. Er versteht unter der ›Phylogenie‹ die »Entwicklungsgeschichte der Stämme« in der Gegenüberstellung zur »Ontogenie«, der individuellen Entwicklung eines Organismus.¹ Die Formen ›Phylogenie‹, ›Phylogenese‹ und ›Phylogenesis‹ erscheinen bei Haeckel nebeneinander.² Unter einem Stamm versteht Haeckel dabei »die Summe aller derjenigen Organismen-Formen, welche, wie z.B. alle Wirbelthiere oder alle Coelenteraten, von einer und derselben Stammform ihren gemeinsamen Ursprung ableiten«.³ Meist werden die Ausdrücke ›Phylogenie‹ und ›Phylogenesis‹ synonym verwendet. P. Sylvester-Bradley schlägt 1951 vor, sie in der Weise voneinander zu unterscheiden, dass sich erstere (»phylogeny«) auf die »Geschichte«, letztere (»phylogenesis«) auf den »Prozess« der Evolution des Lebens beziehen soll.⁴

Das wissenschaftliche Studium der Phylogenese der Organismen wird seit Ende des 19. Jahrhunderts (offenbar ausgehend von der Botanik) als **Phylogenetik** bezeichnet (Schmitz 1878: »das Gebiet einer besonderen poetischen Disziplin der Phylogenetik« im Gegensatz zu einer »exakten Naturwissenschaft«⁵; Sachs 1894: »die richtige Auffassung des natürlichen Systems oder der Phylogenetik«⁶; engl.: Wheeler 1899: »phylogenetics«⁷; für die Zoologie: Naef 1913⁸). Aber auch der Ausdruck ›Phylogenie‹ wird nicht nur auf die Geschichte der Abstammung verschiedenartiger Organismen, sondern auch auf die Lehre dessen bezogen (Meyer 1926: »Historisch-kausale Biologie«⁹).

Antike

Die Vorstellung einer Phylogenese enthält ein dynamisches Bild der Natur, insofern in ihr die Annahme der Entstehung neuer Formen von Organismen in der zeitlichen Entwicklung der Erde enthalten ist. Weil in der alltäglichen Erfahrung eine Konstanz und keine Veränderung der Arten zu beobachten ist, eine Dezendenz der Organismen verschiedener Arten sich also nur erschließen lässt, ist der vorwissenschaftlichen Erfahrung die Vorstellung der Phylogenese eher fremd. Allenfalls in den bei vielen Völkern verbreiteten totemistischen Praktiken kann ein Glaube an eine Blutsverwandtschaft zwischen Mensch und Tier identifiziert werden.¹⁰

Die Phylogenese ist der Prozess der Abstammung von Organismen verschiedener Arten voneinander. Über die Phylogenese bilden alle bekannten Organismen auf der Erde eine Verwandtschaftsgruppe.

Hybride (Plinius um 79) 74
 Verwandtschaft (16. Jh.) 62
 Transformation (Bacon 1627) 36
 Stammbaum (Miracelius 1639) 64
 Stammlinie (Anonymus 1654) 72
 Zwischenarten (Buffon 1753) 63
 Zwischenglieder (Bonnet 1764) 63
 Zwischenformen (Arnaud & Suard 1764) 62
 Stammart (von Münchhausen 1767) 71
 Baum des Lebens (Leuckart 1819) 66
 missing link (Chambers 1844) 63
 Divergenz (Darwin 1859) 52
 netzartige Verwandtschaft (Lederer 1860) 74
 Phylogenese (Haeckel 1866) 34
 monophyletisch (Haeckel 1866) 69
 polyphyletisch (Haeckel 1868) 71
 Phylogenetik (Schmitz 1878) 34
 Stammbusch (Hagen 1900) 69
 Chimäre (Winkler (1908) 75
 genealogisches Netzwerk (O. Hertwig 1916) 74
 Stammstrauch (Fleischmann 1926) 69
 Anabolie (Sewertzoff 1927) 61
 Archallaxis (Sewertzoff 1927) 61
 Stammbaum (Ekman 1930) 73
 Deviation (Sewertzoff 1931) 61
 Typogenese (Woltereck 1932) 59
 retikuläre Evolution (Huxley 1936) 75
 Quantenevolution (Simpson 1944) 59
 monophyletisch [Kladistik] (Hennig 1950) 69
 Typolyse (Schindewolf 1950) 59
 Typostase (Schindewolf 1950) 59
 Monophylum (Hennig 1953) 70
 phylogenetisches Netz (Grant 1953) 74
 Gradualismus (Huxley 1957) 59
 Saltationismus (Mayr 1960) 60
 geschlossene Abstammungsgemeinschaft (Möhn 1961) 71
 paraphyletisch (Hennig 1962) 71
 polyphyletisch [Kladistik] (Hennig 1965) 71
 Holophylie (Ashlock 1971) 70
 durchbrochenes Gleichgewicht (Eldredge & Gould 1972) 60
 Intertaxa (Wagner 1983) 76
 LUCA (Forterre 1997) 77

Auch dem in der griechischen Antike verbreiteten Bild der Welt als ein statisches und harmonisch geordnetes Gefüge ist ein biologisches Entwicklungsdenken weitgehend fremd. Selbst der platonische Demiurg erzeugt seine Welt nach ewigen und vollkommenen Ideen, die vor seinem Schaffen bereits vorhanden sind. Und auch die antiken Ansätze einer Selektionstheorie, wie sie bei Empedokles oder Lukrez vorliegen, (↑Selektion) sind noch dadurch gekennzeichnet, dass sie weitgehend von einer Konstanz der Arten ausgehen und nicht die Entstehung des Neuen, sondern nur die Bildung vorgegebener

harmonischer Figuren kennen. Transmutationen, d.h. Übergänge von Organismen einer Art in solche einer anderen, werden in der Antike nur sehr vereinzelt diskutiert (bei Pflanzen z.B. von Theophrast¹¹ oder in dem pseudo-aristotelischen ›Liber de plantis‹ mit der Umwandlung von wildem Thymian in Minze¹²).

Eine grundsätzliche Unvereinbarkeit der Evolutionstheorie mit der antiken Ideenlehre besteht allerdings nicht, denn zumindest Aristoteles' Aussagen über die Ewigkeit der Arten können so interpretiert werden, dass sie sich nicht auf die körperlichen Strukturen von Organismen empirischer Arten beziehen, sondern auf eine Art im Sinne eines intelligiblen *eidos* (↑Evolution).¹³ Arten könnten danach also als Typen entstehen und vergehen, auch wenn sie für sich jeweils konstant und unveränderlich sind. Aristoteles' Essenzialismus ist also durchaus mit der Veränderlichkeit von Organismen in der Folge der Generationen in Einklang zu bringen (Balme 1972: »There is nothing in Aristotle's theory to prevent an ›evolution of species‹, i.e., a continuous modification of the kinds being transmitted. But he had no evidence of evolution«¹⁴). J.G. Lennox (1988) sieht bei Aristoteles einen nicht-typologischen, »teleologischen Essenzialismus« verwirklicht, der die Konstanz der Arten, in Übereinstimmung mit evolutionstheoretischen Entwürfen, als Ergebnis der Anpassung an ihre konstante Umwelt deutet.¹⁵ Es ist eine in den aristotelischen Schriften verbreitete Argumentationsfigur, die Eigenschaften von Lebewesen ausgehend von ihrer Lebensweise und ihrer Umwelt zu erklären (↑Anpassung). Ein Wandel der Arten ist im Rahmen eines solchen Ansatzes durchaus denkbar, wenn die Umwelt als veränderlich gesehen würde – aber gerade dies ist bei Aristoteles nicht der Fall.¹⁶ Eine zentrale theoretische Bedeutung kommt der Konstanz der Arten im Rahmen der aristotelischen Biologie zu, weil über die postulierte zyklische Reproduktion des immer Gleichen die Ewigkeit einer Bewegung vorliegt, die der immer gleichen Bewegung der göttlichen Gestirne entspricht und die damit eine Transzendierung der individuellen Sphäre ermöglicht. Aristoteles bringt diesen Zusammenhang auch dadurch zum Ausdruck, dass er sagt, es würden nicht allein Menschen immer wieder Menschen hervorbringen, sondern vielmehr Menschen und die Sonne würden immer wieder Menschen hervorbringen, und ebenso bei den anderen Lebewesen.¹⁷ Die Sonne fungiert in dieser Darstellung als das (kosmische) Bewegungsprinzip, das Ewigkeit durch nicht endende Rekursivität garantiert.¹⁸

Ausdrücklich hält Aristoteles eine vereinzelt Entstehung neuer Arten durch Paarung von Organismen verschiedener Arten für möglich (↑Art). Er stellt

insbesondere das bereits vor ihm verwendete Sprichwort »Libyen bringt immer etwas Neues hervor« in diesen Zusammenhang. Die Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung ist nach Aristoteles besonders in den trockenen Gebieten Afrikas möglich, weil hier ein Zusammentreffen verschiedenartiger Tiere an den Wasserstellen erfolgt.¹⁹ Von einigen Tieren sagt Aristoteles ausdrücklich, sie seien aus der Vermischung von Tieren verschiedener Abstammung entstanden (»γίγεται δὲ καὶ ἄλλα ἐκ μίξεως μὴ ὁμοφύλων«).²⁰ Die Paarung zwischen Tieren der gleichen Art (»ὁμογενέσιν«) ist nach Aristoteles zwar naturgemäß (»κατὰ φύσιν«), es gebe aber auch Paarungen von Tieren verschiedener Arten (»εἰδῶν«), wenn diese der Größe nach gleich seien und eine gleiche Trächtigkeitsdauer hätten.²¹

Die beschriebenen Ereignisse eines Artenübergangs stellen aber doch Ausnahmefälle dar. Von einer allgemeinen Theorie der Transformation bleiben die antiken Vorstellungen daher weit entfernt, und es erscheint überzogen, Aristoteles' Diskussion von vereinzelt Fällen der Bastardisierung als Vorläufer der Evolutionstheorie zu werten.²² Erst das christliche Schöpfungsmotiv kann als ein radikaler Einbruch eines Denkens in dynamischen Prozessen in die Statik des antiken Weltbildes gewertet werden.²³ Nach christlicher Vorstellung, wie sie sich z.B. bei Augustinus zeigt, hat die Erde von Gott die Kraft zur Schöpfung von Organismen erhalten (↑Urzeugung) und kann somit neue Formen hervorbringen, die nicht von Anfang an vorhanden waren.²⁴

Stufenleiter der Wesen

Das antike Motiv, das am weitesten dem späteren Konzept der Phylogeneses entspricht, ist die Vorstellung einer Stufenleiter der Lebewesen (*scala naturae*).²⁵ Die platonische Rede von einer Graduierung des Seienden gemäß seiner relativen Nähe zum Vollkommenen wird bei Aristoteles zu einer Stufenhierarchie vom Bereich des Leblosen zum Lebenden und innerhalb der Lebewesen selbst. In einer berühmten Passage heißt es bei Aristoteles: »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. Und der Übergang von ihnen zu den

Tieren ist stetig, wie schon gesagt wurde (eben erst). Bei manchen Gebilden im Meere kann man nämlich streiten, ob es ein Tier oder eine Pflanze ist.²⁶ Solche Stufenleiterlehren, in die dann auch die Engel einbezogen werden, erfreuen sich im christlichen Mittelalter besonderer Beliebtheit und rufen zahlreiche theologische Kontroversen hervor.

Neuzeit: Dynamisierung des Weltbildes

Der eigentliche Ursprung der Vorstellung einer Phylogeneses der Lebewesen hängt mit der Dynamisierung des Weltbildes zusammen, die in der Frühen Neuzeit erfolgt. Dem Aufbruch zu Entdeckungen neuer Welten folgt eine Entgrenzung der Vorstellungen von Raum und Zeit. Es wird ein Denken in Zeiträumen ermöglicht, das auch die Annahme einer langfristigen Veränderung der Lebewesen auf der Erde möglich macht.

Parallel zu dieser Dynamisierung des Weltbildes vollzieht sich eine allmähliche Säkularisierung der Schöpfungsvorstellung. Ein erster und entscheidender Schritt besteht dabei in der Annahme nicht nur einer Schöpfungsphase, sondern mehrerer in der Erdgeschichte. Das Vorkommen von Menschen in der Neuen Welt kann damit auf einen eigenen Schöpfungsakt zurückgeführt werden und muss nicht als eine Wanderung der Nachfahren Adams und Evas aus dem Nahen Osten erklärt werden. Gleiches wurde für die Tiere angenommen. I. de La Preyère in seiner Schrift über die voradamitischen Menschen (»Praeadamitae«) und A. van der Myl vertreten Mitte des 17. Jahrhunderts diese Thesen.²⁷

Die Flut an neuen Beschreibungen von Arten aus der ganzen Welt, die mit den Forschungsreisen im 17. und 18. Jahrhundert einhergeht, führt zu einer Verwischung mancher zuvor scharf gezogener Grenzen und legt eine Anwendung des alten *Prinzips der Fülle* (»principle of plenitude«²⁸) nahe, dem zufolge – zumindest in einer Lesart – jede mögliche Form auch realisiert ist, also alle bestehenden Formen durch Zwischenformen miteinander verbunden sind.

Phylogeneses und Artbegriff

Voraussetzung für eine Theorie der Phylogeneses ist die Vorstellung der Gliederung der organischen Welt in diskrete Typen von Organismen, die gegeneinander isoliert sind, also das Konzept der biologischen ↑Art. Denn ohne die Anerkennung der Unterschiedenheit der Formen macht die Rede von einer Transformation keinen Sinn. Etwas paradox anmutend, lässt sich daher formulieren, dass die Evolutionstheorie ohne das Dogma von der Konstanz der Arten nicht vorstellbar ist.²⁹ In Antike und Mittelalter

gelten die Arten aber vielfach nicht als ewige, fixe, klar umrissene Einheiten, sondern vielmehr als ephemere und variable Gebilde.³⁰ Deutlich ist dies etwa bei dem Aristoteles-Schüler Theophrast, der ein ganzes Buch den Variationen bei Pflanzen widmet³¹, oder im 12. Jahrhundert bei Thomas von Cantimpré, der vom Erscheinen verschiedener Fischarten in solchen Gewässern berichtet, in denen anfangs nur Stichlinge vorhanden gewesen seien; er erklärt dies damit, dass diese aus den Stichlingen hervorgegangen seien.³² Zwischen Variationen und Arten sind hier offenbar alle Übergänge möglich. Auch die mittelalterlichen Versuche zur Umwandlung von chemischen Elementen, v.a. mit dem Ziel der Herstellung von Gold bilden einen Hintergrund für die Annahme einer Variabilität der Arten im Bereich des Lebendigen.

Wirkmächtig bleibt in der Renaissance und Frühen Neuzeit aber die aristotelische Interpretation von biologischen Arten im Sinne von *substanziellen Formen* (↑Art). Um dieses Konzept mit der für Einzelfälle beschriebenen Entstehung von Organismen einer Art aus solchen einer anderen Art in Einklang zu bringen, werden Theorien entwickelt, die eine Pluralität von substanziellen Formen in einem einzelnen Organismus postulieren. Eine solche Theorie stammt von J.C. Scaliger aus der Mitte des 16. Jahrhunderts. Nach Scaliger sind substanzielle Formen Wirkprinzipien, die einen Körper formen und von denen mehrere in einem Körper nebeneinander bestehen können. Die Entstehung eines Organismus einer neuen Art erklärt Scaliger durch eine Umkehrung der Hierarchieverhältnisse der substanziellen Formen: Bei der Entstehung eines Organismus einer »neuen Art« trete die bei seinen Eltern dominante substanzielle Form zugunsten einer anderen, vorher untergeordneten substanziellen Form in den Hintergrund. Scaliger räumt damit ausdrücklich die Möglichkeit der Entstehung »neuer Arten« ein (»Species [...] novae gigni posse«).³³ Scaligers Darstellungen liefern allerdings lediglich den metaphysischen Rahmen für botanische Befunde, die er hypothetisch annimmt. Außerdem bezieht er sich dabei lediglich auf Einzelfälle wie z.B. die seit der Antike diskutierte Umwandlung von Wasserminze in Minze, die Entstehung von Pilzen aus Bäumen oder von Läusen in der Leber.³⁴ Die Genese neuer Arten ist bei Scaliger schließlich dadurch begrenzt, dass er von einem festen Bestand an substanziellen Formen ausgeht, der einmalig bei der Schöpfung der Welt gebildet worden sei.

Ausdrücklich spricht sich F. Bacon 1627 für die Möglichkeit einer *Transformation der Arten* (»Transformation of Species«) aus: Sie sei zwar eine schwierige Angelegenheit (»a thing of difficultie«),

aber doch nicht ausgeschlossen. Als Modell für eine solche Transformation dient Bacon die Metamorphose der Insekten, z.B. von einer Made zur Fliege, die doch auch einen Wechsel der Art einschlieÙe. Für besonders leicht möglich hält Bacon eine Artumwandlung bei Pflanzen, die nicht aus einem Samen hervorgehen, sondern durch ↑Urzeugung entstanden sind (vgl. Tab. 227).³⁵

Die eigentlichen Theorien der Phylogese im 18. und 19. Jahrhundert schließen allerdings nicht an diese ältere Tradition von Theorien der Artveränderung an, sondern gehen von der scharfen Gegenüberstellung von Arten als konstanten Typen und Varietäten als vorübergehenden, variablen Einheiten aus. Historisch gesehen bildet also das Bild der Arten als stabile Typen paradoxerweise den Hintergrund für die Theorien der Phylogese: »The earlier belief that species were ephemeral and mutable did not promote a belief in evolution. A scientific theory of evolution became possible only after the stability of species had been established« (Zirkle 1959).³⁶

»Temporalisierung« der »Kette der Wesen«

Ein ideengeschichtlicher Vorläufer der phylogenetischen Theorien ist die seit der Antike verbreitete Vorstellung einer *Stufenleiter* der Wesen (»scala naturae«) (s.o.; ↑Hierarchie).³⁷ In ihrer ursprünglichen Fassung enthält diese Vorstellung ein statisches Bild der Natur: Die Stufenleiter drückt nicht einen dynamischen Prozess der Bildung von Formen, sondern allein deren Ordnung aus. Erst im Laufe des 18. Jahrhunderts erfolgt eine »Temporalisierung« der *groÙen Kette der Wesen* (Lovejoy 1936: »Great Chain of Being«).³⁸ Dieser Perspektivenwechsel erfolgt in der Biologie parallel zu anderen Wissenschaften, insbesondere der Erdgeschichte und der Kosmologie.³⁹ Ausgehend von geologischen Prozessen wie Erdbeben entwickelt R. Hooke Mitte des 17. Jahrhunderts die Hypothese des Untergangs von Arten und der Neuentstehung zumindest von Varietäten im Laufe der Erdgeschichte (»that there have been many other Species of Creatures in former Ages, of which we can find none at present; and [...] that there may be diverse new kinds now, which have not been from the beginning«⁴⁰). Die ↑Fossilien deutet Hooke als Relikte von ausgestorbenen Arten. Die Abwandlung von Arten erklärt er als Veränderung (»variation«) unter dem Einfluss von Umweltänderungen, besonders von Klima und Ernährung (»there may have been divers new varieties generated of the same Species«⁴¹).

Die Idee der großen Kette der Wesen zieht sich über J. Locke⁴², G.W. Leibniz⁴³ und C. Bonnet⁴⁴ bis zur Formulierung der Evolutionstheorie ins 19. Jahr-

hundert. Übereinstimmend wird von den Anhängern der Stufenleitertheorie die Stetigkeit der Übergänge betont: Es seien nur sehr kleine Gradabstufungen, die nur mit Mühe zwischen der Abfolge der Dinge ausgemacht werden könnten.

Eine ausdrücklich historische Interpretation der Erde liefert Leibniz am Ende des 17. Jahrhunderts.⁴⁵ Er schließt daran auch die Vermutung einer Veränderung der Tierarten: Es sei eine glaubhafte Annahme, dass im Rahmen der großen Veränderungen der Erdkruste auch die Tierarten viele Male umgewandelt worden seien (»etiam animalium species plurimum immutatas«; vgl. Tab. 227).⁴⁶ Später vermutet Leibniz, dass die frühesten Tiere im Meer lebten und die Amphibien und Landtiere aus ihnen entstanden sind.⁴⁷ Meist lehnt Leibniz derartige Überlegungen aber als »sündhaft« ab, weil sie den heiligen Schriften widersprechen würden.⁴⁸

»Transformation der Arten« im 18. Jahrhundert

In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird auch von anderen Autoren die Hypothese einer realen Verwandtschaft aller Tiere und Pflanzen aufgestellt. Diese Hypothese wird häufig allein in der Absicht erwogen, sie im Anschluss zu widerlegen. Manchmal wird sie aber auch als These vertreten und an Beispielen illustriert. Ein Vertreter dieser These ist B. de Maillet, der in einer unter einem Pseudonym 1715 veröffentlichten Handschrift die Vermutung äußert, die Vorfahren aller Organismen lebten ursprünglich im Wasser (vgl. Tab. 227).⁴⁹ Der Autor verwendet unterschiedliche Ausdrücke für die später in der Erdgeschichte mit dem angeblichen Rückzug der Meere erfolgende Umwandlung der Arten: Er spricht von einer *Passage* (»le passage du séjour des eaux à celui de l'air«⁵⁰), einer *Transformation* (»transformation«⁵¹), einer *Metamorphose* (»métamorphose«⁵²) oder – wie zuvor auch Bacon (vgl. Tab. 227) – einer *Transmigration der Arten* (»transmigration de l'espèce, du séjour de la mer en celui de la terre«⁵³). De Maillet betont bei diesen Übergängen auch die Langsamkeit der Veränderungen und Seltenheit der richtungsweisenden Mutationen: Unter zehn Millionen Individuen würden zwei ausreichen, die die entsprechende Anpassung für eine neue Lebensweise mitbringen (vgl. Tab. 227). Die Umwandlung der Wasserformen in die Landformen versucht der Autor mit dem Vergleich der Metamorphose der Insekten plausibel zu machen (ebenso wie knapp hundert Jahre zuvor Bacon): So wie in der individuellen Entwicklung sei auch in der generationenübergreifenden Entwicklung eine radikale Umgestaltung einer Lebensform möglich. Trotz des neuen Horizonts, die sie eröffnen, sind

»[T]he Transmutation of Species is, in the vulgar philosophie, pronounced Impossible: And certainly, it is a thing of difficultie, and requireth deepe Search into Nature: But seeing there appeare some manifest Instances of it, the Opinion of Impossibilitie is to be reiected; And the Meanes thereof to be found out. Wee see, that in Liuing Creatures, that come of Putrefaction, there is much Transmutation, of one into another; As Caterpillers turne into Flies, &c. And it should seeme probable, that whatsoever Creature, hauing life, is generated without Seed, that Creature will change out of one Species into another. For it is the Seed, and the Nature of it, which locketh and boundeth in the Creature, that it doth not expatiate. So as wee may well conclude, that seeing the Earth, of it selfe, doth put forth Plants, without Seed, therefore Plants may well haue a Transmigration of Species« (Bacon 1627, 136; Nr. 525).

»[T]outes les choses qui sont purement materielles auroient pû, avec le tems, s'y rendre telles que nous les voyons a present. Et leur nature est bien plus aysée à conceuoir, lorsqu'on les voit naistre peu a peu en cete sorte, que lorsqu'on ne les considere que toutes faites« (Descartes 1637, 45).

»Manche gehen in der Willkür des Mutmaßens so weit, daß sie glauben, es seien einstmals, als der Ozean alles bedeckte, die Tiere, die heute das Land bewohnen, Wassertiere gewesen, dann seien sie mit dem Fortgange dieses Elementes allmählich Amphibien geworden und hätten sich schließlich in ihrer Nachkommenschaft ihrer ursprünglichen Heimat entwöhnt. Doch solches widerspricht den heiligen Schriftstellern, von denen abzuweichen sündhaft ist. [...] Auch ist es wahrscheinlich, daß durch jene großen Umwälzungen die Arten der Lebewesen sehr verändert worden sind [animalium species plurimum immutatas]« (Leibniz [ca. 1693], 25; 89).

»La transformation d'un ver à foie ou d'une chenille en un papillon, seroit mille fois plus difficile à croire, que celle des poissons en oiseaux, si cette métamorphose ne se faisoit chaque jour à nos yeux. [...] La semence de ces mêmes poissons portée dans des marais peut aussi avoir donné lieu à cette première transmigration de l'espèce, du séjour de la mer en celui de la terre. Que cent millions ayant péri, sans avoir pû en contracter l'habitude, il suffit que deux y foient parvenus pour avoir donné lieu à l'espèce« (de Maillet [1715], 141f.).

»Ne pourroit-on pas expliquer par là comment de deux seuls individus la multiplication des especes les plus dissemblables auroit pu s'ensuivre? Elles n'auroient dû leur première origine qu'à quelques productions fortuites, dans lesquelles les parties élémentaires n'auroient pas retenu l'ordre qu'elles tenoient dans les animaux peres et meres: 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« (Maupertuis 1751, 164).

»[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).

»Von einfachen Gesetzen, so wie von groben Gestalten, schreitet sie [die Natur] ins Zusammengesetztere, Künstliche, Feine; und hätten wir einen Sinn, die Urgestalten und ersten Keime der Dinge zu sehen, so würden wir vielleicht im kleinsten Punkt die Progreßion der ganzen Schöpfung gewahr werden. [...] So gehets aus dem Staube der Würmer, aus den Kalkhäusern der Muschelthiere, aus den Gespinsten der Insekten allmählich in mehr gegliederte, höhere Organisationen. Durch die Amphibien gehets zu den Landthieren hinauf [...]. Nun spielet die Natur und übet sich rings um den Menschen im größesten Mancherlei der Anlagen und Organisationen« (Herder 1784, 49; 70).

»[Die] Analogie der Formen, sofern sie bei aller Verschiedenheit einem gemeinschaftlichen Urbilde gemäß erzeugt zu sein scheinen, verstärkt die Vermuthung einer wirklichen Verwandtschaft derselben in der Erzeugung von einer gemeinschaftlichen Urmutter durch die stufenartige Annäherung einer Thiergattung zur andern, von derjenigen an, in welcher das Princip der Zwecke am meisten bewährt zu sein scheint, nämlich dem Menschen, bis zum Polyp, von diesem sogar bis zu Moosen und Flechten und endlich zu der niedrigsten uns merklichen Stufe der Natur, zur rohen Materie: aus welcher und ihren Kräften nach mechanischen Gesetzen (gleich denen, wornach sie in Krystallerzeugungen wirkt) die ganze Technik der Natur, die uns in organisirten Wesen so unbegreiflich ist, daß wir uns dazu ein anderes Princip zu denken genöthigt glauben, abzustammen scheint. [...] Eine Hypothese von solcher Art kann man ein gewagtes Abenteuer der Vernunft nennen; und es mögen wenige selbst von den scharfsinnigsten Naturforschern sein, denen es nicht bisweilen durch den Kopf gegangen wäre. Denn ungereimt ist es eben nicht, wie die *generatio aequivoca*, worunter man die Erzeugung eines organisirten Wesens durch die Mechanik der rohen unorganisirten Materie versteht. Sie wäre immer noch *generatio univoca* in der allgemeinsten Bedeutung des Worts, sofern nur etwas Organisches aus einem andern Organischen, obzwar unter dieser Art Wesen specifisch von ihm Unterschiedenen, erzeugt würde; z.B. wenn gewisse Wasserthiere sich nach und nach zu Sumpftieren und aus diesen nach einigen Zeugungen zu Landthieren ausbildeten. *A priori*, im Urtheile der bloßen Vernunft, widerstreitet sich das nicht. Allein die Erfahrung zeigt davon kein Beispiel« (Kant 1790/93, 418f.).

»But it may appear too bold in the present state of our knowledge on this subject, to suppose that all vegetables and animals now existing were originally derived from

the smallest microscopic ones, formed by spontaneous vitality? and that they have by innumerable reproductions, during innumerable centuries of time, gradually acquired the size, strength, and excellence of form and faculties, which they now possess?» (E. Darwin 1803, 72).

»[Es] entstand eine unendliche Zahl von Thieren aus einem einzigen Urthiere; eine unendliche Zahl von Geschöpfen, die aus dem Urgeschöpfe emanirten. Die organisirte Natur beruht auf einem einzigen Acte« (Buhle 1804, 334).

»Die Natur kann zu Allem, was sie machen will, nur in einer *Folge* gelangen. Sie macht keine Sprünge. Sie könnte z.E. kein Pferd machen, wenn nicht alle übrigen Thiere vorausgingen, auf denen sie wie auf einer *Leiter* bis zur Structur des Pferdes heransteigt« (Goethe 1807, 311).

»Dans le même climat, des situations et des expositions très-différentes, font d'abord simplement varier les individus qui s'y trouvent exposés; mais, par la suite des temps, la continuelle différence des situations des individus dont je parle, qui vivent et se reproduisent successivement dans les mêmes circonstances, amène en eux des différences qui deviennent, en quelque sorte, essentielles à leur être; de manière qu'à la suite de beaucoup de générations qui se sont succédées les unes aux autres, ces individus, qui appartenoient originairement à une autre espèce, se trouvent à la fin transformés en une espèce nouvelle, distincte de l'autre« (Lamarck 1809, I, 62f.).

Tab. 227. *Andeutungen zur Phylogense der Organismen bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts.*

die Ansichten de Maillets aber von einer eigentlichen Evolutionstheorie doch weit entfernt, weil er allein die Umwandlung der im Wasser lebenden in landlebende Organismen und der Wasser- und Landbewohner in Luftbewohner thematisiert. Die Theorie stellt also keine allgemeine Lehre der Phylogense dar. Unterschieden ist sie von den später entwickelten Theorien auch durch ihre fehlende empirische Basis: Sie erscheint als reine Spekulation und kann noch nicht die Fundierung in dem umfangreichen Material der vergleichenden Anatomie haben, wie dies im 19. Jahrhundert möglich wird.

Etwas weiter ausgearbeitet und mit einer Theorie der Selektion verbunden, sind die Überlegungen von P.L.M. Maupertuis zur Bildung von Arten. Maupertuis hält 1751 die Entstehung »neuer Arten« durch das zufällige Auftreten von Varianten für möglich (»chaque degré d'erreur auroit fait une nouvelle espece«).⁵⁴ Durch die Wiederholung solcher zufälliger Veränderungen sei die ganze, heute zu beobachtende Vielfalt der Tiere entstanden (vgl. Tab. 227). Das erste Auftreten von Lebewesen erklärt sich Maupertuis durch eine spontane Zusammenlagerung der Materie (Selbstorganisation). Zu einer echten Theorie der Phylogense entwickelt aber auch Maupertuis seinen Ansatz nicht weiter; er ist eher im Sinne einer Theorie der Entstehung und Elimination von Varianten als einer Theorie der graduellen und kontinuierlichen Phylogense und Evolution zu verstehen.⁵⁵

C. von Linné ist zwar bis in die 1740er Jahre von der Konstanz der Arten überzeugt und erklärt sich die Entstehung jeder Tier- und Pflanzenart durch die Schöpfung je eines Elternpaares, von dem alle anderen Individuen abstammen.⁵⁶ Später vertritt er aber eine Theorie der Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung, d.h. durch Kreuzung von Individu-

en verschiedener Arten. Eingeleitet wird die Wende in Linnés Denken durch die Kenntnis von einer Blütenpflanze (der Gattung *Peloria*), die in ihren vegetativen Teilen so sehr den Vertretern einer anderen Gattung gleicht, dass Linné annimmt, sie sei durch Hybridisierung entstanden (der Gattungsname ist abgeleitet von dem griechischen Wort »πέλωρ« für »Ungeheuer, Monster«).⁵⁷ In einem Brief an A. von Haller berichtet Linné von dieser Pflanze und beschreibt sie als eine »neue Art«, die nicht seit Beginn der Welt vorhanden gewesen sei; es liege eine »Transmutation« von einer Pflanze in eine andere vor.⁵⁸ Später weitet Linné seine Auffassung in Bezug auf die Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung aus und nimmt an, die vielen verschiedenen Arten jeweils einer Gattung würden von einer ursprünglichen Art abstammen. Die Entstehung der Arten stellt er sich jetzt in zwei Stufen vor: In einem ersten Schritt habe Gott alle Ordnungen und Gattungen erzeugt; in einem zweiten seien dann durch natürliche Kreuzung neue Arten entstanden.⁵⁹ Die Vorstellung einer regelmäßigen Artbildung durch Hybridisierung kann sich Mitte des 18. Jahrhunderts allerdings nicht durchsetzen, v.a. unter dem Einfluss der Experimente J.G. Koelreuters, die die Sterilität und damit langfristige Instabilität der Hybriden nachweisen.⁶⁰

Eine klare Stellungnahme für eine Phylogense (unter Einschluss des Menschen) – vielleicht die klarste bis zu diesem Zeitpunkt überhaupt – findet sich 1753 bei G.L.L. Buffon (vgl. Tab. 227). Buffon spekuliert, Mensch und Affe könnten einen gemeinsamen Ursprung (»une origine commune«) haben, ebenso wie Pferd und Esel, und darüber hinaus könnten alle Tiere (»tous les animaux«) von einem einzigen Vorfahren abstammen (»venus d'un seul animal«), der, indem er sich perfektionierte und

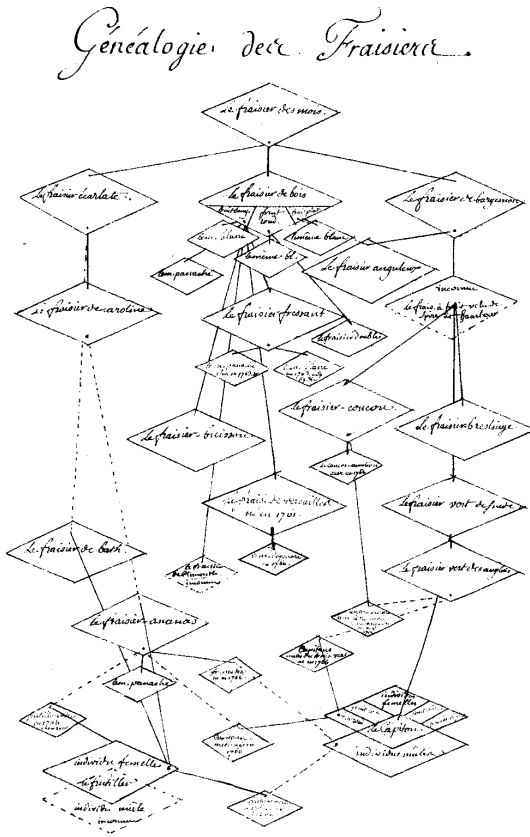


Abb. 379. Stammbaum »Généalogie« der Erdbeeren. Jede Raute enthält den Namen einer Erdbeerart (nach Duchesne, A.N. (1766). *Histoire naturelle des Fraisières*: 228; aus Staudt, G. (2003). *Les dessins d'A. N. Duchesne pour son Histoire naturelle des fraisières*: 362).

degenerierte, alle anderen Arten von Tieren hervorbrachte »produit«.⁶¹ Zwar formuliert Buffon diesen Gedanken hier noch vorsichtig als eine bloße Möglichkeit, und er führt zahlreiche Argumente gegen die Hypothese einer Phylogenese an (u.a. die Tatsache, dass es keine Beschreibung von neu entstandenen Arten oder natürlichen Hybriden gibt und die allgemein anerkannte Beobachtung der Sterilität von Hybriden) – in späteren Schriften wird er aber mutiger.⁶² So erwägt er in seiner Schrift über die Degeneration der Tiere von 1766 eine Rückführung »réduction« der zweihundert von ihm behandelten vierfüßigen Tierarten auf fünfzehn Gattungen und neun »isolierte Arten«, aus denen möglicherweise alle anderen hervorgegangen seien (»desquelles il n'est pas impossible que toutes les autres soient issues«).⁶³

Nach Buffons Theorie der Lebewesen ist nicht allein ihre Umwandlung von einer Form in eine an-

dere vorstellbar, sondern auch ihre Entstehung aus der Natur: Er postuliert eine allgemeine Tendenz der Natur, Leben hervorzubringen, und eine innere formgebende Kraft (»moule intérieur«) der Natur, die die Organismen erschafft. Allerdings wirkt diese formgebende Kraft in der Theorie Buffons gerade im Sinne der Konstanz der bestehenden Arten; es gibt eine begrenzte Menge »interner Modelle«, nach denen die Organismen geformt werden. In ihrer Herstellung konstanter Strukturen sind diese Modelle also am ehesten mit den chemischen Verbindungen nach heutiger Vorstellung vergleichbar.⁶⁴ Die Entstehung neuer Arten sieht Buffon in erster Linie als Ergebnis einer Degeneration bestehender (s.u.; ↑Evolution). Es ist also nur ein in Grenzen dynamisches Bild der Natur, das Buffon zeichnet. Ausgeweitet auf die ganze Natur wird es in seiner Unterscheidung von sieben »Epochen der Natur«, die zwar der Form nach noch an dem biblischen Schöpfungsbericht angelehnt ist, die aber inhaltlich bereits viele biologische Details enthält (z.B. die Behauptung eines ursprünglichen Zusammenhangs der Kontinente, auf die Buffon aufgrund seiner Kenntnis von der Ähnlichkeit der Fauna Nordamerikas mit der Europas und Asiens schließt). Im Gegensatz zu seinen älteren Schriften beschreibt Buffon in seiner Abhandlung über die Degeneration der Tiere die Erdgeschichte nicht mehr nach einem Modell des zyklischen Zeitverlaufs, sondern als einen gerichteten, irreversiblen Prozess, der mit der Erde als Feuerball beginnt.⁶⁵

Auf der Basis von Versuchen zur Abkühlung von glühenden Metall- und Steinkugeln, die Buffon (in seiner Eigenschaft als Bergwerksbesitzer) durchführen lässt, gelangt er zu einer groben Schätzung des Alters der Erde, die zwischen einigen Millionen und 75.000 Jahren schwankt (wobei er die niedrigen Zahlen aus strategischen Gründen publiziert)⁶⁶ – angesichts der offiziellen christlichen Version von einigen Tausend Jahren also reine Häresie. Eine Veränderung der Lebewesen auf der Erde geht in der Vorstellung Buffons mit der sukzessiven Abkühlung des Planeten einher. Es ist also primär ein äußerer, anorganischer Faktor, der den organischen Veränderungen zugrunde liegt. Allerdings gibt Buffon als eine weitere Ursache der Verschiedenheit der Individuen eine *Kombination* durch Kreuzung artverschiedener Organismen an (»la combinaison du nombre dans les individus«) – einer Variation also aufgrund rein biologischer Faktoren, die nicht als Reaktion auf äußere Einflüsse zurückgeführt wird (↑Evolution).⁶⁷ Trotz dieser Überlegungen zu einer punktuellen Transformation von Arten kann Buffon aber kaum als ein eigentlicher Vorläufer der späteren Evolutionstheorien gelten. Seine Auffas-

sung von der Natur als einer durch konstante Prinzipien und fixe Typen charakterisierten Ordnung widerspricht einer umfassenden historischen Perspektive, im Rahmen derer eine Phylogeneses mit einer in die Zukunft offenen Entwicklung konzipiert werden könnte (Eddy 1994: »History, in the sense of unique and irreversible developments in time, did not exist for Buffon«⁶⁸). Nicht Veränderungen in einer als wenigstens teilweise kontingent gedachten Geschichte, sondern Festlegungen durch die Ordnung der Natur erklären für Buffon die organische Mannigfaltigkeit der Formen.

Auch D. Diderot erwägt 1754 die Möglichkeit einer Verwandtschaft aller Tiere; er postuliert ein Urtier, von dem alle anderen durch Abwandlung der Organe abzuleiten sei, »un premier animal, prototype de tous les animaux«⁶⁹. In Anlehnung an Maupertuis' Überlegungen zu einem natürlichen Ursprung aller Lebewesen, stellt Diderot die These zur Diskussion, dass alle Arten, ähnlich wie die Individuen, auf natürliche Weise entstanden sind, sich entwickeln und untergehen. Als einer der ersten entwirft er darüber hinaus, zumindest in Andeutungen, eine in die Zukunft offene Veränderung der Organismen und Arten (»qu'il a peut-être encore d'autres développements à subir et d'autres accroissements à prendre, qui nous sont inconnus«⁷⁰). Er verwirft damit Buffons Modell »interner Modelle«, dem zufolge die Natur nur ein begrenztes und festgelegtes Arsenal an organischen Formen bereitstellt.

Als erster, der die gesamte Stufenleiter der Lebewesen als eine progressive Dynamik interpretiert, gilt J.B.R. Robinet mit einer Abhandlung aus dem Jahr 1761.⁷¹ Nach Robinet geht die ganze Kette der Wesen auf einen Prototyp zurück und gipfelt in dem Ziel, den Menschen hervorzubringen. Die Ähnlichkeit der Formen im Bauplan bildet also auch für Robinet den Ansatzpunkt für eine Spekulation über ihre Verwandtschaft. Die verschiedenen Formen der Natur, von den Steinen (!) über die Pflanzen bis zu den Tieren seien nach einem gemeinsamen Grundplan entworfen, demgegenüber sie Variationen darstellten (»ils ont tous été concus & formés d'après un dessein unique dont ils sont des variations graduées à l'infini«).⁷² Die Grundform, der gegenüber alle Dinge der Natur Abwandlungen darstellen, bezeichnet Robinet als *Modell* (»modele«), *originales Exemplar* (»exemplaire original«) oder, ebenso wie zuvor Buffon und Diderot, als *Prototyp* (»prototype«) (↑Typus).⁷³ Weil zwischen allen Wesen Übergangsformen existieren würden, wendet sich Robinet überhaupt gegen die Möglichkeit, Arten voneinander abzugrenzen.

Phylogeneses bei Kant

In der Mitte des 18. Jahrhunderts sind es nicht nur die Lebewesen, die einer historischen Betrachtung unterzogen werden, – die historische Perspektive wird insgesamt auf die gesamte Natur und den Kosmos ausgeweitet.⁷⁴ Besonders weitreichende und detaillierte Überlegungen dazu finden sich bei I. Kant.⁷⁵ Ausdrücklich versteht Kant 1755 die »Naturgeschichte« dynamisch als eine »Geschichte der Natur«: »Die Schöpfung ist niemals vollendet. Sie hat zwar einmal angefangen, aber sie wird niemals aufhören.«⁷⁶

In einer Reflexion aus dem Jahr 1771, die in seinem handschriftlichen Nachlass zu finden ist, verfolgt Kant die Annäherung der Gattungen von Lebewesen bis zur »rohen Materie« und räumt damit wohl die Möglichkeit der Bildung des Organischen aus dem Anorganischen ein: »Als wenn aus der groben Materie allmählig Pflanzen, aus diesen Thiere und endlich daraus der Mensch entsprungen sey mit allmählichem Uebergange.«⁷⁷

In der »Kritik der reinen Vernunft« von 1781 erwägt Kant eine Verwandtschaft der Arten von Organismen im Rahmen der Diskussion eines allgemeinen Kontinuitätsprinzips. Dem Bild der Stufenleiter der Natur als »objective Behauptung«, d.h. im Sinne einer realen Verwandtschaft der Organismen auf den verschiedenen Stufen steht Kant hier aber noch skeptisch gegenüber, denn, so argumentiert er, die »Sprossen einer solchen Leiter, so wie sie uns Erfahrung angeben kann, stehen viel zu weit auseinander.«⁷⁸ Die reale Verwandtschaft im Sinne der Annahme einer »Continuität der Formen« würde eine »Unendlichkeit der Zwischenglieder« zwischen zwei Arten voraussetzen, die nicht zu beobachten und schlicht »unmöglich« sei.⁷⁹ Kant hält sie daher für »eine bloße Idee [...], der ein congruierender Gegenstand in der Erfahrung gar nicht aufgewiesen werden kann.«⁸⁰

In der »Kritik der Urteilskraft« von 1790 schließt Kant aber auch die organische Welt in eine historische Perspektive ein und äußert die »Vermuthung einer wirklichen Verwandtschaft durch die stufenartige Annäherung einer Thiergattung zur andern« (vgl. Tab. 227).⁸¹ Die reale »Verwandtschaft« mit dem Übergang von einer »Gattung aus der andern« und »alle[r] aus einer einzigen Originalgattung« führt für Kant zu »Ideen«, die ihm »ungeheuer« erscheinen.⁸² Kant hält diesen Übergang zwischen Arten für möglich, weil sie nicht die Erzeugung der organischen Wesen aus unorganisierter Materie betrifft, sondern lediglich in der Umwandlung der Organismen besteht.⁸³ Einschränkend fügt er allein hinzu, dass für dieses mögliche, wenn auch »gewagte Abenteuer der Vernunft« keine empirischen Belege angeführt werden können.⁸⁴

Noch weiter führt Kant seine Überlegungen in seinem zu Lebzeiten nicht veröffentlichten ›Opus postumum‹. Dort hält er es für denkbar, dass »durch Erdrevolutionen unser selbst organisirte[r] vorher chaotisch aufgelöste[r] nun neugebärende[r] Erdglob anders organisirte Geschöpfe zum Vorschein brächte die wiederum nach der Zerstörung ihrerseits anderen Platz machten und so die organische Natur in verschiedenen auf einander folgenden Weltepochen sich obzwar in verschiedenen Formen reproducirend und unseren Weltkörper nicht bloß als ein mechanisch sondern auch als organisch gebildeten Körper denken ließe.«⁸⁵ Durch diese »Revolutionen« der Erdgeschichte seien »viele alte jetzt nicht mehr über der Erde lebende Organische Wesen vor der Existenz des Menschen vorher gegangen« und, so legt Kant damit nahe, ließen sich jetzt nur noch als Fossilien unter der Erde nachweisen.⁸⁶ Kant verknüpft die Vorstellung der genealogischen Verbundenheit der Organismen verschiedener Arten mit der Idee ihrer organischen Einheit in einem (ökologischen) System: »Die organisirte[n] Geschöpfe machen auf der Erde ein Ganzes nach Zwecken aus, welches a priori als aus Einem Keim (gleichsam bebrüteten Ey) entsprossen wechselseitig einander bedürftig seine [jeweils gegenwärtigen?] und seiner Geburten Species erhält. Auch [vollzogen sich] Revolutionen der Natur die neue Species wozu der Mensch gehört hervorbrachten.«⁸⁷ Dass Kant hier die Phylogeneses im Zusammenhang mit der Interdependenz von Organismen diskutiert, könnte im Sinne einer doppelten Teleologie verstanden werden: einerseits eines zweckmäßigen wechselseitigen (ökologischen) Aufeinanderangewiesenseins der Organismen zu einem Zeitpunkt (↑Wechselseitigkeit) und andererseits einer Ausrichtung der langfristigen Veränderung im Sinne einer Höherentwicklung der Natur zum Menschen (und damit zur ↑Kultur).

Für Kant bilden diese Überlegungen zur Stammesgeschichte der Organismen eine Annahme, die aus einer konsequent mechanistischen Sicht folgen würde. Er erklärt es für apriorisch möglich und damit für eine empirische Frage, ob Umwandlungen einer Organismengattung vorkommen oder nicht. Für Kant gehören diese Vorstellungen allerdings zur spekulativen Philosophie, sie bilden Ideen der Vernunft und stehen damit außerhalb des Bereichs der empirischen Naturlehre. Von den späteren phylogenetischen Theorien unterschieden ist Kants Auffassung auch insofern, als er seine Vorstellung von einem möglichen Wandel der Arten als Ausdruck einer streng mechanistischen Sicht versteht und damit eine Determination der Entwicklung ausgehend von einer ersten

Anlage (dem »Mutterschooß der Erde«) konzipiert, in der alle Strukturen der späteren Entwicklung bereits komprimiert vorhanden sind. In Kants Ansatz kommt damit im Gegensatz zu Darwins der Faktor der Kontingenz, der eine in die Zukunft offene Form der Veränderung ermöglichen würde, gar nicht in den Blick.⁸⁸ Unterschieden sind Kants Überlegungen von denen Darwins schließlich insofern, als sie historisch irrelevant waren: Sie wurden über Jahrzehnte, und im englischen Sprachraum über Jahrhunderte, nicht rezipiert und waren damit für die Wissenschaftsentwicklung ohne Bedeutung.⁸⁹

Goethes Metamorphosenlehre

An der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert ist J.W. von Goethe einer der Hauptvertreter einer dynamischen Interpretation der Natur im deutschsprachigen Raum. Ausgangspunkt für diese Interpretation bildet bei Goethe seine Beschäftigung mit der Gestaltveränderung einzelner Naturgegenstände, seien sie unbelebt oder lebendig. Er entwickelt für seinen Ansatz eine eigene Lehre, die er ↑*Morphologie* nennt und die, mit dem Begriff der ↑*Metamorphose* als Grundkonzept, Gestalten als dynamische Prozesse analysiert. So schreibt Goethe 1807: »Die Gestalt ist ein bewegliches, ein werdendes, ein vergehendes. Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre. Die Lehre der Metamorphose ist der Schlüssel zu allen Zeichen der Natur.«⁹⁰ Immer wieder betont Goethe den Wandel im Bereich des Organischen, gerade dann, wenn die Naturkörper als ›Gestalten‹ angesehen werden: »Betrachten wir [...] 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.«⁹¹ Rückblickend auf seine botanischen Studien stellt Goethe 1831 fest: »Das Wechselhafte der Pflanzengestalten [...] erweckte nun bei mir immermehr die Vorstellung: die uns umgebenden Pflanzenformen seien nicht ursprünglich determinirt und festgestellt, ihnen sei vielmehr, bei einer eigensinnigen, generischen und spezifischen Hartnäckigkeit, eine glückliche Mobilität und Biegsamkeit verliehen, um in so viele Bedingungen, die über dem Erdkreis auf sie einwirken, sich zu fügen und darnach bilden und umbilden zu können.«⁹² Hier ist es also die ↑Anpassung des Organischen an das umgebende Milieu, die Goethe als Grund für die Variationen der Gestalten angibt. Daneben erscheinen bei Goethe auch Anklänge an die alte Stufenleitertheorie und die Vorstellung, die Natur könne komplexe Gestalten nur sukzessive aufbauen: »Die Natur kann zu allem, was sie machen will, nur in einer Folge ge-

langen« (vgl. Tab. 227).⁹³ Die Stufenleiter ist aber bei Goethe nicht, wie in ihrer überkommenen Form, ein statisches Modell, sondern sie wird zeitlich gedacht. Einige Passagen machen Goethes Auffassung deutlich, nach der sich Organismen so verändern können, dass sie zu anderen Arten gehören als ihre Vorfahren. So schreibt er, es »kann das Geschlecht sich zur Art, die Art zur Varietät, und diese wieder durch andere Bedingungen in's Unendliche sich verändern; und gleichwohl hält sich die Pflanze abgeschlossen in ihrem Reiche«. ⁹⁴ Goethe erwägt es ausdrücklich auch, dass es für die organischen Formen möglich sei, »neue Arten hervorzubringen«. ⁹⁵

Goethe vertritt im Laufe seines Lebens aber nicht mit gleichbleibendem Nachdruck Vorstellungen einer Phylogenesen. Während er in den 1770er und frühen 1780er Jahren durch seine Harzreisen ein Verständnis für Geologie gewinnt und im Austausch mit Herder deutliche Züge eines evolutionären Denkens entwickelt, bestärken die Entdeckung des Zwischenkieferknochens, die Wirbeltheorie des Schädels und sein Austausch mit Schiller an der Wende zum 19. Jahrhundert eher sein typologisches Denken. Erst nach Schillers Tod und mit der erneuten Vertiefung in botanische Studien gewinnt die evolutionäre Perspektive in Goethes Denken wieder an Einfluss. ⁹⁶ Goethe lässt sich also nicht eindeutig auf die Position eines Evolutionisten festlegen, sondern ist vielmehr der prototypische Vertreter eines »Weltanschauungspluralismus« (W. Schad 1998). ⁹⁷ Gegen seinen eigenen Ansatz des Denkens in Metamorphosen wendet Goethe 1823 ein: »Die Idee der Metamorphose ist eine höchst ehrwürdige, aber zugleich höchst gefährliche Gabe von oben. Sie führt in's Formlose; zerstört das Wissen, löst es auf. Sie ist gleich der *vis centrifuga* und würde sich in's Unendliche verlieren, wäre ihr nicht ein Gegengewicht zugegeben: ich meine den Spezifikationstrieb, das zähe Beharrlichkeitsvermögen dessen was einmal zur Wirklichkeit gekommen. Eine *vis centripeta*, welcher in ihrem tiefsten Grunde keine Äußerlichkeit etwas anhaben kann.« ⁹⁸ Einer der wichtigen Gegenbegriffe zum Gedanken der Metamorphose und Phylogenesen ist bei Goethe das Konzept des ↑Typus.

Romantische Naturphilosophie

In der romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts wird die Natur insgesamt als dynamisch und produktiv entworfen; sie erscheint als ein Prozess, in dem immer neue »Bildungen« hervorgebracht werden. Analog zur Entfaltung des Individuums in seiner Ontogenese (↑Entwicklung) werden auch die Hervorbringungen der Natur nach

einem Entfaltungsmodell und einer Ausrichtung auf zunehmende Komplexität und Perfektion beurteilt. F.W.J. Schelling spricht 1799 von der »Natur als Produktivität (natura naturans)« ⁹⁹ und behauptet, die Natur habe »ihre Realität aus sich selbst – sie ist ihr eignes Produkt – ein aus sich selbst organisirtes und sich selbst organisirendes Ganzes«. ¹⁰⁰ Wie vor ihm C.F. Kielmeyer (↑Entwicklung) nimmt auch Schelling für die zeitliche Entwicklung der verschiedenen Lebensformen auf der Erde ein ähnliches Prinzip wie das der Entwicklung eines einzelnen Organismus an: »Die auf den höheren Stufen stehen, haben nothwendig die niederen durchgehen müssen, um zur höheren zu gelangen«. ¹⁰¹ Daher denkt Schelling, der »Polyp« als »das einfachste Thier« sei »gleichsam der Stamm, aus welchem alle anderen Organisationen aufgesproßt sind«. ¹⁰² Nicht für grundsätzlich ausgeschlossen hält Schelling die Erklärung von »Organisation und Leben aus Naturprincipien« und bemerkt: »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 habe. Daß unsere Erfahrung keine Umgestaltung der Natur, keinen Uebergang einer Form oder Art in die andre, gelehrt hat, – (obgleich die Metamorphosen mancher Insekten, und, wenn jede Knospe ein neues Individuum ist, auch die Metamorphosen der Pflanzen als analogische Erscheinungen wenigstens angeführt werden können), – ist gegen jene Möglichkeit kein Beweis«. ¹⁰³ Als möglichen Grund für das Fehlen einer direkten Beobachtung von Artübergängen gibt Schelling die »längern Perioden« der organischen Entwicklung an, für die »unsre kleinen Perioden [...] kein Maaß abgeben«. ¹⁰⁴ Auch den Ausdruck (↑)Evolution verwendet Schelling schon früh für langfristige Veränderungen der Natur. Trotz dieser allgemeinen Ansichten entwickelt er aber keine ausgearbeitete Evolutionstheorie für den Bereich des Organischen.

Ausdrücklich abgelehnt werden die zeitgenössischen Theorien zur Transformation und Phylogenesen der Organismen von G.W.F. Hegel. Er kritisiert an ihnen, dass der Gedanke eines bloß quantitativen zeitlichen Unterschieds zwischen den Gattungen für ein wissenschaftliches Verständnis nichts beitrage, »erklärt er doch nichts« ¹⁰⁵: »Es ist völlig leer, die Gattungen vorzustellen als sich nach und nach in der Zeit evolvierend; der Zeitunterschied hat ganz und gar kein Interesse für den Gedanken«. ¹⁰⁶ Der entscheidende Gedanke ist für Hegel die Gliederung der Natur in einzelne Gattungen und deren systematische Klassifikation. Die Darstellung der zeitlichen Entfaltung der differenzierten Gattungen bietet kein

darüber hinaus gehendes vertieftes Verständnis. Die »Evolution« wäre eben nichts als die Verwirklichung und Konkretion einer in der Natur bereits vorgegebenen Struktur organischer Typen. Hegel geht also von einer immer schon systematisch in Formen strukturierten Natur aus; auf welchem Wege diese Formen entstehen, ob durch Abstammung oder Urzeugung (die er für möglich hält), ist für ihn eine sekundäre Frage. Die organischen Typen entsprechen in der Interpretation Hegels also in diesem Punkt den chemischen Elementen.¹⁰⁷

Spekulationen über eine Phylogeneses der Organismen nehmen in der Romantischen Naturphilosophie einen festen Platz ein. Sie werden vielfach erwogen und diskutiert, u.a. von J.F. Blumenbach und C. Girtanner.¹⁰⁸ Eine sehr weitreichende spekulative Theorie entwickelt L. Oken zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Er stellt sich die höheren Organismen als Zusammensetzung aus den einfach gebauten »Infusorien« vor. Aus diesen haben sich nach seiner Auffassung die komplexer gebauten Organismen »entwickelt«: »Pflanzen und Thiere können nur Metamorphosen von Infusorien sein«¹⁰⁹. In Bezug auf die Entstehung von Organismen unterscheidet Oken zwischen einem »Erschaffen« und »Entwickeln« und konstatiert: »Es ist [...] kein Organismus erschaffen, der größer als ein infusorialer Punct ist. [...] Alles Größere ist nicht erschaffen, sondern entwickelt. [...] Der Mensch ist nicht erschaffen, sondern entwickelt.«¹¹⁰

Für den englischsprachigen Raum sind besonders einige Passagen bei E. Darwin, dem Großvater C. Darwins, richtungsweisend im Hinblick auf die späteren Phylogenesevorstellungen (vgl. Tab. 227). Nach E. Darwin veränderte sich eine von Gott geschaffene lebendige Faser (»living filament«) in einem langen Prozess zu allen warmblütigen Tieren.¹¹¹ Die Veränderung der Formen erfolgt nach E. Darwin nicht von außen durch einen göttlichen Eingriff, sondern ist das Ergebnis einer Selbstverbesserung. Als Mechanismus dafür schlägt Darwin ein ähnliches Modell wie Lamarck vor: die Vererbung der in seinem Leben erworbenen Fortschritte eines Individuums an seine Nachkommen.

Insgesamt weisen die vielfältigen Ansätze phylogenetische Vorstellungen im späten 18. und frühen 19. Jahrhundert starke spekulative Züge auf. Für die letztlich nachhaltige Etablierung der Evolutionstheorie in der Biologie waren sie von nicht entscheidender Bedeutung. Die Anregungen, die zur Begründung der Evolutionstheorie geführt haben, gingen weniger von den Phylogenesevorstellungen des 18. Jahrhunderts aus als vielmehr von zwei anderen Entwicklungen: der Ausweitung und Vertiefung morphologischer

Kenntnisse im Rahmen der vergleichenden Anatomie und den Umbrüchen, die sich in der Geologie und den Lehren der Erdgeschichte vollzogen haben.

Lamarck: »der wirkliche Marsch der Natur«

Eine der zentralen Figuren in der Debatte um die Entwicklung einer Theorie der Phylogeneses in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist J.B. de Lamarck. Im Gegensatz zu den meisten seiner Vorgänger formuliert Lamarck eine Transformationslehre, die sich nicht nur auf einige Arten, sondern auf die gesamte organische Natur bezieht. Als in der Folge besonders einflussreich erweist sich die von Lamarck geäußerte Ansicht, dass die Diskontinuität in den organischen Formen nur eine scheinbare sei, weil es »verlorene Arten« (»espèces perdues«¹¹²) gebe, die im Laufe der Entwicklungsgeschichte die Zwischenglieder zwischen den jetzt bestehenden Arten gebildet hätten (↑Fossil). Motiviert sind die phylogenetischen Überlegungen Lamarcks, die er erstmals in seinen Vorlesungen im Jahr 1800 vorträgt¹¹³, offenbar zumindest zum Teil durch seine Kenntnisse von Transformationsreihen fossiler Mollusken, die er nach der Übernahme der Molluskensammlung des Pariser Museums erlangt.¹¹⁴ Die Veränderungen in der Natur erfolgen nach Lamarck schrittweise und allmählich: »[la nature] ne fait rien brusquement, et [...] partout elle agit avec lenteur et par degrés successifs.«¹¹⁵ Er spricht von einem tatsächlichen Marsch der Natur (»la marche réelle de la nature«¹¹⁶), der von den einfach gebauten Organismen ausgeht und zu den komplexeren hinführt (die Formulierung »la marche de la nature« verwendet Buffon bereits 1753¹¹⁷). Seinen Anfang nahm dieser natürliche Marsch bei den einfachsten Lamarck bekannten Organismen, den Infusorien, die seiner Meinung nach durch Urzeugung gebildet wurden; alle anderen Organismen seien als Transformationen aus ihnen entstanden. Über die Erzeugung der Infusorien habe die Natur die Mittel erworben, alle anderen Organismen indirekt hervorzubringen (»c'est par eux qu'elle a acquis les moyens de produire indirectement, à la suite d'un temps énorme, toutes les autres races d'animaux que nous connoissons«).¹¹⁸

Lamarck geht von einem durch Veränderung der Umwelt hervorgerufenen und über die damit veränderten Bedürfnisse und Verhaltensweisen der Organismen vermittelten sehr langsamen Wandel der Arten aus. Nicht der direkte Einfluss der Umwelt, sondern Gebrauch und Nichtgebrauch der benutzten Organe sind dabei das Mittel, das die Veränderungen bewirkt (↑Lamarckismus). Die im Leben eines Organismus erworbenen Veränderungen werden durch

Vererbung an die nächste Generation weitergegeben. So kann es zu einem Wandel der Arten (genauer: einem Wandel der Artzugehörigkeit von Individuen verschiedener Generationen) kommen. Etwas unpräzise formuliert Lamarck, die Individuen einer Art würden sich nach der erfolgten Transformation in einer neuen Art wiederfinden: »ces individus, qui appartenoient originairement à une espèce, se trouvent à la fin transformés en une espèce nouvelle, distincte de l'autre«¹¹⁹ (unpräzise ist dies, weil sich die Artzugehörigkeit eines Individuums nicht ändern muss, allein in der Generationenfolge der Individuen vollzieht sich ein Wandel der Artzugehörigkeit; ↑Art/Artumwandlung). Die abgestufte Ähnlichkeit der Arten kann Lamarck aus der sukzessiven Umwandlung der Organismen erklären, die der Veränderung der Umwelt korrespondiert: »les espèces n'ont réellement qu'une constance relative à la durée des circonstances dans lesquelles se sont trouvé tous les individus qui les représentent«¹²⁰.

Die nur relative Konstanz der Arten in Form ihrer Veränderung in langen Zeiträumen führt nach Lamarck zu einem *verzweigten Stammbaum* der Organismen, bei dem jede rezente Art als das Ende eines Astes zu verstehen ist: »Je ne veux pas dire pour cela que les animaux qui existent forment une série très-simple, et partout également nuancée; mais je dis qu'ils forment une série rameuse, irrégulièrement graduée, et qui n'a point de discontinuité dans ses parties«¹²¹. Nach Lamarcks Anschauung durchlaufen alle Entwicklungsreihen von Organismen – einem inneren Vervollkommnungstrieb folgend – eine langfristige Entwicklung von einfachen zu komplexen Formen (auch Bonnet vertritt eine solche Ansicht¹²²); aus der Komplexität eines Organismus könne daher auf das Alter seiner Art geschlossen werden.¹²³ Lamarck bindet damit seine Theorie der Phylogeneses eng an eine Theorie der Ontogenese, ja beide Theorien beschreiben einen ähnlichen Mechanismus der Veränderung aufgrund des Zusammenspiels von inneren Ursachen und äußeren Einflüssen.

Die Vielfalt der Formen entsteht nach Lamarck durch ein Nebeneinander von zwei Faktoren: einer auf linearen Fortschritt drängenden Kraft der Höherentwicklung und eines modifizierenden Einflusses, der von Faktoren der Umwelt ausgeht (↑Fortschritt).¹²⁴ Ähnliche Vorstellungen eines Nebeneinanders eines vertikalen Prinzips, das in dem alten Modell der Stufenleiter zum Ausdruck kommt, und eines horizontalen Prinzips, das für die Vervielfältigung und Vernetzung der zu einem Zeitpunkt lebenden Organismen verantwortlich ist, sind am Ende des 18. Jahrhunderts verbreitet.¹²⁵ Linné stellt schon Mitte des Jahrhun-

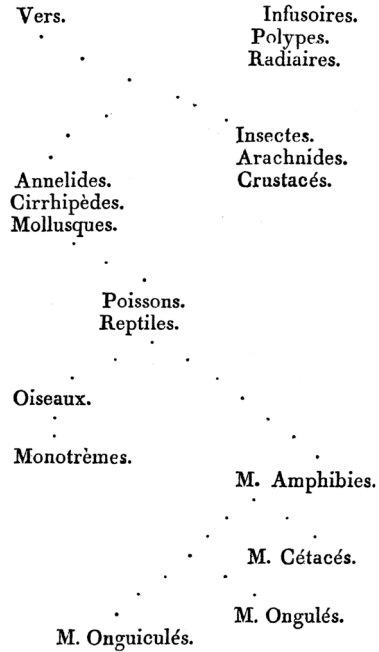


Abb. 380. Schema zur Darstellung des Ursprungs der großen taxonomischen Gruppen der Tiere (»Tableau à montrer l'origine des différens animaux«). Die Grafik wird vielfach als Stammbaum der Tiere interpretiert. Die oberen Taxa entsprechen den vierzehn von Lamarck unterschiedenen Tierklassen. M steht für Säugetiere (»Mammifères«) (aus Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: II, 463).

derts das Prinzip der (genealogischen) *Serie* (»serie«) neben das Prinzip der (ökologischen) wechselseitigen *Vernetzung* (»nexu inter se«).¹²⁶ Lamarck entwickelt trotz seiner Theorie der Transformation der Arten keine allgemeine Theorie der monophyletischen Deszendenz, d.h. der gemeinsamen Abstammung aller Organismen von einem Vorfahren. Er geht vielmehr von der wiederholten Urzeugung von Organismen aus, deren Nachfahren dann parallel zueinander im Laufe der Zeit komplexer werden und neue Stammbäume begründen (↑Lamarckismus: Abb. 266).¹²⁷ Lamarcks Konzeption der Phylogeneses ausgehend von wiederholten Ereignissen der Urzeugung hat daher die bemerkenswerte Konsequenz, dass die am höchsten entwickelten Organismen, die Primaten, die phylogenetisch ältesten sind, die am einfachsten gebauten aber die phylogenetisch jüngsten. Damit steht seine Auffassung in dieser Hinsicht den Phylogenesetheorien der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts diametral entgegen.¹²⁸ Die These von der beständigen Neuentstehung von Organismen mit komplexen Bau-

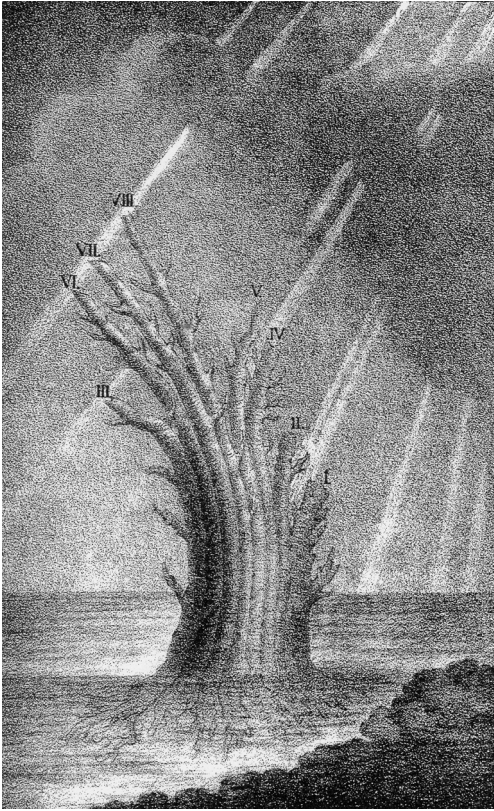


Abb. 381. Ein im Wasser stehender Stammbaum der Tiere («*Arbor vitae animalis*»). Der Stamm des Baums ähnelt dem eines Drachenbaums (*Dracaena*), insofern er aus nebeneinander laufenden dicken Ästen besteht. In dem begleitenden Text zum Bild werden sechs Tiergruppen unterschieden, die aber nicht eindeutig den acht nummerierten Hauptästen des Baums zugeordnet sind: I. Spondylozoa (Wirbeltiere) (entspricht wohl dem Ast VIII, an dessen Spitze der Mensch steht); II. Podozoa (Gliederfüßler) (Ast VII); III. Therozoa (Weichtiere) (Ast VI); IV. Grammozoa (Würmer) (Ast III); V. Cyclozoa (radiärsymmetrische Stachelhäuter) (Ast V); VI. Phytozoa (Schwämme und Hohltiere). Daneben wird als Restetaxon für die mikroskopisch kleinen Tiere ein nicht nummeriertes »Chaos animale« postuliert (aus Eichwald, E. (1829). *Zoologia specialis, quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum et Poloniae in species*, Bd. 1: Vorsatz; vgl. 33-45).

plänen aus solchen mit weniger komplexen behauptet Lamarck allerdings nicht explizit.¹²⁹

Mit ausdrücklichem Bezug zu Lamarcks Theorien entwickelt E. Geoffroy Saint-Hilaire seine Vorstellungen zur Phylogenesse seit Mitte der 1820er Jahre.¹³⁰ Übereinstimmend mit Lamarck beurteilt Geoffroy die Veränderung von Organismen als eine Reaktion auf Änderungen der Umwelt («*monde am-*

biant«); ohne diese würden sich auch die Organismen nicht ändern, so Geoffroy. Allerdings bleibt die Transformationstheorie Geoffroys auf einzelne Arten beschränkt und enthält (trotz seiner Theorie der »Einheit des Plans«; ↑Typus) nicht die These eines genealogischen Zusammenhangs aller Organismen.¹³¹

Cuviers ungewollter Beitrag

Entscheidende Impulse für die Begründung der Phylogenessevorstellung gehen in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts von dem führenden vergleichende Anatom aus: G. Cuvier – und zwar wider seine Intention, die auf eine Begründung der Konstanz der Arten gerichtet ist. Cuvier geht von einem göttlichen Ursprung aller Organismenarten aus (ohne aber in seinen wissenschaftlichen Arbeiten mit Gott zu argumentieren¹³²) und beurteilt in Folge dessen jede Art als perfekt an ihre Umwelt angepasst. Er lehnt daher auch jede Form der Umwandlung von Arten ab und kann sich das Entstehen neuer Arten allein durch erneute Schöpfungsakte nach einer natürlichen »Katastrophe« vorstellen (»Katastrophentheorie« oder »catastrophism« – eine Bezeichnung, die auf W. Whewell zurückgeht, der 1832 die Anhänger dieser Theorie als »Catastrophists« bezeichnet und den »Uniformalitarians« gegenüberstellt¹³³). Trotzdem leistet Cuviers systematische Klassifikation der Fossilien und lebenden Formen entscheidende Beiträge zur allmählichen Durchsetzung eines Denkens in graduellen Unterschieden und zeitlichen Transformationen.¹³⁴ Mit Cuviers einflussreicher Einteilung der Lebewesen in vier neben einander stehende Hauptgruppen (↑Taxonomie) findet auch die alte Vorstellung einer linearen Stufenleiter aller Lebewesen ihr wissenschaftliches Ende.¹³⁵ Cuvier wendet sich vehement gegen eine lineare Anordnung der Bauformen der Lebewesen und bereitet damit den Übergang von der Linie zum Baum als Darstellungsform der Verwandtschaft vor. An die Stelle des deduktiv-schematischen Vorgehens der Anordnung der Lebensformen gemäß einer allein theoretisch begründeten »Stufenleiter« tritt bei Cuvier eine Klassifikation der Organismen, die durch eine empirische Untersuchung ihrer inneren Struktur angeleitet ist. Der Annahme einer Phylogenesse aber steht bei Cuvier besonders sein Verständnis der Organismen als harmonisch geordnete Ganzheiten entgegen (nach dem Prinzip der Korrelation; ↑Morphologie): Zusammengesetzt aus wechselseitig perfekt aneinander angepassten Teilen widersetzen sich diese ganzheitlichen Gefüge jeder Veränderung, so die Anschauung Cuviers.

Beteiligt ist Cuvier auch an den ersten detaillierten Untersuchungen von Fossilienreihen, die eine direk-

NOMS DES CLASSES.	1. ^e PÉRIODE.	2. ^e PÉRIODE.	3. ^e PÉRIODE.	4. ^e PÉRIODE.	PÉRIODE ACTUELLE.
1. AGAMES	4	7	3	13	7,000
2. CRYPTOGAMES CELLU- LEUSES	0	0	0	2	1,500
3. CRYPTOGAMES VASCU- LAIRES	220	8	31	7	1,700
4. PHANÉROGAMES GYM- NOSPERMES	0	5	35	17	150
5. PHANÉROGAMES MO- NOCOTYLÉDONES	16	5	3	25	8,000
6. PHANÉROGAMES DI- COTYLÉDONES	0	0	0	100	32,000
	240	25	72	164	50,350

Tab. 383. Unterscheidung von vier Perioden in der Abfolge fossiler Pflanzen. Die Zahlen bezeichnen die Anzahl bekannter Pflanzenarten der verschiedenen Klassen in den jeweiligen Perioden. Die kleinen und einfacher gebauten Pflanzen wie die Kryptogamen erscheinen in allen vier Perioden, die großen und komplexen zweikeimblättrigen Phanerogamen dagegen erst in der vierten (aus Brongniart, A. (1828). *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles*: 219).

gewissen ↑Fortschritt der Komplexität der Formen in dieser Geschichte.

Geologischer Gradualismus

Abgelöst wird die unter dem Einfluss Cuviers verbreitete Katastrophentheorie durch gradualistische Vorstellungen, die sich ausgehend von der Geologie im 19. Jahrhundert allmählich durchsetzen und auch auf die Biologie bezogen werden. Besonders einflussreich wird C. Lyells – durch den Geologen J. Hutton angeregt – »Aktualismus«, der der Katastrophentheorie widerspricht und für die Vergangenheit keine anderen Kräfte annimmt als die in der Gegenwart wirksamen.¹⁴¹ Der Prozess der Veränderung der Erdoberfläche und damit der Organismen vollzieht sich nach diesen Theorien in einem sehr viel längeren zeitlichen Rahmen als zuvor angenommen. Erst auf dieser Grundlage wird eine kontinuierliche Umwandlung der Formen ohne göttlichen Eingriff nach rein natürlichen Prinzipien vorstellbar. Lyell selbst geht allerdings auf Distanz zu dem »müßigen Streit« über die »abstrakte Möglichkeit« einer Umwandlung von Arten (»conversion of one species into another«).¹⁴² Eine Wandelbarkeit der Arten über die Grenzen des Typus hinaus hält Lyell für unmöglich. Die ihm bekannte Unfruchtbarkeit und Seltenheit von Bastarden ist ihm ein Beleg für diese Auffassung. Auch wenn er somit traditionelle Antworten auf die gestellten Fragen gibt, liefert Lyell trotzdem mit seiner um die Entstehung von Arten zentrierten

Betrachtung die entscheidenden Fragen, die Darwin und Wallace, die beide Lyells »Principles of Geology« auf ihren weiten Reisen lesen, zu ihren revolutionären Antworten inspirieren.¹⁴³

»Wandelbarkeit der Arten«

Umfassende Änderungen in der allgemeinen Einstellung gegenüber der Frage nach der so genannten Wandelbarkeit von Arten (↑Art/Artumwandlung) vollziehen sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Besonders im Rahmen der Botanik wird die gleich bleibende Änderung von Organismen unter sich wandelnden Umweltbedingungen erkannt. Unter der Voraussetzung der Wandelbarkeit der Umweltverhältnisse der Erde – also der Annahme einer Erdgeschichte – erscheint damit auch eine Geschichte des Lebens wahrscheinlich. C. von Sternberg ist schon 1817 der Auffassung, man könne sich die Pflanzenwelt als eine »Kettenfolge« oder als ein »Netz« vorstellen; diese Systeme

müßten aber berücksichtigen, dass »nicht alle Pflanzenformen [...] zu gleicher Zeit vorhanden waren«.¹⁴⁴ Mit der sich allmählich durchsetzenden Überzeugung von einer langen Geschichte der Erde ist eine Reihe von Botanikern der Auffassung, es komme im Verlaufe dieser Geschichte auch zur Entstehung neuer Pflanzenarten¹⁴⁵: »wie die Individuen, so haben auch die Arten einen Lebensverlauf, einen Anfang und ein (scheinbares) Ende«, schreibt beispielsweise A.F. Spring 1838.¹⁴⁶ Er ist daher auch der Auffassung, »daß viele Arten schon ausgestorben [sind], andere noch kommen möchten«.¹⁴⁷ Deutlich heißt es 1852 bei F. Unger, »eine Pflanzenart muß aus der andern hervorgehen«.¹⁴⁸ Der Ausdruck *Wandelbarkeit der Arten* erscheint seit Mitte der 1850er Jahre.¹⁴⁹

Chambers: »succession« und »descent«

Eine eindeutige Interpretation gibt L. Chambers dem fossilen Befund in einer 1844 anonym veröffentlichten, aufsehenerregenden Schrift, die als eine wichtige Vorbereitung für Darwin gewertet werden kann. Chambers meint, einen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen von Organismen beobachten zu können und erklärt ihn als Ergebnis der sukzessiven, graduellen und progressiven Entstehung der Formen auseinander: »We see clearly that there has been a succession from invertebrate to vertebrate, then in the vertebrate from the fish to the reptile, from the reptile to the bird and mammal, in the mammal finally to man. That there has been an

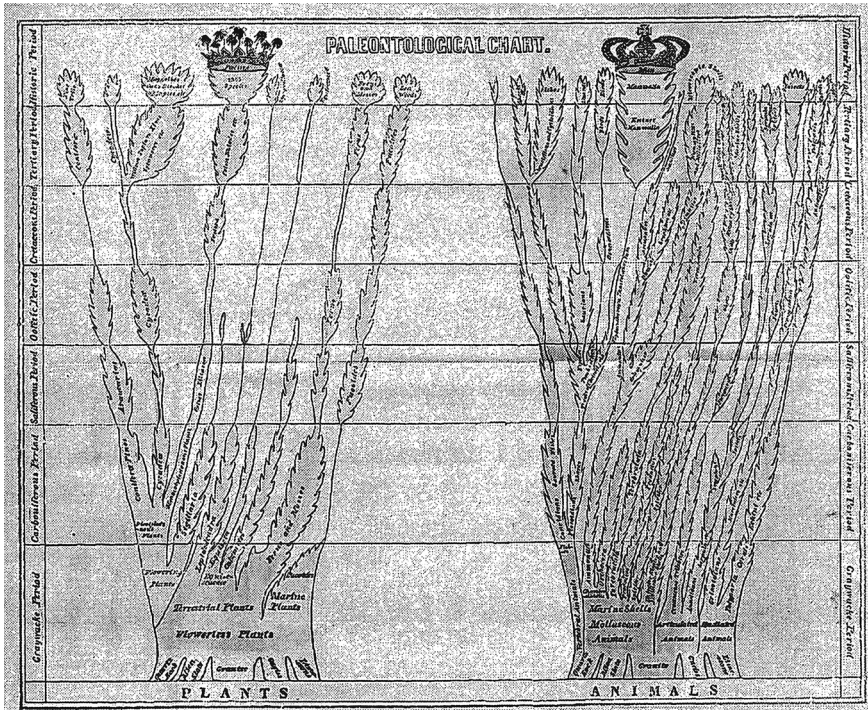


Abb. 384. Stammbaum der Pflanzen und Tiere (»Paleontological Chart«). Die Abfolge der Pflanzen- und Tiergruppen in den geologischen Epochen (vertikale Achse) ist als Verzweigung und ausgeprägte Höherentwicklung dargestellt. Die Krone der Pflanzen nehmen die Palmen ein, die der Tiere der Mensch (aus Hitchcock, E. (1840). *Elementary Geology*: Ausfallblatt).

advance in each stirps or series of animals is abundantly evident.«¹⁵⁰ Chambers spricht vom Verhältnis der Abstammung (»descent«¹⁵¹), das zwischen verschiedenen Gruppen von Organismen besteht. Allerdings müssen die Vertreter einer Klasse von Organismen (z.B. der Säugetiere) nach Chambers nicht notwendig miteinander verwandt sein, weil sie in seiner Konzeption (ähnlich wie in der Lamarcks) lediglich eine bestimmte Entwicklungsstufe in der Transformation unabhängig voneinander entstandener Ursprungsformen sein können.¹⁵² Als entscheidende Evidenz für seine Anschauung führt Chambers an, dass die Fossilien in einer kontinuierlichen Serie angeordnet werden können, wobei die Fossilien den rezenten komplexen Formen umso stärker ähneln, je jünger die Schichten sind, aus denen sie stammen (eine Beobachtung, die schon Cuvier macht, ohne aber daraus auf eine Transformation der Organismen in erdgeschichtlichen Dimensionen zu schließen; ↑Fossil). Die Verhaftung in einem traditionellen Denken zeigt sich bei Chambers v.a. daran, dass er die Phylogenesen der Organismen in Analogie zu der individuellen Ontogenese eines einzelnen Organismus sieht, d.h. er führt die Transformationen auf

eine den Organismen immanente Tendenz der Höherentwicklung zurück – also nur in der Betrachtung der Konsequenz, nicht aber der Ursache der Evolution ist Chambers ein Vorläufer Darwins.¹⁵³

Spencer: »Theory of Evolution« (1852)

In den 1840er und 50er Jahren stellt der Deszendenzzusammenhang zwischen den Organismen bereits eine vielfach erwogene Theorie dar. Viele biologisch informierte Gelehrte können sich kaum eine rationale Alternative zu ihr vorstellen und empfinden die traditionelle Ansicht einer tatsächlichen Schöpfung aller Arten als intellektuelle Beleidigung. So argumentiert H. Spencer in seiner bereits 1852 formulierten *Evolutionstheorie* (»Theory of Evolution«¹⁵⁴): »we may safely estimate the number of species that have existed, and are existing, on the Earth, at not less than ten millions. Well, which is the most rational theory about these ten millions of species? Is it most likely that there have been ten million of species creations? or is it most likely that, by continual modifications due to change in circumstances, ten millions of varieties have been produced, as varieties are being produced still?«.¹⁵⁵

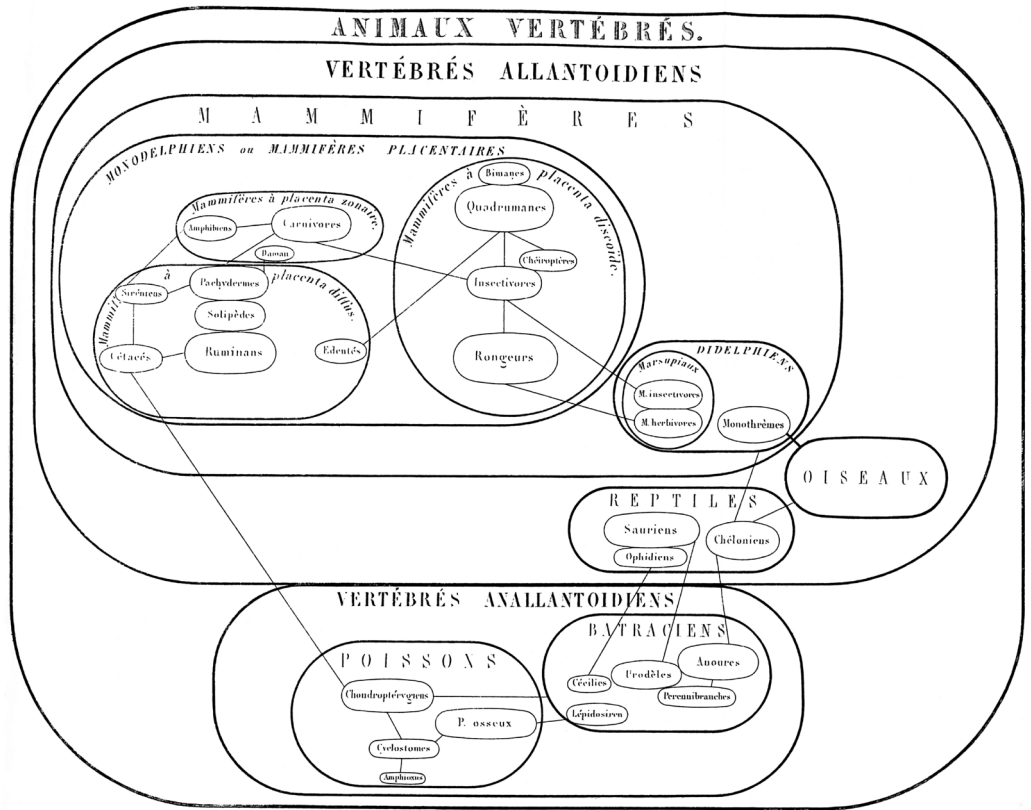


Abb. 385. Verwandtschaftsverhältnisse der Wirbeltiere, dargestellt mittels ineinander geschachtelter Kreise (»Venn-Diagramm«). Die Linien zwischen einzelnen Gruppen verbinden Taxa, die analoge Formen ausgebildet haben, z.B. die Wale und Fische (aus Milne-Edwards, H. (1844). *Considérations sur quelques principes relatifs à la classification naturelle des animaux, et plus particulièrement sur la distribution méthodique des mammifères*. *Annales des Sciences Naturelles* (Zoologie) 3d ser. 1, 65-99: 98).

Spencer interpretiert insbesondere das Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt als den entscheidenden Grund für ihre Veränderung. So wie das Leben selbst als eine beständige Anpassung der inneren Verhältnisse an die äußeren anzusehen sei (»a moving equilibrium between inner and outer actions«¹⁵⁶; ↑Leben), so macht Spencer auch die Veränderungen der anorganischen und organischen Umwelt dafür verantwortlich, dass es überhaupt zu Veränderungen von Organismen kommt: »The astronomic, geologic, and meteorologic changes that have been slowly but incessantly going on, and have been increasing in the complexity in their combinations, have been perpetually altering the circumstances of organisms; and organisms, becoming more numerous in their kinds and higher in their kinds, have been perpetually altering one another's circumstances. Thus, for those progressive modifications upon modifications

which organic evolution implies, we find a sufficient cause«.¹⁵⁷

C. Bonaparte: »La fixité absolue [...] est absurde«
Auch kontinentaleuropäische Biologen schließen sich in den 1850er Jahren dieser Auffassung an. Der Ornithologe C. Bonaparte hält die Hypothese der Konstanz der Arten 1856 für absurd (»La fixité absolue [...] est absurde«).¹⁵⁸ Er schreibt den Rassen, ebenso wie später Darwin (↑Art) eine nur temporäre Existenz (»existence temporaire«) zu.¹⁵⁹ Und er entwickelt auch bereits Ansätze für eine Selektionstheorie: Die Individuen der in der Gegenwart existierenden Arten betrachtet er als Nachkommen von Individuen ausgestorbener Arten, und dieser Übergang sei durch mannigfache Transformationsschritte erfolgt, die eine Anpassung der Individuen an die Umwelt ermöglichten (»Nous le proclamons avec pleine con-

viction, les Crocodiles, les Éléphants, les Rhinocéros antédiluviens sont les ancêtres de ceux qui se propagent à notre époque, et il serait impossible à leur postérité de subsister sans les modifications variées qu'a dû subir l'organisation primitive conformément aux circonstances, qui sont devenues, relativement à cette postérité, une seconde nature»¹⁶⁰

C. Darwin: Erklärung der Phylogenese

Das Revolutionäre an Darwins Theorie zur Phylogenese der Organismen ist weniger die Behauptung einer tatsächlichen Verwandtschaft und Abstammung als vielmehr die in dem von ihm formulierten »Mechanismus« der Evolution enthaltene Absage an eine Teleologie, die eine Tendenz zur Höherentwicklung erzwingen würde. Die Theorien der Phylogenese vor Darwin, die es vielfältig gab, erklären die Abfolge der Organismen aufgrund eines in den Organismen liegenden Drangs zur Perfektionierung, der Entfaltung einer präexistierenden Potenz (↑Fortschritt). Sie sind damit, so wie die von Chambers, oft am Modell der Ontogenese orientiert und Ausdruck eines »Essenzialismus«, der von vorgegebenen Formen ausgeht, die sich auf vorgezeichneten Bahnen nur entfalten.¹⁶¹ Darwins revolutionärer Schritt besteht dagegen darin, die Phylogenese ausgehend von Prozessen auf der Ebene von Populationen (v.a. der Konkurrenz) zu betrachten. Sein »Populationsdenken« (↑Population) macht nicht eine den Organismen innewohnende Tendenz zur Höherentwicklung, sondern allein ihre differenzielle Reproduktion für die langfristige Veränderung der Formen verantwortlich.

Entscheidend für die Entwicklung von Darwins Vorstellungen von einer Phylogenese sind die Erfahrungen auf seiner Weltreise von 1831 bis 1836. Verschiedene empirische Beobachtungen legen für ihn eine Abstammung der Formen voneinander nahe¹⁶²: (1) Die Fossilien von Südamerika ähneln den gegenwärtig dort lebenden Organismen, nicht aber den Fossilien oder lebenden Organismen anderer Kontinente. (2) Die Tiere verschiedener Klimazonen in Südamerika ähneln stärker einander als sie den Tieren der gleichen Klimazonen auf anderen Kontinenten ähneln. (3) Einige Vogelarten auf den Galapagos-Inseln erscheinen als Variationen eines galapagosenden Typus, den Darwin sonst nur vom südamerikanischen Festland kennt. Beeindruckend ist für Darwin auf den Galapagos-Inseln außerdem die Tatsache, dass auf den verschiedenen Inseln trotz sehr ähnlicher Umweltbedingungen doch sehr unterschiedliche Vogelarten leben – eine rein naturtheologische Erklärung stößt hier also an ihre Grenzen. Es sind demnach fossile und biogeografische Befunde,

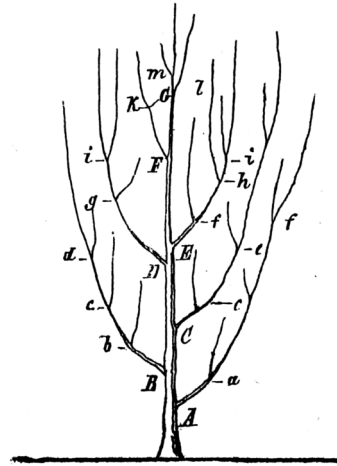


Abb. 386. Hypothetischer Stammbaum der Organismen. In diesem »Baum-förmigen Bilde des [zoologischen] Systemes« repräsentiert die vertikale Achse sowohl die Zeit als auch »die absolute Organisations-Höhe« der Tiere einer taxonomischen Gruppe. Betont wird mit dieser Darstellung nicht nur der Trend zur Höherentwicklung in der Evolution, sondern auch die fortgesetzte Differenzierung der »niederen« Formen nach der Entstehung der »höheren«: »[Meine Untersuchungen haben ergeben], dass nicht nur die Wirbellosen Tiere, die Fische, die Reptilien, die warmblütigen Vögel und Säugethiere und zuletzt der Mensch allmählich erst die einen nach den andern auftreten, – sondern auch in den einzelnen Unterreichen der Strahlenthiere, der Weichtiere, der Kerbtiere, der Fische die höheren Äste des Systemes erst nach den tieferen erscheinen, – jedoch in der Weise, dass der höhere Zweig eines tieferen Astes sich oft später als der tiefere Zweig eines höheren Astes entwickelt. [...] So entwickelt sich der Zweig a am untersten Aste A früher als der Ast B, aber der Zweig c des ersten Astes erst nach dem Zweige b des zweiten und mit dem Zweige c des zweiten (B) und dritten Astes (C). [...] Es ist eine fast in allen Kreisen und Klassen des Systemes wahrnehmbare Erscheinung, dass die höchsten Klassen eines tieferen Kreises [...] absolut vollkommener sind, als die tiefsten Klassen des nächsthöheren Kreises [...] wir erinnern an den Amphioxus als untersten Fisch und an den Octopus als oberstes Weichtier« (aus Bronn, H.G. (1858). Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche: 481).

die für Darwins Vorstellung einer Phylogenese von Bedeutung sind. Zumindest stellt er dies selbst so dar: So wie ihn sein Sohn später zitiert, erscheint Darwin 1837 die Kenntnis der südamerikanischen Fossilien und der Fauna der Galapagos-Inseln als Ursprung all seiner Ansichten (»origin of all my views«).¹⁶³

In seinen frühen Schriften zeigt sich noch Darwins Verwurzelung in harmonischen Naturvorstellungen des 18. Jahrhunderts. So geht er von einer Ordnung

der organischen Natur aus, in der jeder Art ein fester Platz zukommt. Das Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt ist damit entscheidend für die Bildung neuer Arten. Weil Darwin in dieser Phase seines Denkens eine »perfekte« \uparrow Anpassung der Organismen an die Umwelt annimmt, kommt es nach seinen Vorstellungen zu einem Wandel der Arten nur als Reaktion auf Umweltänderungen (\uparrow Umwelt/Umweltdetermination).

Auch die Anzahl der Plätze (\uparrow places«; \uparrow Nische) in der Ökonomie der Natur (\uparrow economy of nature«) nimmt Darwin anfangs als konstant an. Seine frühe Theorie der Phylogenesse besteht daher im Wesentlichen nur in dem Mechanismus der Ersetzung einer Art durch eine andere an einem festen Platz. Erst Mitte der 1850er Jahre stellt Darwin das Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt in den Hintergrund und kann damit eine tatsächliche Vermehrung von Arten für möglich halten: »Always remember how organisms are most importantly related to other organisms [...] The number of species [...] goes on increasing in geometrical ratio – because relations get more & more complicated.«¹⁶⁴ In dieser neuen Phase seines Denkens ist es nicht mehr der Austausch an einem festgelegten »Platz«, sondern tatsächlich die Auseinanderentwicklung der Arten, die einen Wandel der Arten bedingt. Auch noch im »Origin« finden sich allerdings Passagen, in denen Darwin von einer begrenzten Anzahl von freien Plätzen im Haushalt der Natur ausgeht (1859: »That the number of specific forms has not indefinitely increased, geology shows us plainly; and indeed we can see reason why they should not have thus increased, for the number of places in the polity of nature [3.-6. Aufl. 1861-72: »throughout the world«] is not indefinitely [1861-72: »immeasurably «] great«).¹⁶⁵ Erst ab der 3. Auflage von 1861 macht Darwin deutlich, dass aufgrund der innerorganischen Dynamik eine unbegrenzte Anzahl von »Plät-

zen« vorliegt: »the mutual relations of organic beings are more important [for species diversity than the mere inorganic conditions]; as the number of species in any country goes on increasing, the organic conditions of life will become more and more complex. Consequently there seems at first sight to be no limit to the amount of profitable diversification of structure, and therefore no limit to the number of species which might be produced.«¹⁶⁶

Als Mechanismus der Differenzierung formuliert Darwin das Prinzip der **Divergenz** (\uparrow Divergence of Character«), das – nach der gängigen Interpretation Darwins¹⁶⁷ – auf dem Vorteil der Spezialisierung beruht: Diejenigen Organismen, die sich von anderen unterscheiden, genießen einen Vorteil, weil sie auf diese Weise einer geringeren \uparrow Konkurrenz unterliegen (\uparrow the more diversified the descendants from any one species become in structure, constitution, and habits, by so much will they be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature, and so be enabled to increase in numbers«).¹⁶⁸ Mit diesem Prinzip wird die Diversifizierung der Lebewesen zu einem selbstbezüglichen Prozess, der eine eigene innere Dynamik enthält. Die Veränderungen sind damit nicht mehr durch eine »Anpassung« an die Umwelt bedingt, sondern im Wesentlichen durch den bloßen Vorteil der Verschiedenheit von dem Bestehenden. Darwin verwendet diese Argumentation bereits seit 1854¹⁶⁹; als ein Prinzip in einer festen Terminologie formuliert er seine Einsichten aber erst ab 1857 (\uparrow principle of divergence«¹⁷⁰/¹⁷¹). Zusammen mit dem Selektionsprinzip hält er das Divergenzprin-

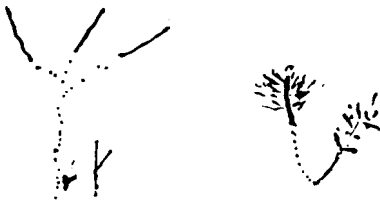


Abb. 387. Die beiden ersten Zeichnungen eines Stammbaums in den Notizbüchern Darwins aus dem Jahr 1837. Die ausgezogenen Linien stehen für rezente Spezies, die gepunkteten für ausgestorbene (aus Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 177 (B 26)).

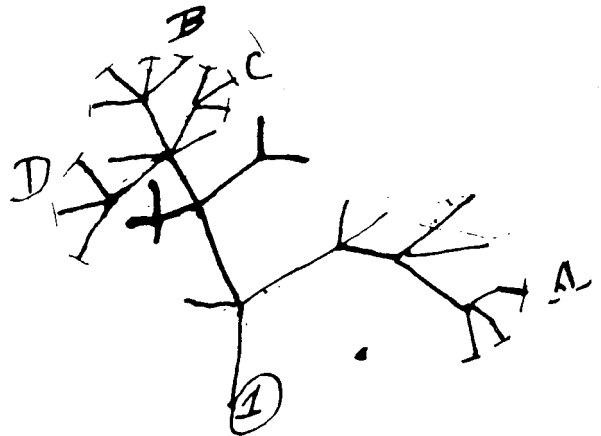


Abb. 388. Frühe Skizze eines Modells für einen Stammbaum der Lebewesen aus den Notizbüchern Darwins. Die Zeichnung ist überschrieben mit »I think«. Der Stammbaum weist eine ungeordnete, sich in verschiedene Richtungen des Raumes entfaltende Form auf (aus Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 180 (B 36)).

zip für den zentralen Punkt seines Hauptwerks (»the keystone of my Book«¹⁷²). Im 20. Jahrhundert wird der Begriff der Divergenz in erster Linie als deskriptiver Ausdruck für die Zunahme der Unterschiede zwischen den Organismen von zwei ursprünglich miteinander verbundenen Abstammungslinien verwendet. So heißt es bei G.G. Simpson 1945: »If the early members of two groups are more alike than the later, their later dissimilarities are divergent«.¹⁷³

In seinem Hauptwerk von 1859 geht Darwin (tatsächlich als einer der ersten und anders als Lamarck, der eine wiederholte Urzeugung annimmt; s.o.) von einem monophyletischen Ursprung aller Lebewesen aus: Er postuliert, dass alle Pflanzen und Tiere von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, den er

ihren *Prototyp* nennt.¹⁷⁴ Ausgehend von diesem Verfahren habe eine Evolution stattgefunden, die wegen des Konkurrenzvorteils der spezialisierten Formen zu einer Divergenz und Diversifizierung der Lebewesen führte. Das Bild eines großen Baums (»a great tree«) zur Darstellung der Abstammungsverhältnisse der Organismen hält Darwin für grundsätzlich richtig (»this simile largely speaks the truth«¹⁷⁵). Er selbst verwendet dieses Bild in seinen Tagebüchern seit 1837 (vgl. Abb. 387). Auch die einzige Abbildung seines Hauptwerks stellt das Schema eines Stammbaums dar, allerdings ohne reale Taxa von Organismen anzugeben.¹⁷⁶

Entscheidend und leitend für Darwins Theorie ist also die ökologische Vorstellung einer

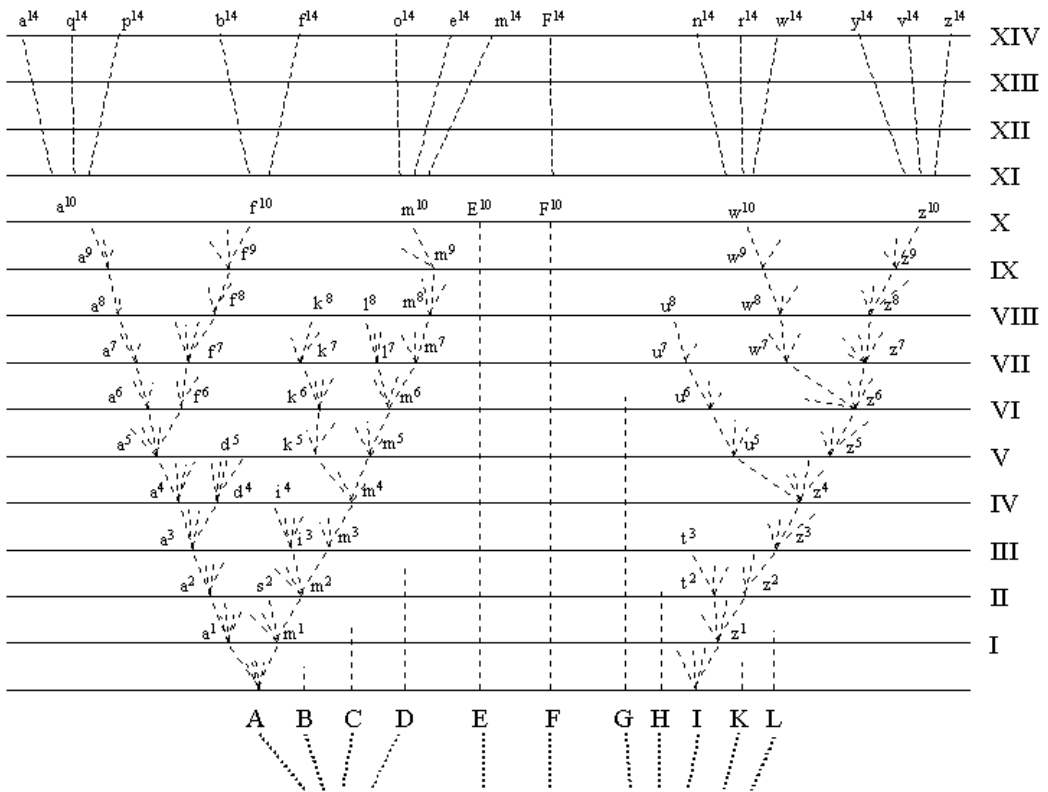


Abb. 389. Darwins Modell eines Stammbaums aus dem »Origin of Species« (1859). Dies ist die einzige Abbildung in Darwins Hauptwerk. Sie stellt ein bloßes Schema der Diversifizierung der Formen dar; im Gegensatz zu den meisten anderen Stammbäumen werden keine taxonomischen Gruppen konkret benannt. Der Stammbaum konvergiert an seiner Basis zwar, er führt jedoch nicht auf nur eine Population (oder einen Typus) als dem gemeinsamen Vorfahren aller Organismen zurück. In der vertikalen Erstreckung des Diagramms sind Abstammungsbeziehungen dargestellt (der Abstand zwischen den horizontalen Linien soll »eintausend, besser noch zehntausend Generationen« entsprechen); in der horizontalen Erstreckung die morphologische und ökologische Diversifizierung der Formen. Deutlich wird dabei, dass durch die Diversifizierung einiger Abstammungsgruppen (A und I) andere aussterben, weil sie die konkurrenzunterlegenen sind (B, C, D, G, H, K und L). Diversifizierung der Formen wird von Darwin offenbar allein als eine Möglichkeit vorgestellt: Nicht alle Abstammungsgruppen erfahren sie; einige langfristig bestehende Gruppen stellt Darwin als gerade Abstammungslinien dar (E und F).

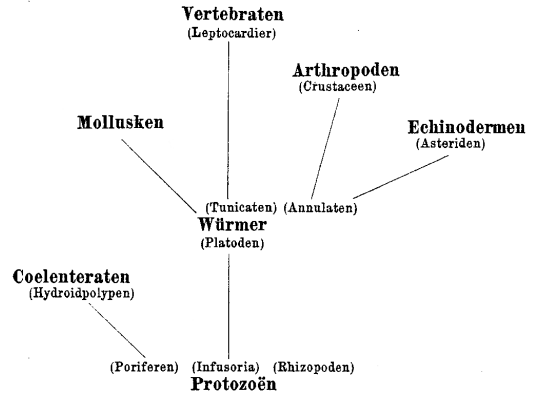
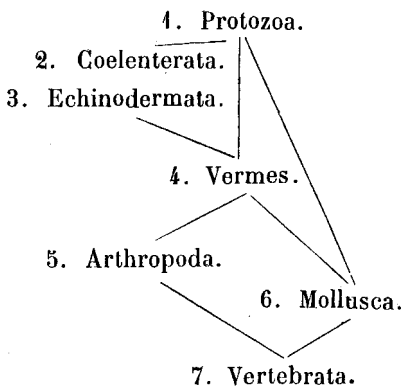


Abb. 390. Der Übergang von einer netzförmigen Darstellung der Verwandtschaft (links) zu einer Stammbaumdarstellung (rechts) in zwei aufeinander folgenden Auflagen desselben Werks mit dem dazwischen liegenden Ereignis des Erscheinens von Darwins »Origin of Species« (1859). Neben dem Verzicht auf die Darstellung von Vernetzungen in der späteren Auflage kehrt diese auch die ältere Grafik um, so dass nun die Gruppen, die die am einfachsten gebauten Organismen umfassen, nicht mehr oben, sondern unten stehen (aus Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 38; 2. Aufl. (1870): 77).

↑Konkurrenz und des Vorteils der Spezialisierung der Organismen in verschiedene ↑Nischen. Neben den empirischen Untersuchungen und biologischen Prinzipien können auch metaphysische Gründe für die Entwicklung von Darwins Denken in graduellen Transformationen anstelle von plötzlichen Sprüngen vermutet werden. So vertritt er die Auffassung, dass alle diskontinuierlichen Veränderungen einen übernatürlichen Ursprung haben, das Natürliche entwickelte sich dagegen kontinuierlich.¹⁷⁷

Rezeption Darwins

Die Annahme einer genalogischen Verwandtschaft der Organismen setzt sich mit Darwins Theorie allmählich durch. Schneller akzeptiert wird dabei der phylogenetische Teil von Darwins Theorie – und zwar, »Plancks Prinzip« widersprechend, weitgehend unabhängig vom Alter der Forscher¹⁷⁸ – über

die Mechanismen der ↑Evolution herrscht dagegen bis ins 20. Jahrhundert Uneinigkeit (↑Selektion). Ein anfängliches Problem für die Phylogeneseverstellung bilden Kalkulationen über das Alter der Erde, die Lord Kelvin anstellt. Ausgehend von dem vorhandenen Vulkanismus auf der Erde und der Annahme einer allmählichen Abkühlung schätzt Kelvin das Alter der Erde auf nicht mehr als hundert Millionen Jahre – zu wenig Zeit für die Entstehung der vorhandenen Formenmannigfaltigkeit nach dem Mechanismus der Selektion. Darwin vermutet zwar, dass die Kalkulationen Kelvins nicht stimmen können, der Nachweis, dass die Berücksichtigung der Radioaktivität eine höhere Schätzung erzwingt, gelingt aber erst nach Darwins Tod.¹⁷⁹

Haeckel: Vererbung und Anpassung

Bei E. Haeckel, dem wichtigsten deutschsprachigen

Ähnlichkeit benachbarter Faunen und Floren

Die Ähnlichkeit von Formen nimmt in der Regel mit der räumlichen Entfernung zwischen den besiedelten Regionen ab.

Verschiedenheit der Faunen und Floren gleicher Klimate, aber unterschiedlicher Herkunft

Trotz ähnlicher Klimabedingungen unterscheiden sich die Faunen und Floren der verschiedenen Kontinente doch erheblich.

Abnahme der Ähnlichkeit der Fossilien gegenüber rezenten Formen mit dem Alter der Fossilien

Je älter die Schicht, aus der die Fossilien stammen, desto unähnlicher sind sie den rezenten Formen.

Verschiedenheit der Fossilien einer Region mit den rezenten Organismen anderer Regionen

Die Fossilien in einer Region ähneln den rezenten Formen dieser Region stärker als denen anderer Regionen.

Tab. 228. Biogeografische und paläontologische Argumente Darwins und seiner Anhänger für die Deszendenztheorie im Gegensatz zur Schöpfungstheorie.

Vertreter des Darwinismus in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, werden die beharrende und die verändernde Tendenz in der Geschichte des Lebens mit der antagonistischen Gegenüberstellung der Konzepte von *Vererbung* und *Anpassung* bezeichnet. Die \uparrow Vererbung oder Erbllichkeit versteht Haeckel als das konservierende Prinzip einer »inneren Gestaltungskraft«, über das die Erzeugung der ähnlichen Nachkommen erklärt wird. Die \uparrow Anpassung stellt Haeckel dagegen als das dynamische Prinzip vor, das eine Veränderung der Organismen gemäß ihrer Umwelt, aber auch gemäß innerer Prozesse bewirkt. Ausdrücklich unterscheidet Haeckel neben den äußeren »innere Anpassungen« als Folge der »beständigen inneren Veränderungen«. ¹⁸⁰

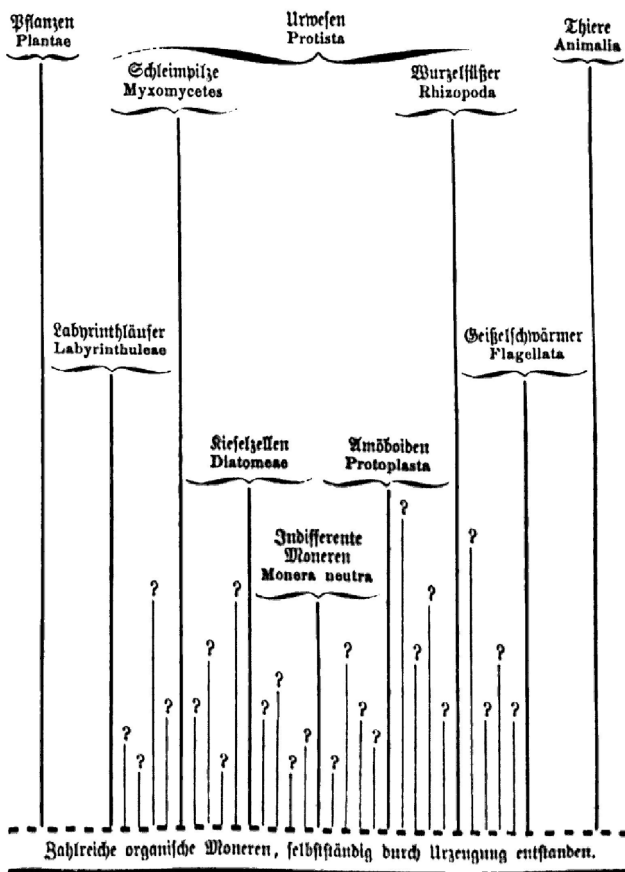
Die zahlreichen von Haeckel gezeichneten »Stammbäume« der Lebewesen berücksichtigen allein rezente Formen und ordnen diese auf verschiedener Höhe des Stammbaums an (vgl. Abb. 392 und 393). Die rezenten Formen werden also als Entwicklungsstufen gedeutet. Die Stammbäume bilden demnach nicht genealogische Linien ab, sondern die klassische hierarchische Ordnung der *scala naturae*. Damit stimmt es auch überein, dass Haeckel die von ihm unterschiedenen »Stämme« oder »Phylen« wesentlich über die Einheitlichkeit ihres Bauplans typologisch charakterisiert (und nicht als genealogische Einheiten). Im Prinzip erscheint bei Haeckel also die alte Fortschrittsordnung der *scala naturae* im neuen Gewand der Phylogeneses (im Sinne von de Beer 1954: »Phylogeny is the scale of beings rehabilitated as a result of the theory of evolution into a row (or rather a number of rows) of adult forms which are related to one another« ¹⁸¹).

Abb. 391. Polyphyletischer Ursprung der Pflanzen und Tiere und der »Stämme« der Protisten: »Nehmen wir [...] die vielheitliche oder polyphyletische Descendenzhypothese an, so würden wir uns eine mehr oder minder große Anzahl von organischen Stämmen oder Phylen vorzustellen haben, welche alle, neben und unabhängig von einander aus dem gemeinsamen Boden der Urzeugung aufschließen« (344f.). Die vertikalen Linien, die mit einem Fragezeichen enden, bedeuten »zahlreiche ausgestorbene neutrale Stämme des Protistenreichs, welche sich weder zu Tieren noch zu Pflanzen entwickelt haben«. Diese Grafik wird von Haeckel in den späteren Auflagen des Werkes nicht reproduziert (aus Haeckel, E. (1868). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*: 347).

Monophylie oder Polyphylie?

Strittig ist bis ins 20. Jahrhundert, ob die Verwandtschaftsbehauptung auf alle Organismen der Erde auszudehnen ist, oder ob mehrere nebeneinander bestehende Abstammungslinien anzunehmen sind. Weil bis zum Ende des 19. Jahrhunderts eine spontane Entstehung von Lebewesen aus anorganischen Stoffen, also eine \uparrow Urzeugung, für möglich gehalten wird, gehen viele ältere Autoren davon aus, dass nicht alle rezenten Organismen auch genealogisch miteinander verbunden sind. Manche Autoren des 18. und 19. Jahrhunderts vermuten aber auch ausdrücklich eine genealogische Verwandtschaft aller Organismen. So hält I. Kant bereits 1775 einen Übergang der verschiedenen Stammgattungen, die durch jeweils spezifische »Keime und Anlagen« gekennzeichnet sind, für möglich. ¹⁸² Er betrachtet es als eine mögliche, wenn auch gewagte und bloß spekulative Idee, »eine Gattung aus der andern und alle aus einer einzigen Originalgattung« entspringen zu lassen. ¹⁸³

Lamarck und mit ihm viele Biologen des 19. Jahrhunderts gehen von einem polyphyletischen Ur-



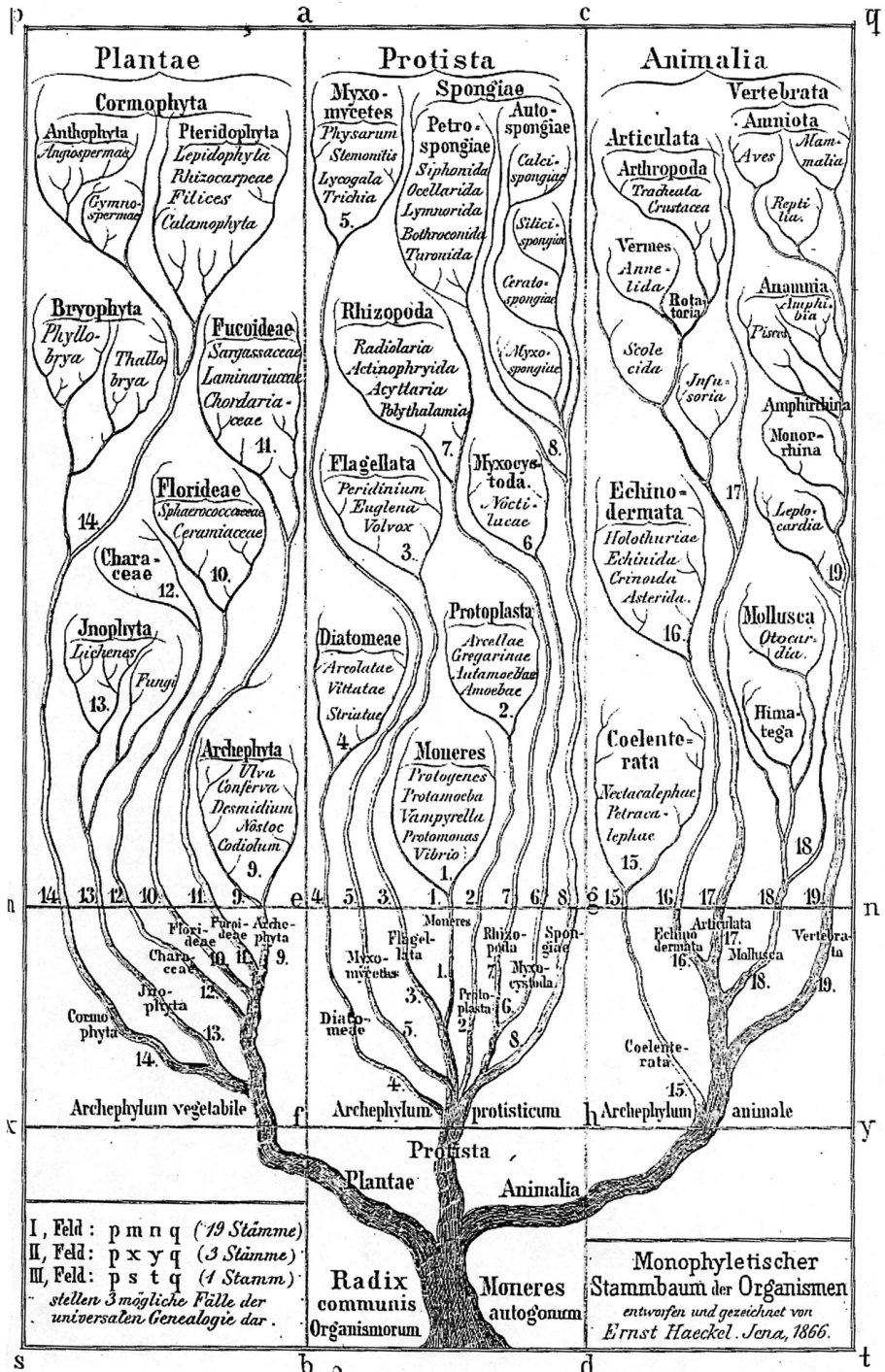


Abb. 392. »Monophyletischer Stammbaum der Organismen«. Die vertikale Achse des Stammbaums repräsentiert keine einfache Zeitachse, denn die meisten der angegebenen Taxa haben rezente Vertreter. Weil komplexe und weniger komplexe Formen in den »drei Reichen« der Pflanzen, Protisten und Tiere nebeneinander geordnet sind, stellt die vertikale Achse auch keine Abfolge von Entwicklungsstufen dar (aus Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, Taf. I).

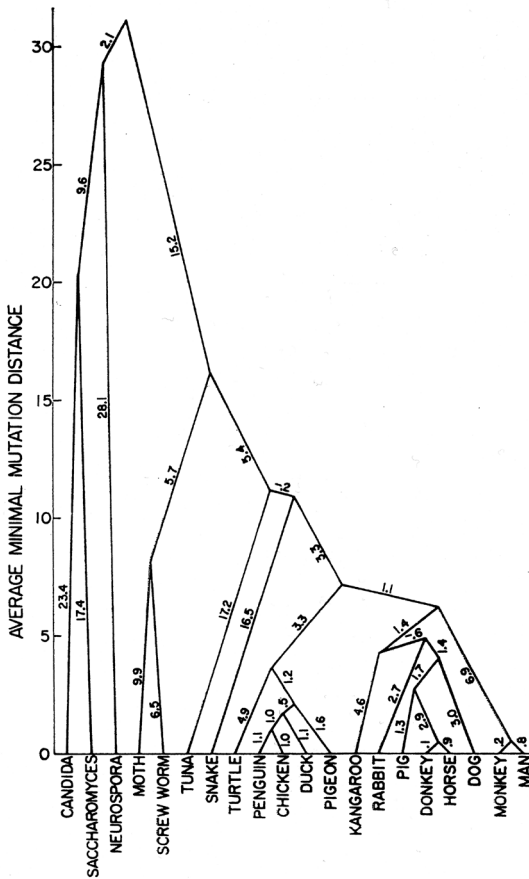


Abb. 394. Phylogenetischer Stammbaum konstruiert auf Grundlage der Sequenz von Aminosäuren des Cytochrom C-Moleküls. Die vertikale Achse stellt die mittlere minimale Mutationsdistanz dar, d.h. die minimale Anzahl von Nucleotiden, die verändert werden müssen, um von der Nucleotidsequenz der Gene zur Codierung des Cytochrom C-Moleküls der Organismen einer Art zu der einer anderen Art zu gelangen. Untersucht wurden die Cytochrom C-Moleküle eines breiten Spektrums von Arten, angefangen von niederen Pilzen (*Candida*, *Saccharomyces*, *Neurospora*), über Insekten (Schmetterlinge und Fliegen), Schlangen, Fische und Vögel bis hin zu Säugetieren (vom Känguru und Kaninchen bis zum Menschen). Der Stammbaum aufgrund dieser molekularbiologischen Daten stimmt gut mit dem Stammbaum aufgrund morphologischer Beschreibungen überein (aus Füch, W.M. & Margoliash, E. (1967). Construction of phylogenetic trees. *Science* 155, 279-284: 282).

stellung vieler molekularer und genetischer Gemeinsamkeiten aller Organismen erscheint die Hypothese eines allen Organismen gemeinsamen Vorfahrens, also die Annahme einer monophyletischen Verwandtschaft im 20. Jahrhundert als immer besser gesichert.

Phylogenesen und Umweltänderung

Nach klassischer Auffassung, wie sie etwa bei Lamarck und anfangs bei Darwin vorherrschend ist, folgt die Veränderung der Organismen in der Evolution immer einer vorübergehenden Änderung der Umweltbedingungen (\uparrow Umwelt/Umweltdeterminismus). Weil Organismen aber selbst einen wesentlichen Faktor der Umwelt anderer Organismen ausmachen, ist der Prozess der organischen Evolution in einem wesentlichen Punkt selbstbezüglich und hält damit seine eigene Dynamik aufrecht. Die Verflochtenheit der Organismen miteinander bedingt es, dass jede Veränderung eines Organismus eine Änderung der Selektionsbedingungen für andere und damit eine korrespondierende Evolution anderer Organismen nach sich zieht. L. Van Valen gibt dieser Autodynamik der Evolution 1973 den Namen *Rote-Königin-Hypothese* (nach einer Figur aus L. Carrolls *Through the Looking-Glass*): Um mit den Veränderungen in ihrer Umwelt Schritt zu halten, müssen sich die Organismen einer Population beständig selbst verändern.¹⁹⁰ In der Koevolution zwischen Abstammungslinien von Parasiten und Wirtsorganismen haben beispielsweise immer die selteneren Typen des Wirts einen Vorteil, weil der Parasit sich auf die häufigeren spezialisiert. Frequenzabhängige Selektion führt daher zu einer beständigen Veränderung der Organismen einer Abstammungslinie. Es ist damit die langfristige Veränderung die Form, in der sich die Organismen erhalten, oder, wie es N. Hartmann 1950 formuliert: »Die Artumbildung ist der Modus der Lebenserhaltung im Leben der Arten«¹⁹¹ (\uparrow Arterhaltung).

Gradualismus versus Saltationismus

Nähere Untersuchungen der fossilen Überlieferung im 20. Jahrhundert zeigen, dass die Entwicklung der Formen in der Evolution nicht gleichmäßig und kontinuierlich, sondern in mehr oder weniger diskreten Schüben erfolgte. Der Paläontologe O.H. Schindewolf stellt 1950 fest: »Der phylogenetische Formenwandel verläuft nicht in einem gleichmäßigen, ruhig dahingleitenden Flusse, sondern er ähnelt einem Strome mit zahlreichen, sich wiederholenden Wasserfällen, mit Stromschnellen und stark wechselndem Gefälle. Die Ablaufsform der Stammesentwicklung ist phasen- oder quantenhaft, sie zeigt eine ausgesprochen periodische Gliederung. Die Entfaltung der Stämme zerfällt in Entwicklungsabläufen oder Zyklen verschiedener Größenordnung, und in einem jeden derartigen Zyklus lassen sich drei Phasen von verschiedenem Entwicklungstempo und verschiedener Entfaltungsart unterscheiden.«¹⁹² Schindewolf nennt diese drei Phasen »Typen-Entstehung« oder

Typogenese, »Typen-Konstanz« oder **Typostase** und »Typen-Auflösung« oder **Typolyse**. Diese Bezeichnungen für den »phylogenetischen Formenwandel« führt Schindewolf 1945 ein.¹⁹³ In anderer Terminologie wird die Unterscheidung dieser drei Phasen bereits 1932 von K. Beurlen vorgeschlagen – Schindewolf verweist allerdings nicht darauf, vermutlich zur Distanzierung gegenüber Beurlens stark vitalistisch geprägtem Ansatz.¹⁹⁴

Der erste der drei von Schindewolf verwendeten Termini, »Typogenese«, erhält bereits vor Schindewolf durch R. Woltereck und G. Heberer eine allgemeine Bedeutung im Sinne von »Phylogenesse«: Woltereck spricht 1932 von der »progressiven Typogenese oder »Evolution«¹⁹⁵ und bezeichnet diese 1940 als »irdische Lebensgeschichte« oder »Phylogenesse«.¹⁹⁶ Heberer versteht die »Typogenese« oder den »Typenwandel« 1943 als das Grundmuster der Evolution.¹⁹⁷ Die Typogenese besteht nach Heberer in einer »Phase tiefgreifender Umbildungen qualitativer Art« mit dem Ergebnis der Entstehung eines neuen »Typus«, der »von der Ausgangsform wesentlich verschieden« ist.¹⁹⁸ In Abgrenzung von der Typogenese spricht Heberer von einer »Adaptiogenese« beim Vorliegen von Phasen der kontinuierlichen »Ausgestaltung des neuen Bauplanes, vorwiegend durch Anpassung an die Gegebenheiten des Gesamthabitates (Adaptive Radiation i.S. Osborns)«.¹⁹⁹

Insgesamt verbindet sich mit dem Ausdruck »Typogenese« der Vorschlag, die ungenaue Bezeichnung »Phylogenesse« durch einen präzisen Terminus zu ersetzen. Analog zur Ontogenese (oder Idiogenese), die die ↑Entwicklung von individuellen Lebewesen zum Gegenstand hat, betrifft die Typogenese die Entstehung der Typen von Lebewesen (nicht allein von neuen Stämmen oder Phyla).

Besondere Aufmerksamkeit findet seit den 1940er Jahren die Periode der Entstehung neuer Typen in einer Phase raschen Wandels, der von Simpson 1944 so genannten **Quantenevolution** (»Quantum Evolution«).²⁰⁰ Als Erklärung für diese raschen, sprunghaften Veränderungen werden zufällige Verschiebungen in Populationen aufgrund von genetischer »Drift« oder in kleinen isolierten Populationen am Rande des Verbreitungsgebiets der Art (nach dem »Gründerprinzip«; ↑Evolution) angenommen. Allgemein lässt sich die plötzliche Änderung eines Typus mit El-

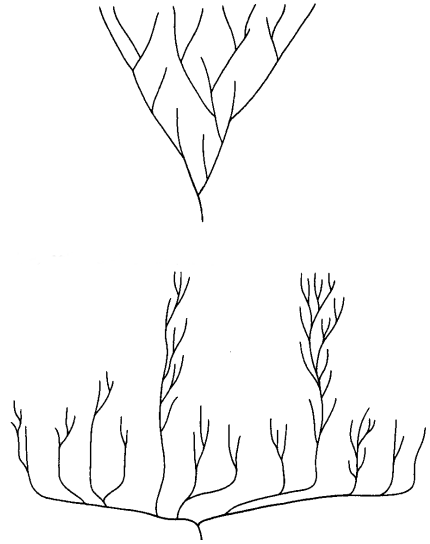


Abb. 395. Stammbaum mit progressiver (oben) und regressiver Disparität (unten). Die vertikale Achse repräsentiert die Zeit, die horizontale die morphologische Differenz der Formen. Das konventionelle Bild ist das obere: ein von einer schmalen Basis ausgehender, nach oben strebender und sich kontinuierlich verzweigender Stammbaum. Die revidierte Stammbaumdarstellung geht von einer anfänglich breiten Basis aus (hohe »Disparität« der Formen), von der nur wenige Linien Bestand haben. Das revidierte Bild entwickelt Gould aufgrund der Formenvielfalt der präkambrischen Burgess-Shale-Fauna (aus Gould, S.J. (1989). *Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History*: 46).

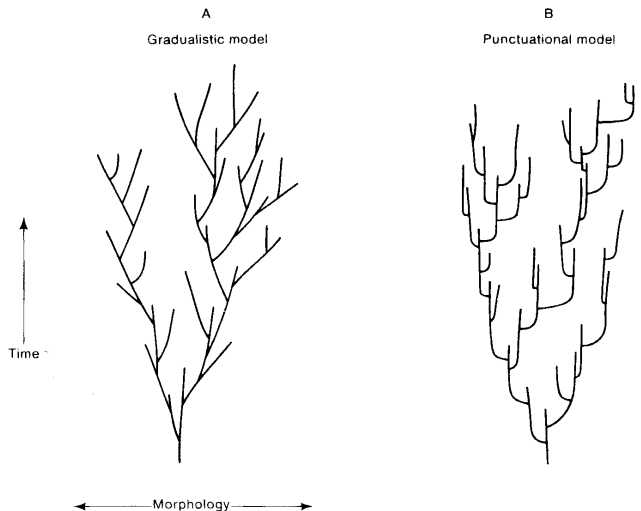


Abb. 396. Phylogenetischer Baum nach einem gradualistischen Modell der Evolution (A) und nach dem Modell des durchbrochenen Gleichgewichts (B) (aus Raup, D.M. & Stanley, S.M. (1971/78). *Principles of Paleontology*: 326).

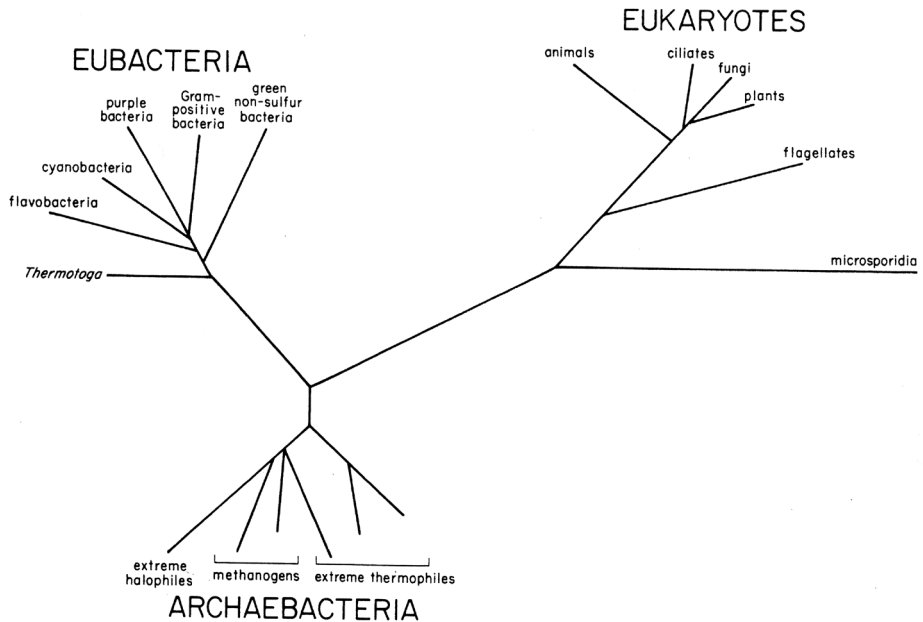


Abb. 397. Der universale phylogenetische Stammbaum der Organismen («the universal phylogenetic tree»), der auf molekularen Daten basiert. Zugrundegelegt ist die Sequenz der Basen in der kleinen Untereinheit der ribosomalen RNA (SSU rRNA). Entgegen der bis in die 1980er Jahre üblichen Zweiteilung der Menge der Organismen in Prokaryoten und Eukaryoten, ergeben die molekularen Daten eine Dreiteilung in Archaeobacteria, Eubacteria und Eukaryota (aus Woese, C.R. (1987). *Bacterial Evolution. Microbial Rev.* 51, 221-271: 231).

dredge und Gould (1972) als ein **durchbrochenes Gleichgewicht** («punctuated equilibrium») beschreiben, insofern ein stabiles organisches System aufgebrochen wird und in einem fast sprunghaften Prozess hin zu einem neuen stabilen System verändert wird.²⁰¹ Aus der fossilen Überlieferung von marinen Wirbellosen schließen Gould und Eldredge, dass Phasen der Konstanz eine Länge von fünf bis zehn Millionen Jahren haben und von kurzen Speziationsphasen mit einer Länge von 5.000 bis 50.000 Jahren abgelöst werden.²⁰² Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird die Position, die eine sprunghafte Änderung der Formen im Laufe der Phylogese annimmt, als **Saltationismus** (Mayr 1960: »saltationism«²⁰³) bezeichnet und dem **Gradualismus** (Huxley 1957: »gradualism«²⁰⁴) gegenübergestellt (wobei die Position des Saltationismus anfangs auch mit der Mutationstheorie H. de Vries' oder der Annahme von Makromutationen in Verbindung gebracht wird; †Mutation).

Es wird argumentiert, dass vor allem die Stabilität von ontogenetischen Prozessen und die wechselseitige Abhängigkeit der Komponenten eine graduelle Veränderung eines morphologischen Systems verhindern. Nach diesem Modell werden nicht exogene

Gründe der Isolation, sondern endogene Gründe der Integration des Systems für den plötzlichen Wandel angegeben. Auf genetischer Ebene können Veränderungen zwischen der Interaktion der Gene, insbesondere der Regulatorgene, für die plötzlichen Transformationen von einer Art oder einem Typus zu einem anderen verantwortlich gemacht werden.²⁰⁵

Aufgrund der fossilen Überlieferung postulieren D.M. Raup und J.J. Sepkoski 1984 eine Periodizität von Massenaussterbeereignissen in der Erdgeschichte: Etwa alle 30 Millionen Jahre soll es zu einem Massenaussterben von Lebewesen auf der Erde kommen.²⁰⁶ Die Regelmäßigkeit wird durch kosmische Ereignisse zu erklären versucht: R. Muller nimmt in den 1980er Jahren einen neben der Sonne bestehenden Stern an («Nemesis»), der die Umlaufbahn von Meteoriten um die Sonne so verzerrt, dass es zu periodischen Einschlägen dieser Meteoriten auf der Erde kommt.²⁰⁷ Die alte Katastrophentheorie wird damit erneut zu einem wichtigen Element für die Erklärung der Formenvielfalt auf der Erde. Die regelmäßigen Meteoriteneinschläge in der Erdgeschichte führten nach dieser Theorie zu Massenaussterbeereignissen von lokalem bis globalem Ausmaß, die jeweils eine

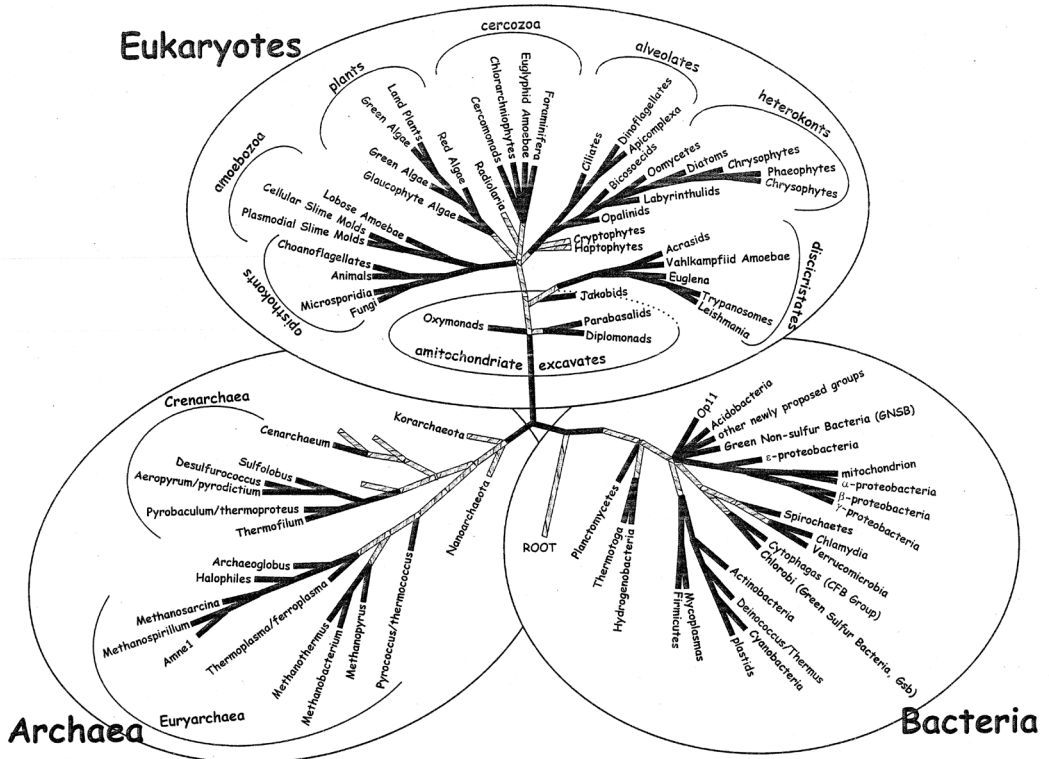


Abb. 398. Aktueller Stammbaum zur Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der großen Gruppen von Organismen (aus Baldauf, S.L. et al. (2004). *The tree of life. An overview*. In: Cracraft, J. & Donoghue, M.J. (eds.). *Assembling the Tree of Life*, 43-75: 45).

erneute Diversifizierung der Lebensformen nach sich zogen und damit nicht nur einen destruktiven, sondern auch einen diversitätsförderlichen Einfluss auf das Leben hatten.

Die Arten der Veränderung, die an den Organismen einer Stammesreihe zum Ausdruck kommen, können in einer groben Schematisierung systematisch eingeteilt werden. A.N. Sewertzoff unterscheidet seit Ende der 1920er Jahre drei »Modi phylogenetischer Veränderung«, die sich daran orientieren, in welchem Stadium der Individualentwicklung die Veränderung auftritt: In der *Anabolie*²⁰⁸ liegt ein Hinzufügen weiterer Schritte am Ende der Entwicklung vor, in der *Deviation* verändert sich die Embryonalentwicklung, und in der *Archallaxis*²⁰⁹ ändern sich die ersten Stadien der Morphogenese.²¹⁰

Wissenschaftlicher Status

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts genießt die Phylogeneseforschung kein hohes Ansehen. Ihr wird vorgeworfen, weitgehend auf Spekulationen zu be-

ruhen. So sieht F. Schmitz sie 1878 nicht als einen Beitrag zur »exakten Forschung«, sondern vielmehr als ein »grossartiges System von willkürlichen Hypothesen« und spricht von der »poetischen Disziplin der Phylogenetik«.²¹¹

Auch von philosophischer Seite wird von einigen Autoren bestritten, dass die Phylogeneseforschung einen genuinen Teil der wissenschaftlichen Biologie bildet. So schreibt der Neukantianer H. Rickert 1929: »Unter logischen Gesichtspunkten müssen wir [...] zwischen historischer und naturwissenschaftlicher Biologie so unterscheiden, daß die eine den einmaligen Entwicklungsgang der Lebewesen individualisierend, die andere das biologische Material überhaupt generalisierend behandelt«.²¹² Die naturwissenschaftliche Biologie hat nach Rickert auf die historische Methode zu verzichten und d.h. von der einmaligen Entwicklungsgeschichte des Lebens zu abstrahieren. Die Aufgabe der Biologie als Naturwissenschaft sei es, »Gesetze zu finden, nach denen sich das Leben aller Organismen bewegt, oder wenigstens

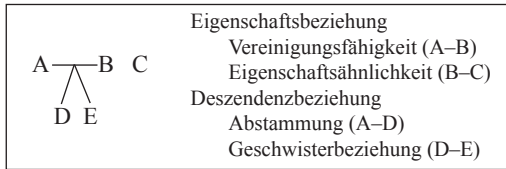


Abb. 399. Typen der Verwandtschaft (angelehnt an Lewin, K. (1920). *Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume: 6f.*)

Begriffe zu bilden, die gelten sollen, wo überhaupt Organismen vorkommen«. ²¹³ Rickert plädiert daher dafür, die Erforschung der organischen Stammbäume nicht der Biologie, sondern eher der Geschichtswissenschaft zuzuordnen. Denn es gehe dabei nicht um gesetzliche Bestimmungen, sondern um »einen einmaligen Werdegang in seiner Individualität«, und die individualisierende Begriffsbildung sei Sache der Geschichtswissenschaft. ²¹⁴

In der Biologie in ihrer heutigen Gestalt ist die Entwicklung explanativer Prinzipien und biologischer Allgemeinaussagen allerdings eng mit deskriptiven Untersuchungen zum Verlauf der Stammesgeschichte verbunden. Sachlich und methodisch besteht also eine enge Verzahnung der von Rickert unterschiedenen »naturwissenschaftlichen« und »historischen« Biologie.

Verwandtschaft

Das seit dem 16. Jahrhundert nachweisbare Substantiv stellt eine Ableitung des Adjektivs »verwandt« (mhd. »verwant«) dar, das ein Partizip von »verwenden« ist und die ursprüngliche Bedeutung »sich einander zuwenden, miteinander verkehren« hat. Die spätere Kernbedeutung des Wortes »Verwandtschaft« bezieht sich auf das genealogische Verhältnis der Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren. In diesem Sinne spricht schon Kant von der »Vermutung einer wirklichen Verwandtschaft« von Tieren verschiedener Typen; er begründet diese Vermutung auf der »Analogie der Formen« und einer »stufenartigen Annäherung einer Tiergattung zur andern« (s. o.). ²¹⁵

Zu einer Auseinandersetzung um den biologischen Verwandtschaftsbegriff kommt es verstärkt seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Im Laufe der Diskussionen werden neben der genealogischen Verwandtschaft andere Verwandtschaftsformen unterschieden. M. Rauther erwägt es 1912, die von der Abstammung unabhängige Fähigkeit, gemeinsame Nachkommen zu erzeugen, als Kriterium der Verwandtschaft zu verwenden. ²¹⁶ K. Lewin nennt dies 1920

»Verwandtschaft als Vereinigungsfähigkeit« und fasst sie mit der »Verwandtschaft als Eigenschaftsähnlichkeit (Typenverwandtschaft)« zu der Gruppe der »Verwandtschaft als Eigenschaftsbeziehung« zusammen. ²¹⁷ Demgegenüber steht nach Lewin die »Verwandtschaft als Existentialbeziehung«, die entweder das Verhältnis von Vorfahren zu Nachfahren (»Auseinanderhervorgegangensein im Nacheinander«) oder von genealogisch nebeneinander stehenden Individuen (als »Geschwisterbeziehung« oder »Gattenbeziehung«) betrifft (vgl. Abb. 399). ²¹⁸

Zwischenformen

Die Rede von »Zwischenformen« in der taxonomischen Ordnung der Lebewesen erscheint im Französischen in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. Sie steht zuerst 1749 bei Buffon noch im Kontext der Entwicklung eines Individuums (»formes intermédiaires«²¹⁹). Mitte der 1760er Jahre wird das Konzept aber auch übertragen auf die »Kette« der Formen, die zwischen den Bauplantypen verschiedener Lebewesen konstruiert wird. Diese Übertragung vollzieht sich in Auseinandersetzung mit der von C. de Bonnet beschriebenen Stufenleiter der natürlichen Wesen (↑Hierarchie: Abb. 204). Als Zwischenformen gelten dabei insbesondere die »Zoophyten« (↑Pflanze), die eine Verbindung zwischen den Pflanzen und Tieren herstellen (»Si quelque chose paroît confirmer le système de la continuité de la chaîne des êtres ce sont ces formes intermédiaires qui paroissent remplir l'intervalle des végétaux & des animaux, & qui semblent être des animaux mi-partis de la chaîne immense de la nature«²²⁰). Im Deutschen taucht der Begriff zu Beginn des 19. Jahrhunderts auf, anfangs v.a. in der Botanik. ²²¹ Der Botaniker J.J. Bernhardt identifiziert 1834 Pflanzen, die er nicht einer Gruppe zuordnen kann und die er als »Zwischenformen« und »Uebergangsformen« zwischen verschiedenen Pflanzenarten bezeichnet. ²²² Auch in der Zoologie findet der Begriff der Zwischenform Anwendung, so z.B. 1853 durch H. Schaaffhausen. ²²³

Ohne darin phylogenetische Verbindungsglieder zu sehen, kennt schon Aristoteles solche Lebewesen, die seine Klassifikation unterlaufen, weil sie zwischen den Kategorien liegen. Von solchen sagt er, sie tendierten zu beiden Seiten einer taxonomischen Gruppe (»ἐπαμφοτερίζειν«). ²²⁴ Ein Beispiel für diese Lebewesen bilden für Aristoteles die Wale, die wie Landtiere Luft atmen, aber im Wasser leben; andere Beispiele sind die Seehunde und Fledermäuse. Als Beleg für die Kontinuität der Formen in der Natur verweist Aristoteles auch immer wieder auf die As-

zidien und andere feststehende Meerestiere als eine Gruppe, die zwischen Pflanzen und Tieren steht.²²⁵

Weil das Konzept der Zwischenform in einem typologischen Denken verankert ist, in dem diskrete Typen gegeneinander abgegrenzt werden, ist es bereits implizit in den vorphylogenetischen Stufenleitertheorien enthalten. Im Rahmen von Stufenleitermodellen werden Zwischenformen sogar ausdrücklich postuliert, insofern mit der Stufenleiteridee die Vorstellung der Kontinuität der Formen und das Prinzip der Fülle verbunden sind, ein Kontinuum im Übergang der organischen Formen aber gerade nicht zu beobachten ist. Bereits im 18. Jahrhundert wird daher von *fehlenden Gliedern* in der Kette der Wesen gesprochen. Entgegen der Erfahrung wird also das »Prinzip der Kontinuität« nicht eingeschränkt und das Fehlen der Zwischenformen auf fehlendes Wissen zurückgeführt.²²⁶ E. Law behauptet 1732, es folge aus der Beobachtung, dass die »große Kette der Wesen« keine Kluft oder Lücke (»chasm or void«) aufweise und keine fehlende Verbindung (»link deficient«) vorliege.²²⁷ Dass es entgegen dem Kontinuitätsprinzip aber doch Lücken in der Kette der Wesen gibt, wird mit der zunehmenden Kenntnis der Formen seit der Mitte des 18. Jahrhunderts eingeräumt.²²⁸ Voltaire weist 1764 auf im Laufe der Zeit verschwundene Arten hin sowie auf die Möglichkeit, sich Zwischenformen auszudenken, die real nicht existieren.²²⁹ Im Rahmen dieser Diskussionen wird aber auch erwogen, das Prinzip der Fülle aufzugeben: So hält S. Johnson 1757 das Prinzip der Fülle, das das Fehlen von Zwischenformen bestreitet, grundsätzlich für falsch, weil es eine Unendlichkeit von möglichen Zwischenformen zwischen zwei Gliedern der Kette geben kann.²³⁰

C. Bonnet hält jedoch bis zuletzt daran fest, dass alle Lücken in der Kette der Wesen allein auf unzureichender Kenntnis beruhen. So werde auch die Lücke (»vuide«) zwischen den Steinen und den Pflanzen eines Tages ebenso geschlossen werden wie zu seinen Lebzeiten die Lücke zwischen den Pflanzen und Tieren durch die Kenntnis der Pflanzentiere (über Tremblays (Wieder-)Entdeckung des Süßwasserpolypen; ↑Pflanze: Zoophyt).²³¹ In diesem Sinne identifiziert Bonnet 1764 *Zwischenglieder* oder *vermittelnde Kettenglieder* (»chaînon intermédiaires«²³²), die zwischen den reinen Formen stehen. Im Deutschen spricht auch Kant wenig später von den *Zwischengliedern*, »die innerhalb zweier gegebenen Arten lägen«, er mahnt aber, dass die »Continuität der Formen eine bloße Idee sei, der ein congruierender Gegenstand in der Erfahrung gar nicht aufgewiesen werden kann«.²³³

In der Nähe phylogenetischer Vorstellungen steht das Konzept der *Zwischenart* (»espèce intermédiaire«) bei Buffon.²³⁴ In Buffons Denken finden sich zumindest Ansätze für ein dynamisches Verständnis der organischen Natur, wenn er von den »Bewegungen« oder dem »Marsch der Natur« (»la marche de la Nature«) spricht.²³⁵ Er erwägt die Entstehung einer neuen Art (»espèce nouvelle«²³⁶) und spricht ausdrücklich von der *Bildung einer Art* (»production d'une espèce«²³⁷) (↑Art/Artbildung). Allerdings werden die Grenzen von Buffons Theorie der Phylogense daran deutlich, dass er die Artbildung vornehmlich im Rahmen von Degenerationsprozessen diskutiert. Die Bildung einer neuen Art oder Familie beschreibt er als das Ergebnis der Degeneration einer bestehenden Art (»produite par la dégénération d'une autre espèce«²³⁸).

Der später als technischer Terminus etablierte Ausdruck *missing link* erscheint 1844 bei L. Chambers²³⁹ und 1851 bei C. Lyell²⁴⁰. Beide gehen dabei von der Annahme eines kontinuierlichen Zusammenhangs der Formen in der fossilen Überlieferung aus.

Für die seltenen Funde von Zwischenformen oder gar *missing links* in der fossilen Überlieferung gibt E. Haeckel 1868 eine Antwort. Er stellt fest, »daß die Zwischenformen, welche die verschiedenen Arten verbinden, in der Regel nicht erhalten sind, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil dieselben nach dem Princip der Divergenz des Charakters im Kampfe um's Dasein ungünstiger gestellt waren, als die am meisten divergirenden Varietäten, die sich aus einer und derselben Stammform entwickelten«.²⁴¹ Haeckel verwendet nebeneinander die Ausdrücke *Zwischenglieder*, *vermittelnde Zwischenformen* und *Übergangsglieder*.

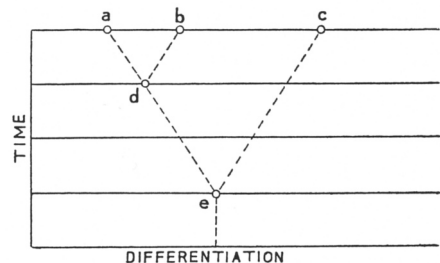


Abb. 400. Schema eines Stammbaums mit der vertikalen Achse der Zeit und der horizontalen Achse der organischen Differenzierung (aus Lam, H.J. (1936). *Phylogenetic symbols, past and present. Acta Biotheor.* 2, 153-194: 179).

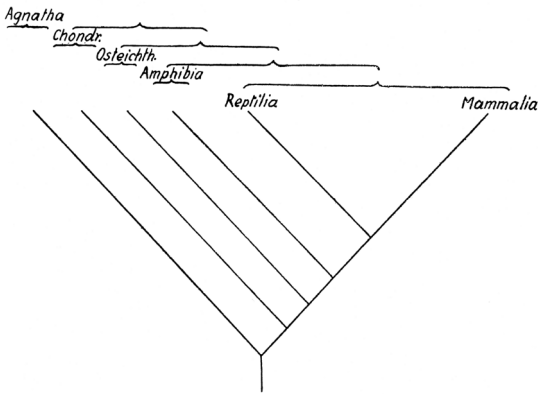


Abb. 401. Kladogramm der Wirbeltiere: In einem Kladogramm wird allein die Verzweigungsgeschichte (»Kladogenese«) einer taxonomischen Gruppe dargestellt. Die relative morphologische Entfernung der Gruppen voneinander (»Anagenese«) findet dagegen keine Berücksichtigung (anders als in einem Stammbaum oder Phylogramm, in dem dies in der horizontalen Achse dargestellt ist). Weder die horizontale noch die vertikale Achse des Kladogramms repräsentiert eine messbare Größe; die vertikale Achse gibt die Sequenz der Speziationereignisse wieder und verläuft damit zwar parallel zur Zeit, weist aber einen wechselnden Maßstab auf. Ein Taxon links im Stammbaum bildet jeweils die Schwestergruppe aller rechts von ihm stehenden Taxa zusammen (die Amphibien bilden z.B. die Schwestergruppe der Reptilien (einschließlich der Vögel) und Säugetiere zusammen). Die angegebenen Taxa nehmen also unterschiedliche Rangstufen in der linnéschen Hierarchie ein (aus Hennig, W. (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*: 110).

Stammbaum

Das Wort »Stammbaum« erscheint im Deutschen Mitte des 17. Jahrhunderts (der »Pommerische Stammbaum«).²⁴² Es ist abgeleitet von mlat. »arbor consanguinitatis« und im Anschluss an ein schon alttestamentarisches Bild gebildet.²⁴³ Der Ausdruck bezieht sich zunächst auf die Darstellung der sich in der Generationenfolge verzweigenden Nachkommenschaft eines Menschen. Verbreitet sind im Mittelalter v.a. Darstellungen des Stammbaums Jesu, die »Wurzel Jesse«, die meist von Davids Vater, Jesse Isai, ausgehen. Als Abbildungen gehen diese Stammbaumdarstellungen bis in die karolingische Zeit zurück, sind aber erst seit dem 10. Jahrhundert erhalten. Auch ein allgemeines Schema der Verwandtschaftsgrade wird seit dem Mittelalter in Form eines Baums visualisiert (»arbor consanguinitatis« oder »arbor affinitatis«).²⁴⁴

Der »Baum des Lebens« ist darüber hinaus ein altes christliches Symbol, das allgemein ein Ausdruck der Wertschätzung von Bäumen durch die Hebräer

(und auch schon durch die Sumerer) ist, bei denen die Bäume vielfach als Sitz der Götter gelten.²⁴⁵ Der Baum als Symbol des Lebens findet sich in vielen christlichen Texten, so bereits im Alten Testament der Bibel (hebr. »סֵם hahayyim«²⁴⁶) und später bei Augustinus (»arborem vitae«²⁴⁷) zur Bezeichnung des Baums in der Mitte des Paradieses. Der Baum verweist hier nicht auf genealogische Verhältnisse, sondern wird im Sinne der Weisheit in Bezug auf die Stellung des Menschen im Kosmos interpretiert: Die Seele nimmt eine mittlere Stufe in der Ordnung des Seienden ein, eingespannt zwischen der Materie der Erde und dem Göttlichen des Himmels. Die zyklische Veränderung vieler Bäume im Jahreslauf erfährt eine christliche Deutung im Sinne der Abfolge von Leben, Tod und Auferstehung. Abbildungen von Bäumen im christlichen Kontext finden sich u.a. in den Mosaiken der Fußböden romanischer Kathedralen oder dem bekannten »Baum des Lebens und des Todes« in der Darstellung Berthold Furtmeyrs vom Ende des 15. Jahrhunderts.²⁴⁸

Stammbäume von Organismen verschiedener Arten werden bereits vor der Anerkennung der Evolutionstheorie theoretisch angenommen und grafisch dargestellt.²⁴⁹ Bonnet hält die sonst von ihm bevorzugte Stufenleiter in einigen Fällen für unangemessen und diskutiert am Rande die Möglichkeit, Hauptzweige (»Branches principales«) von Nebenzweigen (»Branches subordonnées«) zu unterscheiden.²⁵⁰ Eine ähnliche Sicht findet sich bei Buffon in der Diskussion der Verwandtschaft von Pferd, Esel und Zebra (mit der Unterscheidung von »tronc principal« und »tiges collatérales«).²⁵¹

A.N. Duchesne spricht 1766 von einem *genealogischen Baum* (»arbre généalogique«) für die Gattung der Erdbeeren²⁵², und er gibt auch eine entsprechende Darstellung der sukzessiven Verzweigung.²⁵³ Duchesne gilt damit als einer der ersten, der eine temporale Genealogie für eine Klassifikation von Organismen entwickelt – allerdings steht sein »Stammbaum« der Erdbeeren (»Généalogie des Fraisiers«) auf dem Kopf, d.h. an seinem oberen Ende befindet sich nur eine Art, die sich nach unten auffächert (vgl. Abb. 379) – Bezeichnung und Bild stehen hier also noch in einem Spannungsverhältnis zueinander (s.u.).²⁵⁴

Im gleichen Jahr wie Duchesne ist auch P.S. Pallas der Meinung, die angemessenste Form der Darstellung des »Systems der organischen Körper« sei ein Baum (»At omnium optime Arboris imagine adumbraretur Corporum organicorum Systema«).²⁵⁵ Verbunden sind in diesem Baum nach Pallas die Pflanzen mit den Tieren. Pallas selbst gibt keine grafische Darstellung seiner Vorstellung; E. Eichwalds Abbil-

ding eines Baumes von 1829, in dem Pflanzen und Tiere miteinander verbunden sind (vgl. Abb. 381), ist aber wahrscheinlich von Pallas' Beschreibung inspiriert.²⁵⁶

Im Deutschen verwendet wohl zuerst G. Forster im Jahr 1786 den Ausdruck »Stammbaum«, um die Möglichkeit einer Abstammung verschiedener Arten voneinander zu formulieren. Er gebraucht das Wort allerdings ablehnend, weil er sich damit von I. Kants Vorstellung einer »Naturgeschichte«, in der Arten als »Naturgattungen« oder »Realgattungen« verstanden werden, die auf genealogischer Verwandtschaft beruhen, distanzieren will: »in diesem Sinne dürfte die Naturgeschichte wohl nur eine Wissenschaft für Götter und nicht für Menschen seyn. Wer ist Vermögend den Stammbaum auch nur einer einzigen Varietät bis zu ihrer Gattung hinauf darzulegen, wenn sie nicht etwa erst unter unsern Augen aus einer andern entstand?«²⁵⁷

Gezeichnet wird ein solcher Baum im Sinne einer »verzweigten Stufenleiter« (und nicht immer grafisch als Baum gekennzeichnet) u.a. 1766 von J.P. Ruling für die Pflanzen (»Tabula Phytographica Universalis Affinitates Ordinum Naturalium Plantarum Exhibens«)²⁵⁸ und im 19. Jahrhundert noch vor Darwin 1801 von A. Augier²⁵⁹, 1809 von Lamarck für die Tiere (»Tableau Servant à montrer l'origine des différens animaux«)²⁶⁰ (vgl. die Zeichnung und die Ausführungen oben), 1815 von Seringe für verschiedene Weidenarten²⁶¹, 1816 von Barbançois für die Tiere (»Tableau De la Filiation des Animaux depuis l'Infusoire jusqu'au Singe«)²⁶² und 1858 von Bronn (vgl. Abb. 386)²⁶³. In einen paläontologischen Kontext gesetzt wird ein solcher Baum 1840 von dem Geologen E. Hitchcock: In zwei getrennten Bäumen für Pflanzen und Tiere (»Paleontological Chart«) stellt Hitchcock die Höherentwicklung und Verzweigungsgeschichte der phylogenetischen Entwicklung vor dem Hintergrund der Abfolge der geologischen Epochen dar (vgl. Abb. 384). Als Ursache hinter der Phylogenese nimmt Hitchcock einen göttlichen Einfluss an.²⁶⁴ Eine grafische Darstellung eines Stammbaums, die zwar der Form nach moderne Züge aufweist, aber trotzdem ausdrücklich keine Deszendenzverhältnisse abbilden soll, gibt J.-L.R. Agassiz 1843 für die Fische. In diesem Diagramm wird neben der Repräsentation der Verzweigungspunkte das Auftreten und die Verbreitung verschiedener Fischgruppen in unterschiedlichen geologischen Epochen wiedergegeben (Abb. 382: »Généalogie de la Classe des Poissons«).²⁶⁵

Bis in die 1840er Jahre werden die »Stammbäume« der Lebewesen meist so dargestellt, dass sie nicht

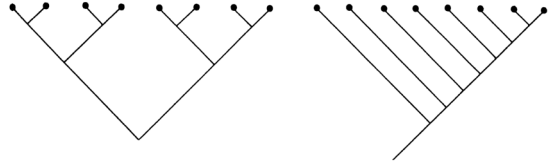


Abb. 402. Zwei Typen eines Kladogramms: Links ein »symmetrisches Kladogramm«, bei dem einige der terminalen Taxa auf gleicher taxonomischer Rangstufe stehen, wobei in dem vorliegenden Fall insgesamt vier Rangstufen unterschieden werden: ein Taxon (Monophylon) auf der untersten Ebene, zwei auf der zweiten, vier auf der vierten und acht auf der obersten Ebene. Rechts ein »hennigischer Kamm« (»Hennigian comb«), in dem alle acht terminalen Taxa auf verschiedenen Rangstufen stehen, wobei ein Taxon stets die Schwestergruppe von allen Taxa rechts von ihm darstellt (aus Panchen, A.L. (1991). *The early tetrapods: classification and the shapes of cladograms*. In Schultze, H.-P. & Trueb, L. (eds.). *Origins of the Higher Groups of Tetrapods*, 110-144: 115).

vom Grund her wachsen, sondern sich vom Wipfel her entfalten. Typisch hierfür sind die Abbildungen bei Duchesne und Lamarck, die die ältesten Gruppen mit den am einfachsten gebauten Organismen oben im Stammbaum anordnen (Abb. 379 und 380). Diese Grafiken stellen damit eigentlich Mischformen zwischen genealogischen Bäumen (als welche sie von ihren Verfassern häufig bezeichnet werden) und atemporalen hierarchischen Ordnungsschemata dar. Ikonografisch besteht wahrscheinlich ein Zusammenhang zwischen den frühen biologischen umgekehrten Stammbaumdarstellungen und den Geschlechts- oder Stammtafeln des Menschen, die als höchsten Punkt einen »Stammvater« setzen²⁶⁶ – und damit die definierte Herkunft und nicht die Entwicklung in eine vielfältige, unbestimmte Zukunft betonen. Erst seit den 1840er Jahren mit den Abbildungen bei Hitchcock, Carpenter, Chambers und Agassiz (in Darwins Notizbüchern seit 1837) werden die Stammbäume konsequent so gezeichnet, dass die ältesten Formen unten stehen.²⁶⁷ Neben Bäumen sind in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts Kreise die beliebteste Form zur Darstellung von Verwandtschaftsverhältnissen.²⁶⁸

In einem wichtigen Punkt unterscheidet sich die ikonische Logik in der Darstellung der Genealogien von Individuen und von taxonomischen Einheiten wie Arten: Aufgrund der sexuellen Fortpflanzung (der meisten Organismen) haben Individuen in jeder ihrer n Vorfahrgenerationen 2^n Vorfahren; die Anzahl der Vorfahren potenziert sich also mit fortschreitender Vergangenheit. Weil Arten nicht durch Verschmelzung von Populationen bestehender Arten,

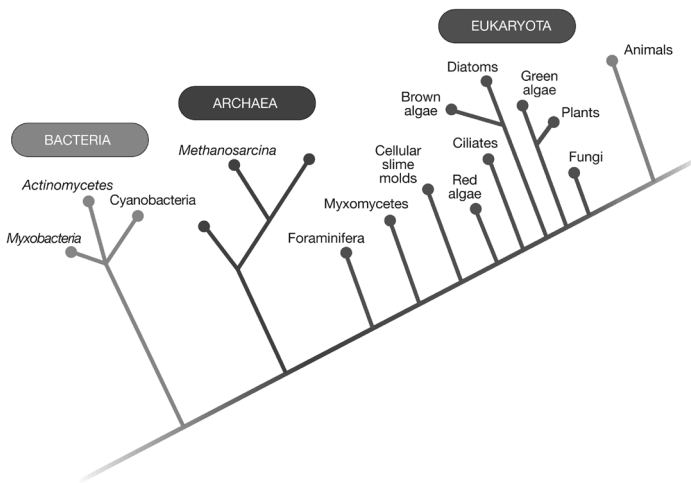


Abb 403. Phylogenetische Beziehungen zwischen den Taxa vielzelliger Organismen. Die Vielzelligkeit ist mehrmals in der Geschichte des Lebens entstanden (aus Carroll, S.B. (2001). *Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity*. *Nature* 409, 1102-1109: 1104).

sondern durch deren Spaltung entstehen, liegt in den Stammbäumen von Arten eine analoge Zunahme der Anzahl der Vorfahren in der Vergangenheit nicht vor. Eine Art geht immer nur auf eine »Stammart« zurück. Bei Individuen führt der Blick in die Vergangenheit damit zu einer Divergenz der Vorfahren, bei Arten dagegen zu einer Konvergenz. Im Hinblick auf die Zukunft liegt eine Divergenz sowohl bei Individuen als auch Arten vor. Stammbäume sind daher geeignet zur Darstellung entweder der Kette der *Vorfahren* oder *Nachfahren* eines Individuums bei individuenbasierten Genealogien oder der Kette der *Nachfahren* eines Taxons bei phylogenetischen Genealogien. Die individuenbasierten Vorfahren- oder Nachfahrenverhältnisse (eines Menschen) können allerdings nur deshalb in Form eines Stammbaums dargestellt werden (bei dem die Vor- oder Nachfahren aller enthaltenen Individuen angegeben sind), weil nur *eine* Geschlechtlinie verfolgt wird (meist die männliche). Bei Berücksichtigung beider Geschlechter in den genealogischen Darstellungen entsteht kein Baum, sondern ein Netzwerk (weil sich die Vorfahren und Nachkommen eines Individuums in weit entfernten Generationen miteinander kreuzen; so hat angeblich ein großer Anteil der zurzeit in Europa lebenden Menschen Karl den Großen zum Vorfahren; im vollständigen Ahnenstammbaum eines Individuums taucht ein entfernter Vorfahre, z.B. Karl der Große, daher mehrfach auf; in der rein männlichen Linie dagegen nur einmal).

Die Verwendung des Ausdrucks *Baum des Lebens* erscheint vor dem 19. Jahrhundert in sehr unterschiedlichen Kontexten und Bedeutungen. Bezeichnet wird damit ein Bild, das bereits in den alten Kulturen Ägyptens, des Nahen Ostens und Amerikas verwendet wird und insbesondere als kosmologisches und religiöses Symbol verbreitet ist.²⁶⁹ Gebraucht wird es seit langem für den Verwandtschaftszusammenhang von Individuen einer Art (insbesondere des Menschen). Bereits vor Darwin wird die Bedeutung aber auch auf den genealogischen Zusammenhang von Lebewesen verschiedener Arten ausgeweitet. So spricht F.S. Leuckart 1819 von einer »immer höher und höher strebenden Entwicklung alles Organischen«, die am besten mit einem Baum verglichen werden könne, und er behauptet: »Schon

längere Zeit sammle und arbeite ich daran, einen solchen Baum des Lebens, einen Stammbaum der organischen Welt zu konstruieren.«²⁷⁰

Auch C. Darwin verwendet in seinen Notizbüchern 1837 die Formulierung *Baum des Lebens* (»tree of life«²⁷¹). Er erwägt eine frühe Dreiteilung des Lebensbaums gemäß den drei grundsätzlich unterschiedlichen Lebensräumen der Luft, des Wassers und des Landes.²⁷² In seinen Notizbüchern sind Darwins frühe Überlegungen zu Stammbäumen von kleinen Zeichnungen von Baumdiagrammen begleitet (vgl. Abb. 387 und 388) – diese Visualisierung hat die Entwicklung von Darwins Theorie der Phylogenetik von Anfang an begleitet. Weil die Stammlinien der rezenten Organismen in Organismen ausgestorbener Arten konvergieren, hält Darwin die Wuchsform der *Koralle* für besonders geeignet zur Visualisierung der Verwandtschaft verschiedener Arten: »The tree of life should perhaps be called the coral of life, base of branches dead; so that passages cannot be seen.«²⁷³ Das Bild der Koralle entspricht auch deswegen besser Darwins frühen Vorstellungen von der Genealogie der Arten, weil Korallen ein weniger linear in die Höhe gerichtetes Wachstum zeigen als Bäume und es außerdem im Korallenwachstum nicht nur zu dichotomen Verzweigungen, sondern auch zu sekundären Verschmelzungen von Ästen kommt.²⁷⁴ Durch die Knotenpunkte der Verschmelzung von zuvor differenzierten Zweigen weist die Gestalt von Korallen also auch Momente eines Netzes auf (s.u.).

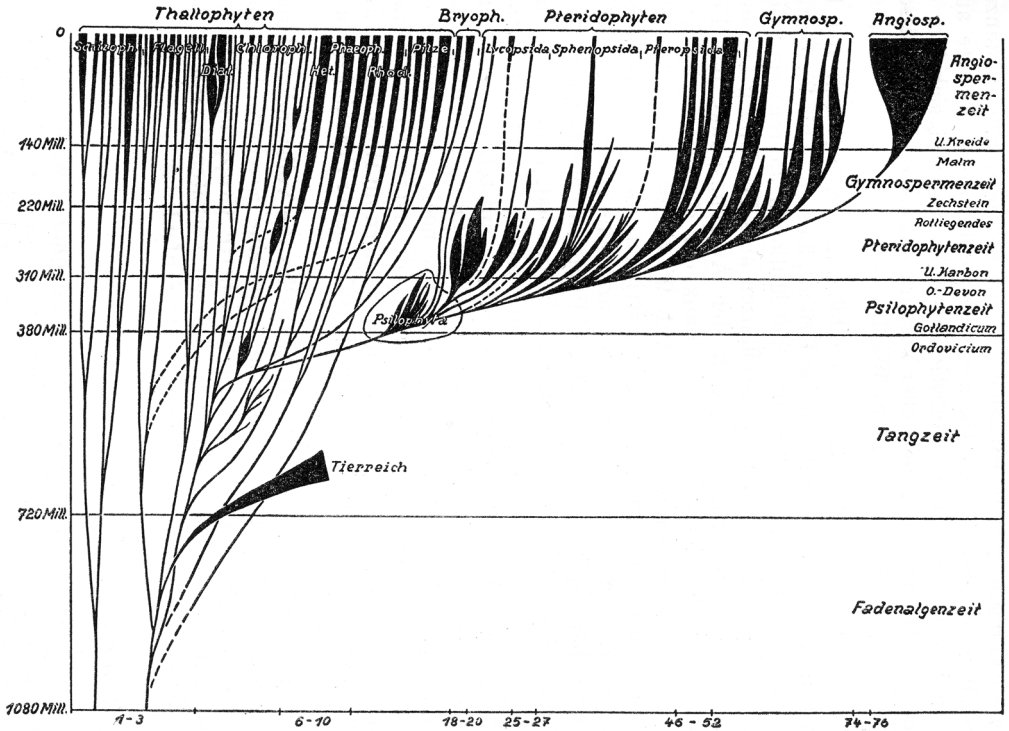


Abb. 405. »Stammbaum des Pflanzenreichs«. Die horizontale Achse repräsentiert die Anzahl der unterscheidbaren Zellsorten einer Pflanze, die vertikale das absolute Alter der taxonomischen Gruppe (aus Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 507).

Aufspaltungsgeschichte einer Verwandtschaftsgruppe als auch über den Grad der morphologischen Auseinanderentwicklung. Weil es genau diese zwei Typen von Information sind, die in einer Stammbaumdarstellung miteinander kombiniert werden, gilt die zweidimensionale und nicht die drei- oder mehrdimensionale Darstellung als die angemessene.²⁸²

Mit dem zunehmenden Nachweis von »horizontalen« oder »lateralem Gentransfer« von Organismen einer Stammlinie auf die einer anderen wächst die Skepsis, den einen »universalen Stammbaum des Lebens« konstruieren zu können – einfach weil aufgrund von Querverbindungen zwischen den Ästen der Stammbaum und jede hierarchische Klassifikation ein ungeeignetes Mittel der Repräsentation der Phylogeneses ist.²⁸³ Statt eines Baums bildet dann ein Netz (s.u.) das geeignete Darstellungsbild. Inwieweit ein solcher Gentransfer nicht nur unter einfach organisierten Organismen, z.B. zwischen Bakterien, sondern auch zwischen Bakterien und Wirbeltieren vorkommt, ist umstritten.²⁸⁴ Bereits die seit den 1970er Jahren vertretene »Endosymbiontenhypothese«, nach

der einige Zellorganellen der eukaryotischen Zellen (die Mitochondrien und Chloroplasten) aus der Einwanderung von Bakterien in diese Zellen entstanden sind (↑Symbiose/Endosymbiose), macht das Bild eines geordneten Stammbaums zunichte und hat zur Folge, dass die Eukaryonten im strengen Sinne nicht mehr als monophyletische Gruppe betrachtet werden können. Aber nicht nur abgegrenzte Zellorganellen wie die Mitochondrien sind Spuren anderer Organismen in den eukaryotischen Zellen, auch das Genom der Zellen selbst enthält Elemente, die von Bakterien und Viren stammen. Auch der Mensch weist viele solcher Gensequenzen bakteriellen Ursprungs in seinem Genom auf.²⁸⁵ Durch die Verschmelzung von Organismen aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen wird eine eindeutige Lokalisation eines Organismus in einem Stammbaum unmöglich. Das Bild des Stammbaums wird damit insgesamt untauglich zur Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse. Die organischen Verwandtschaftsverhältnisse ähneln nicht den Verzweigungen der Äste in einem Baum, sondern den Verflechtungen der Fäden in ei-

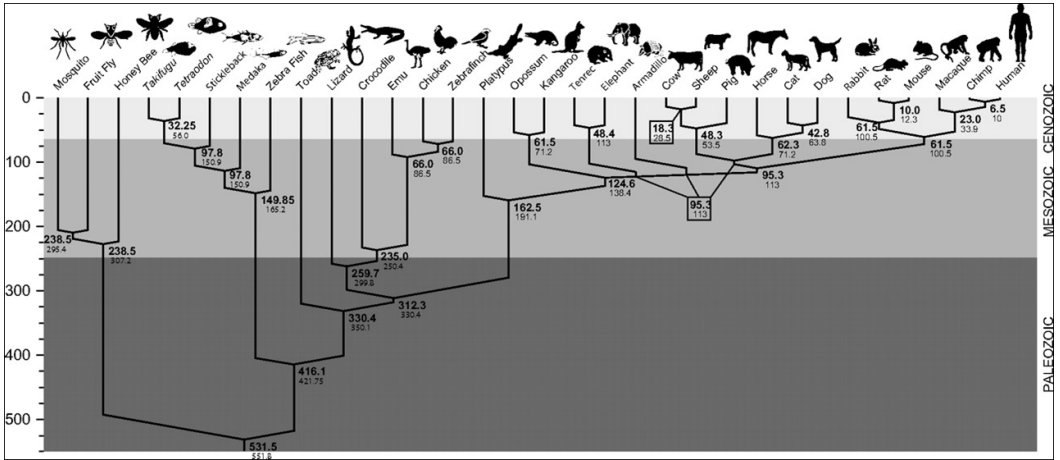


Abb. 406. Kalibrierter Stammbaum von Tieren mit Angabe des Alters desjenigen ältesten Fossils, das verlässlich zu einem der beiden Schwestergruppen gerechnet werden kann, die aus der Verzweigung des Stammbaums jeweils hervorgehen. Die fettgedruckten Zahlen bezeichnen das minimale Datum, die normalgedruckten das maximale Datum (in Millionen Jahren) des Verzweigungspunktes. Die Aufspaltung der Stammlinie von Mensch und Schimpanse ereignete sich z.B. nach dem fossilen Befund vor 6,5 bis 10, die zwischen Säugetieren und Sauropsiden (Reptilien und Vögeln) vor 312 bis 330 und die zwischen Wirbeltieren und Insekten vor 531 bis 552 Millionen Jahren. Diese aus der Fossilienüberlieferung gewonnenen Daten sollen zur Kalibrierung der molekularbiologisch ermittelten evolutionären Uhren verwendet werden. Daher sind die Daten hier für die in der Molekularbiologie verwendeten Modellorganismen angegeben (aus Benton, M.J. & Donoghue, P.C.J. (2007). Paleontological evidence to date the Tree of Life. Mol. Biol. Evol. 24, 26-53: 43).

nem Netz: aus dem Baum des Lebens wird ein Netz des Lebens.²⁸⁶

Stammstrauch und Stammbusch

Weil die Aufspaltung von Stammeslinien nicht immer einer klaren dichotomen Spaltung entspricht, sondern vielmehr die Trennungsprozesse in viele nebeneinander bestehende Äste eingebettet sind, wird seit den 1920er Jahren vorgeschlagen, den Ausdruck »Stammbaum« durch die Worte *Stammstrauch*²⁸⁷, *buschförmiger Stammbaum*²⁸⁸ oder *Stammgarbe*²⁸⁹ zu ersetzen. H.E. Strickland argumentiert bereits 1841 dafür, das natürliche System (»natural system«) der Verwandtschaft nicht in Form regelmäßiger Figuren darzustellen, sondern vielmehr als unregelmäßig sich verzweigenden Baum (»irregularly branching tree«) oder als Geflecht mehrerer allein stehender Bäume oder Sträucher verschiedener Größe und Wuchsformen (»assemblage of detached trees and shrubs of various sizes and modes of growth«).²⁹⁰ Die Unregelmäßigkeit, die nach der Meinung Stricklands allein die natürlichen Verhältnisse adäquat wiedergeben kann, stellt er für die Gruppe der Vögel 1841 in einer Wandkarte dar.²⁹¹

Im anthropologischen Zusammenhang erscheint seit dem Jahr 1900 der Ausdruck *Stammbusch*.²⁹² B.

Hagen verwendet das Wort in diesem Jahr, um seine Sicht auszudrücken, »daß der Mensch nicht auf den Schultern der Anthropoiden steht und nicht aus ihnen hervorgegangen ist, daß also der Mensch nicht vom Affen abstammt, sondern mit diesen gemeinsam seinen Ursprung direkt aus der Wurzel des ganzen Säugetierstammes, den Marsupialiern und Lemuren, genommen hat«.²⁹³ Bis in die Gegenwart halten viele Anthropologen dieses Bild für angemessener als das des Stammbaums zur Beschreibung der Evolutionsgeschichte des Menschen.²⁹⁴ Auch auf das Bild der Phylogeneses insgesamt wird die Bezeichnung übertragen (vgl. Abb. 404).²⁹⁵

Monophyletisch

Der Terminus »monophyletisch« geht ursprünglich auf Haeckel zurück, der damit die Abstammung aller Organismen von einer gemeinsamen Stammgruppe bezeichnet (s.o.). 1866 präsentiert Haeckel einen »monophyletischen Stammbaum der Organismen«, in der alle bekannten Organismen auf eine »Radix communis Organismorum« zurückgeführt werden (Abb. 392).²⁹⁶ Die Organismen, die die Ahnen aller anderen bilden, sind nach Haeckel die Moneren (↑Einzeller), die er sich durch Urzeugung entstanden vorstellt.

Eine präzise Definition des Begriffs entwickelt W. Hennig im Rahmen seines Ansatzes einer phylogenetischen Systematik (»Kladistik«; ↑Systematik). In seinem grundlegenden Werk von 1950 gibt Hennig folgende Erläuterung: »für die Gruppen des phylogenetischen Systems muß nicht nur gefordert werden, daß sie frei sind von fremden Elementen, das heißt von Arten, die nicht von der gleichen Stammart abzuleiten sind, wie die übrigen Arten der gleichen Gruppe, sondern die weitere Forderung, daß sie zugleich alle lebenden Arten umfassen müssen, die von der Stammart der betreffenden Gruppe sich herleiten lassen, ist ebenso wichtig.«²⁹⁷ Eine ausdrückliche Definition des Terminus gibt Hennig erst in einem Aufsatz von 1953. Dort heißt es: »Eine monophyletische Gruppe ist jede Gruppenbildung des Systems, für die gilt, daß eine jede beliebige, zu ihr gehörende Art mit jeder beliebigen anderen, ebenfalls zu ihr gehörenden Art näher verwandt ist als mit irgendeiner Art, die nicht zu ihr gehört.«²⁹⁸ Hennig schlägt hier außerdem vor, statt des umständlichen Ausdrucks »monophyletische Gruppe« den Terminus *Monophylum* zu verwenden.²⁹⁹ Dieser setzt sich aber erst mit einer Monografie von P. Ax aus dem Jahr 1984 durch (s.u.).³⁰⁰ In seiner 1966 im Englischen erschienen überarbeiteten und erweiterten Fassung seines Hauptwerks definiert

Hennig wie folgt: »Eine monophyletische Gruppe ist eine Gruppe von Arten, die Nachkommen einer einzigen (›Stamm(-)Art sind und in der zugleich auch alle diejenigen Arten vereinigt sind, die Nachkommen dieser Stammart sind. Man könnte auch kürzer formulieren: Eine monophyletische Gruppe umfaßt sämtliche Nachkommen einer Individuengruppe, die zu ihrer Zeit einer Fortpflanzungsgemeinschaft, d.h. einer Art, angehört haben.«³⁰¹

P. Ax fasst drei Definitionen des Begriffs eines Monophylums in Anlehnung an Hennig 1984 knapp zusammen: »Ein Monophylum ist eine Gruppe von Arten, die von einer einzigen Art abstammt und die alle Folgearten dieser Stammart umfaßt«; »Ein Monophylum ist eine Gruppe von Arten, in der jede Art mit jeder anderen Art enger verwandt ist als mit irgendeiner Art außerhalb der Gruppe«; und »Ein Monophylum ist eine Gruppe von Arten aus einer Stammart und allen ihren Folgearten (Deszendenten)«.³⁰²

Neben Hennigs Definition bestehen eine Reihe weiterer, davon unterschiedener Bestimmungsvorschläge für das Konzept.³⁰³ Eine halbformalisierte Definition des (kladistischen) Konzepts der monophyletischen Gruppe gibt E. Sober 1992: » T is monophyletic, if and only if there exists a species $s \in T$ and for any other species d , if sAd , then $d \in T$ « mit T für eine Menge von Arten, $x \in T$ für die Aussage, dass Art x ein Mitglied von T ist und xAz für die Aussage, dass Art x ein Vorfahre von Art z ist.³⁰⁴ Monophyletisch im kladistischen Sinne ist eine Gruppe also dann, wenn sie eine Art zusammen mit allen von ihr abstammenden Arten umfasst. Auch von evolutionären Taxonomen (↑Systematik) wird der Begriff der monophyletischen Gruppe verwendet. Hier bezeichnet er allerdings lediglich eine Gruppe von Arten, die auf eine gemeinsame Vorfahrenart zurückgehen, ohne dass alle Nachkommenarten in dieser Gruppe enthalten sein müssen (» T is monophyletic, if and only if there exists a species $s \in T$ and for any other species d , if $d \in T$, then sAd «³⁰⁵). Von kladistischen Taxonomen wird eine solche Gruppe »paraphyletisch« genannt (s.u.). Umgekehrt verwenden evolutionäre Systematiker für das Konzept, das in der kladistischen Systematik »Monophylie« genannt wird, den Ausdruck *Holophylie* (Ashlock 1971: »holophyly«: »a tribe of all«).³⁰⁶ »Monophylie« gilt in der evolutionären Systematik dagegen als Oberbegriff für Holophylie und Paraphylie.

Ursprünglich bezieht sich das Konzept der Monophylie auf das Verhältnis von verschiedenen Arten zueinander. Es kann aber auch auf Organismen oder Populationen und damit zur Definition des Begriffs

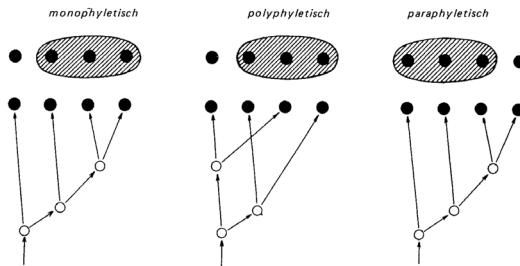


Abb. 407. Die Unterscheidung von drei Typen systematischer Gruppen. Monophyletische Gruppen werden aufgrund gemeinsamer abgeleiteter Merkmale (Synapomorphien) gebildet; polyphyletische Gruppen beruhen auf Konvergenzen; paraphyletische Gruppen werden aufgrund gemeinsamer ursprünglicher Merkmale (Symplesiomorphien) gebildet. In der grafischen Darstellung oben schließen die Gruppen nur jeweils rezente Vertreter, nicht aber die Vorfahren ein. Nach dem später verbreiteten Verständnis bilden aber auch die gemeinsamen Vorfahren (z.B. die Stammart) einen Teil der phylogenetisch definierten Gruppen. Monophyletische Gruppen umfassen dann den jüngsten gemeinsamen Vorfahren und alle dessen Nachfahren, polyphyletische Gruppen schließen den jüngsten gemeinsamen Vorfahren dagegen nicht ein, und paraphyletische Gruppen schließen zwar den jüngsten gemeinsamen Vorfahren ein, aber nur einige und nicht alle seiner Nachfahren (aus Hennig, W. [1960]. *Phylogenetische Systematik*, Berlin 1982: 144).

der \uparrow Art verwendet werden. B.D. Mishler und R.N. Brandon definieren in dieser Absicht 1987 ein monophyletisches Taxon als eine Gruppe, die alle Nachkommen und nur die Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahren umfasst (»A monophyletic taxon is a group that contains all and only descendants of a common ancestor, originating in a single event«).³⁰⁷ Der gemeinsame Vorfahre nach dieser Definition kann ein einzelnes Individuum oder eine Population, nicht aber eine ganze Art sein, denn neue Arten entstehen durch die Aufspaltung bestehender Arten. Weil die reproduktive Isolation innerhalb einer Art immer am Anfang der Artbildung steht, wird das Konzept der »Stammart« im Rahmen dieses Ansatzes insgesamt problematisch. Genau genommen gibt es nach Mishler und Brandon keine Stammarten, sondern nur Stammorganismen oder Stammpopulationen.³⁰⁸

Zur Definition des Terminus »monophyletische Gruppe« dient seit den 1960er Jahren häufig der Ausdruck *geschlossene Abstammungsgemeinschaft*, der 1961 bei E. Möhn erscheint³⁰⁹ (Hennig 1949: »Abstammungsgemeinschaft«³¹⁰; Hennig 1979: »geschlossene Abstammungsgemeinschaft (= monophyletische Gruppe)«³¹¹). Der Begriff der Abstammungsgemeinschaft entstammt wohl ursprünglich den Sozialwissenschaften. Bereits 1916 verwendet M. Weber das Wort im Sinne einer Fiktion, die Identität und Zusammenhalt einer Gruppe stiftet.³¹² Es wird danach sowohl zur Kennzeichnung nationenübergreifender kultureller Identitäten als auch in nationalistischem und nationalsozialistischem Sinne einer nationalen Ausgrenzungspolitik verwendet.³¹³ In die biologische Systematik zieht der Begriff erst mit den Schriften Hennigs ein. P. Ax erläutert 1984: »Geschlossene Abstammungsgemeinschaften entstehen durch Spaltung nur ihnen gemeinsamer Stammarten«.³¹⁴

Polyphyletisch

Die Bezeichnung »polyphyletisch« wird von Haeckel 1868 eingeführt. Für Haeckel postuliert die Hypothese der polyphyletischen Deszendenz im Gegensatz zur Hypothese der monophyletischen Deszendenz eine Abstammung verschiedener Verwandtschaftslinien von ursprünglichen Organismen, die durch eine unabhängig voneinander erfolgende Urzeugung entstanden sind (vgl. Abb. 391). Bei Haeckel heißt es in seiner »Natürlichen Schöpfungsgeschichte« (1868): »Die einheitliche (einstämmige oder monophyletische) Abstammungshypothese wird bestrebt sein, den ersten Ursprung sowohl aller einzelnen Organismengruppen als auch der Gesamtheit derselben auf eine einzige gemeinsame, durch Urzeugung entstan-

dene Monerenart zurückzuführen. Die vielheitliche (vieltämmige oder polyphyletische) Descendenzhypothese dagegen wird annehmen, daß mehrere verschiedene Monerenarten durch Urzeugung entstanden sind, und daß diese mehreren verschiedenen Hauptklassen (Stämme oder Phylen) den Ursprung gegeben haben«.³¹⁵ Zu einer endgültigen Entscheidung für eine dieser beiden Hypothesen sieht sich Haeckel nicht in der Lage.

In der phylogenetischen Systematik Hennigs sind polyphyletische Gruppen solche, die mehrere nicht zusammenhängende Äste eines Stammbaums umfassen. Besonders solche Gruppen, die durch konvergente Evolution einander ähnliche Organismen einschließen, werden in einer polyphyletischen Gruppe zusammengeschlossen. Die gemeinsame Stammart dieser verschiedenen Äste ist in einer polyphyletischen Gruppe, im Gegensatz zu einer paraphyletischen, nicht enthalten (vgl. Abb. 407).

Paraphyletisch

Der Ausdruck »paraphyletisch« (»paraphyletic«) wird 1962 von W. Hennig »für die auf Sympleosimorphie begründeten Gruppenbildungen« eingeführt.³¹⁶ Eine Paraphylie liegt nach Hennig also vor, wenn Organismen aufgrund gemeinsamer ursprünglicher, nicht aber abgeleiteter Merkmale zu einem Taxon zusammengefasst werden (»Sympleosimorphien«³¹⁷; \uparrow Systematik). Eine paraphyletische Gruppe schließt daher den gemeinsamen Vorfahren, nicht aber alle seine Nachkommen ein.³¹⁸

Die Unterscheidung zwischen Paraphylie und Polyphylie ist problematisch und wird viel diskutiert.³¹⁹ Die Kategorien schließen sich nicht wechselseitig aus: Ein Taxon kann gleichzeitig paraphyletisch und polyphyletisch sein.³²⁰

Stammart

Das Wort »Stammart« erscheint zuerst in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. Es wird zunächst im Zusammenhang mit den Vorfahren von gezüchteten Obstbaumarten verwendet. So heißt es bei O. von Münchhausen 1767: »Der Ritter Linne nimmt die wilde Birn als die einzige Stammart an, und betrachtet alle übrige als Varietäten«.³²¹ Der Ausdruck wird hier also in eindeutig genealogischem Sinne in Bezug auf die Art der Vorfahren von Varietäten domestizierter Pflanzen gebraucht. Bei den frühen Verwendungen des Wortes liegt neben dem genealogischen Sinn aber häufig noch eine andere Bedeutung nahe. Die Obstbäume sind nämlich häufig durch Pfropfung

verändert worden: ›Stammart‹ könnte daher auch auf die Art desjenigen Baums bezogen sein, auf dessen Stamm die Äste anderer Varietäten aufgepfropft werden.³²² Weil der Ausdruck aber Ende des 18. Jahrhunderts nicht nur in Bezug auf Obstbäume, sondern auch auf andere Bäume³²³ oder Tiere (›Stammart‹ im Unterschied zu ›Abart‹³²⁴ oder ›Spielart‹³²⁵) Verwendung findet, ist es doch fraglich, ob diese nicht-genealogische Bedeutung wirklich die ursprüngliche ist.

Zu größerer Verbreitung gelangt das Wort mit der Etablierung von Theorien zur Phylogenesse in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts.³²⁶ In den 1860er Jahren nennt E. Haeckel allgemein diejenige Art, die den Anfangspunkt einer Stammlinie (ebenso wie den Ursprung eines Stammbaums) bildet, *Stammform*³²⁷ oder *Stammart*³²⁸.

Auch wenn sich die Rede von ›Stammarten‹ mit dem Darwinismus weit verbreitet hat, wird das Konzept doch nicht von allen Autoren akzeptiert. Mishler und Brandon argumentieren 1987, dass es genau genommen gar keine Stammarten gibt, sondern nur Stammorganismen oder Stammpopulationen (›No such things [as ancestral species] exist. Only parts of an original species give rise to new ones‹).³²⁹ Die Autoren lehnen den fortpflanzungsbiologisch definierten Artbegriff grundsätzlich ab und argumentieren: Wenn jede Artbildung sich durch reproduktive Isolation von Populationen innerhalb einer Art vollzieht, ist die Ursprungspopulation immer Teil einer Art, zu der auch eine andere Population gehört, die Organismen umfasst, die nicht zu den Vorfahren der betreffenden genealogischen Linie gehören.

Innerhalb des kladistischen Ansatzes macht die Rede von ›Stammarten‹ aber Sinn: Die Stammart einer Gruppe von Arten ist diejenige Art, die der letzte gemeinsame Vorfahre dieser Arten ist. Zu ihr gehören alle Organismen, die zwischen den beiden Speziationseignissen am Anfang und am Ende dieser Art zu ihr zu rechnen sind. Nicht nur die direkten Vorfahren der späteren Organismen, sondern auch die anderen Mitglieder der Vorfahrenart (z.B. die nachkommenlosen) gehören zur Stammart.

Stammlinie

Ähnlich wie der Ausdruck ›Stammbaum‹ steht auch das Wort ›Stammlinie‹ zunächst in einem auf den Menschen bezogenen, noch nicht evolutionstheoretisch gedachten Zusammenhang. Zur Bezeichnung der Reihe der Vorfahren eines Menschen wird das entsprechende französische Wort (›li[g]nage‹) bereits seit dem 14. Jahrhundert verwendet, der engli-

sche Ausdruck seit dem 15. Jahrhundert (›lineage‹; anfangs ›linage‹; später auch ›stem line‹, z.B. für die genealogische Verwandtschaft von Mensch und Affe³³⁰). Das deutsche Wort ›Stammlinie‹ erscheint spätestens Mitte des 17. Jahrhunderts (Anonymus 1654: ›wenn der Hertzoge und Herren von Württemberg Stamm Linie gantz absterben und keiner mehr seyn würde‹³³¹; Anonymus 1671: ›des Alberti II. Stamm-Linie in- und mit demselben erloschen‹³³²).

Auf außermenschliche, phylogenetische Verhältnisse wird das Wort spätestens in den 1830er Jahren übertragen (Hauff 1838: ›Wohl fühlen wir aufs Bestimmteste, daß der Fleischfresser mit dem bewehrten Rachen und den scharfen Klauen, und der sanfte Wiederkäufer mit dem sprossenden Geweih vor der Stirn ewig getrennt sind und waren, daß ihre Stammlinien in die Nacht der Schöpfung hinaus parallel verlaufen. Nicht so bei Thiergruppen, welche innerhalb des allgemeinen Säugethiertypus nach einem besonderem Schema für eine bestimmte Lebensweise gebaut sind, und die schon der gemeine Sprachgebrauch mit Collectivnamen bezeichnet, wie Pferd (Esel, Zebra &c.), Ochs, Hirsch, Schaf, Hund, Katze, Bär, Marder &c. Hier sagt uns dasselbe Gefühl, daß die Species jeder dieser Familien keine von der Natur uranfänglich geprägte Medaillen sind, sondern daß ihre Stammbäume rückwärts immer mehr convergiren und sich in einer Wurzel verlieren, welche wohl in den meisten Fällen längst die Erde birgt‹³³³).

Haeckel verwendet in seinen evolutionstheoretischen Schriften häufig das Wort ›Linie‹, um eine genealogisch verbundene Reihe von Organismen zu bezeichnen; manchmal gebraucht er auch den Ausdruck ›Stammlinie‹.³³⁴ In der Entwicklungsbiologie wird seit Ende des 19. Jahrhunderts das Verfahren der Ausgliederung einer Reihe von durch Teilung miteinander verbundenen Zellen, der so genannten *Zelllinie* (›cell-lineage‹) angewandt, um die Differenzierungsprozesse nachzuzeichnen (↑Entwicklung).³³⁵ Als genetisches Konzept ist der Terminus ›Linie‹ seit den Untersuchungen von W. Johannsen am Beginn des 20. Jahrhunderts zu ›reinen Linien‹, d.h. durch Inzucht erzeugten homogenen Abstammungsreihen von Organismen, verbreitet.³³⁶ Heute wird statt ›Stammlinie‹ meist der Ausdruck ›Abstammungslinie‹ verwendet.³³⁷

Üblich ist es im 20. Jahrhundert, (evolutionäre) ↑Arten, Rassen oder Populationen als Stammlinien zu definieren.³³⁸ So heißt es bei G.G. Simpson 1961, eine evolutionäre Art sei eine Linie, die einer unabhängig von anderen Linien verlaufenden Evolution unterliege: ›An evolutionary species is a lineage (an ancestor-descendant sequence of populations) evol-

ving separately from others and with its own unitary evolutionary role and tendencies».³³⁹

Von besonderem wissenschaftstheoretischem Interesse ist der Begriff der Stammlinie seit Ende der 1970er Jahre im Zusammenhang mit der Identifizierung von verschiedenen Ebenen der Selektion (↑Selektion) und den Einheiten der Evolution. Die Bestimmung der Einheiten der Evolution erweist sich als nicht einfach, weil die beiden auf den ersten Blick dafür in Frage kommenden Entitäten, die Organismen und die Arten, diese Einheiten nicht sein können (↑Evolution): die Organismen nicht, weil sich die für die Evolution relevanten Transformationen gerade an der Generationengrenze vollziehen, und die Arten nicht, weil diese die Referenzpunkte bilden, um überhaupt eine Transformation feststellen zu können (↑Art). Die Stammlinie oder Abstammungslinie (engl. ›lineage‹) wird daher häufig als die Entität angesehen, in der sich die Konkurrenz (das »Wettrüsten«) und die Koevolution und damit die Transformation der Organismen abspielt (Dawkins & Krebs 1979: »It is lineages that evolve«³⁴⁰). Auch D. Hull ist 1978 der Auffassung, es sei die Stammlinie die Entität, die evolviert (»Species lineages [...] are the things which evolve«).³⁴¹ Hull definiert eine Stammlinie (»lineage«) 1980 als eine Entität, die sich in der Zeit als Ergebnis von Replikationsprozessen verändert (»an entity that changes indefinitely through time either in the same or an altered state as a result of replication«).³⁴² Weil nach Hull weder Gene noch Organismen sich ändern können, ohne ihre Identität zu verlieren, bilden sie für sich keine Stammlinien; sie können aber beide Teile von Stammlinien sein (ebenso wie Zellen, Populationen oder Arten).

P. Ax sieht Stammlinien 1988 als Eigenschaften von »geschlossenen Abstammungsgemeinschaften« (s.o.). Er definiert sie als »jene Segmente der Phylogenesen, in denen ihre [d.h. diejenigen der geschlossenen Abstammungsgemeinschaften] gemeinschaftsspezifischen Eigenmerkmale als evolutive Neuheiten evolviert wurden«.³⁴³ Am Ende jeder Stammlinie habe sich das »Grundmuster« (↑Typus) der betreffenden Abstammungsgemeinschaft herausgebildet, d.h. alle neuen Merkmale (Autapomorphien) der Mitglieder der Abstammungsgemeinschaft.

Gegen die Ansicht, Stammlinien würden die eigentlichen Entitäten der Evolution sein, wenden M. Mahner und M. Bunge 1997 allerdings ein, diese seien gar keine Systeme, weil in ihnen keine kausalen Relationen zwischen gleichzeitig existierenden Teilen vorliegen. Die Rede von einer Änderung der Stammlinien mache keinen Sinn, denn eine Stammlinie enthalte bereits eine zeitliche Dimension. Die

Evolution bestehe also nicht in einem Wandel von Stammlinien, sondern in einer Änderung der Zusammensetzung von Entitäten in der Zeit.³⁴⁴ Weil sie immer schon eine zeitliche Dimension aufweisen, können demnach vierdimensionale Entitäten wie Stammlinien nicht der Gegenstand sein, der einer Veränderung in der Evolution unterliegt. Die Rede von einer Evolution der Stammlinien würde die Annahme einer Meta-Zeit implizieren, in der sich die Veränderung der zeitlich ausgedehnten Entitäten vollzieht.

Um von der Veränderung (oder Evolution) einer Entität zu sprechen, ist es notwendig, von dessen Kontinuität auszugehen. Der primäre Begriff der Veränderung bezieht sich also auf Kontinuanten, die in der Zeit persistieren (»Endurantismus«). Für die biologische Evolution erfüllen z.B. Populationen diese Bedingung und werden von Bunge daher auch als die Einheiten der Evolution bestimmt (Bunge 1981: »Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve«).³⁴⁵ Gegen diesen Vorschlag spricht allerdings, dass »Populationen« als Gruppen von Individuen einer Art definiert sind, innerhalb von Populationen sich also definitionsgemäß keine transspezifische Evolution abspielen kann. Offensichtlich gibt es in der Biologie keinen etablierten Terminus, der den Kontinuanten in der Evolution bezeichnet (ein Vorschlag für diesen Terminus lautet »Evolvon«, ein anderer »Leben«; ↑Evolution).

Stammnetz

Analog zu den Konzepten »Stammbaum«, »Stammstrauch« und »Stammlinie« wird vereinzelt auch der Ausdruck »Stammnetz« verwendet. Die Bezeichnung geht auf G. Ekman zurück, der sie 1930 für

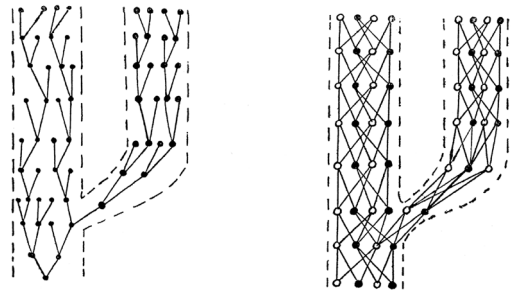


Abb. 408. Stammbaum und Stammnetz. Links Schema eines phylogenetischen »Stammbaums« bei ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen; rechts »Stammnetz« bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen (aus Ekman, G. (1930). *Über Entwicklung und Vererbung (Eine theoretische Studie)*. *Annales Societatis Zoolog.-Botanicæ Fennicæ Vanamo* 10, 1-141: 117).

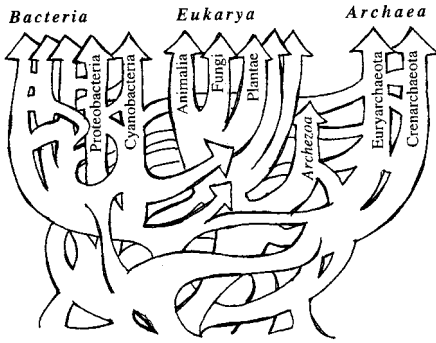


Abb. 409. Kombination aus Stammbaum und Stammbaum als Modell für die Evolution des Lebens (aus Doolittle, W.F. (1999). *Phylogenetic classification and the universal tree. Science* 284, 2124-2128: 2127).

die Darstellung der Abstammungsverhältnisse bei sich geschlechtlich vermehrenden Organismen gebraucht (vgl. Abb. 408).³⁴⁶ Eine Netzstruktur der Abstammung liegt danach bei allen sexuell sich fortpflanzenden Organismen innerhalb einer Art vor. O. Hertwig, der diese Auffassung bereits 1916 vertritt, schlägt dafür den Titel **genealogisches Netzwerk** vor.³⁴⁷ Eine ältere äquivalente Bezeichnung lautet **netzartige Verwandtschaft**. Sie erscheint 1860 im entomologischen Zusammenhang und wird vereinzelt bis ins 20. Jahrhundert gebraucht³⁴⁸ (vgl. auch schon Batsch 1805: »netzartiger Zusammenhang der Verwandtschaften«³⁴⁹). Diese Bezeichnung kann sich aber ebenso wenig allgemein durchsetzen wie W. Hennigs Formulierung von 1947: *Netzstruktur der Verwandtschaftsbeziehungen*.³⁵⁰

Unterschieden sind die durch diese Ausdrücke bezeichneten innerartlichen Verwandtschaftsverhältnisse von Netzstrukturen in der transspezifischen Evolution, von Verwandtschaftsbeziehungen also, die durch lateralen Gentransfer zwischen Organismen verschiedener Arten entstehen. Für die dadurch entstehenden Verhältnisse ist der Terminus **phylogenetisches Netz** in Gebrauch: V. Grant stellt 1953 fest, dass Hybridisierungen zwischen Arten einen phylogenetischen Baum in ein Netz verwandeln (»The hybridizations have converted the phylogenetic tree into a phylogenetic net«).³⁵¹ Allgemein liegt die Struktur eines phylogenetischen Netzes (oder Stammbaumes) vor, wenn in der Phylogenese einer Gruppe nicht allein eine (dichotome) Aufspaltung von Arten vorkommt, sondern auch eine spätere Verschmelzung. Der Stammbaum als Darstellungsmodell wird für eine derartige Evolution ungeeignet, und es muss auf andere Formen der grafischen Darstellung, für die das Netz das geeignete Bild ist, zurückgegriffen werden.

Terminologisch werden solche Organismen, die aus der gemeinsamen Fortpflanzung von artverschiedenen Eltern hervorgegangen sind, als **Hybride** bezeichnet. Dieses Wort geht auf den griechischen Ausdruck ὑβρις »Übermut, Hochmut, Gewalttätigkeit« zurück. Die Übertragung auf den Bereich der Natur erfolgt vermutlich, weil in der Kreuzung artverschiedener Organismen eine gewaltsame Verletzung göttlicher oder natürlicher Regeln gesehen wird. Nachweisbar ist die übertragene Bedeutung erstmals bei Plinius, der aber auf namentlich ungenannte ältere Autoren verweist. Plinius nennt konkret Mischformen aus Wildebern mit Hausschweinen »Hybride« (»antiqui hybridis vocabant«).³⁵² In der Neuzeit erscheint der Ausdruck zuerst in Übersetzungen von Plinius in die modernen europäischen Sprachen, so zu Beginn des 17. Jahrhunderts im Englischen (Übers. Holland 1601³⁵³; 1623 in einem Wörterbuch: »Hibride, a Hog ingendred betweene a wilde Boare and a tame Sow«³⁵⁴). In der Botanik ist er wohl erst im 18. Jahrhundert verbreitet. C. von Linné gibt bei einigen Pflanzenarten ihre Neigung zur Hybridisierung an³⁵⁵ und bezeichnet andere im Artnamen ausdrücklich als »hybrida« (z.B. *Veronica hybrida*³⁵⁶, *Tussilago hybrida*³⁵⁷, *Vicia hybrida*³⁵⁸ oder *Poterium hybrida*³⁵⁹).

Große Verbreitung hat das Konzept v.a. in der Botanik, weil viele Arten als durch Hybridisierungen entstanden gelten.³⁶⁰ Dies ist auch der Grund, warum eine streng am Schema des Stammbaums orientierte Klassifikation (»Kladistik«) in der Botanik problematisch ist (↑Systematik). Auf der Basis des Biospezieskonzepts (↑Art) ist die Feststellung der Erzeugung von (fertilen) Hybriden durch zwei Individuen gleichbedeutend mit ihrer Zuordnung zu einer Art. Hybride können also definiert werden als Nachkommen von Individuen verschiedener Morphospezies, die aber zur gleichen Biospezies gehören. Vielfach werden nur die direkten Nachkommen (der F₁-Generation) von den beiden sich paarenden Organismen verschiedener Morphospezies als »Hybride« bezeichnet; die Nachkommen der Hybride sind dann selbst keine Hybride mehr, sondern bilden eine Population, die von Hybriden abstammt. Daneben besteht aber auch ein weiterer Hybridbegriff, nach dem jeder morphologische Typus, der zwischen zwei bestehenden Arten existiert, als »Hybrid« gilt; Hybride sind damit also auf der Ebene von Populationen definiert (Lotsy & Goddijn 1928: »hybrid population«³⁶¹). In diesem Sinne bestimmt der Botaniker G.E. du Rietz den Hybridbegriff 1930 als eine »interspezifische Population« (»A hybrid is a population intermediate between two or several different species, supposed to

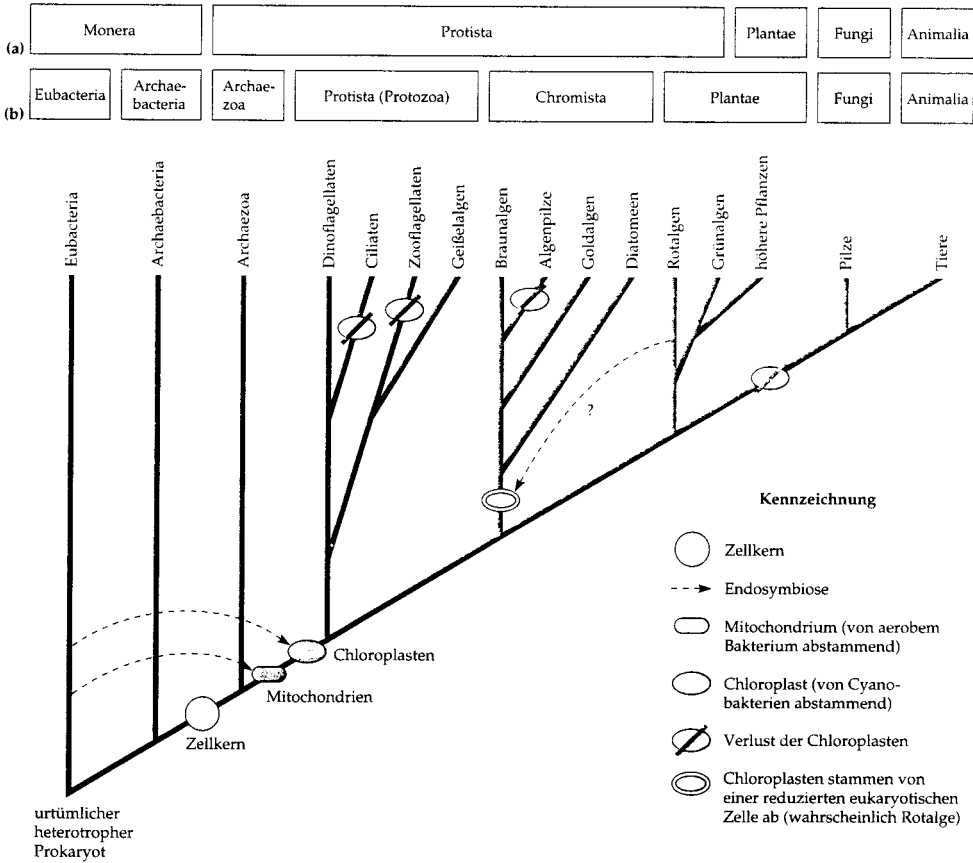


Abb. 410. Hypothetischer Stammbaum der großen taxonomischen Gruppen von Organismen. Durch die Endosymbiose von Bakterien in Zellen, die sich zu Mitochondrien und Chloroplasten entwickelt haben, weist der Stammbaum Elemente eines Netzes auf (aus Campbell, N.A. (1987/96). *Biology* (dt. Biologie, Heidelberg 1997): 593).

be originally formed by the crossing of biotypes belonging to different species»³⁶²

Ein Organismus aus Zellen oder Geweben von Individuen, die verschiedenen Arten angehören, wird seit H. Winklers Wortprägung von 1908 als **Chimäre** bezeichnet.³⁶³ Winkler verwendet den Ausdruck für einen Pflanzenspross, der durch Pfropfung in der Längsachse aus Geweben von Pflanzen zweier verschiedener Arten bestand (*Solanum nigrum* und *Solanum Lycopersicum*). E. Baur erweitert den Terminus wenig später zur Bezeichnung aller Pflanzen aus Geweben, die ursprünglich Teile von Organismen verschiedener Arten waren.³⁶⁴ Die Herstellung von Hybriden durch die Technik des Pfropfens ist schon lange vor dem 20. Jahrhundert bekannt, und durch Pfropfung entstandene Chimäre werden daher auch schon lange vorher beschrieben, so z.B. 1675 von P. Natus ein Baum in der Nähe von Florenz,

der zugleich Zitronen und Orangen trägt.³⁶⁵ Für die Entwicklungsbiologie der Tiere spielt die künstliche Erzeugung von Chimären seit den Experimenten H. Spemanns eine wichtige Rolle (↑Entwicklung).³⁶⁶

Auf die Verhältnisse der Evolution werden diese Beschreibungen in den 1930er Jahren bezogen. Am weitesten verbreitet ist dabei der Ausdruck **retikulante Evolution** (engl. »reticulate evolution«; abgeleitet von lat. »reticulum« »Netz«), der von J. Huxley 1936 eingeführt wird (»sudden convergent formation of new species as a result of hybridisation«).³⁶⁷ Zuvor spricht bereits der Botaniker E. Anderson von einem **retikulanten Ursprung** höherer taxonomischer Gruppen (»the reticulate origin of groups larger than the genus«).³⁶⁸ Seit den 1940er Jahren verbreitet sich der Ausdruck (Goldschmidt 1940: »reticulate evolution«: »diversification of type, without proper species formation«³⁶⁹; Elias 1942 für Pflanzen³⁷⁰; Mayr 1963 für

ein allgemeines Muster der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft³⁷¹). W.H. Wagner beschreibt diesen Typ der Phylogenesse 1954 für Farnarten, die durch Hybridisierung älterer Arten entstanden sind.³⁷² Die taxonomischen Gruppen, die aus einer Verschmelzung von ursprünglich reproduktiv getrennten Sippen (Gattungen, Arten oder Varietäten) hervorgegangen sind, werden von ihm 1983 *Intertaxa* genannt.³⁷³ (Das Wort ist in anderem Zusammenhang bereits vorher verbreitet, z.B. in der Verbindung »intertaxa interactions«).

Netzartige Darstellungen der »Verwandtschaft« von Organismengruppen enthalten nicht immer die These einer retikulanten Evolution. Deutlich wird dies bereits an der Verbreitung solcher Darstellungen vor der Formulierung der Evolutionstheorie.³⁷⁴ Die Netzdarstellung gibt in diesen nicht-phylogenetischen Kontexten allein die Ähnlichkeit (»affinitas«) zwischen den Gruppen wieder. Empfohlen wird eine solche Darstellung bereits als Reaktion auf die linearen Stufenleitern, die besonders in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts verbreitet sind. Als erster ist es wohl V. Donati, der den Übergang von einer Stufenleiter zu einer Netzdarstellung vorschlägt, allerdings allein in seinem Text (»una rete«³⁷⁵); er gibt keine grafische Abbildung dazu. Der deutschen Ausgabe seines Werkes ist sogar eine lineare Stufenleiterabbildung im Sinne Bonnets beigefügt.³⁷⁶ Linné bemüht sich anfangs vergeblich darum, eine lineare Darstellung für das natürliche System der Pflanzen zu entwickeln und ist 1751 der Auffassung, dass sich die Ähnlichkeiten zwischen Pflanzen am besten in Form einer politischen Landkarte (»Mappa geographica«) mit einer Unterscheidung von Territorien, Provinzen und Königreichen darstellen lassen³⁷⁷ – von P.D. Giseke wird eine solche Karte 1792 nach den Angaben Linnés gezeichnet (»Tabula genealogico-geographica Affinitatum plantarum«), wobei Giseke in seiner Mitschrift zu Linnés Vorlesung ausdrücklich auf die genealogische Dimension der Verwandtschaft hinweist und festhält, dass es die Fortpflanzung (»Generatio«) sei, aus der die Verwandtschaft entspringe (»oritur affinitas«).³⁷⁸ P.S. Pallas wiederholt 1766 die Anmerkung V. Donatis, nach der die Werke der Natur »gleich den Maschen eines Netzes zusammenhängen«.³⁷⁹ Für angemessener hält Pallas jedoch die Darstellung in einem Baum (s.o.). Das Verhältnis der Rassen des Hundes wird von Buffon 1755 in Form eines Netzes präsentiert (»table de l'ordre des chiens«).³⁸⁰ J. Hermann stellt 1783 die netzförmige »Verwandtschaft« (»affinitas«) der großen Gruppen der Tiere dar.³⁸¹ Und J.G.C. Batsch zeichnet 1802 eine ähnliche Landkarte zur Darstellung der Ver-

wandtschaft der Pflanzen (↑Systematik: Abb. 502).³⁸² Dass eine Karte die angemessene Darstellung der Verwandtschaft von Organismen im »Natürlichen System« ist, wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholt betont, u.a. von H. Strickland und A.P. de Candolle.³⁸³ Auch netzförmige Darstellungen dieser Verwandtschaft finden sich nicht selten bis zur Formulierung der Evolutionstheorie durch Darwin. C. Gegenbaur z.B. stellt 1859 die »verwandtschaftlichen Beziehungen« der sieben von ihm unterschiedenen »Grundtypen« von Tieren zunächst in Form eines Netzes dar und geht erst nach seiner Kenntnis von Darwins Deszendenztheorie in einer späteren Auflage desselben Werks zu einer Stammbaumdarstellung über (vgl. Abb. 390).³⁸⁴

Auch der Gedanke einer ökologischen Vernetzung spielt bereits bei einigen Autoren des 18. und frühen 19. Jahrhunderts eine Rolle. So z.B. bei Cuvier, wenn er von dem »immensen Netz«, das die organische Natur ausmacht, spricht (»cet immense réseau qui constitue la nature organisée«).³⁸⁵ Im Sinne der Vorstellung einer Ökonomie der Natur (↑Ökologie) wird im 18. Jahrhundert das Bild eines großen ökologischen Netzes entwickelt. Linné spricht 1749 von der wechselseitigen *Vernetzung* (»nexus inter se«)³⁸⁶, ein Anhänger von ihm, der Theologe J. Bruckner, 1768 von einem kontinuierlichen *Netz des Lebens* (»one continued web of life«, in Bezug auf Insekten-schwärme).³⁸⁷

Auch im Kontext der Taxonomie bezieht sich die Netzmetapher bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts meist nicht auf genealogische Verhältnisse, sondern allein auf morphologische Ähnlichkeiten. Ein Grund hierfür liegt auch darin, dass die Dimension der Zeit in den Netzdarstellungen weniger klar zum Ausdruck gebracht werden kann als im Bild des Baums.³⁸⁸ Im Gegensatz zum Baum entfaltet sich ein Netz gleichmäßig in verschiedene Richtungen des Raums, es hat damit keine Vorzugsrichtung, in die es sich ausbreitet und die als Entsprechung des linearen Zeitflusses dienen kann. Um zugleich die Linearität der zeitlichen Entwicklung und die Retikularität der genealogischen Verknüpfungen in der Evolution der Organismen darzustellen, erscheint es angemessen, von der Grundstruktur des Baums auszugehen und diese mit Elementen des Netzes zu bereichern. Die angemessene Figur enthält also einen festen Ausgangspunkt und eine primär durch Verzweigungen gekennzeichnete Baumstruktur, die aber daneben auch Verschmelzungspunkte aufweist (also ein »Netzbaum«).³⁸⁹

Bei Tieren ist die retikulante Evolution eine Ausnahme, bei Pflanzen dagegen offenbar keine Seltenheit. Auch die dauerhafte Symbiose von Organismen

in Form von endosymbiontisch miteinander verbundenen neuen Organismen stellt das Ergebnis einer retikulaten Evolution dar. In diesem Sinne sind alle Eukaryoten, in deren Zellen Prokaryoten als Endosymbionten integriert sind, ein Resultat retikulater Evolution. In den modernen Lehrbüchern der Biologie weisen die »Stammbäume« daher zunehmend Elemente eines Netzes auf.³⁹⁰

Keine Einigkeit besteht bisher darüber, wie eine retikuläre Evolution in Kladogrammen (↑Systematik) dargestellt werden soll. Während auf der einen Seite dafür argumentiert wird, dies durch Verbindungslinien zwischen den getrennten Taxa darzustellen³⁹¹, wird von anderer Seite dafür plädiert, in ein Kladogramm keine Netzelemente zu integrieren und Hybridisierungen als nicht aufgelöste Dreiteilungen zu repräsentieren³⁹².

LUCA

Die zunehmend genaue Kenntnis der biochemischen Struktur der verschiedenen Typen von Organismen ermöglicht seit den 1990er Jahren Überlegungen zum Bauplan des *letzten gemeinsamen Vorfahrens aller zurzeit existierenden Lebewesen* (Forte 1997: »last universal common ancestor«; LUCA³⁹³; 1993: »last universal ancestor«³⁹⁴). Auf der einen Seite wird dafür argumentiert, dass dieser Organismus einfach gebaut ist und dem Bauplan eines Prokaryoten entspricht. Andererseits deuten kladistische Analysen der Ähnlichkeit auch darauf hin, dass LUCA bereits relativ komplex gebaut ist und schon einige Merkmale von Eukaryoten aufweist.³⁹⁵ Neuere Untersuchungen bestätigen diese letzte Hypothese: Offensichtlich war LUCA näher mit den Eukarya und Archaea verwandt als mit den Bacteria; er war komplexer gebaut als manche heutigen Bakterien, die dann durch reduktive Evolution aus LUCA hervorgegangen sind.³⁹⁶ Die seit der Existenz von Luca vergangene Zeit wird auf mindestens 3,5 Milliarden Jahre geschätzt.

Nachweise

- 1 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 30.
- 2 Vgl. z.B. a.a.O.: II, 418.
- 3 a.a.O.: I, 57.
- 4 Sylvester-Bradley, P. (1951). The subspecies in paleontology. *Geol. Mag.* 88, 88-102: 91.
- 5 Schmitz, F. (1878). Die Familiendiagramme der Rhoeadinen. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Phanerogamen (= *Abh. naturforsch. Ges. Halle*, Bd. 14): 78; vgl. 139.
- 6 Sachs, J. (1894). Physiologische Notizen, VIII. Mechanomorphosen und Phylogenie (Ein Beitrag zur physiologischen Morphologie). *Flora, oder Allgemeine Botanische Zeitung* 78, 215-243: 219; vgl. ders. (1896). Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen. *Flora, oder Allgemeine Botanische Zeitung* 82, 173-223: 182; 196; 203.
- 7 Wheeler, W.M. (1899). Obituary: George Baur's life and writings. *Amer. Nat.* 33, 15-30: 16.
- 8 Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. *Fortschr. Ergebn. Zool.* 3 (4), 329-462: 332; ders. (1917). Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Ursache ihrer Stammesgeschichte: 41; ders. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik.
- 9 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 86.
- 10 vgl. Chamberlain, H.S. (1905). Immanuel Kant. Die Persönlichkeit als Einführung in das Werk (München 1921): 517.
- 11 Theophrast, *Historia plantarum*: II 2, 9; VIII 7, 1.
- 12 Pseudo-Aristoteles, *De plantis* (in: Drossaart-Lulofs, H.J. & Poortman, E.L.J. (Hg.). *Aristoteles semitico-latinus*. Nicolaus Damascenus, *De plantis*, Amsterdam 1989): 165; vgl. Nabelek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 88-160: 120.
- 13 Vgl. Pietsch, C. (1994). Biologische Evolution und antike Ideenlehre. *Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption* 4, 17-30: 22.
- 14 Balme, D.M. (1972). Aristotle's *De partibus animalium I* and *De generatione animalium I*: 97.
- 15 Lennox, J.G. (1988). Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 339-359: 340; vgl. ders. (2001). Are Aristotelian species eternal? In: ders., *Aristotle's Philosophy of Biology*. *Studies in the Origins of Life Science*, 131-159.
- 16 Lennox (1988): 359; Henry, D. (2006). Aristotle on the mechanism of heredity. *J. Hist. Biol.* 39, 425-455.
- 17 Aristoteles, *Physica* 194b13; *Metaphysica* 1071a11-17.
- 18 Vgl. Falcon, A. (2005). Aristotle and the Science of Nature. *Unity without Uniformity*: 9; Depew, D.J. (2008). Consequence etiology and biological teleology in Aristotle and Darwin. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 39, 379-390: 389.
- 19 Aristoteles, *Hist. anim.* 606b20; *De gen. anim.* 746b7;

- vgl. Plinius, *Naturalis historia* viii, 17, 42; Feinberg, H.M. & Solodow, J.B. (2002). Out of Africa. *J. African Hist.* 43, 255-261.
- 20 Aristoteles, *Hist. anim.* 607a1-2; vgl. *De gen. anim.* 746b10.
- 21 Aristoteles, *De gen. anim.* 746a29-31.
- 22 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: 309.
- 23 Vgl. Heimsoeth, H. (1964). Die sechs großen Themen der abendländischen Metaphysik und des ausgehenden Mittelalters: 137.
- 24 Vgl. z.B. Augustinus, *De civitate dei* XV, 27.
- 25 Vgl. Kuntz, M.L. & Kuntz, P.G. (eds.) (1988). Jacob's Ladder and the Tree of Life. Concepts of Hierarchy and the Great Chain of Being.
- 26 Aristoteles, *Hist. anim.* (Übers. P. Gohlke, Paderborn 1949) 588b; vgl. *De gen. anim.* 733a, b.
- 27 La Preyère, I. de (1655). *Praeadamitae*; van der Myl, A. (1667). *De origine animalium et migratione populorum*; vgl. Browne, J. (1983). *The Secular Ark*: 13f.
- 28 Lovejoy, A.O. (1927). Optimism and romanticism. *PMLA* 42, 921-945: 931.
- 29 Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 22.
- 30 Vgl. Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 636-644: 639-641.
- 31 Theophrast, *Historia plantarum*, 2. Buch.
- 32 Vgl. Balss, H. (1947). Albertus Magnus als Biologe: 52f.
- 33 Scaliger, J.C. (1557). *Exotericarum exercitationum liber xv: fol. 319v*; vgl. ders. (1566). *Commentarii, et animadversiones, in sex libros De causis plantarum Theophrasti*: 35; 288; Blank, A. (2010). Biomedical Ontology and the Metaphysics of Composite Substances 1540-1670: 66f.
- 34 Scaliger (1557): 386v; vgl. Blank (2010): 61; für die Wasserminze vgl. Plinius, *Naturalis historia* 19, 172.
- 35 Nachweise für Tab. 227: Bacon, F. (1627). *Sylva Sylvarum or a Naturall Historie in Ten Centuries*: 136 (Nr. 525); Descartes, R. (1637). *Discours de la méthode* (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 45; Leibniz, G.W. [ca. 1693]. *Protogaea* (Göttingen 1749; dt. Stuttgart 1949): 25; 89; [Maillet, B. de] [1715]. *Telliamed, ou Entretien d'un philosophe indien avec un missionnaire français sur la diminution de la mer* (anonyme Handschrift; Erstdruck Amsterdam 1748, 2 Bde.): II, 135 (Sixième Journée).
- 50 a.a.O.: 136.
- 51 a.a.O.: 141.
- 52 a.a.O.: 142.
- 53 a.a.O.: 142.
- 54 Maupertuis, P.L.M. (1751). *Système de la nature* (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-168): 164 (§XLV); vgl. Lovejoy, A.O. (1904). Some eighteenth century evolutionists. *Pop. Sci. Monthly* 65, 238-251; 323-340; 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.
- 55 Vgl. Roger, J. (1963/71). *Les sciences de la vie dans la pensée Française du XVIIe et XVIIIe siècle*: 471; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 329; Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution. The History of an Idea*: 70f.
- 56 Linné, C. von (1738). *Fundamenta botanica*: Aph. 132; ders. (1743). *Oratio de telluris habitabilis incremento* (Amenitates academicae, Bd. II, 430-472): 437f.; vgl. der Wissenschaften, Bd. 6: 334; Goethe, J.W. von [1807]. [Aphorismus vom 19. März 1807] (in: Riemer, F.W. (Hg.) (1846). *Briefe von und an Goethe, desgleichen Aphorismen und Brocardica*): 311; Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 62f.
- 36 Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 636-644: 643.
- 37 Vgl. Thienemann, A. (1910). Die Stufenfolge der Dinge, der Versuch eines natürlichen Systems der Naturkörper aus dem 18. Jahrhundert. Eine historische Skizze. *Zool. Annal.* 3, 187-274; Lovejoy, A.O. (1936). *The Great Chain of Being* (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985); Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“: das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.
- 38 Vgl. Lovejoy (1936, Cambridge 1957): 242.
- 39 Vgl. Krafft, F. (1985). Das Werden des Kosmos. Von der Erfahrung der zeitlichen Dimension astronomischer Objekte im 18. Jahrhundert. *Ber. Wissenschaftsgesch.* 8, 71-85.
- 40 Hooke, R. (1668). *A Discourse of Earthquakes* (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 291.
- 41 a.a.O.: 327.
- 42 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 446f.
- 43 Leibniz, G.W. (1704). *Nouveaux essais sur l'entendement humain* (Philosophische Schriften, Bd. 3, 2 Teilbde., Frankfurt/M. 1996): II, 86ff.
- 44 Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 1, Neuchâtel 1779): xlv.
- 45 Leibniz, G.W. [ca. 1693]. *Protogaea* (Göttingen 1749; dt. Stuttgart 1949).
- 46 a.a.O.: 88.
- 47 Leibniz, G.W. (1710). *Miscellanea Berolinensia*: I, 111f.; nach Lovejoy (1936; dt. 1985): 309.
- 48 Leibniz (ca. 1693; dt. 1949): 24.
- 49 [Maillet, B. de] [1715]. *Telliamed, ou Entretien d'un philosophe indien avec un missionnaire français sur la diminution de la mer* (anonyme Handschrift; Erstdruck Amsterdam 1748, 2 Bde.): II, 135 (Sixième Journée).

- Larson, J.L. (1968). The species concept of Linnaeus. *Isis* 59, 291-299: 292.
- 57 Linné, C. von (1744). *Dissertatio botanica de Peloria* (Amoenitates academicae, Bd. I, 55-73): 55f.; vgl. Larson (1968): 293f.; ders. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl Linnaeus: 90-103.
- 58 Smith, J.E. (ed.) (1821). A Selection of the Correspondence of Linnaeus and Other Naturalists from the Original Manuscripts, vol. II: 375f.; vgl. Larson (1968): 294.
- 59 Linné, C. von (1756). *Disquisitio de sexu plantarum*; ders. (1735/88). *Systema naturae*: viiif.; vgl. Bowler (1984/89): 64ff.
- 60 Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen.
- 61 Buffon, G.L.L. (1753). L'âne. In: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358): 355.
- 62 Vgl. Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 230f.
- 63 Buffon, G.L.L. (1766). De la dégénération des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 394-413): 408.
- 64 Vgl. Bowler (1984/89): 77.
- 65 Buffon, G.L.L. (1779). *Les époques de la nature* (Edition critique, Paris 1962); vgl. Roger, J. (1963/71). Les sciences de la vie dans la pensée Française du XVIIe et XVIIIe siècle.
- 66 Buffon (1779): lxxv; vgl. Rheinberger, H.-J. (1990). Buffon: Zeit, Veränderung und Geschichte. *Hist. Philos. Life Sci.* 12, 202-223: 214.
- 67 Buffon (1766): 399; vgl. Rheinberger (1990): 209.
- 68 Eddy, J.H. Jr. (1994). Buffon's *Histoire naturelle*: History? A critique of recent interpretations. *Isis* 85, 644-661: 652.
- 69 Diderot, D. (1754). *Pensées sur l'interprétation de la nature* (Œuvres complètes, Bd. 9, Paris, 1981, 1-111): 36 (XII); vgl. Crocker, L.G. (1959). Diderot and eighteenth century french transformism. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). *Forerunners of Darwin, 1745-1859*, 114-143; Roger (1963/71): 585ff.
- 70 Diderot (1754): 95 (LVIII, 2).
- 71 Robinet, J.B.R. (1761). De la nature; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). *The Great Chain of Being* (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 330f.; Bowler (1984/89): 63.
- 72 Robinet, J.B.R. (1768). *Considérations philosophiques de la gradation naturelle des formes de l'être ou les essais de la nature qui apprend à faire l'homme*: 2.
- 73 ebd.
- 74 Vgl. Young, E. (1742-44). *The Night Thoughts*: IX, V. 1951ff.
- 75 Vgl. Lovejoy, A.O. (1910-11). Kant and evolution. *Popular Science Monthly* 78, 538-553; 79, 36-51; Lehmann, G. (1961). Kant and der Evolutionismus. *Kant Studien* 53, 389-410; Krämer, E.-G. (1966). Kants Entwurf der Abstammungslehre und die moderne Forschung. *Die pädagogische Provinz* 20, 227-238; Langenbeck, W. (1969). Kant als Vorläufer Darwins. *Biol. Rundsch.* 7, 214-216; Ruse, M. (2006). Kant and evolution. In: Smith, J.E.H. (ed.). *The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy*, 402-415.
- 76 Kant, I. (1755). *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels* (AA, Bd. I, 215-368): 314.
- 77 Kant, I. [1771] [Handschriftlicher Nachlaß] (AA, Bd. XIV-XXIII): XVII, 544.
- 78 Kant, I. (1781/87). *Kritik der reinen Vernunft* (AA, Bd. III): B696 (=A668).
- 79 a.a.O.: B689 (=A661).
- 80 ebd.
- 81 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 418.
- 82 Kant, I. (1785). Rezension zu Johann Gottfried Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (AA, Bd. 8, 43-66): 54.
- 83 Kant (1790/93): 419.
- 84 Vgl. Lovejoy (1910-11).
- 85 Kant, I., *Opus postumum* (AA, Bd. XXI und XXII): XXI, 214f.
- 86 a.a.O.: 215.
- 87 a.a.O.: XXII, 241.
- 88 Vgl. McLaughlin, P. (2010). Actualism and the adventure of reason. Vortrag auf der 11. Int. Kant-Tagung, Pisa, 24. Mai 2010.
- 89 Vgl. Ruse, M. (2006). Kant and evolution. In: Smith, J.E.H. (ed.). *The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy*, 402-415: 409.
- 90 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie, *Paralipomena II* (WA, 2. Abt., Bd. 6): 446; vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 115.
- 91 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 7.
- 92 Goethe, J.W. von (1831). Der Verfasser theilt die Geschichte seiner botanischen Studien mit (WA, 2. Abt., Bd. VI, 95-127): 120.
- 93 Goethe, J.W. von [1807]. [Aphorismus vom 19. März 1807] (in: Riemer, F.W. (Hg.) (1846). *Briefe von und an Goethe, desgleichen Aphorismen und Brocardica*): 311.
- 94 Goethe (1831): 121.
- 95 Goethe, J.W. von [1831]. [Graues Conceptpapier] (WA, 1. Abt., Bd. 32): 470.
- 96 Vgl. Wasieleski, W. von (1903). Goethe und die Deszendenzlehre; Morris, M. (1906). Einleitung. In: Goethe, Sämtliche Werke. Jubiläums-Ausgabe, hg. u.a. v. E. von der Hellen, Bd. 39, V-LII: XXXVff.; Schad, W. (1998). Zeitgestalten der Natur. Goethe und die Evolutionsbiologie. In: Matussek, P. (Hg.). Goethe und die Verzeitlichung der Natur, 345-382: 368f.; ders. (2007). Goethe als Evolutionist. In: Pletil, D. & Schad, W. (Hg.). *Naturwissenschaft heute im Ansatz Goethes. Ein Prager Symposium*, 104-133.
- 97 Schad (1998): 370.
- 98 Goethe, J.W. von (1823). *Problem und Erwidern; Probleme* (LA, Bd. I, 9, 295-297): 295.
- 99 Schelling, F.W.J. (1799). Einleitung zu dem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie (Werke, Bd. 2, München 1927/77, 269-326): 284.
- 100 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 276 [Eintrag ins Handexemplar].

- 101** a.a.O.: 290 [Eintrag ins Handexemplar].
- 102** a.a.O.: 290 [Eintrag ins Handexemplar].
- 103** Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 68.
- 104** ebd.
- 105** Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 32 (§249).
- 106** a.a.O.: II, 33.
- 107** Vgl. Bonsiepen, W. (1985). Schellings und Hegels Evolutionstheorie. In: Heckmann, R., Krings, H. & Meyer, R.W. (Hg.). Natur und Subjektivität. Zur Auseinandersetzung mit Schellings Naturphilosophie, 367-374; Breidbach, O. (1986). Evolutionskonzeptionen in der frühen Romantik. *Philos. Nat.* 23, 321-336; ders. (1987). Hegels Evolutionskritik. *Hegel Studien* 22, 165-172; Richards, R.J. (2002). *The Romantic Conception of Life*: 298ff.
- 108** Girtanner, C. (1796). Ueber das kantische Prinzip für die Naturgeschichte: 44; Blumenbach, J.F. (1779/1807). *Handbuch der Naturgeschichte*; vgl. Baron, W. (1963). Ansätze zur historischen Denkweise in der Naturforschung in der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert, I. Die Anschauungen Johann Friedrich Blumenbachs über die Geschichtlichkeit der Natur. *Sudh. Archiv* 47, 19-35.
- 109** Oken, L. (1810). *Lehrbuch der Naturphilosophie*, 3 Bde.: II, 27 (Nr. 928).
- 110** a.a.O.: 31 (Nr. 948-950).
- 111** Darwin, E. (1794-96). *Zoonomia, or, The Laws of Organic Life*, 3 Parts: I, 138f.
- 112** Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 59.
- 113** Lamarck, J.B. de (1800). *Discourse d'ouverture an X* (hg. v. A. Giard). *Bull. Sci. France Belgique* Paris 1907.
- 114** Vgl. Burkhardt, R.W. Jr. (1977). *The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology*.
- 115** Lamarck (1809): I, 80.
- 116** a.a.O.: I, 7.
- 117** Buffon, G.L.L. (1753). L'âne. In: *Histoire naturelle générale et particulière Tome 4* (Œuvres philosophiques de Buffon, Paris 1954, 353-358): 355.
- 118** Lamarck (1809): I, 211.
- 119** a.a.O.: I, 63.
- 120** a.a.O.: 55.
- 121** a.a.O.: 59.
- 122** Bonnet, C. de (1770). *Palingénésie philosophie, ou Idées sur l'état futur des êtres vivants* (Œuvres, Bd. 15, Neuchâtel 1783): 220.
- 123** Vgl. Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 36.
- 124** Lamarck (1809): I, 134f.
- 125** Vgl. z.B. Link, H.F. (1794). *Ueber die Leiter der Natur, das natürliche und künstliche System*.
- 126** Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (in: *Ammonitates academicae*, Bd. 2, 3. Aufl. (1787), 2-58): 2f. (§1).
- 127** Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution*: 85; Lefèvre (1984): 37.
- 128** Vgl. Lefèvre, W. (2010). *Der verkannte Lamarck. Verh. Gesch. Theor. Biol.* 16, 71-83: 75.
- 129** Vgl. Burkhardt, R.W. Jr. (1995). Lamarck in 1995. In: *The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology*, xi-xl: xxii.
- 130** Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1825). *Recherches sur l'organisation des Gavials. Mém. Mus. Hist. Nat.* 12, 97-155: 144; ders. (1828). *Mémoire où l'on se propose de rechercher dans quels rapports de structure organique et de parenté sont entre eux les animaux des âges historiques, et vivant actuellement, et les espèces antédiluviennes et perdues. Mém. Mus. Hist. Nat.* 17, 209-229: 215; ders. & Serres, E.R.A. (1828). *Rapport fait à l'Académie des Sciences sur un mémoire de M. Roulin ayant pour titre: Sur quelques changements observés dans les animaux domestiques transportés de l'ancien monde dans le nouveau continent. Mém. Mus. Hist. Nat.* 17, 201-208; Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1833). *Mémoire sur le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les forms animaux. Mém. Acad. Sci.* 12, 63-92.
- 131** Vgl. Bourdier, F. (1972). Lamarck et Geoffroy Saint-Hilaire face au problème de l'évolution biologique. *Rev. Hist. Sci.* 25, 311-325; Appel, T. (1987). *The Cuvier-Geoffroy Debate*: 132-136.
- 132** Vgl. Coleman, W. (1964). *Georges Cuvier, Zoologist*.
- 133** Whewell, W. (1832). [Rev. Lyell, C. (1832). *Principles of Geology*, vol. 2]. *Quart. Rev.* 47, 103-132: 126; vgl. King, C. (1877). *Catastrophism and evolution. Amer. Nat.* 11, 449-470; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 375; Huggett, R. (1990). *Catastrophism*.
- 134** Vgl. Asma, T.S. (1996). *Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science*: 74.
- 135** Cuvier, G. (1817). *Le règne animal, distribué après son organisation*.
- 136** Cuvier, G. & Brongniart, A. (1811). *Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris*: 245.
- 137** a.a.O.: 247; vgl. dies. (1808). *Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris. Annales du Muséum d'histoire naturelle* 11, 293-326.
- 138** Brongniart, A. (1828). *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles*: 5.
- 139** a.a.O.: 218.
- 140** a.a.O.: 221.
- 141** Vgl. Hooykas, R. (1959/63). *The Principle of Uniformity in Geology, Biology, and Theology*; Wilson, L.G. (1967). *The origins of Charles Lyell's uniformitarianism. Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 89, 35-62; Camardi, G. (1999). *Charles Lyell and the uniformity principle. Biol. Philos.* 14, 537-560.
- 142** Lyell, C. (1830-33). *Principles of Geology*, 3 vols.: II, 174f.
- 143** Vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 380.
- 144** Sternberg, C. Graf von (1817). *Abhandlungen über die Pflanzenkunde in Böhmen, I. Abt.*: 160.
- 145** Link, H.F. (1821-22). *Die Urwelt und das Alterthum erläutert durch Naturkunde*, 2 Bde.; Voigt, S.F. (1823). *System der Natur und ihrer Geschichte*.
- 146** Spring, A.F. (1838). *Ueber die naturhistorischen Begriffe von Gattung, Art und Abart und über die Ursachen der Abartungen in den organischen Reichen*: 46.

- 147 ebd.
- 148 Unger, F. (1852). Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt: 345.
- 149 Frauenstädt, J. (1854). Briefe über die Schopenhauer'sche Philosophie: 193; Pringsheim, N. (1858). Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. *Jahrb. wiss. Bot.* 1, 1-81: 3.
- 150 [Chambers, L.] (1844). *Vestiges of the Natural History of Creation* (10th ed.): 148.
- 151 a.a.O.: 202.
- 152 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution*: 145.
- 153 Vgl. Hodge, J. (1972). The universal gestation of nature: Chambers' *Vestiges* and *Explanations*. *J. Hist. Biol.* 5, 127-152.
- 154 Spencer, H. (1852). The development hypothesis (Essays. Scientific, Political, and Speculative, vol. 1, New York 1901, 1-7): 1.
- 155 a.a.O.: 2.
- 156 Spencer, H. (1864/98). *The Principles of Biology*, vol. 1: 547.
- 157 a.a.O.: 549.
- 158 Bonaparte, C. (1856). *Considérations sur l'espèce*. *Revue et magasin de zoologie pure et appliquée* 2. sér. 8, 292-295: 294.
- 159 a.a.O.: 293.
- 160 a.a.O.: 294.
- 161 Vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 327; Bowler, P.J. (1988). *The Non-Darwinian Revolution*: 60.
- 162 Vgl. Sapp, J. (2003). *Genesis. The Evolution of Biology*: 20f.
- 163 Darwin, F. (ed.) (1887-88). *The Life and Letters of Charles Darwin*, 3 vols.: I, 276; nicht in: Darwin, C. (1836-44). *Notebooks* (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, eds. Barrett, P.H. et al., Cambridge 1987).
- 164 Darwin, C. (ca. 1856). [Manuskript im Darwin-Archiv in Cambridge]: 205.3, 167; vgl. Ospovat, D. (1981). *The Development of Darwin's Theory*: 198.
- 165 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 109; vgl. 3. Aufl. 1861: 116; 6. Aufl. 1872: 85.
- 166 Darwin (1859/61): 142.
- 167 Vgl. Tammone, W. (1995). Competition, the division of labor, and Darwin's principle of divergence. *J. Hist. Biol.* 28, 109-131.
- 168 Darwin (1859): 112; vgl. 6. Aufl. 1872: 86f.; vgl. Schweber, S.S. (1980). Darwin and the political economist: divergence of character. *J. Hist. Biol.* 13, 195-289; Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 245ff.; Mayr, E. (1992). Darwin's principle of divergence. *J. Hist. Biol.* 25, 343-359.
- 169 Vgl. Browne, J. (1983). *The Secular Ark*: 212; Kohn, D. (1985). Darwin's principle of divergence as internal dialogue. In: ders. (ed.). *The Darwinian Heritage*, 245-257.
- 170 Darwin, C. (1857). [Brief an A. Gray vom 5. Sept. 1857] (Correspondence, vol. 6, Cambridge 1991, 445-449): 448.
- 171 Vgl. Brown, J. (1980). Darwin's botanical arithmetic and the 'principle of divergence'. *J. Hist. Biol.* 13, 53-89.
- 172 Darwin, C. (1858). [Brief an J. Hooker vom 8. Juli 1858] (Correspondence, vol. 7, Cambridge 1991, 102-103): 102.
- 173 Simpson, G.G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85: 12.
- 174 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 484; vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 507.
- 175 Darwin (1959): 129.
- 176 Vgl. Voss, J. (2007). *Darwins Bilder. Ansichten der Evolutionstheorie 1837 bis 1874*: 152ff.
- 177 Vgl. Gruber, H.E. (1974). *Darwin on Man*; Mayr (1982): 509.
- 178 Vgl. Hull, D., Tessner, P.T. & Diamond, A.M. (1978). Planck's principle: Do younger scientists accept new scientific ideas with greater alacrity than older scientists? *Science* 202, 717-723.
- 179 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution*: 206f.
- 180 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 156; vgl. Gössler, K. (1964). *Vom Wesen des Lebens*: 102.
- 181 de Beer, G. (1954). *Embryos and Ancestors*: 29; vgl. Dayrat, B. (2003). The roots of phylogeny: how did Haeckel build his trees? *Syst. Biol.* 52, 515-527: 525.
- 182 Kant, I. (1775). *Von den verschiedenen Racen der Menschen* (AA, Bd. 2, 427-443): 434.
- 183 Kant, I. (1785). Rezension zu Johann Gottfried Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (AA, Bd. 8, 43-66): 54.
- 184 Darwin (1836-44): 176 (B 23).
- 185 Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. (*The Foundations of the Origin of Species: Two Essays Written in 1842 and 1844 by Charles Darwin*, ed. F. Darwin, Cambridge 1909): 252.
- 186 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 484.
- 187 Darwin, C. (1859/69). *On the Origin of Species*: 573; vgl. 6. Aufl. 1872: 425.
- 188 Haeckel (1866): I, 205.
- 189 ebd.
- 190 Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1, 1-30; vgl. ders. (1974). Two modes of evolution. *Nature* 252, 298-300; ders. (1977). The red queen. *Amer. Nat.* 111, 809-810; Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*: 44f.; Maynard Smith, J. (1976). A comment on the red queen. *Amer. Nat.* 110, 325-330.
- 191 Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 616.
- 192 Schindewolf, O.H. (1950). *Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung, Organische Stammesentwicklung, Biologische Systematik*: 228f.
- 193 Schindewolf, O.H. (1945). *Darwinismus oder Typostrophismus? Arbeiten des ungarischen biologischen Forschungsinstitutes* 16, 104-177: 114.
- 194 Beurlen, K. (1932). *Funktion und Form in der organischen Entwicklung*. *Naturwiss.* 20, 73-80; vgl. Reif, W.-E. (1986). The search for a macroevolutionary theory in German palaeontology. *J. Hist. Biol.* 19, 79-130: 118.
- 195 Woltereck, R. (1932). *Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte*: 561.

- 196** Woltereck, R. (1940). *Ontologie des Lebendigen*: 116; 204.
- 197** Heberer, G. (1943). Das Typenproblem in der Stammesgeschichte. In: ders. (Hg.). *Die Evolution der Organismen*, 545-585: 553.
- 198** a.a.O.: 552.
- 199** ebd.
- 200** Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*: 199; 206.
- 201** Eldredge, N. & Gould, S. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. (ed.). *Models in Paleobiology*, 82-115; Gould, S. & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiol.* 3, 115-151.
- 202** Eldredge, N. (1989). *Macroevolutionary Dynamics*. Species, Niches, and Adaptive Peaks.
- 203** Mayr, E. (1960). The emergence of evolutionary novelties (in: *Evolution and the Diversity of Life*, Cambridge, Mass. 1976, 88-113): 89 (Original in Tax, S. (ed.). *The Evolution of Life*, vol. 1: 350); Ghiselin, M.T. (1966). The adaptive significance of gastropod torsion. *Evolution* 20, 337-348: 346.
- 204** Huxley, J. (1957). A re-definition of progress. In: *New Bottles for New Wine*, 18-40: 35; Young, K. (1960). Biostatigraphy and the new paleontology. *J. Paleontol.* 34, 347-358: 347.
- 205** Carson, H.L. (1976). The unit of genetic change in adaptation and speciation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63, 210-223.
- 206** Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. (1984). Periodicity of extinction in the geological past. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 81, 801-805.
- 207** Whitmire, D.P. & Jackson, A.A. (1985). Are periodic mass extinctions driven by a distant solar companion? *Nature* 308, 713-715; Davis, M., Hut, P. & Muller, R.A. (1984). Extinction of species by periodic comet showers. *Nature* 308, 715-717; Muller, R.A. (1988). Nemesis.
- 208** Sewertzoff, A.N. (1927). Über die Beziehung zwischen der Ontogenese und der Phylogenesse der Tiere. *Jena. Zeitschr. Naturwiss.* 63, 51-180: 113.
- 209** a.a.O.: 149.
- 210** Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: 266ff.; vgl. ders. (1912). *Study po teorii evoluzii*; 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: 350f.
- 211** Schmitz, F. (1878). *Die Familiendiagramme der Rhoeadinen*. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Phanerogamen (= *Abh. naturforsch. Ges. Halle*, Bd. 14): 78; vgl. 139.
- 212** Rickert, H. (1896-1902/1929). *Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung*. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 260.
- 213** a.a.O.: 252.
- 214** ebd.
- 215** Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): B 418.
- 216** Rauther, M. (1912). Über den Begriff der Verwandtschaft. *Zool. Jahrb. Suppl.* III, Bd. III. *Festschrift Spengel*, 69-134.
- 217** Lewin, K. (1920). *Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume*: 6f.
- 218** a.a.O.: 20f.
- 219** Buffon, G.L.L. de (1749). *Histoire naturelle, générale et particulière*, Bd. 2: 379; vgl. auch Anonymus (1751). *Lettres à un américain sur l'histoire naturelle, générale et particulière de monsieur de Buffon*, Teil 2: 54 (6. Brief).
- 220** [Arnaud, F. & Suard, J.B.] (1764). [Ankündigung der deutschen Übersetzung von C. de Bonnets »Considérations sur les corps organisés«]. *Gazette littéraire de l'Europe (Suppl.)* 1, 65-74: 73; der gleiche Wortlaut in dies. (1769). *Considérations sur les corps organisés, à l'occasion de l'ouvrage que M. Bonnet, citoyen de Genève, a publié sous le même titre*. *Variétés littéraires*, Bd. 4, 234-245: 244.
- 221** Anonymus (1807). [Rez. Lamouroux, J.V.F. (1805). *Dissertations sur plusieurs espèces de Fucus peu connues ou nouvelles avec leur descriptions en latin et en français*, Bd. 1]. *Allg. Lit.-Zeitung* 1807 (Nr. 173), 137-144: 140; s. (1813). [Rez. Hagen, T.A. von (1808). *Kosmologische Geschichte der Natur*]. *Jen. Allg. Lit.-Zeitung* 10 (1), 409-420: 415 (nicht in der diskutierten Passage bei von Hagen!).
- 222** Bernhardt, J.J. (1834). *Ueber den Begriff der Pflanzenart und seine Anwendung*: 21.
- 223** Schaaffhausen, H. (1853). *Ueber Beständigkeit und Umwandlung der Arten*. *Verh. naturhist. Ver. Preuss. Rheinl. Westphal.* 10, 420-451: 423 f.
- 224** Aristoteles, *Hist. anim.* 589a21; *De part. anim.* 697b2.
- 225** Aristoteles, *Hist. anim.* 588b16; *De part. anim.* 681a10-15.
- 226** Leibniz, G.W. (1702). *Brief an Varignon (Philosophische Schriften*, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 266.
- 227** Law, E. (1731/32). *An Essay on the Origin of Evil* by Dr. William King, translated from the Latin with Notes and a Dissertation concerning the Principle and Criterion of Virtue and the Origin of the Passions: 143 (note).
- 228** D'Alembert, J. (1754). *Cosmologie*. In: Diderot, D. & d'Alembert, J (eds.). *Encyclopédie*, Bd. 4, 294-297: 294.
- 229** Voltaire (1764). *Chaîne des êtres créés*. In: *Dictionnaire Philosophique (Complete Works, Oxford 1994, vol. 35, 513-521)*.
- 230** Johnson, S. (1757). *A Review of a Free Inquiry into the Nature and Origin of Evil*; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). *The Great Chain of Being* (dt. *Die große Kette der Wesen*, Frankfurt/M. 1985): 305f.
- 231** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la Nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781)*: II, 197 (VIII, Kap. 17).
- 232** a.a.O.: I, 7.
- 233** Kant, I. (1781/87). *Kritik der reinen Vernunft*: B 689; auch Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 290 [Eintrag ins Handexemplar].
- 234** Buffon, G.L.L. (1753). *L'âne*. In: *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 4 (*Œuvres philosophiques de Buffon, Paris 1954, 353-358*): 353; 357.

- 235 a.a.O.: 355.
- 236 a.a.O.: 353.
- 237 a.a.O.: 357.
- 238 a.a.O.: 355.
- 239 [Chambers, L.] (1844). *Vestiges of the Natural History of Creation*: 87.
- 240 Lyell, C. (1851). *Elements of Geology*: 220 (nach OED 1989).
- 241 Haeckel, E. (1868). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*: 312; vgl. ders. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 339.
- 242 Miracelius, J. (1639). *Altes Pommerland*, Bd. 2: 111; vgl. Gryphius, A. (1661). *Lustspiele (Verliebttes Gespenst und Die geliebte Dornrose)*: 339; Lohenstein, C. von (1689). *Arminius*, Bd. 1: 293; 1079; 1313 (nach DWB Arch.); Kramer, M. (1700-02). *Das herrlich Grosse Deutsch-Italiänische Dictionarium*, 2 Bde.: II, 905.
- 243 Jesaja 11, 1.
- 244 Vgl. Macho, T. (2002). *Stammbäume, Freiheitsbäume und Geniereligion. Anmerkungen zur Geschichte genealogischer Systeme*. In: Weigel, S. (Hg.). *Genealogie und Genetik. Schnittstellen zwischen Biologie und Kulturgeschichte*, 15-43.
- 245 Genesis 12, 6; 21; 32f.; Judicum 9, 37; vgl. Bernhardt, K.-H. (1956). *Gott und Bild*: 60; Frehen, H. (1969). *Baum*. In: Haag, H. (Hg.). *Bibel-Lexikon*, 173-175.
- 246 Genesis 2, 9.
- 247 Augustinus, *De genesi contra Manichaeos Libri duo* (Migne, *Patrologia Latina*, Bd. 34, 173-220: 197 (II, 1, 2); 213ff. (II, 22f.)).
- 248 Vgl. Cook, R. (1974). *The Tree of Life*; Frigo, G.F. (2001). »Der stete und feste Gang der Natur zur Organisation«. Von der Naturgeschichte zur Naturphilosophie um 1800. In: Breidbach, O. & Ziehe, P. (Hg.). *Naturwissenschaften um 1800. Wissenschaftskultur in Jena-Weimar*, 27-45: 33; Demandt, A. (2002). *Über allen Wipfeln. Der Baum in der Kulturgeschichte*; Weigel, S. (2006). *Genealogik*: 29ff.
- 249 Zur Geschichte vgl. Lam, H.J. (1936). *Phylogenetic symbols, past and present (being an apology for genealogical trees)*. *Acta Biotheor.* 2, 153-194; Voss, E.G. (1952). *The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology*. *J. Sci. Lab. Denison Univ.* 43, 1-25; Uschmann, G. (1967). *Zur Geschichte der Stammbaum-Darstellungen*. In: Gersch, M. (Hg.). *Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre* 2, 9-30; Barsanti, G. (1988). *Le immagini della natura. Scale, mappe, alberi. 1700-1800*. *Nuncius* 3, I, 55-125; ders. (1992). *La scala, la mappa, l'albero*; Tassy, P. (1991). *L'arbre a remonter le temps*.
- 250 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la Nature (Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781)*: I, 162.
- 251 Buffon, G.L.L. (1766). *De la dégénération des animaux (Œuvres complètes, Bd. IV, Paris 1868, 127-144)*: 136.
- 252 Duchesne, A.N. (1766). *Histoire naturelle des Fraisières*: 214; 221.
- 253 a.a.O.: 228 (Taf. 1).
- 254 Vgl. Tassy (1991): 26; Barsanti (1992): 84; Ratcliff, M.J. (2003). *Duchesne's strawberries: between grower's practice and academic knowledge*. *MPI Wissenschaftsgesch.* Preprint 222, 43-65.
- 255 Pallas, P.S. (1766). *Elenchus zoophytorum*: 23.
- 256 Vgl. Mikulinskii, S.R. (1961). *Razvitie Obshchikh Problem Biologii v Rossii*: 315; Ragan, M.A. (2009). *Trees and networks before and after Darwin*. *Biology Direct* 4, 43: 7f.
- 257 Forster, G. (1786). *Noch etwas über die Menschenraßen*. *Teutscher Merkur* 1786 (4. Quart.), 57-86: 80.
- 258 Rüling, J.P. (1766). *Commentatio Botanica de Ordibus Naturalibus Plantarum*; vgl. Barsanti (1992): Fig. 26.
- 259 Augier, A. (1801). *Essay d'une nouvelle classification des végétaux*; vgl. Stevens, P.F. (1983). *Augustin Augier's 'Arbre botanique' (1801), a remarkably early botanical representation of the natural system*. *Taxon* 32, 203-211.
- 260 Lamarck, J.B. (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: II, 463.
- 261 Seringe, N.-C. (1815). *Essai d'une monographie des saules de la Suisse*; vgl. Barsanti (1992): Fig. 46.
- 262 Barbançois, C.-H. de (1816). *Observations sur la filiation des animaux, depuis le potype jusqu'au singe*. *J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts* 82, 444-448; vgl. Barsanti (1992): Fig. 47.
- 263 Bronn, G.H. (1858). *Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche*: 481.
- 264 Hitchcock, E. (1840/44). *Elementary Geology*: Faltblatt; vgl. Archibald, J.D. (2009). *Edward Hitchcock's pre-Darwinian (1840) "tree of life"*. *J. Hist. Biol.* 42, 561-592.
- 265 Agassiz, J.-L. R. (1833-43). *Recherches sur les poissons fossiles*, 5 Bde.: I, 170; vgl. Barsanti (1992): Fig. 58.
- 266 Vgl. Weigel, S. (2006). *Genea-Logik*: 44f.
- 267 Vgl. Barsanti (1992): Fig. 57, 58.
- 268 Vgl. Barsanti (1992): Fig. 49, 51-55.
- 269 Vgl. James, E.O. (1966). *The Tree of Life. An Archaeological Study*; Höhler, G. (1988). *Die Bäume des Lebens. Baumsymbole in den Kulturen der Menschheit*.
- 270 Leuckart, F.S. (1819). *Zoologische Bruchstücke*, Bd. 1: 7.
- 271 Darwin, C. (1837-38). *Notebook B*. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*, 167-236: 176 (B 23); 177 (B 25); vgl. ders. (1859). *On the Origin of Species*: 130.
- 272 Darwin, C. (1837-38): 176 (B 23).
- 273 a.a.O.: 177 (B 25); vgl. Gregorio, M.A. di (1982). *In search of the natural system: problems of zoological classification in Victorian Britain*. *Hist. Philos. Life Sci.* 4, 225-254: 247; Bredekamp, H. (2005). *Darwins Korallen. Frühe Evolutionsmodelle und die Tradition der Naturgeschichte*: 20.
- 274 Bredekamp (2005): 24; 21.
- 275 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 116; vgl. Gruber, H.E. (1978). *Darwin's "tree of nature" and other images of wide scope*. In: Wechsler, J. (ed.). *On Aesthetics in Science*, 121-140; Voss, J. (2003). *Darwins Diagramme – Bilder von der Entdeckung der Unordnung*. Preprint 249 des MPI für Wissenschaftsgeschichte, Berlin; dies. (2007). *Darwins Bilder*.

- 276** Vgl. Junker, T. (1998). Charles Darwin und die Evolutionstheorien des 19. Jahrhunderts. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 356-385: 378.
- 277** DuBois-Reymond, E. (1876). Darwin versus Galiani: 15.
- 278** His, W. (1874). Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung: 165.
- 279** Lorenz, O. (1898). Lehrbuch der gesamten wissenschaftlichen Genealogie: 29ff.
- 280** Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 283.
- 281** Lam, H.J. (1936). Phylogenetic symbols, past and present (being an apology for genealogical trees). *Acta Biotheor.* 2, 153-194: 179; vgl. auch Zimmermann, W. (1931). Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3: Methoden der Vererbungsforschung, 2. Hälfte, Heft 6, 941-1053: 1044.
- 282** Zimmermann (1931): 1044.
- 283** Doolittle, W.F. (1999). Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284, 2124-2128.
- 284** Salzberg, S.L. et al. (2001). Microbial genes in the human genome: lateral transfer or gene loss? *Science* 292, 1903-1906; Stanhope, M.J. et al. (2001). Phylogenetic analyses do not support horizontal gene transfer from bacteria to vertebrates. *Nature* 411, 940-944.
- 285** International Human Genome Sequencing Consortium (2001). Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409, 860-921: 902f.
- 286** Hilario, E. & Gogarten, J.P. (1993). Horizontal transfer of ATPase genes – the tree of life becomes a net of life. *Biosystems* 31, 111-119.
- 287** Fleischmann, A. (1926). Über Darwin hinaus! Münchener neueste Nachrichten Nr. 129 (10. Mai 1926): 1; vgl. Kleinschmidt, O. (1926). Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens: 103; Zimmermann (1931): 1044.
- 288** Kleinschmidt (1926): 103.
- 289** Hennig, E. (1927). Wege und Triebkräfte organischer Entfaltung. *Naturwiss.* 15, 260-262: 260.
- 290** Strickland, H.E. (1841). On the true method of discovering the natural system. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6, 184-194: 190.
- 291** Original im Whipple Museum for the History of Science in Cambridge; vgl. Voss, J. (2007). Darwins Bilder: Abb. 15; 16.
- 292** Hagen, B. (1900). Über Entwicklung und Probleme der Anthropologie. *Ber. senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt* 1900, 67-90: 88.
- 293** Hagen (1900): 88.
- 294** Schrenk, F. (2001). Vom Stammbaum zum Stammbusch – Neue Funde in Ostafrika zeigen, dass es in der frühen Geschichte der Menschheit viel mehr Hominiden-Typen gab, als man bisher vermutete. *Berliner Zeitung* vom 19. April 2001, *Wissensch.* S. 1-2.
- 295** Heintz, A. (1939). Der Stammbusch des Tierreiches. *Natur u. Volk* 69, 524-534.
- 296** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, Tafel 1.
- 297** Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 209; vgl. 276; 280; 308; 312.
- 298** Hennig, W. (1953). Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Entom.* 3, Sonderheft, 1-85: 9.
- 299** ebd.
- 300** Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 32.
- 301** Hennig, W. [1960]. *Phylogenetische Systematik* (Berlin 1982): 77.
- 302** Ax (1984): 32.
- 303** Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 348f.; Ashlock, P.D. (1971). Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.* 20, 63-69; Colless, D.H. (1972). A note on Ashlock's definition of "monophyly". *Syst. Zool.* 21, 126-128; Ashlock, P.D. (1972). Monophyly again. *Syst. Zool.* 21, 430-438.
- 304** Sober, E. (1992). Monophyly. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 202-207: 205.
- 305** ebd.
- 306** Ashlock, P.D. (1971). Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.* 20, 63-69: 65.
- 307** Mishler, B.D. & Brandon, R.N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biol. Philos.* 2, 397-414: 409.
- 308** a.a.O.: 410.
- 309** Möhn, E. (1961). Gallmücken (Diptera, Itonidae) aus El Salvador, 4. Zur Phylogenie der Asphondyliidi der neotropischen und holarktischen Region. *Senckenbergiana biologica* 42 (3), 131-330: 315.
- 310** Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. *Forschungen und Fortschritte* 25, 136-138: 137; vgl. ders. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 203; 208.
- 311** Hennig, W. (1963/79). *Taschenbuch der Zoologie*, Bd. 2. *Wirbellose I* (hg. v. Wolfgang Hennig): 19; vgl. 15 (noch nicht in den ersten drei Auflagen!); (1961). *Senckenbergiana biologica* 42: 315; Müller, E. & Loeffler, W. (1968). *Mykologie. Grundrisse für Naturwissenschaftler und Mediziner*: 4; Becker, U. (1971). *Das Leben* (Der Neue Herder, Bd. 8): 126; Ax (1984): 14; Willmann, R. (1985). *Die Art in Raum und Zeit*: 178.
- 312** Weber, M. (1916-20). *Die Wirtschaftsethik der Weltreligionen II. Hinduismus und Buddhismus* (Gesamtausgabe, Bd. I/20, Tübingen 1996): 115; ders. (1922). *Wirtschaft und Gesellschaft* (Tübingen 1972): 237.
- 313** Vgl. Schieder, T. (1991). Nationalismus und Nationalstaat. Studien zum nationalen Problem im modernen Europa: 105; Wippermann, W. (1997). *Wie die Zigeuner. Antisemitismus und Antiziganismus im Vergleich*: 109; Brenner, M. (2000). *Jüdische Kultur in der Weimarer Republik*.
- 314** Ax (1984): 14.
- 315** Haeckel, E. (1868). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*: 324.
- 316** Hennig, W. (1962). Veränderungen am phylogenetischen System der Insekten seit 1953. *Tagungsber. Deutsche Akad. Landwirtschaftswiss.* Berlin 45, 29-42: 35; ders. (1965). *Phylogenetic systematics*. *Annu. Rev. Entomol.* 10, 97-116: 104; vgl. Schmitt, M. (2001). Willi Hennig (1913-1976). In: Jahn, I. & Schmitt, M. (Hg.). *Darwin & Co.*, Bd.

- 2, 316-343: 331.
- 317** Hennig, W. (1953). Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entom. 3, Sonderheft, 1-85: 14.
- 318** Schuh, R.T. (2000). Biological Systematics: 223.
- 319** Vgl. Nelson, G.J. (1971). Paraphyly and polyphyly: redefinitions. Systematic Zoology 20, 471-472; Farris, J.S. (1974). Formal definitions of paraphyly and polyphyly. Syst. Zool. 23, 548-554; Platnick, N.I. (1977). Paraphyletic and polyphyletic groups. Syst. Zool. 26, 195-200; Oosterbroek, P. (1987). More appropriate definitions of paraphyly and polyphyly, with a comment on the Farris 1974 model. Syst. Zool. 36, 103-108.
- 320** Platnick (1977).
- 321** Münchhausen, O. von (1767). Der Hausvater. Nachricht von denen vornehmsten zur Speise dienenden Obst-Sorten, Bd. 3, 2: 258; vgl. 356f.; ebenso in (1775). Birn-Baum. In: Krünitz, J.G. (Hg.). Oeconomische Encyclopädie 5, 392-494: 397.
- 322** Vgl. Anonymus (1801). Malus, Apfelbaum. In: Krünitz, J.G. (Hg.). Ökonomisch-technologische Encyclopädie 83, 164-481: 432.
- 323** Burgsdorf, F.A.L. (1783). Versuch einer vollständigen Geschichte vorzüglicher Holzarten, Teil 1, Die Buche: 58.
- 324** Kugelann, J.G. & Illiger, J.K.W. (1798). Verzeichniß der Käfer Preußens: 57.
- 325** Anonymus (1804). [Rez. Coquebert, A.J. (1798-1801). Illustratio iconographica insectorum]. Allg. Lit.-Zeitung 3, 113-115: 114.
- 326** Braun, A. (1851). Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur: 340.
- 327** Haeckel, E. (1863). Über die Entwicklungstheorie Darwins (Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwicklungslehre, Heft 1, Bonn 1878, 3-28): 3; ders. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 179; vgl. auch: Hilgendorf, F. (1867). Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. Monatsber. Preuß. Akad. Wiss. 1866, 474-504: 487.
- 328** Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 62 und passim; Waagen, W. (1869). Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Versuch einer paläontologischen Monographie. In: Benecke, E.W. (Hg.). Geognostisch-Paläontologische Beiträge, Bd. 2, 179-256: 187.
- 329** Mishler, B.D. & Brandon, R.N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. Biol. Philos. 2, 397-414: 410.
- 330** Munro, R. (1914). Prehistoric Britain: 25 (nach OED).
- 331** Anonymus (1654). Wiederholte Summarische Deduction des Chur- und Fürstlichen Hauses Sachssen: [15] (Ablehnung des Ersten Einwurfs, Resp. 2).
- 332** Anonymus (1671). Gründliche Fürstell- und Erweisung, daß die Succession in- und an dem Fürstenthum Nieder-Sachsen insgemein Lauenburg genannt, auff den sich begebenden Abgang des Herrn Hertzogen zu Sachsen, Engern und Westphalen Fürstlichen Leibes-Lehens Erben, dem HochFürstl. Hause Anhalt allein von Rechtswegen gebühre: [7]; vgl. auch Kramer, M. (1700-02). Das herrlich Grosse Deutsch-Italiänische Dictionarium, 2 Bde.: II, 905.
- 333** H.H. [Hauff, H.] (1838). Die Menschenracen. Deutsche Vierteljahrs-Schrift 2, 170-248: 234.
- 334** Haeckel (1868): 445 (18. Vortrag) (gestrichen in der 8. Aufl. 1889!).
- 335** Wilson, E.B. (1892). The cell-lineage of Nereis. A contribution to the cytogeny of the annelid body. J. Morphol. 6, 361-480; vgl. Whitman, C.O. (1878). Embryology of Clepsine. Quart. J. Microsc. Sci. 18, 215-315.
- 336** Johannsen, W. (1903). Ueber Erbllichkeit in Populationen und in Reinen Linien.
- 337** Vgl. schon: Darwin, C. (1871). The Descent of Man (dt. Die Abstammung des Menschen, 2 Bde., Stuttgart 1871-72): I, 164.
- 338** Robson, G.C. & Richards, O.W. (1936). The Variation of Animals in Nature.
- 339** Simpson, G.G. (1961). The Principles of Animal Taxonomy: 153; vgl. ders. (1951). The species concept. Evolution 5, 285-298: 289; Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oaks. Taxon 25, 233-239: 233.
- 340** Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1979). Arms races between and within species. Proc. Roy. Soc. London B 205, 489-511: 492; Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 61.
- 341** Hull, D. (1978). A matter of individuality. Philos. Sci. 45, 335-360: 347.
- 342** Hull, D. (1980). Individuality and selection (In: ders., The Metaphysics of Evolution, Albany 1989, 89-109): 106; vgl. ders. (1980). The units of evolution. In: Jensen, U.J. & Harré, R. (eds.). Studies in the Concept of Evolution.
- 343** Ax, P. (1988). Systematik in der Biologie: 95.
- 344** Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 238; 257.
- 345** Bunge, M. (1981). Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve. Behav. Brain Sci. 4, 284-285.
- 346** Ekman, G. (1930). Über Entwicklung und Vererbung (Eine theoretische Studie). Annales Societatis Zoolog.-Botanicae Fennicae Vanamo 10, 1-141: 117.
- 347** Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie: 250; ders. (1917). Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese. Arch. mikroskop. Anat. 89, 227-242; Zimmermann, W. (1931). Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3, 2. Hälfte, Heft 6, 941-1053: 1044.
- 348** Lederer, J. (1860). Ueber Guenée's Uranides & Phalénites. Wiener entomol. Monatsschr. 4, 121-128: 123; ders. (1861). [Rez. Catalog der Lepidopteren Europas und der angrenzenden Länder (Dresden 1861)]. Wiener entomol. Monatsschr. 5, 389-400: 391; Tschulok, S. (1922). Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage: 147; 149; 151; Alverdes, F. (1931). Allgemeine Ätiologie. In: Bolck, L., Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, 129-184: 166.
- 349** Batsch, A.J.G.C. (1805). Einleitung zum Studium der allgemeinen Naturgeschichte, Bd. 3. Thierreich: 40.
- 350** Hennig, W. (1947). Probleme der biologischen Systeme

matik. Forsch. Fortschr. 21/23, 276-279: 278.

- 351** Grant, V. (1953). The role of hybridization in the evolution of the leafy-stemmed Giliias. *Evolution* 7, 51-64: 58.
- 352** Plinius (1. Jh.). *Naturalis historia* 8, 213.
- 353** Holland, P. (1601). *Pliny II*: 231 (nach OED).
- 354** Cockeram, H. (1623). *The English Dictionarie: Hibride* (nach OED).
- 355** Linné, C. von (1753). *Species plantarum*, Bd. 1: 324.
- 356** Linné, C. von (1754). *Flora Anglica* (Amoenitates Academicae, Bd. 4, Erlangen 1788, 88-111): 95.
- 357** a.a.O.: 106.
- 358** Linné, C. von (1756). *Flora Monspeliensis* (Amoenitates Academicae, Bd. 4, Erlangen 1788, 468-495): 488.
- 359** a.a.O.: 492.
- 360** Vgl. du Rietz, G.E. (1958). The hybrid concept. In: *Systematics of To-day*. Uppsala Univ. Arsskr. 1958 (6), 216-223.
- 361** Lotsy, J.P. & Goddijn, W.A. (1928). Voyages of exploration to judge of the bearing of hybridization on evolution, I. South Africa: Hybridization in the native flora, 1-129: 29; vgl. dies. (1928). The human hybrids. *Genetica* 10, 131-312: 139.
- 362** du Rietz, G.E. (1930). The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk. Botan. Tidskr.* 24, 333-428: 390; vgl. ders. (1958). The hybrid concept. In: *Systematics of To-day*. Uppsala Univ. Arsskr. 1958 (6), 216-223: 221.
- 363** Winkler, H. (1908). Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 25, 568-576: 574; vgl. ders. (1909). Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. *Z. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre* 1, 139-140.
- 364** Baur, E. (1909). Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale*. *Z. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre* 1, 330-351: 342.
- 365** Natus, P. (1675). A phytological observation concerning oranges and limons, both separately and in one piece produced on one and the same tree at Florence. *Phil. Trans.* 9/10, 313-314; vgl. Strasburger, E. (1907). Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. *Jahrb. wiss. Bot.* 44, 482-555.
- 366** Spemann, H. (1921). Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen Triton cristatus und taeniatus. *Arch. Entwicklungsmech. Org.* 48, 533-570.
- 367** Huxley, J.S. (1936). Natural selection and evolutionary progress. *Rep. Ann. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sci.* 106, 81-100: 86; ders. (1938). Natural history, taxonomy and general biology. *South Eastern Naturalist and Antiquary* (being the Proceedings and Transactions of the South-Eastern Union of Scientific Societies) 43, 1-21.
- 368** Anderson, E. (1934). Origin of the Angiosperms. *Nature* 133, 462.
- 369** Goldschmidt, R. (1940). The Material Basis of Evolution: 209.
- 370** Elias, M.K. (1942). Tertiary prairie grasses and other herbs from the high plains. *Geol. Soc. Amer. Special Papers* 41, 1-176; vgl. Anonymus (1943). Review: Elias, M.K. (1942). Tertiary prairie grasses and other herbs from the high plains. *Amer. Nat.* 77, 561-562: 561.
- 371** Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 135; 420.
- 372** Wagner, W.H. Jr. (1954). Reticulate evolution in the Appalachian Aspleniums. *Evolution* 8, 103-118.
- 373** Wagner, W.H. Jr. (1983). Reticulistics: the recognition of hybrids and their role in cladistics and classification. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (eds.). *Advances in Cladistics*, vol. 2, 63-79: 63; Wagner, W.H. Jr., Wagner, F.S. & Taylor, W.C. (1986). Detecting abortive spores in herbarium specimens of sterile hybrids. *Amer. Fern J.* 76, 129-140: 129.
- 374** Vgl. Stevens, P.F. (1984). Metaphors and typology in the development of botanical Systematics 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles. *Taxon* 33, 169-211.
- 375** Donati, V. (1750). *Saggio della storia naturale marina dell'Adriatico*: XXI.
- 376** Donati, V. (1753). Auszug aus seiner Naturgeschichte des Adriatischen Meeres (Halle): 70.
- 377** Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: 27 (§77).
- 378** Linné, C. von (1792). *Praelectiones in ordines naturales plantarum*: 7.
- 379** Pallas, P.S. (1766). *Elenchus zoophytorum* (dt. Charakteristik der Thierpflanzen, Nürnberg 1787): I, 48.
- 380** Buffon, G.L.L. (1755). *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 5: 228.
- 381** Hermann, J. (1783). *Tabula affinitatum animalium*: 35; vgl. Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“: 114.
- 382** Batsch, A.C.G.J. (1802). *Tabula affinitatum regni vegetabilis*; vgl. Diekmann (1992): 120; Barsanti, G. (1992). *La scala, la mappa, l'albero*: Fig. 43.
- 383** Strickland, H. (1840-41). On the true method of discovering the natural system in zoology and botany. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6, 184-194: 184; Candolle, A.P. de (1841). Troisième mémoire sur la famille des Myrsineacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 15, 1-48; vgl. Gregorio, M.A. di (1982). In search of the natural system: problems of zoological classification in Victorian Britain. *Hist. Philos. Life Sci.* 4, 225-254: 240.
- 384** Gegenbaur, C. (1859). *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*: 38; vgl. 2. Aufl. (1870): 77.
- 385** Cuvier, G. & Valenciennes, A. (1828). *Histoire naturelle des poissons*, Bd. 1: 420.
- 386** Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (in: *Amoenitates academicae*, Bd. 2, 3. Aufl. (1787), 2-58): 2f. (§1).
- 387** Bruckner, J. (1768). *A Philosophical Survey of the Animal Creation*: 12f. (I, iii); vgl. Worster, D. (1977/94). *Nature's Economy. A History of Ecological Ideas*: 47f.
- 388** Vgl. Frigo, G.F. (2001). »Der stete und feste Gang der Natur zur Organisation«. Von der Naturgeschichte zur Naturphilosophie um 1800. In: Breidbach, O. & Ziehe, P. (Hg). *Naturwissenschaften um 1800. Wissenschaftskultur in Jena-Weimar*, 27-45: 31.
- 389** Vgl. Toepfer, G. (2006). Linien, Bäume, Kreise, Netze – und die Gegenstände der Biologie. *Verh. Gesch. Theor. Biol.* 12, 79-94: 82.
- 390** Vgl. z.B. Campbell, N.A. (1987/96). *Biology* (dt. *Biologie*, Heidelberg 1997): 593.
- 391** Wagner, W.H. (1983). *Reticulistics: the recognition*

- of hybrids and their role in cladistics and classification. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (eds.). *Advances in Cladistics*, vol. 2, 63-79; Wanntorp, H.-E. (1983). Reticulated cladograms and the identification of hybrid taxa. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (eds.). *Advances in Cladistics*, vol. 2, 81-88.
- 392** Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography. *Cladistics and Vicariance*.
- 393** Forterre, P. (1997). What can we learn from archaeal sequences? *Current Opin. Genet. Dev.* 7, 764-770: 767.
- 394** Forterre, P. et al. (1993). The nature of the last universal ancestor and the root of the tree of life, still open questions. *Biosystems* 28, 15-32.
- 395** Forterre, P. & Philippe, H. (1999). The last universal common ancestor (LUCA), simple or complex? *Biol. Bull.* 196, 373-377.
- 396** Glansdorff, N., Xu, Y. & Labedan, B. (2008). The Last Universal Common Ancestor. Emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner. *Biology Direct* 2008, 3:29.

Literatur

- Fels, G. (1957). Wissenschaftstheoretische Untersuchungen zur Grundlagenproblematik der Phylogenetik.
- Smit, D. (1961). Ontogenesis and Phylogenesis, their Interrelations and their Interpretations.
- Cook, R. (1974). *The Tree of Life*.
- Gould, S.J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*.
- Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“: das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.
- Barsanti, G. (1992). *La scala, la mappa, l'albero*.
- Ragan, M.A. (2009). Trees and networks before and after Darwin. *Biology Direct* 4, 43.

Physiologie

Das griechische Wort »φυσιολογία« »Lehre der Natur« wird seit der Antike verwendet und dient seit Mitte des 16. Jahrhunderts zur Bezeichnung einer biologischen Teildisziplin.

Wortgeschichte

Bereits Aristoteles gebraucht das Wort in den überlieferten Schriften einmal und bezeichnet damit eine allgemeine Naturlehre (der Pflanzen: »φυσιολογία [...] τῶν φυτῶν«).¹ Die vorsokratischen Naturphilosophen nennt Aristoteles wiederholt die *Physiologen* (»φυσιολόγοι«).² Auch für Epikur ist die Physiologie die Ursachenforschung in Bezug auf die Natur insgesamt.³ Bei den hippokratischen Autoren wird das Wort dagegen in engerer Bedeutung auf die individuelle Beschaffenheit und Konstitution eines lebendigen Körpers bezogen.⁴ Weiter ausgearbeitet wird ein derartiger spezieller Begriff der *physis* im Rahmen der stoischen Lehre des *Pneumas* als eines gestaltgebenden Urprinzips. Dieses Prinzip differenziert sich in verschiedene, jeweils bevorzugt in einem Naturbereich wirksame Kräfte: für den Bereich des Unorganischen in die *hexis* (deren Wirkung im organischen Bereich sich in festen und statischen Körperteilen wie den Knochen zeigt), für den Bereich des Wachsenden, z.B. der Pflanzen oder der Haare und Nägel der Tiere, in die *physis* (charakterisiert durch die Vermögen der Ernährung, der Veränderung, des Wachstums und der Fortpflanzung), für den Bereich der Wahrnehmung und bewussten Bewegung der Tiere in die *psyche* und schließlich für den Bereich des Menschen in den *logos*.⁵ Im Gegensatz zu der älteren Auffassung der griechischen Klassik wird die Seele (*psyche*) also erst als Prinzip der Lebensphänomene der Tiere verstanden; die elementaren Lebensprozesse der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, die sich auch bei Pflanzen finden, werden nicht einer Seele, sondern eben der *physis* zugeschrieben. Diese Terminologie wird aber selbst in der Stoa nicht konsequent eingesetzt: So verwendet noch Cicero den Begriff der Physiologie in einem allgemeinen Sinn zur Bezeichnung der Lehre der Natur (»ratio naturae«).⁶

Erst in Galens Schriften zur Medizin aus dem zweiten nachchristlichen Jahrhundert erfährt das Wort eine spezifisch biologische Deutung: Die Physiologie ist hier ein Teil der Lehre von der Natur des

Physiologie (Fernel 1542)	88
tierische Ökonomie (Duret 1588)	89
allgemeine Physiologie (Gilchrist 1744)	89
vergleichende Physiologie (le Cat 1749)	89
Tierphysiologie (Anonymus 1751)	89
Pflanzenphysiologie (Jampert 1755)	89
Biodynamik (Kraus 1820)	94

Menschen, die neben der Ätiologie, Pathologie, Diätetik, Zeichenlehre und Therapeutik steht.⁷ Galen verwendet den Ausdruck aber nur an einer Stelle; als Titel für seine umfassende Abhandlung zur Physiologie wählt er die Bezeichnung »Vom Gebrauch der Teile des menschlichen Körpers« (in der lateinischen Übersetzung: »De usu partium corporis humani«). Im Mittelalter wird der Ausdruck »Physiologie« kaum mehr verwendet, wenn auch die Sache weiterhin Gegenstand von Untersuchungen ist.

Erst in der Renaissance wird der Terminus von dem Arzt J. Fernel in seiner Schrift »De naturali parte medicinae« von 1542 wieder aufgegriffen. Bei Fernel ist die Physiologie einer der fünf Teile der Medizin, nämlich derjenige, der von der Natur des gesunden Menschen und allen seinen Fähigkeiten und Funktionen handelt.⁸ Als Teil der Physiologie werden bei Fernel Aspekte der Anatomie, die Lehre der Elemente, Qualitäten und Säfte, die Organfunktionen, integrierte Vermögen wie Zeugung und Entwicklung und eine Seelenlehre behandelt. Betont wird von Fernel die Gegenüberstellung von Physiologie und Pathologie.

Nach dem Gebrauch bei Fernel verbreitet sich das Wort im 17. und 18. Jahrhundert in der engeren Bedeutung, die Fernel ihm gegeben hat. Es erscheint als »Physiologia medica« in dem Titel grundlegender Werke der Medizin, z.B. bei T. Zwinger (1610), G.W. Wedel (1680) und J.G. von Berger (1701). Als Kompilation der lateinischen Werke verfasst G.H. Behr 1736 eine deutsche »Physiologia medica«, eine »Beschreibung des menschlichen Leibes«, wie es heißt. Neben der medizinischen Physiologie werden bis ins 17. Jahrhundert aber auch noch Abhandlungen über Erscheinungen und Kräfte der gesamten oder der anorganischen Natur unter dem Titel der Physiologie verfasst.⁹ Vereinzelt erscheint diese weite Wortbedeutung bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts: So identifiziert E. Chambers den Ausdruck 1728 (und noch in der Auflage von 1750) mit der Naturgeschichte (»Natural History«) und verwendet ihn als Überbegriff für Meteorologie, Hydrologie, Mineralogie, Phytologie und Zoologie.¹⁰ Seit der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts wird der Ausdruck aber meist im heutigen Sinne als eine biologische Lehre verstanden. Auch

Die Physiologie ist die Teildisziplin der Biologie, welche die wechselseitigen Verhältnisse zwischen den Organen und Prozessen innerhalb des Körpers eines Organismus untersucht.

die ↑Anatomie wird in dieser Zeit aus der Physiologie ausgegliedert oder nur insoweit dargestellt, als sie die Leistungen der Organe betrifft.¹¹ Die Physiologie wird damit eingeeengt auf eine Lehre der Funktionen des lebendigen (zunächst meist menschlichen) Körpers im gesunden Zustand. Ein feststehender Begriff ist der Ausdruck im 17. Jahrhundert aber allein in den medizinischen Kompendien, die einen Überblick über das Fach geben; in den detaillierten physiologischen Studien von Harvey, Bartholinus, Steno und Malpighi taucht der Ausdruck dagegen nicht auf.¹²

Explizit auf die Physiologie nicht-menschlicher Lebewesen bezogene Werke, die dies in ihrem Titel ausdrücken, also Arbeiten zur *Pflanzenphysiologie* und *Tierphysiologie* erscheinen seit dem 18. Jahrhundert.¹³ Der Terminus *Pflanzenphysiologie* taucht zuerst Mitte des 18. Jahrhunderts auf (Jampert 1755: »physiologia plantarum«¹⁴; Ehrhardt 1759: »Pflanzen-Physiologie«¹⁵; Fourcroy 1781: »physiologie des plantes«¹⁶; Anonymus 1781: »physiologie végétale«¹⁷), etwa gleichzeitig auch der Ausdruck *Tierphysiologie* (Anonymus 1751: »Physiologie des Animaux«¹⁸; Leske 1775: »Physiologia animalium«¹⁹; Rozier 1778: »physiologie animale«²⁰; Anonymus 1769: »animal physiology«²¹ als Übersetzung von Spallanzani 1768: »Fisica animale«²²; Jung 1783: »Thierphysiologie«²³).

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird eine *vergleichende Physiologie* im Gefolge der vergleichenden Anatomie betrieben (le Cat 1749: »Physiologie comparée«²⁴; Anonymus 1782: »comparative physiology«²⁵; Reuss 1783: »physiologia comparativa«²⁶; Herder 1784: »vergleichende Physiologie«²⁷; Blumenbach 1787: »physiologia comparata«).²⁸ E. Haeckel fordert 1869, die vergleichende Physiologie unter evolutionstheoretischer Perspektive zu behandeln.²⁹ Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird diese Forderung im Rahmen der phylogenetischen Perspektive auf die Physiologie umgesetzt.³⁰

Allgemeine Physiologie

Der Ausdruck *Allgemeine Physiologie* erscheint vereinzelt seit dem 17. Jahrhundert, allerdings noch nicht in spezifisch biologischer Bedeutung (Wendelin 1625: »physiologia generalis«³¹; Bailey 1731: »General Physiology, a science which relates to the properties and affections of matter or body in general«³²). In biologischer Bedeutung erscheint der Ausdruck erst Mitte des 18. Jahrhunderts (Gilchrist 1744: »general Physiology [des Menschen]«³³; Erxleben 1768: »der allgemeinen Physiologie der Thiere«³⁴; Anonymus 1775: »physiologie générale de tous les corps organisés«³⁵). A.F. de Fourcroy gebraucht den Terminus

1789 für eine Übersicht über die allen Tieren gemeinsame Funktionen (Zirkulation, Sekretion, Respiration, Digestion, Nutrition, Generation, Irritabilität und Sensibilität) (↑Funktion: Tab. 87).³⁶ Bei A. von Humboldt steht der Begriff 1798 im Zusammenhang mit einer Diskussion der Aktivierung des Wachstums von Pflanzensamen durch Sauerstoff.³⁷ F.L. Augustin bestimmt die »Allgemeine Physiologie« 1809 in einem Lehrbuch als »Lehre von dem Leben« und dessen »materiellen und dynamischen Aeufferungen«; sie bilde das Gegenstück der »besonderen Physiologie«, die »einzelne Lebensfunctionen« behandelt.³⁸ Insbesondere zur Vereinheitlichung der beiden Zweige der Pflanzen- und Tierphysiologie schlägt H.R.J. Dutrochet die Lehre der Allgemeinen Physiologie (»physiologie générale«) 1837 vor: Es gibt nach Dutrochet nicht zwei Physiologien, vielmehr sei die Lebenswissenschaft aufgrund der strukturellen und funktionellen Einheitlichkeit der Lebensprozesse bei Pflanzen und Tieren nur eine einzige (»il n'existe qu'une seule physiologie, science générale des fonctions des êtres vivans«); die Lebensfunktionen seien bei Pflanzen und Tieren grundsätzlich identisch (»fondamentalement identiques«).³⁹

Eine Bedeutung kommt dem Ausdruck »Allgemeine Physiologie« auch in der Übertragung biologischer Konzepte auf soziale Verhältnisse zu. So stellt bereits H.D. de Saint-Simon in ausdrücklichem Anschluss an Lehren von Vicq d'Azyr, Cabanis und Bichat seine Begründung einer wissenschaftlichen Soziallehre 1813 unter den Titel »Allgemeine Physiologie« (»physiologie générale«).⁴⁰

Tierökonomie

Ein aus dem späten 16. Jahrhundert stammender⁴¹ und im 17. Jahrhundert im medizinischen Kontext etablierter Ausdruck ist *tierische Ökonomie* (1646 bei C. van Hogelande: »oeconomia corporis animalis«⁴²; 1659 bei W. Charleton: »oeconomia animalis«⁴³).⁴⁴ Die Etablierung der Formulierung in der Mitte des 17. Jahrhunderts hängt mit dem dominanten mechanistischen Verständnis von Lebewesen nach einem Maschinenmodell zusammen.

Schon in der Antike wird das griechische »οικονομία« auf das (haushälterische) Verhalten von Tieren bezogen.⁴⁵ Die theologische Verwendung des Begriffs »Ökonomie« für das Miteinander und die Einheit der drei Entfaltungen Gottes nach der Trinitätslehre bildete vielleicht eine Präfiguration der späteren physiologischen Verwendung des Ausdrucks für die Zusammenfassung von diversen Aktivitäten eines Körpers zu einer einheitlichen Wirkung.⁴⁶

Im physiologischen Kontext verwendet wohl als erster der alexandrinische Arzt Erasistratos im dritten vorchristlichen Jahrhundert den Ausdruck ὀικονομία.⁴⁷ Der Text, in dem Erasistratos das Wort gebraucht, enthält u.a. Überlegungen zum Stoffwechsel, insbesondere im Hinblick auf das Gleichgewicht des Gewichts von aufgenommenen und abgegebenen Stoffen.

Im 16. Jahrhundert werden mit dem Ausdruck in erster Linie Krankheiten und einzelne Lebensfunktionen beschrieben, weniger die Einheit ihres Zusammenwirkens.⁴⁸ Wohl unabhängig von diesem Wortgebrauch steht der Ausdruck im 17. Jahrhundert in einem theologischen Kontext, insofern mit ihm die planvolle Einrichtung eines einzelnen Lebewesens, die parallel zu der Einrichtung der Welt als Ganzer durch Gott erfolgt ist, auf den Begriff gebracht wird. Nach seiner Herauslösung aus diesem theologischen Kontext wird im 18. Jahrhundert dann sowohl der Gegenstand selbst, das geordnete Gefüge der vitalen Prozesse, als auch die Wissenschaft davon »tierische Ökonomie« genannt. Insbesondere alle harmonisch ineinander greifenden Prozesse, die auf die Erhaltung des einzelnen lebenden Körpers gerichtet sind, werden mit dem Konzept zusammengefasst (bei G.E. Stahl mit dem Ausdruck *lebendige Ökonomie*: »œconomia vitali«).⁴⁹ Bereits im 16. Jahrhundert wird der Ausdruck »Ökonomie« für das Zusammenlaufen aller Prozesse zu einer Einheit in einem Lebewesen verwendet (Severinus 1571: »in unam œconomiam conspirant«).⁵⁰ P. Severinus gebraucht in ähnlichem Kontext auch den Ausdruck *Lebensökonomie* (»vitalis [...] œconomia«).⁵¹

Im 18. Jahrhundert ist der Ausdruck weit verbreitet und wird weitgehend als Synonym zu »Physiologie« verwendet – eine Bedeutung, in der er bis ins 19. Jahrhundert v.a. im Bereich der Stoffwechselphysiologie gebräuchlich ist.⁵² T. Bordeu bringt 1775 die tierische Ökonomie (»économie animale«) mit der *Regularität und Ordnung der Funktionen* (»la régularité et l'ordre des fonctions«⁵³) in Verbindung und analysiert diese als ein auf ↑Wechselseitigkeit der Teile beruhendes Gleichgewicht: »ces fonctions liées et enchainées reciproquement, demandent chacune pour leur marche naturelle le concours de toutes les autres. [...] il n'est dans le corps vivant, aucun effort particulier qui ne soit dû à l'influence de toutes les parties mobiles et sensibles.«⁵⁴

Vom magischen zum biomorphen Modell

In der Geschichte der Physiologie lässt sich ein Wechsel von grundlegenden Interpretationsmodellen beschreiben, die zeitlich aufeinander folgen, sich z.T.

aber auch überlagern. K.E. Rothschild unterscheidet 1968 zwischen fünf verschiedenen Modellen des Organismus in der Geschichte der Physiologie: (1) Gemäß dem *magischen Modell* besteht eine enge Korrespondenz zwischen dem Mikrokosmos eines Organismus und dem Makrokosmos der Welt als Ganzer. (2) Das in der Antike verbreitete *technomorphe Modell* erklärt die Lebenserscheinungen nach dem Vorbild handwerklichen Handelns und technischer Erzeugnisse. (3) Das besonders seit dem 17. Jahrhundert verbreitete *mechanomorphe Modell* versucht ein Verständnis der Lebewesen ausgehend von den Vorgängen der toten Natur, so wie sie in Chemie und Physik beschrieben werden, zu erlangen. (4) Das *psychomorphe Modell* als Reaktion darauf betont dagegen die Unerklärlichkeit der Lebensprozesse aus rein physikalisch-chemischen und postuliert die Existenz besonderer Vermögen (»Seele«) und Kräfte (»Lebenskraft«) der Lebewesen. (5) Schließlich stellen nach dem *biomorphen Modell* die Lebensvorgänge Phänomene dar, die allen Lebewesen gemeinsam und nach eigenen naturwissenschaftlichen Prinzipien zu erklären sind.⁵⁵

Antike

Bis in die Neuzeit ist die Physiologie wesentlich spekulativ. Die physiologischen Prozesse werden in Analogie zu außerbiologischen Vorgängen zu verstehen versucht. So nimmt in der Physiologie des Aristoteles das »Kochen« der Nahrung in Magen und Darm eine zentrale Rolle ein. Auch die Bewegung des Herzens ist nach Aristoteles durch das Aufkochen des Blutes bedingt. Als letzten Erklärungsgrund der physiologischen Prozesse unterscheidet Aristoteles verschiedene Seelenvermögen (↑Leben; Selbstbewegung). In Mittelalter und Früher Neuzeit wird zwischen die körperlos gedachte Seele und die körperlichen Prozesse die vermittelnde Instanz der *Lebensgeister* (»spiritus animalis«) eingeschaltet (↑Vitalismus). So werden die Bewegung des Blutes in den Gefäßen und die Erregungsleitung in den Nerven auf diese Lebensgeister zurückgeführt.

Eng verbunden ist die frühe Physiologie mit anatomischen Untersuchungen. Bei Aristoteles kommt der Physiologie insofern eine Priorität gegenüber der Anatomie zu, als er dafür plädiert, die anatomischen und morphologischen Teile eines Organismus aufgrund ihrer Funktion zu benennen: Für ihn ist es der Zweck, der »den Begriff hergibt«⁵⁶: »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«. ⁵⁷ Es ist für Aristoteles die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Eine steinerne Hand verdiene daher auch nicht im eigentlichen Sinne ›Hand‹ genannt zu werden. ⁵⁸ 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«. ⁵⁹

Unmittelbar nach Aristoteles kommt es im Hellenismus zu einem Niedergang der physiologischen Forschung und nahezu einem Verschwinden physiologischen Wissens. ⁶⁰ Erst in der ersten Hälfte des dritten vorchristlichen Jahrhunderts vertiefen und erweitern die alexandrinischen Ärzte Herophilus und Erasistratos die physiologischen Kenntnisse. Ihre systematischen Sektionen liefern neue Einsichten v.a. in Bezug auf die Kreislauf- und Nervenphysiologie. Der Höhepunkt der antiken Medizin wird am Ende des zweiten nachchristlichen Jahrhunderts mit dem römischen Arzt Galen erreicht. Die physiologischen Schriften Galens bilden für ein Jahrtausend die autoritäre Referenz in physiologischen Fragen. Galen gewinnt seine Erkenntnisse wesentlich durch die Sektion von Affen und anderen Säugetieren. Besonders seine Untersuchungen zur Anatomie des Gehirns (↑Empfindung) führen zu neuen Einsichten. Galens Auffassung des Blutflusses als einer Hin- und Herbewegung in den gleichen Gefäßen und von der Durchlässigkeit der beiden Hauptkammern des Herzens wird erst in der Frühen Neuzeit als falsch erkannt und überwunden (↑Kreislauf).

Frühe Neuzeit: Bedeutung der Anatomie

Bis in die Neuzeit besteht eine enge und fruchtbare Verbindung der Physiologie mit der Anatomie. So kommen aufgrund anatomischer Studien A. Vesal Mitte des 16. Jahrhunderts Zweifel an der traditionellen Theorie des Blutflusses, weil er anatomisch keine Poren in der Scheidewand der Hauptkammern des Herzens feststellen kann, die nach der Theorie Galens zu erwarten wären. Er wagt es aber trotzdem nicht, die Tradition anzuzweifeln und nimmt einen Durchtritt des Blutes durch die Wand an.

Erst M. Servet und R. Colombo lehnen in den 1550er Jahren die überkommene Vorstellung ab und

gehen von getrennten Wegen des Blutes in der linken und rechten Herzkammer aus. A. Cesalpin ist dann der erste, der für den Weg des Blutes von einer *Zirkulation* spricht. ⁶¹

Aber erst W. Harvey kann mittels quantitativer Überlegungen zur Menge des transportierten Blutes die These vom Kreisen des Blutes im Körper gut begründen (↑Kreislauf). Gleichzeitig mit der Einsicht in die kreisförmige Bewegung des Blutes im Körper erfolgt eine Umdeutung der Funktion der Leber: Die seitens antiker Autoren der Leber zugeschriebene Rolle der Bildung des Blutes aus der Nahrung wird ihr abgesprochen, weil anatomische Untersuchungen ergeben, dass die Chylusgefäße überhaupt nicht zur Leber verlaufen. ⁶²

Emanzipation von Medizin und Anatomie

Die Herauslösung der Physiologie aus einem theologischen und medizinischen Kontext setzt im frühen 17. Jahrhundert ein. S. Santorio, ein Freund Galileis, führt erste quantitative Methoden in die Erforschung der physiologischen Prozesse im menschlichen Leib ein (↑Stoffwechsel). ⁶³ Ein Jahrzehnt später veröffentlicht W. Harvey seine revolutionäre Entdeckung von der Zirkulation des Blutes im Körper der Tiere. ⁶⁴ Bestimmend für die Physiologie des 17. Jahrhunderts ist die mechanistische Deutung der Lebensprozesse durch R. Descartes. Sie ist im Detail zwar wenig empirisch fundiert, in ihrer strengen Orientierung an der Mechanik und dem Vergleich physiologischer Prozesse mit einfachen mechanischen Einrichtungen wie Hebeln, Röhren und Pumpen gibt sie aber die Richtung für die weitere Forschung vor. ⁶⁵ Zwar etabliert sich seit Beginn des 18. Jahrhunderts mit G.E. Stahl ⁶⁶ und der späteren Schule von Montpellier eine vitalistische Richtung der Physiologie, aber auch im 18. Jahrhundert bleibt der mechanistische Ansatz bestimmend ⁶⁷. Dies wird etwa an den Untersuchungen A. von Hallers zur Irritabilität und Sensibilität der organischen »Faser« (↑Gewebe) ⁶⁸ oder an R. Whytts Studien zur Neurophysiologie der Reflexe deutlich (↑Wahrnehmung) ⁶⁹. Mit A.L. Lavoisiers Grundlegung der Chemie auf experimenteller Basis am Ende des 18. Jahrhunderts sind auch die Weichen für die Aufklärung der Prozesse der Atmung und Photosynthese als Phänomene des Stoffwechsels im Rahmen des Energiehaushalts gestellt (↑Ernährung). ⁷⁰

Während bei Fernel und anderen Autoren des 16. Jahrhunderts noch Struktur- und Funktionslehre in gleicher Weise zur Physiologie zählen und zentrale physiologische Einsichten aufgrund von anatomischen Untersuchungen gewonnen werden, tritt in der Folgezeit die Betrachtung der Struktur in der Physio-

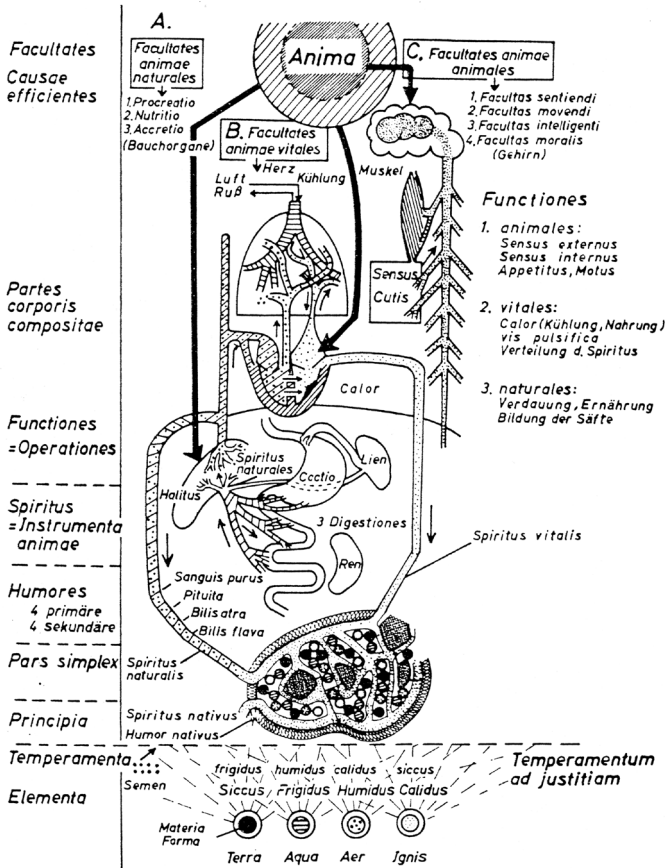


Abb. 411. Schema der Physiologie L. Fernels (1542). Die organischen Körper bauen sich, den antiken Lehren folgend, in einer hierarchischen Gliederung von materiellen Teilen und funktionalen Komponenten auf (linker Rand): ausgehend von den vier Elementen (»Elementa«) über die einfachen Teile (»Pars simplex«), die Körpersäfte (»Humores«), die Lebensgeister als Instrumente der Seele (»Spiritus«), die Funktionen (»Functiones«), die zusammengesetzten Teile (»Partes corporis compositae«) bis zu den komplexen organischen Vermögen (»Facultates«). Das höchste Prinzip der Seele (»Anima«; oben Mitte) lenkt den Organismus mithilfe der obersten Vermögen (»Facultates«) und den ihr untergeordneten Funktionen. Die Vermögen der Seele gliedern sich in drei Gruppen: natürliche Vermögen (»Facultates animae naturales«: Fortpflanzung, Ernährung und Wachstum), vitale Vermögen (»Facultates animae vitales«: Blutbewegung und Atmung) sowie die animalischen Vermögen (»Facultates animae animales«: Wahrnehmung, Bewegung, Vernunft und Moral). Eine parallele Dreiteilung findet sich bei den Funktionen (rechter Rand) (aus Rothschuh, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verh. XIX. Kongr. Gesch. Med., 529-536: 530).

logie zurück. So bestimmt H. Boerhaave die organischen Funktionen, mit der es die Physiologie zu tun hat, 1708 als Formen der Bewegung.⁷¹

Mit dem Auftreten einer Lehre der besonderen organischen Gestalt an der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert, der ↑Morphologie, differenzierte sich

die Physiologie zu einer Lehre der Prozesse und ↑Funktionen, der die Morphologie als eine Lehre der Strukturen und Gestalten gegenübergestellt wird. In diesem Sinne stellt A. Goldfuß in seinem »Grundriß der Zoologie« von 1826 die Physiologie neben (1) die Morphologie als Beschreibung der äußeren Gestalt des Organismus, (2) die Anatomie, die den inneren Bau untersucht, und (3) die »Thiergeschichte«, die Entwicklung und Lebenslauf der Gattungen und Arten behandelt.⁷² Gegenstand der Physiologie sind nach Goldfuß »die Functionen der thierischen Organe und Systeme.«⁷³

Zu einer weitgehenden thematischen und institutionellen Lösung der Physiologie von der Anatomie kommt es allerdings erst gegen Mitte des 19. Jahrhunderts. In deren Folge wird die Nebenordnung der Physiologie neben die Anatomie und Morphologie durch deren Unterordnung abgelöst: Die experimentellen Erfolge der Physiologie machen diese zur zentralen biologischen Subdisziplin, der gegenüber die Anatomie und Morphologie in den Rang bloßer Hilfswissenschaften degradiert werden (s.u.).

Blüte im 19. Jahrhundert

Im 19. Jahrhundert entwickelt sich die Physiologie zu einer blühenden Wissenschaft, deren experimenteller Ansatz sich als ebenso fruchtbar zum Verständnis der Vorgänge der ↑Ernährung⁷⁴ und ↑Bewegung⁷⁵ wie der ↑Wahrnehmung⁷⁶ und Reizverarbeitung⁷⁷ erweist. Ein vereinheitlichendes Ziel wird durch die Formulierung allgemeiner Prinzipien verfolgt, z.B. des Energieerhaltungssatzes⁷⁸ oder des Konzeptes des »inneren Milieus«⁷⁹ (↑Regulation). Nicht nur aufgrund ihrer Erfolge, sondern auch aufgrund ihrer starken institutionellen Stellung

im Dreieck von politischer Macht, universitärer Reputation und industriellen Interessen gelangt die Physiologie zu einer ausgezeichneten Position, die sie in den Augen mancher ihrer Protagonisten als »Königin der Naturwissenschaften« (DuBois-Reymond 1878⁸⁰) erscheinen lässt.⁸¹ Ausdruck dieser starken

Stellung ist auch die ausgeprägte gesellschaftliche Ausstrahlungskraft physiologischer Konzepte und Modelle, sei es ›Organismus‹, ›Regulation‹, ›Kreislauf‹ oder ›Zelle‹.⁸²

Der Erfolg des physiologischen Forschungsprogramms beruht zu großen Teilen auf seiner streng mechanistischen Ausrichtung. Die physiologischen Prozesse werden mittels immer aufwändigerer physikalischer Messinstrumente untersucht. Vor allem viele Schüler J. Müllers (der selbst häufig noch vitalistisch argumentiert) treiben diesen Ansatz in Deutschland voran: E. DuBois-Reymond in der Elektrophysiologie, H. von Helmholtz in der Wahrnehmungsphysiologie und C. Ludwig in der Kreislauf- und Atmungsphysiologie.

So erfolgreich die physiologischen Untersuchungen waren, so brutal waren sie auch. Mit A. Sutter kann man den grausamen Tod von Tausenden von Fröschen und anderen Tieren, der für den wissenschaftlichen Fortschritt im 18. und 19. Jahrhundert in Kauf genommen wurde, ohne Übertreibung als »die Praxis einer methodisch sauberen, systematischen Tierquälerei« bezeichnen.⁸³ Neben dem veränderten, zunehmend instrumentellen Verhältnis zu den Tieren, der mit dieser Praxis einhergeht, bringt die technische Untersuchung der physiologischen Prozesse auch ein verändertes Verhältnis zum eigenen Körper mit sich, der distanziert wie ein wissenschaftliches Objekt betrachtet werden und damit wie eine Maschine erscheinen kann (Sarasin & Tanner 1998: »Verwissenschaftlichung des Körpers«⁸⁴).

Im Rahmen der Etablierung der Physiologie als naturwissenschaftlicher Disziplin und der Betonung von Experiment und Gesetz im 19. Jahrhundert erfolgt eine zunehmende Konzentration auf die in der Zeit sich entfaltenden und wiederholbaren dynamischen Aspekte. So definiert J. Müller unter Hervorhebung der Gesetzmäßigkeit der untersuchten Phänomene: »Die Physiologie ist die Wissenschaft von den Eigenschaften und Erscheinungen der organischen Körper, der Tiere und Pflanzen, und von den Gesetzen, nach welchen ihre Wirkungen erfolgen«.⁸⁵ Das die Physiologie Kennzeichnende ist die Betonung des Prozesscharakters des Organischen und das Bemühen um die funktionale Integration der Prozesse in einem Organismus.

Ein Grundkonzept der Physiologie ist damit der Begriff der ↑Wechselseitigkeit: Die Gegenstände der Physiologie sind die in das Gefüge von wechselseitiger Erzeugung und Erhaltung integrierter Teile des Funktionsgefüges eines Organismus. In diesem Sinne definiert J.M. Schiff die Physiologie 1858 in seinem ›Lehrbuch der Physiologie des Menschen‹: »Die

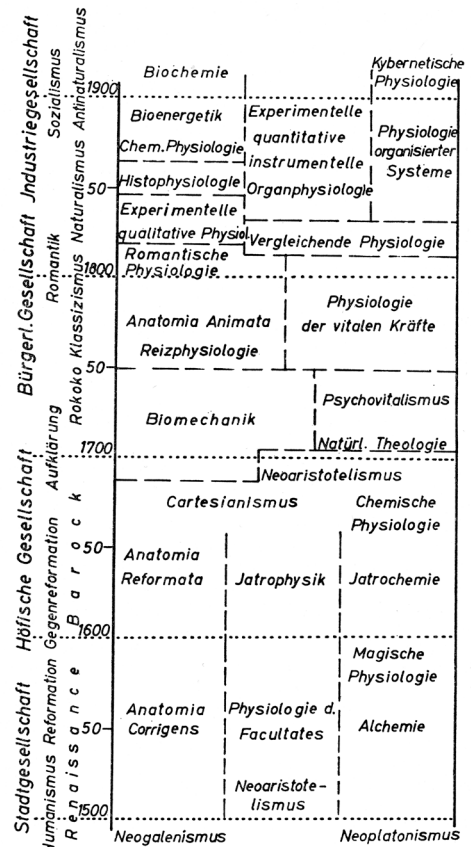


Abb. 412. Schematische Übersicht über den Wandel der Interpretationstendenzen, der dominierenden Ideen und methodischen Schwerpunkte der Physiologie (aus Rothschuh, K.E. (1968). Physiologie: 17).

Physiologie ist die Lehre von der Wechselwirkung, welche die verschiedenen Organe und Organtheile des lebenden Körpers unter verschiedenen äusseren Bedingungen auf einander ausüben«.⁸⁶ Nach Schiff umfasst die Physiologie damit also nicht alle Phänomene an einem Organismus. Es geht in der Physiologie nach Schiff ausdrücklich nicht um die Eigenschaften und Verhältnisse, »welche die thierischen Theile an und für sich darbieten, ohne Rücksicht auf ihre Wechselwirkung mit anderen Organen«.⁸⁷ In der Physiologie sei vielmehr die Wechselseitigkeit der Teile das entscheidende Moment. In einer an Kant angelehnten Formulierung (↑Organismus) drückt Schiff das Wesen der lebendigen Organisation aus: »Jeder Organismus ist ein Kreis, in welchem die einzelnen Glieder sich wechselseitig bedingen, voraussetzen und erläutern«.⁸⁸

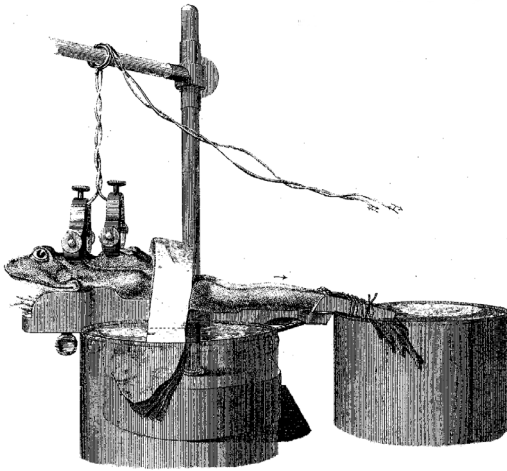


Abb. 413. Apparatur zur elektrophysiologischen Messung am lebenden Frosch. Dem Rückenmark des Frosches wird über die Klemmen an seinem Rücken Strom zugeführt: »die Qualen, denen solchergestalt die Frösche in meinen Versuchen unterlagen, mußten ungeheuer sein, und ihr Benehmen dabei, ein gräßliches Winden und Girren, legte davon ein nur zu sprechendes Zeugniß ab. Abgesehen hievon war es wünschenswert, den Vorgang von dieser ungehörigen Nebenwirkung frei zu erhalten, und auch die Thiere, nach beendigem Versuch, für anderweitige Zwecke in gutem Stande aufheben zu können« (aus Du Bois-Reymond, E. (1848). Untersuchungen über thierische Elektrizität, Bd. 1: 456f.; Fig. 24).

Priorität gegenüber der Anatomie

Viele Physiologen betonen im 19. Jahrhundert die Priorität der Physiologie gegenüber der Anatomie oder Morphologie. Bereits Ende des 18. Jahrhunderts ist F. Vicq d'Azyr der Auffassung, das Studium der Anatomie sei nur insoweit wichtig, als es für das Verständnis der Funktionen notwendig sei.⁸⁹ Die Physiologie kann infolge eines solchen Verständnisses mit der Biologie als der Lehre des Lebens insgesamt identifiziert werden. So heißt denn auch bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei dem Physiologen: »La physiologie est la science de la vie«.⁹⁰

Verbreitet ist es allerdings auch, die Physiologie lediglich als eine biologische Subdisziplin anzusehen. A. Comte nimmt 1839 eine Gegenüberstellung von Anatomie und Physiologie vor und weist die Untersuchung der statischen Zustände eines Organismus der Anatomie und das Studium der dynamischen Verhältnisse der Physiologie zu.⁹¹

H. Spencer ordnet in seinen »Principles of Biology« (1864/99) dagegen den Strukturbegriff dem Funktionsbegriff unter. Denn eine Struktur könne nur dort

entstehen, wo bereits eine Funktion vorliege: »function takes precedence of structure«.⁹² Weil jede biologische Struktur in einen funktionalen Zusammenhang eingebunden sei, verweise sie immer auf eine Funktion. Spencer wendet dies evolutionsbiologisch, insofern er argumentiert, Strukturen würden zur Erfüllung von Funktionen durch die Selektion erhalten: »the achievement of function is, throughout, that for which structure arises«.⁹³ Biologische Strukturen könnten also nicht vor oder unabhängig von Funktionen gebildet werden. Dies gelte auch für Strukturen, die zunächst funktionslos in einem Organismus vorliegen; sie würden nur dann im Organismus erhalten, wenn sie eine Funktion übernehmen. (Es ließe sich auch argumentieren: Strukturen werden erst durch ihre Funktionalität ein Teil des ↑Organismus, weil dieser eben über seine Funktionseinheit bestimmt ist.)

Eine ausdrückliche Priorität der Physiologie gegenüber der Anatomie wird 1865 von C. Bernard behauptet. Die Physiologie ist für ihn gegenüber der Anatomie die tiefere (»plus profonde«⁹⁴) und komplexere⁹⁵ Wissenschaft. Die Anatomie sollte ihr daher als eine Hilfswissenschaft untergeordnet werden⁹⁶: »l'anatomiste ne sait rien interpréter par l'anatomie seule«⁹⁷; »l'anatomiste ne peut jamais aller au delà de ce que lui apprend la physiologie«⁹⁸. Der einzige Wert der Anatomie bestehe darin, Gewebe und andere Teile eines Organismus identifizieren und wiedererkennen zu können.

Im deutschsprachigen Raum behält aber die Morphologie, trotz der großen Erfolge der Physiologie, weiterhin eine wichtige und methodisch eigenständige Rolle im System der biologischen Teildisziplinen (s.u.). Besonders durch die Evolutionstheorie sieht sich die Morphologie gestärkt, weil die evolutionäre Perspektive eine Fundierung zentraler morphologischer Konzepte, wie der ↑Homologie, ermöglicht. In seinem frühen Hauptwerk zur Evolutionstheorie, der »Generellen Morphologie der Organismen« von 1866, bildet die Gegenüberstellung von »thierischer Morphologie« und »thierischer Physiologie« die elementare Zweiteilung des Systems der Zoologie (↑Biologie: Abb. 57). Die Morphologie wird dabei als »Biostatik« (»organische Morphonomie«) von der Physiologie als »Biodynamik« (»organische Phronomie«) abgegrenzt.⁹⁹ Der Ausdruck **Biodynamik** wird bereits 1820 im Titel einer offenbar verschollenen Schrift des Göttinger Arztes L.A. Kraus verwendet.¹⁰⁰ In den 1820er Jahren gibt Kraus auch Vorlesungen unter diesem Titel.¹⁰¹ In einem medizinischen Lexikon definiert er die Biodynamik als »Lehre von der Lebensthätigkeit«, insbesondere »die Philosophie

oder Naturphilosophie, welche ein allgemeines Leben als ersten (geschaffenen) Grund alles Seins und Wirkens aufstellt«. ¹⁰² Auch andere Autoren als Kraus werden später mit dem Ansatz der Biodynamik in Verbindung gebracht, insofern darunter die »Lehre von der Lebenskraft im allgemeinen Sinne« verstanden wird. ¹⁰³ Auch der Ausdruck *Biostatik* wird bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts verwendet, meist allerdings im Sinne einer statistischen Bevölkerungslehre, also einer Biostatistik (Niemann 1817; ↑Population). ¹⁰⁴ Erst seit den 1850er Jahren wird er in Abgrenzung von der Physiologie auf die statischen Verhältnisse eines lebendigen Körpers und seiner Bestandteile angewandt (↑Morphologie).

Der methodische Ansatz der Physiologie, der im 19. Jahrhundert ihren Triumphzug ermöglicht, wird allerdings nicht von allen Biologen als genuin biologisch angesehen. Bis ins 20. Jahrhundert hält sich die Auffassung, die Physiologie sei im Wesentlichen »angewandte Physik«, wie es J. Schaxel 1922 formuliert. Schaxel ist weiter der Auffassung, die Biologie könne sich mit dem physiologischen Ansatz nicht zur »selbständigen Wissenschaft« entwickeln. Es bestehe vielmehr ein »Gegensatz« von Biologie und Physiologie. ¹⁰⁵ Hinter dieser Einschätzung steht die Befürchtung, viele der methodisch für die Biologie zentralen Konzepte wie »Organismus« und »Ganzheit« würden im physiologischen Forschungsprogramm keinen angemessenen Platz finden können.

Einteilungen der Physiologie

Die Physiologie der Organismen wird seit der Antike nicht als ein einheitliches System konzipiert, sondern stets in eine Mehrzahl von Teilsystemen zergliedert. Auf der obersten Ebene erscheint dabei meist eine Zwei- oder Dreiteilung, die der Unterscheidung der obersten organischen ↑Funktionen entspricht (vgl. Tab. 229).

Bei Aristoteles findet sich die für die Physiologie richtungweisende Unterscheidung zwischen Ernährungsfunktionen sowie Sinnes- und Bewegungsfunktionen. ¹⁰⁶ Aristoteles spricht von einer »Nährseele« (»θρεπτική ψυχή«), über die neben den Tieren auch die Pflanzen verfügen, und einer nur den Tieren zukommenden »Empfindungsseele« (»αἰσθητική ψυχή«) (sowie einer »Denkseele«, die aber vielen Tieren fehlt). ¹⁰⁷ Besondere Aufmerksamkeit widmet Aristoteles der Ernährungsphysiologie. ¹⁰⁸ Er unterscheidet die Organe der Aufnahme, Speicherung und Abgabe der Nahrung. Neben die Ernährungsorgane stellt Aristoteles die Fortpflanzungsorgane, die er gleichfalls allen Organismen zuschreibt und als Ausdruck der Nährseele versteht.

Auf Aristoteles aufbauend, entwickelt Galen eine Gliederung der Physiologie, die eine bis in die Neuzeit prägende Rolle spielt. Galens Einteilung ist nicht streng funktional, sondern orientiert sich wesentlich an der anatomischen Abgrenzung von Einheiten. In einer seiner wichtigsten Schriften »De usu partium

Autor	Gliederungseinheiten		
Aristoteles (De an.)	Nährseele	Empfindungsseele	
Fernel (1542)	anima naturalis	anima sentiens	
Buffon (1753)	État de repos	État de mouvement	
Grimaud (ca. 1785)	Fonctions intérieures	Fonctions extérieures	
Schmid (1798-1801)	Organonomie	Zoonomie	
Bichat (1800)	Vie organique	Vie animale	
Richerand (1801/17)	Fonctions nutritives	Fonctions extérieures	Fonctions reproductrices
Magendie (1816)	Fonctions nutritives	Fonctions de relations	Fonctions génératrices
Carus (1818)	vegetative Sphäre der individuellen Reproduktion	animale Sphäre der individuellen Reproduktion	Reproduction der Gattung
Bergmann & Leuckart (1852)	vegetative Organe	animalisches Leben	Functionen zur Erhaltung der Arten
Haeckel (1866)	Ernährung	Lokomotion u. Beziehungen	Fortpflanzung
Preyer (1883)	Stoffwechsel	Kraftwechsel	Formenwechsel
Driesch (1893/1911)	Stoffwechsel	Bewegungen	Formwechsel
Pütter (1911)	Baustoffwechsel	Betriebsstoffwechsel	

Tab. 229. Zwei- oder Dreiteilungen der Physiologie von der Antike bis in die Neuzeit.

corporis humani« behandelt er nebeneinander sowohl Körperabschnitte wie die Extremitäten, Hals und Kopf als auch innere Organe wie die Ernährungs-, Atmungs- und Reproduktionsorgane oder anatomisch bestimmte innere Körperteile wie die Nerven, Arterien und Venen (vgl. Tab. 230).

Eng an Aristoteles (und Avicenna) angelehnt ist die Einteilung der Physiologie, die J. Fernel 1542 gibt.¹⁰⁹ Wie Aristoteles unterscheidet er drei Seelenvermögen, die er den drei Typen von Lebewesen zuordnet: den Pflanzen die natürliche Seele (»anima naturalis«), den Tieren (»brutum«) die empfindende Seele (»anima sentiens«) und den Menschen die intelligente Seele (»anima intelligens«).¹¹⁰ Die empfindende Seele gliedert er weiter in zwei Vermögen (»facultates«), eine für den inneren und eine für den äußeren Sinn.

A. Vesal gliedert die Anatomie des Menschen in seinem umfangreichen Hauptwerk »De humani corporis fabrica« von 1543 in sieben Kapitel (vgl. Tab. 230). Trotz seiner anatomischen Grundlage liegt da-

mit eine Einteilung vor, die sich weitgehend an biologischen Grundfunktionen orientiert. Sie wird in der Folgezeit modifiziert, aber kaum noch grundlegend revidiert.

Weitgehend an technischen Analogien orientiert ist die Einteilung, die H. Boerhaave in seinem für das 18. Jahrhundert grundlegenden Lehrbuch der Physiologie, den »Institutiones medicae« von 1708, gibt. Boerhaave unterscheidet zunächst zwischen solchen Teilen, die Feuchtigkeit in sich halten, und anderen, die der Erhaltung und dem Schutz dienen (»Stützen, Säulen, Balken, Befestigungen und Bedeckungen«), und schließlich solchen, die Bewegungen hervorbringen können. Das Vermögen, eine Bewegung zu erzeugen, bezeichnet er als »Funktion« (»Facultas exercendi hos motus Functio dicitur«) und unterscheidet zwei verschiedene Typen: solche, die feste Körperteile in ihrer Lage verändern können (»Unterlagen, Keile, Hebel, Rollen und Stricke«), und andere, die Veränderungen der flüssigen Körper verursachen (»Pressen, Siebe, Durchschläge«).¹¹¹

<i>Galen</i> 2. Jh.	<i>Vesal</i> 1543	<i>Bergmann/Leuckart</i> 1852	<i>Penzlin</i> 1970/2005
Extremitäten	Knochen	<i>Zur Erhaltung des Individuums</i>	<i>Stoffaufnahme und-verteilung</i>
Ernährungsorgane	Ernährungsorgane und Genitalien	<i>vegetative Organe</i>	Ernährung
Atmungsorgane	Herz und Lunge	Darmsystem	Atmung
		Bewegung d. Ernährungsflüss.	Zirkulation
		Ausscheidungen (Drüsen)	Energiehaushalt
		Atmung	<i>Homöostase</i>
		Wärmebildung	Säure-Basen-Regulation
		Wasseraufnahme	Osmo- und Ionenregulation
			Exkretion
		<i>Funktionen des organ. Lebens</i>	Temperatur: Adaptation u. Regul.
Hals	Ligamente und Muskeln	Bewegungserscheinungen	<i>Integration</i>
Kopf			Endokrines System
Gehirn	Gehirn und Sinnesorgane	Sinneswahrnehmungen	Neuronale Systeme
Sinne			Immunsysteme
Augen			<i>Rezeption und Kommunikation</i>
Gesicht			Mechanische Sinne
Rückgrat			Gehörsinn
Nerven	Nerven	Nervensystem	Optischer Sinn
Arterien	Venen und Arterien		Elektrischer u. magnetischer Sinn
Venen			Chemische Sinne
			Thermischer und Infrarotsinn
Reproduktionsorgane		<i>Zur Erhaltung der Arten</i>	<i>Effektoren</i>
		Entstehung (Erzeugung)	Produktion mechanischer Energie
		Metamorphose (Entwicklung)	Produktion akustischer Signale
			Produktion elektrischer Energie
			Produktion von Licht
			Farbwechsel
			Produktion v. Giften u. Abwehrst.

Tab. 230. Einteilungen der Anatomie und Physiologie bei Galen (2. Jh.), Vesal (1543), C. Bergmann und R. Leuckart (1852) sowie Penzlin (1970/2005).

Eine weiter differenzierte Aufzählung präsentiert C. de Bonnet 1764-65. Er unterscheidet in seiner »Tierökonomie« folgende Organsysteme und Lebensphänomene: Nerven, Muskeln, Ernährungsorgane, Zirkulationsorgane, Respiationsorgane, Sekretion, Wachstum und Fortpflanzung.¹¹²

Mitte des 18. Jahrhunderts bestehen neben den Versuchen zur Differenzierung aber auch Bemühungen um eine weitergehende Integration der unterschiedenen organischen Funktionen. Eine richtungsweisende begriffliche Synthese findet sich bei G.L.L. de Buffon. Er stellt zwei Daseinsweisen der Tiere einander gegenüber: Jedes Tier verfüge über eine Ruheform, in der nur einige Organsysteme aktiv sind, und eine Bewegungsform, in der neben den beständig aktiven Ruhesystemen auch noch andere organische Systeme, insbesondere die Sinnes- und Bewegungsorgane, in Betrieb sind.¹¹³ Diese beiden Daseinsweisen der Organismen erlauben nach Buffon eine Gliederung der »tierischen Ökonomie« in verschiedene Teile. Weil die ↑Pflanzen über die Bewegungssysteme nicht verfügen, kann er von ihnen sagen, sie gleichen einem schlafenden Tier.

Von C.C.E. Schmid wird diesen beiden Funktionssystemen, die allen Organismen bzw. nur den Tieren zukommen, jeweils eine eigene Wissenschaft zugeordnet. Er unterscheidet 1798 die *Organonomie*, die die »Gesetze der Bildungskraft und Reizbarkeit« untersucht, von der *Zoonomie*, die es mit den »Gesetzen der Sensibilität und der willkürlichen Bewegungskraft« zu tun hat (↑Biologie).¹¹⁴

Buffons Zweiteilung wird auch von X. Bichat aufgegriffen. Bichat sieht das organische Leben wesentlich durch Stoffwechselfvorgänge gekennzeichnet. Er fasst 1800 die Funktionen der Verdauung, Zirkulation, Respiration und Ernährung als die »Ordnung der Assimilation« zusammen und stellt ihr mit den Funktionen der Absorption, Zirkulation, Exhalation und Sekretion die »Ordnung der Desassimilation« gegenüber.¹¹⁵ Weil die Zirkulation in beiden Ordnungen von Bedeutung ist, sieht er in ihr ein zentrales Vermittlungssystem (»système moyen«).¹¹⁶ Sinnesorgane, Nerven und Muskeln gehören für Bichat nicht zum organischen Leben im engeren Sinne, sondern bilden zusammen die Organe des »animalischen Lebens«.¹¹⁷ Diese Organe, die nach Bichat allein den Tieren eigenen Lebensfunktionen angehören, haben mit der Auseinandersetzung des Organismus mit seiner Umwelt zu tun, wie er betont.

Mit der sich zunehmend etablierenden Physiologie wird zu Beginn des 19. Jahrhunderts eine ganze Reihe neuer Systematisierungsvorschläge für die organischen Funktionen entwickelt (↑Funktion: Tab.

87). Grundlegend für viele der neuen Einteilungen ist die Unterscheidung zwischen *inneren* und *äußeren Funktionen*, wobei erstere im Wesentlichen die Ernährung betreffen und letztere die Wahrnehmungen und Fortbewegung. Eingeführt wird diese Unterscheidung um das Jahr 1785 in den Vorlesungen J.C.M.G. Grimauds (»fonctions intérieures« und »fonctions extérieures«).¹¹⁸ Aufgenommen wird sie u.a. 1786 von Vicq d'Azyr und zu Beginn des 19. Jahrhunderts von Bichat.¹¹⁹

A.B. Richerand baut die Unterscheidung aus und entwickelt eine neue Klassifikation der Lebensfunktionen (»nouvelle classification des fonctions de la vie«).¹²⁰ 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 (1) die Ernährungsfunktionen (»fonctions nutritives, assimilatrices, intérieures; fonctions de nutrition«), zu denen zählen: Digestion, Absorption, Zirkulation, Respiration, Sekretion und Nutrition, und (2) in die Funktionen, die die Beziehung zur Umwelt betreffen, (»fonctions extérieures, relatives; fonctions de relation«), zu denen die Sinneswahrnehmungen, Bewegungen und Lautäußerungen gehören. Die dritte Funktionsgruppe der Arterhaltung gliedert er in diejenigen, die die Verbindung der Geschlechter betreffen, und in diejenigen, die der Brutpflege dienen und die Richerand allein dem Weibchen zuschreibt (Trächtigkeit, Entbindung und Säugen) (↑Funktion: Tab. 87).

Mit nur geringen Änderungen übernimmt F. Magendie 1816 die Gliederung Richerands. Er folgt einer Dreiteilung der Funktionen in Ernährungsfunktionen, Beziehungsfunktionen und Zeugungsfunktionen (vgl. Tab. 87).¹²¹

Im deutschen Sprachraum etablieren sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts ähnliche Einteilungen. So gliedert C.G. Carus in seinem »Lehrbuch der Zootomie« von 1818 die Systeme der »individuellen Reproduktion« in eine »animale« und eine »vegetative Sphäre«.¹²² Die erste unterteilt sich in »Nervensystem«, »Sinneswerkzeuge« und »Bewegungswerkzeuge«. Zur vegetativen Sphäre gehören dagegen die »Verdauungswerkzeuge«, »Athmungs- und Absonderungswerkzeuge« und das »Gefäßsystem«. Der individuellen Reproduktion steht schließlich die »Reproduktion der Gattung« gegenüber, die es mit den »Geschlechtsorganen« und der »Entwicklung« des Organismus zu tun hat.

Kaum abweichend von dieser Einteilung verläuft die Gliederung, die C. Bergmann und R. Leuck-

art 1852 ihrem Lehrbuch zugrunde legen (vgl. Tab. 230). Fundamental ist wieder die Unterscheidung der Erforschung der »Organe und Functionen der Erhaltung des einzelnen Thieres« von der Untersuchung der »Organe und Functionen zur Erhaltung der Arten der Thiere«, also aller auf die Fortpflanzung ausgegerichteter Prozesse (»Entstehung« und »Metamorphose«). Ausgezeichnet ist die Arbeit von Bergmann und Leuckart v.a. durch die Berücksichtigung der Wärmebildung als vegetative Funktion.¹²³

Nur drei Organsysteme in Organismen und analog dazu in Sozialsystemen unterscheidet H. Spencer in seinen »Principles of Sociology« (1877/85).¹²⁴ Er nennt sie *Erhaltungssystem* (»sustaining system«), *Verteilungssystem* (»distributing system«) und *Regulationssystem* (»regulating system«). Spencer lehnt die Differenzierung dieser Systeme an die anatomische Dreiteilung der Keimblätter in der Ontogenese von höheren Organismen an, auch wenn die Funktionen sich nicht eindeutig diesen Strukturen zu-

ordnen lassen. Das Erhaltungssystem ist nach innen gerichtet und besteht wesentlich aus den der Ernährung dienenden Organen des Organismus; das Verteilungssystem übernimmt den Transport von Stoffen im Körper und besteht z.B. aus den Blutbahnen; das Regulationssystem schließlich ist nach außen gerichtet, es kontrolliert das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt und besteht aus dem Nervensystem. Anders gesagt stellt das Erhaltungssystem die energetischen Voraussetzungen für die Erhaltung des Organismus her, das Regulationssystem übernimmt die Einstellung des Organismus zur Umwelt und das Verteilungssystem betrifft die Vermittlung der beiden anderen Systeme sowie die Herstellung eines innerorganismischen Gleichgewichts.

Eine ähnliche Einteilung schlägt Spencer in seiner »Transzendental-Physiologie« (1857) vor. Dort unterscheidet er drei andere physiologische Teilsysteme, die er meint a priori deduzieren zu können: das Nutritions-, Respirations- und Vaskularsystem.¹²⁵ Ih-

I	Physiologie der Körperinnenbeziehungen (Endophysiologie)
1	Körperstabilisierung: Statisches Erhaltungssystem, z.B. Haut- und Skelettsystem
2	Regulation: Dynamisches Erhaltungssystem (Homöostase)
2.1	Stabilisierung physikalischer Größen, z.B. Wasser-, Salz-, Wärmehaushalt Hauptorgane: Niere, Leber, u.a.
2.2	Innerkörperliche Feindabwehr, z.B. Immun- und Lymphsystem
2.3	Nährstoffversorgung und -entsorgung (Transport)
2.3.1	Verteilung von Nährstoffen (Zirkulation, z.B. Blutkreislauf, Phloem)
2.3.2	Abtransport von Abfallstoffen (Blutsystem, Exkretionssystem)
3	Stoffwechsel: Statisches Veränderungssystem (Formkonstanz bei wechselndem Stoff), z.B. Verdauungssystem
3.1	Energiestoffwechsel: Innerorganismische Energieversorgung (Nährstoffverarbeitung)
3.2	Baustoffwechsel: Innerorganismischer Stoffaustausch
4	Entwicklung: Dynamisches Veränderungssystem (Formveränderung, Reorganisation, Differenzierung)
4.1	Reversible Entwicklung, z.B. Tages- und Jahresrhythmen
4.2	Irreversible Entwicklung, z.B. Metamorphose
5	Koordination (Integration): Abstimmung der Prozesse aufeinander
5.1	Kurzfristige Koordination (Informationsleitung und -verarbeitung), z.B. Nervensystem
5.2	Langfristige Koordination, z.B. endokrines System (Hormondrüsen; Pflanzenhormone)
5.3	Koordinationseinübung und Regeneration: Ruhen, Schlafen, (Träumen), Rekeln, Gähnen, Spielen
II	Physiologie der Organismus-Umwelt-Beziehungen (Ektophysiologie)
1	Sensorik
1.1	Reizaufnahme
1.2	Reizverarbeitung
2	Motorik
2.1	Motorik zur Körperfortbewegung
2.2	Motorik zur Kommunikation (Signalproduktion), zur Ernährung (Gift) und zum Schutz (z.B. Farbwechsel)
3	Fortpflanzung (Reproduktion)
3.1	Nachkommenerzeugung
3.2	Brutpflege

Tab. 231. Vorschlag zur systematischen Ordnung der physiologischen Teilsysteme.

ren apriorischen Status erhalten diese Systeme nach Spencer daraus, dass sie für jeden lebenden Organismus notwendig sind und daher die biologische Differenzierung von Organismen in verschiedene Arten »transzendieren«.¹²⁶

Haeckels umfassender Physiologiebegriff

In einer systematisierenden Übersicht über die verschiedenen Lebensfunktionen unterscheidet E. Haeckel 1866 nur vier Organsysteme: »I. Ernährungs-Organen (Werkzeuge der Verdauung, Circulation, Respiration), II. Fortpflanzungs-Organen (Geschlechts-Werkzeuge), III. Locomotions- oder Bewegungs-Organen (Muskeln), IV. Beziehungs-Organen oder Nerven (Organen der Sinnesempfindung, der Willensbewegung und des Denkens)«.¹²⁷ Haeckel verfügt über einen sehr umfassenden Begriff der Physiologie, insofern er auch die von ihm ↑*Ökologie* und ↑*Perilogie* (↑*Ethologie*) genannten Wissenschaften der Physiologie unterordnet. Er unterscheidet »drei Hauptabschnitte« der Physiologie: »I. Physiologie der Ernährung (Nutrition); II. Physiologie der Fortpflanzung (Generation); III. Physiologie der Beziehung (Relation)«.¹²⁸ Die ersten beiden Subdisziplinen fasst er weiter zu einer »Physiologie der Conservation oder Selbsterhaltung« zusammen¹²⁹, weil es jeweils um Selbsterhaltung einer Einheit gehe: des Individuums im ersten Fall, der Art oder des Stammes im zweiten. Demgegenüber stehe die »Relations-Physiologie«, die zwei Arten von Relationen betreffe: entweder zwischen den Teilen eines Organismus oder zwischen einem Organismus und seiner Umwelt (↑*Biologie*: Abb. 57).¹³⁰

In seiner Jenaer Antrittsrede trifft Haeckel eine andere Zuordnung. Dort versteht er unter der »Conservations-Physiologie« eine Lehre, »welche die Lebensthätigkeit des Organismus in Bezug auf ihn selbst untersucht«.¹³¹ Dazu gehören »die Functionen der Selbsterhaltung, des Wachstums, der Ernährung und Fortpflanzung«.¹³² Die Relationsphysiologie definiert er dagegen als »die Lehre von den Beziehungen des thierischen Organismus zur Aussenwelt«.¹³³ Die Bewegungserscheinungen der Organismen, die vorher einen Teil der Beziehungslehre bildeten, werden von Haeckel jetzt in die Ergologie gestellt, wo sie zusammen mit den Empfindungen den Gegenstand der Physiologie der animalen Leistungen ausmachen, der gegenüber die Physiologie der vegetativen Leistungen den Stoffwechsel, die Ernährung und nun auch die Fortpflanzung behandelt.¹³⁴ Begrifflich klar ist diese Zuordnung allerdings nicht, denn auch die Ernährung ist ein Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt, und die Fortpflanzung ist eine Funktion, die

den Rahmen der Selbsterhaltung eines Organismus sprengt. Haeckels Vorschlag der Unterscheidung von Konservations- und Relationsphysiologie kommt aber der späteren Unterscheidung von Physiologie (»Allelogie«; s.u.) und ↑*Ethologie* (»Perilogie«) nahe.

Ausführlicher gibt Haeckel später eine Einteilung der Organsysteme der Organismen und stellt deren Verbreitung bei den zehn von ihm unterschiedenen Organismenstämmen vor. Er unterscheidet: Deckensysteme (Haut), Skelettsysteme, Muskelsysteme, Nervensysteme, Darmsysteme, Blutsysteme, Coelomsysteme und Genitalsysteme. Die ersten vier fasst er als »animale Organe« zusammen, die folgenden vier als »vegetale Organe«.¹³⁵

Stoffwechsel, Kraftwechsel, Formwechsel

Die Dreiteilung der Physiologie in vegetative, animalische und generative Funktionen findet am Ende des 19. Jahrhunderts im deutschen Sprachraum ihren Ausdruck in den Begriffen »Stoffwechsel«, »Kraftwechsel« und »Formwechsel«. Diese Dreiteilung wird 1883 von dem Physiologen W. Preyer eingeführt¹³⁶ und darauf aufbauend durch die »Allgemeine Physiologie« (1895) M. Verworn verbreitet. Preyer nennt die nutritiven Funktionen *Stoffwechsel* (Saftströmung, Atmung, Ernährung, Absonderung), die relativen Funktionen, d.h. die auf die Umwelt bezogenen Leistungen, *Kraftwechsel* (Wärmebildung, Elektrizitätsentwicklung, Bewegung, Sinnestätigkeit) und die generativen Funktionen *Formenwechsel* (Wachstum, Erzeugung, Entwicklung, Vererbung). Preyer bemüht sich in seiner Systematik der »Grundfunktionen«, nur solche Funktionen zu berücksichtigen, die allen lebenden Körpern zukommen und die außerdem nicht voneinander abgeleitet werden können.

Auch H. Driesch verwendet eine ähnliche Grobeinteilung, indem er die Biologie allgemein in *Stoffwechsellehre*, *Bewegungslehre* und *Formwechsellehre* gliedert.¹³⁷ Anders als bei Haeckel entspricht bei Driesch die dritte Kategorie Magendies, die Beziehungslehre, der Bewegungslehre (vgl. Tab. 229).

»Kraftwechsel« und »Bewegungslehre« sind allerdings keine Begriffe, die sich allgemein durchsetzen. Eine weitere Verbreitung findet dagegen die Unterteilung des ↑*Stoffwechsels* in *Baustoffwechsel* und *Betriebsstoffwechsel* (oder *Energiestoffwechsel*). Nach dieser Differenzierung, die sich 1895 bei dem Pflanzenphysiologen W. Pfeffer¹³⁸ und 1911 bei A. Pütter findet, besteht der Baustoffwechsel in der Umwandlung der von außen aufgenommenen Nahrungsstoffe zu körpereigenen Stoffen, der Betriebsstoffwechsel dagegen in den Prozessen, die die für den Unterhalt

des Organismus notwendige Energie liefern.¹³⁹ Weil die Energieversorgung die Grundlage für den Kraft-einsatz und die Bewegungen des Organismus bilden, kann der Betriebsstoffwechsel weitgehend mit dem Kraftwechsel Prieys und Verworms oder der Bewegungslehre Drieschs identifiziert werden. Der Baustoffwechsel kann wenigstens zum Teil mit den Aufbauprozessen im Organismus (Anabolismus, Assimilation) identifiziert werden. Dem Betriebsstoffwechsel würde dann der Stoffabbau (Katabolismus, Dissimilation) entsprechen.

Moderne Lehrbücher der Physiologie verzichten meist auf diese allgemeinen Begriffe zur Gliederung des Stoffes und beschränken sich auf eine Aufzählung verschiedener physiologischer Systeme, die in einzelnen Kapiteln abgehandelt werden, ohne dass ihr Verhältnis zueinander geklärt wird. Ein Beispiel für eine solche Aneinanderreihung ist folgende: »Sensorische Mechanismen«, »Neurale Verarbeitung und Verhalten«, »Muskel und Bewegung«, »Chemische Botenstoffe und Regulatoren«, »Osmoregulation und Exkretion«, »Zirkulation des Blutes«, »Gasaustausch«, »Ernährung, Verdauung und Absorption« und »Energiehaushalt und Körpertemperatur« (Eckert 1983).¹⁴⁰

Funktionalistische Methodologie

Physiologische Einheiten und Teilsysteme eines Organismus werden in der Regel funktionalistisch bestimmt (↑Funktion). So ist die Physiologie der Stoffzirkulation, der Wahrnehmung oder der Fortpflanzung ausgehend von einem bestimmten funktionalen Effekt für einen Organismus ausgegliedert. Nicht aufgrund einer bestimmten Struktur, sondern aufgrund einer bestimmten Leistung für den Gesamtorganismus ist ein Teil oder ein Prozess ein physiologisch bestimmtes Element eines Organismus. Die funktionalen Systeme lassen sich daher auch unabhängig von Verwandtschaftsbeziehungen bei verschiedensten Organismen nachweisen, d.h. die physiologisch benannten Organe bezeichnen analoge, nicht homologe Strukturen (↑Analogie; Homologie).

Soll dieser funktionalistische Ansatz konsequent durchgeführt werden, dann wäre für die Begriffsbildung in der Physiologie von strukturellen Ähnlichkeiten abzusehen. Fraglich wäre daher z.B., ob der Begriff »Muskelsystem« ein physiologischer Grundbegriff sein könnte. Denn Muskeln werden in der Regel nach ihrer chemischen Struktur definiert, als Bündel von Aktin- und Myosinfilamenten. Im Körper eines differenzierten Organismus wirken die Muskeln aber nicht in einem Zusammenhang, sondern sind über den Körper verteilt in die unterschiedlichsten Organ-

systeme eingebunden: sie erscheinen z.B. in Fortbewegungsorganen (an den Extremitäten), in Organen des innerkörperlichen Stofftransports (Herz) oder in Sinnesorganen (Ziliarmuskel des Auges). Auch wenn alle Muskeln insofern funktional verwandt sind, als sie eine aktive Bewegung ermöglichen, legt der unterschiedliche funktionale Bezug dieser Bewegungen es doch nicht nahe, alle Bewegungen des Organismus zu einem Funktionssystem zusammenzufassen.

Weil die Systeme der Physiologie generell funktional bestimmt sind und ihre strukturelle Komponente nur von sekundärer Bedeutung für die Ausgliederung ist, kann ein physiologisches Funktionssystem auf verschiedene strukturelle Einheiten eines Körpers verteilt sein. Umgekehrt kann auch eine strukturelle Einheit des Organismus mehreren Funktionssystemen zugeordnet werden (z.B. die Leber). Es besteht hier also eine komplexe Relation zwischen den anatomischen und den physiologischen Einheiten eines Organismus (↑Funktion).

Genetik und Entwicklungsbiologie

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts bilden Fragen der Vererbung und Entwicklung einen Zweig der Physiologie. Aus forschungspragmatischen Gründen erfolgt zu Beginn des 20. Jahrhunderts eine disziplinäre Differenzierung mit der Etablierung der Genetik und Entwicklungsbiologie als eigenständigen Teildisziplinen der Biologie. Auch theoretisch lässt sich diese Differenzierung begründen: Fragen der Vererbung betreffen die kausalen Prozesse und Mechanismen in der Erzeugung eines neuen, eigenständigen Organismus, der nach der Ablösung vom Elternorganismus nicht mehr Teil von dessen physiologischer Einheit ist. Wird die Physiologie bestimmt als die Lehre der funktionalen Prozesse innerhalb eines Organismus, also innerhalb eines Systems aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, dann bilden alle Fragen zur Fortpflanzung, also zur Erzeugung eines anderen Systems, nicht mehr einen Teil dieser Lehre im engeren Sinne. Trotzdem spielt die Ebene der Gene auch in physiologischer Hinsicht zweifellos eine wichtige Rolle, weil viele physiologische Prozesse, z.B. in der Differenzierung und Interaktion von Zellen oder der Integration und Regulation des Gesamtorganismus über die Gene vermittelt sind. In der kausalen Rolle der ↑Gene können also Aspekte der Genetik und Physiologie unterschieden werden.

Die ↑Entwicklungsbiologie kann von der Physiologie insofern unterschieden werden, als ihr Gegenstand die geordnete Transformation und nicht die Stabilisierung (Homöostase; ↑Regulation; Selbsterhaltung) eines Organismus darstellt. Trotzdem

hat auch der besonders in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts verbreitete Terminus *Entwicklungsphysiologie* (↑Entwicklungsbiologie) seine Berechtigung. Denn auch die geordnete Veränderung eines Organismus in seiner Entwicklung beruht auf der wechselseitigen Beziehung seiner Teile. In einem erweiterten Entwicklungsbegriff können schließlich alle adaptiven Veränderungen eines Organismus verstanden werden, und nicht nur die auf die Erreichung der Fortpflanzungsfähigkeit gerichteten. Darunter würde z.B. die jahreszeitlich bedingten periodischen Gestaltänderungen (Laubabwurf der Bäume, Sommer- und Winterfell, Sporenbildung etc.) fallen, die einen unmittelbaren Bezug zur Selbsterhaltung und Homöostase des Organismus aufweisen.

Zentrale biologische Teildisziplin

Weil sie die wechselseitigen Beziehungen der Teile innerhalb eines Organismus zum Thema hat, also die Relationen, die den Organismus konstituieren, kann die Physiologie als die zentrale biologische Teildisziplin gelten. Die Themen der anderen Subdisziplinen betreffen im Verhältnis dazu abgeleitete Fragen: die ↑Morphologie die Gestalt und materielle Verkörperung eines Organismus, die ↑Ethologie seinen Umweltbezug, die ↑Genetik seine Reproduktion in ähnlichen Systemen, die ↑Entwicklungsbiologie die Transformation des Organismus hin zu seiner Reproduktionsfähigkeit, die ↑Evolutionbiologie seine langfristige Entstehung in einem generationenübergreifenden Prozess, die ↑Taxonomie seine Klassifikation im Verhältnis zu anderen organisierten Systemen und die ↑Ökologie seine Analyse in dem ökologischen Beziehungsgefüge, das er zusammen mit anderen Organismen bildet.

P. Weiss schlägt 1947 aufgrund dieser zentralen Stellung der Physiologie vor, sie nicht als eine Disziplin mit einem bestimmten Gegenstand zu definieren, sondern als eine *Einstellung*, die auf die Untersuchung von ↑Funktionen gerichtet ist und sich um die Analyse von Bedeutungen biologischer Vorgänge bemüht.¹⁴¹ In diesem Sinne versteht auch R. Gerard die Physiologie 1958 als ein Gesichtspunkt, der in allen Bereichen der Biologie von Bedeutung ist (»physiology is not a science or a profession but a point of view; [...] physiology pervades the life sciences; it is a way of looking at life processes and understanding them«).¹⁴² Eine Konsequenz dieser Stellung besteht in der fehlenden Kohärenz des Faches und der Streuung der Physiologen über sehr verschiedene Arbeitsfelder.¹⁴³

Organonomie und Allelogie

An dem Ausdruck »Physiologie« für diese biologisch grundlegende Teildisziplin wird seit langem Kritik geübt, weil er nach seiner ursprünglichen Bedeutung eine allgemeine Naturlehre bezeichnet. Am Ende des 18. Jahrhunderts empfiehlt C.C.E. Schmid, den Ausdruck wegen seiner fehlenden Spezifität fallen zu lassen: dem Wortsinn nach bezeichne er nicht allein den bestimmten Gegenstand einer auf das Organische beschränkten Wissenschaft. Schmid schlägt stattdessen das Wort *Zoonomie* im Sinne der »Wissenschaft der Gesetze einer thierischen Natur«¹⁴⁴ bzw. der *Organonomie* als »Wissenschaft der Gesetze einer organischen Natur überhaupt«¹⁴⁵ vor (↑Biologie).

Eine andere treffende Bezeichnung für das Gebiet der Physiologie kann davon abgeleitet werden, dass die Physiologie eine auf lebende Systeme bezogene Organisationslehre ist. Sie thematisiert die Organismen im Hinblick auf ihre Konstitution, die wechselseitigen Beziehungen ihrer Teile, sie bildet also die Lehre der natürlichen Wechselseitigkeit oder *Allelogie* (von griech. ἁλλήλων »gegenseitig, einander«).¹⁴⁶ Wörtlich bezeichnet sie damit das Thema, das bereits Goethe der Physiologie zuweist: »Physiologie: Wechselwirkung der lebendigen Teile.«¹⁴⁷

Nachweise

- 1 Aristoteles, De sensu et sensibilibus 442b26f.
- 2 Aristoteles, Metaphysica 986b; Physica 203b15; 206b23; Ethica Eudemica 1235a9; Rhetorica 1447b19.
- 3 Epikur, Epistula ad Herodotum: 1, 78.
- 4 Vgl. Eijk, P. J. van der (1999). Hippokratische Beiträge zur antiken Biologie. In: Wöhrle, G. (Hg.). Geschichte der Mathematik und der Naturwissenschaften in der Antike, Bd. 1. Biologie, 50-73: 53f.
- 5 Vgl. Pohlenz, M. (1948/92). Die Stoa: 83.
- 6 Cicero, De natura deorum: Buch 1, Kap. 20.
- 7 Galen, Introductio seu medicus (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 14 (1827), [ND 1965], 674-797): 689 (Kap. 7); vgl. Rothschuh, K.E. (1957). Der Begriff der »Physiologie« und sein Bedeutungswandel in der Geschichte der Wissenschaft. Arch. Int. Hist. Sci. 10, 217-225; ders. (1968). Physiologie. Der Wandel ihrer Konzepte, Probleme und Methoden vom 16. bis 19. Jahrhundert: 13.
- 8 Vgl. Rothschuh, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verh. XIX. Kongr. Gesch. Med., 529-536; ders. (1989). Physiologie. Hist. Wb. Philos. Bd. 7, 964-967: 964f.
- 9 Magirus, J. [1596]. Physiologiae peripateticae libri VI (1629); Gilbert, W. (1600). De magnetibus, magneticisque corporibus et de magno magnetis tellure; Physiologia noua, plurimis & argumentis, & experimentis demonstrata.
- 10 Chambers, E. (1728). Cyclopaedia: or, An Universal

Dictionary of Arts and Sciences, 2 Bde.: I, ii.

11 Bohn, J. (1668). *Exercitationum physiologicarum prima, De appetitu*; Wedel, G.W. (1680). *Physiologia medica*; vgl. Rothschuh (1968): 14.

12 Vgl. Rothschuh (1957): 223.

13 Rafn, C.G. (1798). Entwurf einer Pflanzenphysiologie auf der neueren Theorie der Physik und Chemie gegründet; Medicus, F.C. (1799-1801). *Beyträge zur Pflanzen-Anatomie, Pflanzen-Physiologie und einer neuen Charakteristik der Bäume und Sträucher*; Reubel, J. (1804). Entwurf eines Systems der Pflanzenphysiologie und der Tierphysiologie.

14 Jampert, C.F. (1755). *Specimen physiologiae plantarum I quo dubia contra vasorum in plantis probabilitatem proponuntur*; vgl. auch Oeder, G.C. (1764). *Elementa botanicae*: 18.

15 Ehrhardt, B. (1759). *Oekonomische Pflanzenhistorie*, Bd. 7: [Inhaltsverzeichnis, §40].

16 Fourcroy, A.F. de (1781). *Leçons élémentaires d'histoire naturelle & de chimie* (nach Macquer (1782)). *Leçons élémentaires d'histoire naturelle & de chimie, &c, troisième et dernier extrait. Journal des savants 1782, 843-856: 844*; M.M. (1787). *Gland*. In: Rozier, F. (Hg.). *Cours complet d'agriculture*, Bd. 5, 318-321: 319; Scherer (1797). *Sur la physiologie des plantes. Annales de chimie 24, 173-174: 173*.

17 Anonymus (1781). *Anatomie des plantes*. In: Rozier, F. (Hg.). *Cours complet d'agriculture*, Bd. 1, 518-523: 521; Anonymus (1785). *Monstre. Monstuosité*. In: Rozier, F. (Hg.). *Cours complet d'agriculture*, Bd. 6, 561-572: 561; M.M. (1793). *Anatomie des plantes*. In: Rozier, F. (Hg.). *Cours complet d'agriculture*, Bd. 1, 465-468: 467; Senebier, J. (1793). *Mémoire sur divers phénomènes produits par des feuilles de plantes exposé sous l'eau à l'action de la pompe pneumatique. Mémoires de l'Académie Royale des Science de Turin 5, 36-56: 44*; Saussure (1797). *La formation de l'acide carbonique est-elle essentielle à la végétation? Annales de chimie 24, 135-149: 135*.

18 Anonymus (1751). [Rez. Buffon, G.L.L. (1750). *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 1]. *Bibliothèque Impartiale 3, 185-204: 204*; vgl. auch Fourcroy (1781) nach Macquer (1782): 844.

19 Leske, N.G. (1775). *Physiologia animalium*.

20 Rozier, F. (1778). [Rez. Bochaute, C. van (1778). *Disseratio physiologico-chemica de bile*]. *Observations sur la physique, sur l'histoire naturelle et sur les arts, Suppl.*, Bd. 13, 260-281: 261; vgl. Anonymus (1785): 561; Bartholdi (1797). *Lettre sur un calcul trouvé dans l'intestin rectum d'un cheval. Annales de chimie 23, 123-132: 130*; Humboldt, A. von (1799). *Expériences sur le galvanisme, et en général sur l'irritation des fibres: 455*.

21 Spallanzani, L. (1769). *An Essay on Animal Reproductions* (hg. v. M. Maty): 4; vgl. auch Beddoes, T. (1793). *Observations on the Nature and Cure of Calculus, Sea Scurvy, Consumption, Catarrh, and Fever Together with Conjectures upon Several other Subjects of Physiology and Pathology: 246*; Anonymus (1797). [Rez. Haighton, J. (1797). *An experimental inquiry concerning animal impregnation*]. *Monthly Rev. 24, 315-316: 315*.

22 Spallanzani, L. (1768). *Prodomo di un' opera da impri-*

mersi sopra le riproduzioni animali: 9.

23 Jung, J.H. (1783). *Versuch eines Lehrbuchs der Landwirthschaft der ganzen bekannten Welt: 6; 428*; vgl. Anonymus (1789). *Das Gefühl*. In: Grosse, C. (Hg.). *Magazin für die Naturgeschichte des Menschen 1 (2), 217-265: 222*.

24 le Cat, C.N. (1749). [Préface de *Physiologie du corps humain, considéré dans l'état de santé*]. *Mercur de France 1749, 55-61: 60*; vgl. auch d'Aumont, A. (1778). *Vitalité*. In: Diderot, D. et al. (Hg.). *Encyclopédie, ou dictionnaire raisonné des sciences des arts et des métiers, Nouvelle édition, Bd. 35, 604-612: 612*.

25 Anonymus. (1782). [Rez. Diderot, D. et al. (1782). *Encyclopédie méthodique*]. *The Monthly Review 66, 514-518: 515*.

26 Reuss, C.F. (1783). *Primæ lineæ encyclopediæ et methodologiæ universæ scientiæ medicinæ: 201*.

27 Herder, J.G. (1784). *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, Bd. 1: 125*.

28 Blumenbach, J.F. (1787). *Specimen physiologiae comparatae inter animantia calidi et frigidi sanguinis*; Harwood, B. (1796). *A System of comparative anatomy and physiologie* (dt. *System der vergleichenden Anatomie und Physiologie*, Braunschweig 1798); Draparnaud, J.P. (1801-02). *Discours sur la vie et les fonctions vitales, ou précis de physiologie compare*; Meckel, J.F. (1806). *Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie*; Walther, P.F. von (1807-08). *Physiologie des Menschen mit durchgängiger Rücksicht auf die comparative Physiologie der Thiere, 2 Bde.*; Wilbrand, J.B. (1833). *Allgemeine Physiologie insbesondere vergleichende Physiologie der Pflanzen und der Thiere*.

29 Haeckel, E. (1870). *Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 5, 353-370: 366*.

30 Fürth, O. von (1903). *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere*; Pütter, A. (1911). *Vergleichende Physiologie*; Winterstein, H. (1910-25). *Handbuch der vergleichenden Physiologie, 8 Bde.*; Buddenbrock, W. von (1924). *Vergleichende Physiologie; Zeitschrift für vergleichende Physiologie 1.1924*

31 Wendelin, M.F. (1625). *Contemplationum Physicarum, Bd. 1 Quae physiologia generalis, De principiis & affectionibus corporis naturalis*.

32 Bailey, N. (1721/31). *The Universal Etymological English Dictionary: [Physiology]*; noch nicht in den ersten vier Auflagen zwischen 1721 und 1728.

33 Gilchrist, E. (1744). *Of nervous fevers, communicated by W. Cochran. Medical Essays and Observations 5, 505-573: 533*.

34 Erxleben, J.C.P. (1768). *Anfangsgründe der Naturgeschichte, Bd. 1 (Göttingen 1773): [Zusammengezogene Vorrede der ersten Ausgabe]*; vgl. Anonymus (1775). [Rez. Erxleben, J.C.P. (1773). *Anfangsgründe der Naturgeschichte*]. *Physikalische Bibliothek 1, 52-60: 58*.

35 Anonymus (1775). *Épître dédicatoire de l'éditeur au traducteur pour servir de préface à l'édition Française de la Physiologie des corps organisés de M. de Necker*. In: Necker, N.J. de, *Physiologie des corps organisés ou examen analytique des animaux, i-ix: ii*.

- 36 Fourcroy, A.F. de (1781/89). *Éléments d'histoire naturelle et de chimie*, Bd. 5: 359: »physiologie générale«; 40f.: die Liste der Funktionen.
- 37 Humboldt, A. von (1798). Lettre à M. Pictet. Sur l'influence de l'acide muriatique oxygène, et sur l'irritabilité de la fibre organisée. *Mém. Soc. Méd. d'émulation* an VI, 302-310: 302.
- 38 Augustin, F.L. (1809). *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1. *Allgemeine Physiologie und Assimilation*: 34.
- 39 Dutrochet, H.R.J. (1837). *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, 2 Bde.: I, xxv.
- 40 Saint-Simon, H.D. de (1813). De la physiologie appliqué à l'amélioration des institutions sociales [De la physiologie sociale] (*Oeuvres de Saint-Simon*, Bd. XXIX, Paris 1875, 175-197): 175; vgl. Haines, B. (1978). The inter-relation between social, biological and medical thought, 1750-1850: Saint-Simon and Comte. *Brit. J. Hist. Sci.* 11, 19-35.
- 41 Duret, L. (1588/1621). *Hippocratis magni Coacae Praenotiones*: 29, 146, 392, 440.
- 42 Hogelande, C. van (1646). *Cogitationes, quibus Dei existentia, item animae spiritualitas et possibilis cum corpore unio, demonstrantur: nec non brevis historia oeconomiae corporis animalis proponitur atque mechanice explicatur*.
- 43 Charleton, G. (1659). *Exercitationes physico-anatomicae de oeconomia animalis*.
- 44 Vgl. Balan, B. (1975). *Premières recherches sur l'origine et la formation du concept d'économie animale*. *Rev. hist. sci.* 28, 289-326.
- 45 Aristoteles, *Hist. anim.* 622a.
- 46 Vgl. Balan (1975): 313.
- 47 Erasistratos in: Jones, H.S. (1947). *The Medical Writings of Anonymus Londinensis*: 84 (XII, 6).
- 48 Vgl. Balan (1975): 301.
- 49 Stahl, G.E. (1708/37). *Theoria medica vera*: 448; vgl. Balan (1975): 296f.; für den Ausdruck vgl. schon Duret (1588/1621).
- 50 Severinus, P. (1571). *Idea medicinae philosophicae*: 13f.; nach Balan (1975): 306.
- 51 Severinus, P. (1572). *Epistola ad Paracelsum*; nach Balan (1975): 304.
- 52 Quesnay, F. (1736). *Essai phisique sur l'oeconomie animale*; Boerhaave, H. (1753). *Praelectiones academicae in proprias institutiones rei medicae* (ed. A. Haller), Bd. 1: 48 (§33); Haller, A. (1757). *Elementa physiologiae corporis humani*, Bd. 1: 11 (praefatio); Buisson, B. du (1864). Einige Worte über die Milchsäure und die milchsäuren Salze der Alkalien und Erden, ihre Bedeutung für die thierische Ökonomie und besonders für den Verdauungsakt.
- 53 Bordeu, T. (1775). *Recherches sur les maladies chroniques* (in: *Oeuvres complètes*, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 802.
- 54 a.a.O.: 805f.; vgl. Wolfe, C.T. & Terada, M. (2008). The animal economy as object and program in Montpellier vitalism. *Science in Context* 21, 537-579.
- 55 Roths Schuh, K.E. (1968). *Physiologie*: 16; 18.
- 56 Aristoteles, *De part. anim.* 639b.
- 57 Aristoteles, *Politica* 1253a.
- 58 Aristoteles, *Politica* 1253a; *Metaphysica* 1036b; *De an.* 412b; 415b; *De part. anim.* 640bf.; *De gen. anim.* 726b; 734bf.
- 59 Aristoteles, *Meteorologica* 390a.
- 60 Vgl. Lennox, J.G. (1995). The disappearance of Aristotle's biology: a hellenistic mystery (in: *Aristotle's Philosophy of Biology. Studies in the Origins of Life Science*, Cambridge 2001, 110-125).
- 61 Cesalpino, A. (1571). *Quaestiones peripateticae*; vgl. Nordenskiöld, E.N. (1921-24). *Biologiens Historia* (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 117.
- 62 Bartholin, T. (1652). *De lacteis thoracis*.
- 63 Santorio, S. (1615). *De medicina statica*.
- 64 Harvey, W. (1628). *Excitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus*.
- 65 Descartes, R. (1632). *Traité de l'homme* (Paris 1664); ders. (1637). *Discours de la méthode*.
- 66 Stahl, G.E. (1708). *Theoria medica vera*.
- 67 Boerhaave, H. (1708). *Institutiones medici*; Hoffmann, F. (1718-20). *Medicina rationalis sistematica*, 2 Bde.
- 68 Haller, A. von (1752). *De partibus corporis humani sensibilibus et irritabilibus* (dt. Von den empfindlichen und reizbaren Teilen des menschlichen Körpers, Leipzig 1922).
- 69 Whytt, R. (1751). *On the Vital and other Involuntary Motions of Animals*.
- 70 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). *Premier mémoire sur la respiration des animaux* (*Œuvres de Lavoisier*, Bd. II, Paris 1862, 688-703); Spallanzani, L. (1803). *Mémoires sur la respiration*; vgl. Holmes, F.L. (1984). *Lavoisier and the Chemistry of Life*.
- 71 Boerhaave, H. (1708). *Institutiones medicae*: 13 (§40).
- 72 Goldfuß, A. (1826). *Grundriß der Zoologie*: 1.
- 73 ebd.
- 74 Magendie, F. (1816-17). *Précis élémentaire de physiologie*.
- 75 Weber, E.F.W. & Weber, E.W. (1826). *Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge*.
- 76 Müller, J. (1826). *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere*.
- 77 Hall, M. (1832). *On the reflex function of the medulla oblongata medulla spinalis*. *Philos. Trans. Roy Soc.* 1833, 635-666.
- 78 Mayer, J.R. (1845). *Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel*. Ein Beitrag zur Naturkunde.
- 79 Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.
- 80 DuBois-Reymond, E. (1878). *Der physiologische Unterricht sonst und jetzt*: 21.
- 81 Vgl. Lenoir, T. (1992). *Politik im Tempel der Wissenschaft. Forschung und Machtausübung im deutschen Kaiserreich*; Sarasin, P. & Tanner, J. (1998). *Einleitung*. In: dies. (Hg.). *Physiologie und industrielle Gesellschaft. Studien zur Verwissenschaftlichung des Körpers im 19. und 20. Jahrhundert*, 12-43: 25.
- 82 Sarasin & Tanner (1998): 30.
- 83 Sutter, A. (1988). *Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant*: 263.

- 84** Vgl. Sarasin, P. & Tanner, J. (Hg.) (1998). Physiologie und industrielle Gesellschaft. Studien zur Verwissenschaftlichung des Körpers im 19. und 20. Jahrhundert.
- 85** Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: I, 1.
- 86** Schiff, J.M. (1858-59). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 3.
- 87** a.a.O.: 31.
- 88** a.a.O.: 4.
- 89** Vicq d'Azyr, F. (1786). Discours sur l'anatomie (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 21.
- 90** Richerand, A.B. (1801/17). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 1.
- 91** Comte, A. (1839). La partie dogmatique de la philosophie sociale. Cours de philosophie positive, Bd. 4: 254.
- 92** Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 211.
- 93** ebd.
- 94** Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 160.
- 95** a.a.O.: 185.
- 96** a.a.O.: 186.
- 97** a.a.O.: 188.
- 98** a.a.O.: 189.
- 99** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 21; vgl. 238.
- 100** Kraus, L.A. (1820). Grundriß der allgemeinen Biodynamik; vgl. Pütter, J.S. (1820). Versuch einer academischen Gelehrten-Geschichte von der Georg-Augustus-Universität, Bd. 3: 390; Türken, J. (2005). Privatdozenten im Schatten der Georgia Augusta, Bd. 2: 629.
- 101** Vgl. Göttingische gelehrte Anzeigen, Bd. 1 (1822): 427.
- 102** Kraus, L.A. (1821/26). Kritisch-etymologisches medicinisches Lexikon: 138.
- 103** 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: 292.
- 104** Niemann, J.F. (1817). Ueber politische Biostatik und ihre Resultate. In: Symbiotikon für öffentliche und Privatärzte zur Erinnerung und Erholung, 200-208.
- 105** Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 110f.
- 106** Aristoteles, De an. 413a; De gen. anim. 736b.
- 107** Aristoteles, De an. 410b.
- 108** Aristoteles, Hist. anim. 488bf.; De part. anim. 655bf.
- 109** Fernel, J. (1542). Physiologiae libri VII. In: Universa medicina (Francofurti 1575); vgl. Rothschild, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verh. XIX. Kongr. Gesch. Med., 529-536.
- 110** Fernel (1542): 170 (V, 2).
- 111** Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae (Leiden 1713) (dt. Herman Boerhaavs Physiologie. Uebersetzt und mit Zusätzen vermehrt von J. P. Eberhard, Halle 1754): 13 (§40).
- 112** Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. VII-IX, Neuchâtel 1781): VIII, 1-107.
- 113** Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318.
- 114** Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: I, 69.
- 115** Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 47.
- 116** ebd.
- 117** Vgl. Stahnisch, F. (2003). Ideas in Action. Der Funktionsbegriff und seine methodologische Rolle im Forschungsprogramm des Experimentalphysiologen François Magendie (1783-1855): 76.
- 118** Vgl. Richerand, A.B. (1801/17). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 137.
- 119** Vicq d'Azyr, F. (1786). Discours sur l'anatomie (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 136; Bichat, X. (1800/05). Recherches physiologiques sur la vie et la mort: 143.
- 120** Richerand (1801/17): I, 152.
- 121** Magendie, F. (1816-17). Précis élémentaire de physiologie, 2 Bde.: I, 23.
- 122** Carus, C.G. (1818). Lehrbuch der Zootomie: 11.
- 123** Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie.
- 124** Spencer, H. (1874/85). The Principles of Sociology, vol. I (New York 1901): 495f.
- 125** Spencer, H. (1857). Transcendental physiology (Essays. Scientific, Political, and Speculative, vol. 1, New York 1901, 63-107): 80.
- 126** a.a.O.: 66.
- 127** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 211.
- 128** a.a.O.: II, 236.
- 129** a.a.O.: I, 237.
- 130** a.a.O.: I, 238.
- 131** Haeckel, E. (1870). Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 5, 353-370: 366.
- 132** ebd.
- 133** a.a.O.: 365.
- 134** a.a.O.: 365f.; vgl. ders. (1904). Die Lebenswunder: 107ff.
- 135** Haeckel, E. (1894-96). Systematische Phylogenie, 3 Bde.: II, 38f.
- 136** Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie: 203ff.
- 137** Driesch, H. (1893/1911). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie: 35.
- 138** Pfeffer, W. (1895). Ueber Election organischer Nährstoffe. Jahrb. wiss. Bot. 28, 205-268: 232; ders. (1897). Pflanzenphysiologie, Bd. 1: 538; auch Czapek, F. (1905). Biochemie der Pflanzen, Bd. 2: 188.
- 139** Pütter, A. (1911). Vergleichende Physiologie: 37f.
- 140** Eckert, R. (1978/83). Animal Physiology (dt. Tierphysiologie, Stuttgart 1986): viii-xi; vgl. Schmidt-Nielsen, K. (1964/97). Animal Physiology; Florey, E. (1966/75). Lehrbuch der Tierphysiologie; Penzlin, H. (1970/2005).

Lehrbuch der Tierphysiologie; Randall, D., Burggren, W. & French, K. (1978/2002). *Animal Physiology* (begr. v. R. Eckert); Hill, R.W., Wyse, G.A. & Anderson, M. (1978/2008). *Animal Physiology*; Müller, W.A. & Frings, S. (1998/2009). *Tier- und Humanphysiologie*; Heldmaier, G. & Neuweiler, G. (2003-04). *Vergleichende Tierphysiologie*, 2 Bde.; Moyes, C.D. & Schulte, P.M. (2006/08). *Principles of Animal Physiology*.

141 Weiss, P. (1947). The place of physiology in the biological sciences. *Federation Proceedings* 6, 523-525.

142 Gerard, R.W. (1958). *Mirror to Physiology. A Self-Survey of Physiological Science*: 1.

143 Vgl. Kremer, R.L. (2009). *Physiology*. In: Bowler, P.J. & Pickstone, J.V. (eds.). *The Cambridge History of Science*, vol. 6. *The Modern Biological and Earth Sciences*, 342-366.

144 Schmid, C.C.E. (1798-1801). *Physiologie philosophisch bearbeitet*, 3 Bde.: I, 2.

145 a.a.O.: 68.

146 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.*, Bd. 9), 69-95: 85.

147 Goethe, J.W. von [Fragment]. In: Beutler, E. (Hg.) (1949). *Gedenkausgabe der Werke, Briefe und Gespräche*, Bd. 17, *Naturwissenschaftliche Schriften*, 2. Teil, *Aphorismen und Fragmente*, 687-781: 720.

Literatur

Rothschuh, K.E. (1957). Der Begriff der »Physiologie« und sein Bedeutungswandel in der Geschichte der Wissenschaft. *Arch. Inter. Hist. Sci.* 10, 217-225.

Canguilhem, G. (1963). *La constitution de la physiologie comme science (Études d'Histoire de Philosophie des Sciences*, Paris 1968, 226-273).

Premuda, L. (1966). *Storia della fisiologia*.

Fulton, J.F. & Wilson, L.J. (1966). *Selected Readings in the History of Physiology*.

Schiller, J. (1968). *Physiology's struggle for independence in the first half of the nineteenth century*. *Hist. Sci.* 7, 64-89.

Rothschuh, K.E. (1968). *Physiologie. Der Wandel ihrer Konzepte, Probleme und Methoden vom 16. bis 19. Jahrhundert*.

Hall, T.S. (1969). *Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology. 600 B.C. – 1900 A.D.* 2 Vols.

Blasius, W., Boylan, J.W. & Kramer, K. (eds.) (1971). *Founders of Experimental Physiology*.

Lesch, J. (1984). *Science and Medicine in France. The Emergence of Experimental Physiology, 1790-1855*.

Coleman, W. & Holmes, F.L. (eds.) (1988). *The Investigative Enterprise. Experimental Physiology in Nineteenth-Century Medicine*.

Bonah, C. (1995). *Les sciences physiologiques en Europe. Analyses comparées du XIXe siècle*.

Debru, C. (ed.) (1995). *Essays in the History of the Physiological Sciences*.

Sarasin, P. & Tanner, J. (Hg.) (1998). *Physiologie und industrielle Gesellschaft. Studien zur Verwissenschaftlichung des Körpers im 19. und 20. Jahrhundert*.

Pilz

Die taxonomische Gruppe der Pilze wird seit der Antike meist als eine Gruppe der Pflanzen behandelt. Seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden sie dagegen in ein eigenes »Reich« gestellt, das eine monophyletische Gruppe bildet und neben Pflanzen, Tieren, Einzellern und Bakterien steht.

Wortgeschichte

Das deutsche Wort »Pilz« (mhd. »bülz«; ahd. »buliz«) ist aus lat. »boletus« (»(essbarer) Pilz«) mit einer weiter ungeklärten Etymologie entlehnt. Das lateinische »fungus« geht auf griech. »σπόγγος« »Schwamm« zurück und bezieht sich damit auf die besondere Textur der Pilzfruchtkörper.

Zur Bezeichnung der wissenschaftlichen Lehre von den Pilzen führt C.H. Persoon 1794 den Ausdruck **Mykologie** ein (»Mycologie (Schwammlehre)«, abgeleitet von griech. »μύκης« »Pilz«).¹ Es geht in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts auch in andere Sprachen ein (»mycology« im Englischen seit 1822²).

Pilze als Pflanzen

Theophrast stellt die Pilze zu den Pflanzen, und darin wird ihm bis in die Renaissance und Frühe Neuzeit gefolgt, u.a. von A. Cesalpino (1583), G. Bauhin (1650-51) und J. Ray (1686-1704).³ Für Plinius und mittelalterliche Autoren, wie z.B. Albertus Magnus, stehen die Pilze zwischen den nichtlebenden Körpern der Natur und den Pflanzen.⁴ Ihre Entstehung allein aus Feuchtigkeit oder durch Blitz und Donner wird für möglich gehalten (noch 1539 von H. Bock; vgl. Abb. 414).⁵ Auch Zwischenformen zwischen Stein und Pilz werden postuliert: Vom sogenannten *Pilz-Stein* wird angenommen, dass er bei Bewässerung Pilze produziere (tatsächlich handelt es sich um harte Fruchtkörper von *Polyporus tuberaster*).⁶

In den meisten frühen botanischen Werken werden die Pilze jedoch den Pflanzen untergeordnet und auf verschiedene Pflanzensippen verteilt. Das »Kruydtboeck« (1581) von M. de l'Obel stellt die Pilze erstmals in eine eigene Gruppe. Eine Einteilung der Pilze in verschiedene Klassen wird von J. Ray vorgenommen. Im ersten Buch seiner »Historia generalis plantarum« (1686-1704) unterscheidet er die ihm bekanntesten Pilze nach ihrem Wuchsort in Boden-,

Pilz (ahd. 10. Jh.) 106
 Flechten (Wirsung 1588) 108
 Mykologie (Persoon 1794) 106
 Mykorrhiza (Frank 1885) 108
 Mykobiont (Scott 1957) 109
 Phycobiont (Scott 1957) 109
 Zyanobiont (Dick & Steward 1980) 109
 Photobiont (Ahmadjian 1982) 109

Baum- und Wasserpilze, also nach ökologischen Kriterien. Außerdem unterteilt er die Bodenpilze nach dem morphologischen Kriterium des Vorkommens von Lamellen an den Fruchtkörpern. Erste Untersuchungen zur Fortpflanzung der Pilze gehen auf P.A. Micheli zurück, der damit als Begründer der Mykologie gilt.⁷

Von Linné werden die Pilze zusammen mit den Farnen, Moosen und Algen in die Gruppe der blütenlosen *Cryptogamia* gestellt. An dieser Zuordnung ändert sich bis zum 20. Jahrhundert wenig. Nur vereinzelt wird ein eigenes Reich für die Pilze gefordert, z.B. 1783 von N.J. Necker.⁸ Sie werden aber entweder traditionell weiterhin zu den Pflanzen gerechnet (so bei Haeckel 1866)⁹ oder zusammen mit den Einzellern zu den Protisten oder Protoctisten (so bei Copeland 1938, 1956).¹⁰

Als Begründer der systematischen Mykologie gilt der schwedische Pilzforscher E. Fries. Seit dem Internationalen Kongress von 1910 gilt sein »Systema mycologicum« (1821-32) als Startpunkt der mykologischen Systematik, d.h. nur solche Namen sind gültig, die seit dem Erscheinen dieses Werkes vergeben wurden.

Im 19. Jahrhundert werden über die heute zu den Pilzen gerechneten Organismen hinaus weitere Gruppen dazu gezählt. Der Botaniker C. von Naegeli gliedert in einer Monografie von 1877 die »Niederen Pilze« nach ihren Wuchs- und Fortpflanzungsformen in die drei Gruppen der Schimmel-, Sproß- und Spaltpilze.¹¹ Die Spaltpilze umfassen dabei die Gruppen, die heute als ↑Bakterien bekannt sind.

Sexuelle Prozesse bei Pilzen werden 1829 von C.G. Ehrenberg beschrieben.¹² Der Lebenszyklus und Generationswechsel vieler Pilze wird von A. de Bary seit den 1850er Jahren aufgeklärt.¹³

Pilze als eigenes »Reich«

Erst R.H. Whittaker stellt 1959 die Pilze in eine eigene Gruppe, die neben den Tieren, Pflanzen und Protisten auf gleicher Stufe steht.¹⁴ Whittaker versteht unter den Pilzen nicht allein eine phylogenetische Einheit, sondern gleichzeitig einen Lebensformtyp, der durch eine besondere Form der Ernährung, die

Ein Pilz ist ein Organismus, der zu dem monophyletischen Taxon der Pilze gehört. Wie Pflanzen sind Pilze durch das Fehlen eines aktiven Lokomotionsvermögens gekennzeichnet, im Unterschied zu ihnen ernähren sie sich aber nicht autotroph, sondern meist saprophag.

Absorption, gekennzeichnet ist (↑Taxonomie: Abb. 520). Nach dem Verständnis Whittakers nehmen die Pilze zusammen mit den Bakterien außerdem die ökologische Funktion der Reduktion der organischen Substanz zu anorganischer Materie ein.

Tatsächlich gelten die Pilze nach den neueren taxonomischen Systemen als eine monophyletische Gruppe, die neben den Pflanzen und Tieren steht. Überraschenderweise sind die Pilze offenbar mit den Tieren näher verwandt als mit den Pflanzen, insofern sie zusammen mit ersteren eine monophyletische Gruppe bilden: Die Pilze haben zusammen mit den Tieren einen nur diesen beiden Gruppen gemeinsamen Vorfahren, nicht aber mit den Pflanzen (↑Phylogenie: Abb. 403; 410).

Strittig ist lange die Stellung der *Schleimpilze* (Myxomyceten), von denen E. Fries 1829 bereits 192 Arten unterscheidet.¹⁵ Sie werden von de Bary 1859 nicht mehr den Pilzen, d.h. den Pflanzen, sondern den Tieren zugeordnet.¹⁶ Als Grund für diese Zuordnung sieht de Bary v.a. die Ernährung der Schleimpilze durch feste Nahrungsstoffe an, wie sie sonst bei Pflanzen nicht vorkommt, bei Tieren aber allgemein verbreitet ist. Heute bilden die Schleimpilze eine eigene Gruppe, die hinsichtlich ihrer phylogenetischen Abstammung weder zu den Pflanzen, Pilzen oder Tieren gerechnet wird (↑Phylogenie: Abb. 403; 410).¹⁷

Pilze als Krankheitserreger

Die pathogene Wirkung mancher Pilze ist seit Ende des 17. Jahrhunderts bekannt. R. Hooke gibt 1665 die erste Darstellung eines pathogenen Pilzes, nämlich des Rosenrosts, der Flecken auf den Blättern von Rosen verursacht.¹⁸ Systematisch erforscht werden Pilze als Krankheitserreger seit den 1830er Jahren. Als Pionier auf diesem Gebiet gilt A.M. Bassi, der den Nachweis führt, dass die Krankheiten der Seidenraupen auf einen Befall mit Pilzen zurückzuführen ist.¹⁹ In der Humanmedizin gilt das Jahr 1839 als Geburtsjahr der medizinischen Mykologie mit zwei Beschreibungen von Krankheitserregern: Durch die mikroskopische Identifizierung der humanpathogenen Hefe *Oidium albicans* (die spätere *Candida albicans*) weist B. Langenbeck Hefezellen als Erreger von Krankheiten beim Menschen nach²⁰; und J.L. Schönlein beschreibt den Favuserreger (vgl. Abb. 415)²¹.

Neben ihrer Rolle als Krankheitserreger gewinnen Pilze im 20. Jahrhundert eine Bedeutung als Antibiotika in der Medizin und zur Fermentation in der Nahrungsmittelproduktion.



Abb. 414. Baum- und Bodenpilze. »Alle Schwemme seind weder Kreutter noch wurzelen/weder blümen noch samen/sonder eyttel oberflüssige feuchtigkeyt der Erden/der Bäume/der faulen hölzer ond anderer faulen dingen« (aus Bock, H. (1539/77). *Kreütterbuch* (München 1964): 332).

Pilze als größte Organismen

Der größte bisher gefundene Organismus ist ein Honnigpilz (*Armillaria ostoyae*), ein Verwandter des Hallimasch, der in einem Wald in Oregon ein unterirdisches Hyphengeflecht über eine fast 900 Hektar große Fläche ausbildet (mit einem Alter von geschätzt 2.400 Jahren).²² Es kann zwar bestritten werden, dass es sich bei einem solchen durch Wachstum gewordenen Gebilde um einen einzigen Organismus in



Abb. 415. Frühe Darstellung eines Pilzes als Krankheitserreger bei Pflanzen: »Versuche liessen keinen Zweifel über die Pilz-Natur der sogenannten Pusteln« (aus Schönlein, J.L. (1839). *Zur Pathogenie der Impetigines*. Auszug aus einer brieflichen Mitteilung an den Herausgeber. *Arch. Anat. Physiol. wissensch. Med.* 1839, 82, Taf. III, Fig. 5).

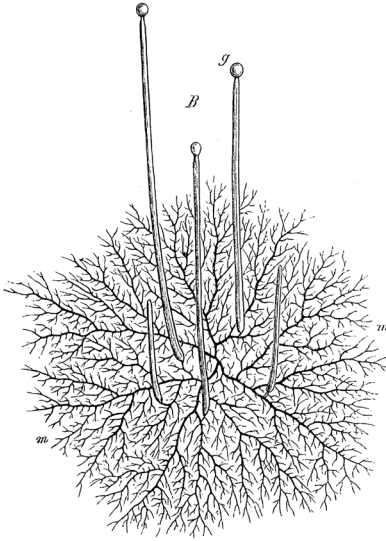


Abb. 416. Schimmelpilz (*Phycomyces mucor*), bestehend aus einem verzweigten Mycelgeflecht (m), nach Sachs die »Wurzel« der »Pflanze«, und aus dem Geflecht hervorwachsende dickere Schläuche (B), nach Sachs die »Sprosse«, die die Fortpflanzungsorgane, die Sporangien (g), tragen (aus Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie: 8).

physiologischer Hinsicht handelt: Die physiologische Verbindung der Teile zueinander ist hier nicht notwendig – das Hyphengeflecht stellt also kein Individuum im Wortsinne dar. Auch durch Trennung der Hyphenstränge wird die Organisation des Pilzes nicht wesentlich gestört, so dass zwei physiologisch voneinander unabhängige Gebilde entstehen können. Als ontogenetische Einheit bildet ein solches Geflecht aber zweifellos ein Individuum. Gleiches gilt allerdings auch für einige Pflanzen, die sich durch unterirdische Ausläufer vermehren. Die »Individuen« mit der größten Masse sind offenbar Wälder der Amerikanischen Zitterpappel (*Populus tremuloides*); ein Exemplar in Utah im Westen der USA erstreckt sich über 43 Hektar, umfasst etwa 47.000 Stämme und ist auf den Namen »Pando« (lat. »ich breite mich aus«) getauft worden²³ (↑Organismus: Tab. 223).

Mykorrhiza

Eine ökologisch bedeutende Rolle nehmen Pilze nicht nur als Reduzenten in Ökosystemen, sondern auch als Symbionten von Pflanzen ein. Besonders bekannt sind die **Mykorrhiza**, die Symbiosen von Pilzen mit den Wurzeln höherer Pflanzen, bei denen die Pilze den Pflanzen die Nährstoffabsorption erleichtern. Vereinzelt Beobachtungen dieser Symbiosen

erfolgen seit Mitte des 19. Jahrhunderts.²⁴ In den 1880er Jahren liefern F. Kamiński²⁵ und A.B. Frank detaillierte Beschreibungen, die auf Experimenten beruhen. Frank führt 1885 auch die Bezeichnung ein (»Mycorrhiza«).²⁶ 1887 unterscheidet Frank zwischen *ekto-* und *endotropher Mykorrhiza*²⁷, eine Differenzierung, die 1969 durch die Unterscheidung von *Ekto-* und *Endomykorrhiza* ersetzt wird²⁸. Den nicht bloß exzeptionellen Status der Mykorrhiza, sondern die weite Verbreitung des Phänomens stellt E. Stahl im Jahr 1900 fest.²⁹

Flechten

Der seit dem 16. Jahrhundert etablierte deutsche Name dieser Organismengruppe (Wirsung 1568/88: »Baumflechten«³⁰; Anonymus 1789: »Gattung der Flechten«³¹) rührt von dem engen Flechtwerk der Pilzfäden mancher Flechten. Der lateinische Name »lichenes« wird ebenso wie das griechische »λεεινός« auf Grundformen mit der Bedeutung »lecken« zurückgeführt, weil die Flechten die Feuchtigkeit ihrer Umgebung einsaugen können.³² In der Antike und im Mittelalter werden allerdings nicht die später so genannten Organismen als »lichenes« bezeichnet, sondern Lebermoose. Neben der Bezeichnung dieser Pflanzen dient der Ausdruck auch der Benennung von Hautausschlägen des Menschen (und auch daher kann der Name abgeleitet werden). Seit dem Altertum finden die Flechten Verwendung in der Medizin und als Färbemittel.

Wie sich bereits an der Terminologie zeigt, werden die Flechten über lange Zeit nicht genau von den Moosen, v.a. von den Lebermoosen, abgegrenzt. Erst J.P. de Tournefort stellt sie 1700 in eine eigene taxonomische Gruppe des Pflanzenreichs³³ und P.A. Micheli folgt ihm darin 1729 nach³⁴. Im System der Pflanzen von 1753 bei C. von Linné bilden die Flechten zusammen mit den Moosen und Bärlappen die Gruppe der »Muscic«.³⁵ Die bis heute v.a. zu didaktischen Zwecken noch verbreitete Einteilung der Flechten in Strauch-, Laub- und Krustenflechten wird 1741 von J.J. Dillen eingeführt (in der Unterscheidung der drei Genera *Usnea*, *Coralloides* und *Lichenoides*).³⁶

Die Doppelnatur der Flechten als Symbiose eines Pilzes mit Algen wird in den 1860er Jahren von S. Schwendener aufgrund genauer Versuche erkannt³⁷ und von A. de Bary in Kenntnis dieser Versuche 1866 als Hypothese formuliert³⁸. Schwendener ist 1867 der Ansicht, »dass bei einer ganzen Gruppe von Flechten Gonidien und Fasern nicht in einem genetischen Zusammenhange stehen, sondern dass letztere

als Wucherungen von Pilzfäden auf Algenformen zu betrachten seien.³⁹ In einer Rezension der Versuchsergebnisse J. Baranetzki und anderen heißt es bei De Bary 1868, eine Flechte könne angesehen werden als »ein Zwitterding, eine »Alge« occupirt von einem Parasiten und der Vegetation dieses dienstbar gemacht.«⁴⁰ G.D. Scott schlägt 1957 vor, den Pilzpartner der Symbiose als *Mycobiont*, den Algenpartner als *Phycobiont* zu bezeichnen.⁴¹ V. Ahmadjian will den Ausdruck »Phycobiont« später allein auf die Grünalgen in Flechten beschränken und schlägt – im Anschluss an H. Dick und W.D.P. Steward (1980)⁴² – vor, die Blaualgen in den Flechten als *Zyanobiont* (»cyanobiont«) zu bezeichnen. Zusammenfassend werden Phycobiont und Zyanobiont *Photobiont* genannt.⁴³

Weitgehend auf Gemeinsamkeiten und Unterschieden der vegetativen Strukturen beruht die einflussreiche Systematik der Flechten, die A. Zahlbruckner seit Beginn des 20. Jahrhunderts vorschlägt.⁴⁴ In dem System Zahlbruckners werden die Flechten als einheitliche taxonomische Gruppe neben den Pilztaxa der Ascomyceten und Basidiomyceten geführt. In der späteren Taxonomie werden zunehmend generative Merkmale, insbesondere der Bau und die Entwicklung der Fruchtkörper, sowie chemische Eigenschaften herangezogen.

Seit den 1860er Jahren wird systematisch die Verteilung von Flechten in Städten dokumentiert und eine Schädigung von Flechten durch industrielle Abgase beschrieben.⁴⁵ Wegen ihrer Empfindlichkeit gegenüber Luftverunreinigungen gelten die Flechten als geeignete Indikatoren der Luftverschmutzung⁴⁶. Vegetationssoziologische Untersuchungen der Flechten setzen 1912 ein⁴⁷ und führen zur Abgrenzung von über hundert »Flechtengesellschaften«, die versucht werden, in ein System zu bringen.⁴⁸ Wegen ihres langsamen, aber konstanten Wachstums kommt den Flechten eine besondere Rolle in der Datierung von Steinablagerungen zu. Über diese Verfahren der so genannten *Lichenometrie* wird u.a. eine Datierung der Ablagerung von Felsen durch Gletscherbewegungen vorgenommen.⁴⁹

Nachweise

- 1 Persoon, C.H. (1794). Neuer Versuch einer systematischen Eintheilung der Schwämme. Neues Mag. Bot. 1, 63-80: 63.
- 2 Anonymus (1822). [Rez. Greville, R.K., Cryptogamia of Scotland]. Edinb. Philos. J. 7, 396-397: 397; Berkeley, M.J.

(1836). Fungi: 7.

- 3 Vgl. Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. Arch. Protistenk. 148, 225-243: 227.
- 4 Plinius, Naturalis historia XIX, 11; Albertus Magnus, Quaestiones super De animalibus: VII, 2.
- 5 Vgl. Ainsworth, G.C. (1976). Introduction to the History of Mycology: 13; 18.
- 6 Vgl. Ramsbottom, J. (1931-32). The fungus-stone. Proc. Linn. Soc. Lond. 144, 76-79.
- 7 Micheli, P.A. (1729). Nova plantarum genera.
- 8 Necker, N.J. de (1783). Traité sur la mycologie ou discours historique sur les champignons en général.
- 9 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.
- 10 Copeland, H.F. (1938). The kingdoms of organisms. Quart. Rev. Biol. 13, 383-420; ders. (1956). The Classification of Lower Organisms.
- 11 Naegeli, C. von (1877). Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infektionskrankheiten und der Gesundheitspflege. Oldenbourg, München: 3.
- 12 Ehrenberg, C.G. (1829). Szygites, eine neue Schimmeligattung, nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegungen in Schimmeln. Verh. Ges. naturf. Freunde Berlin 1, 98-109.
- 13 Bary, A. de (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten.
- 14 Whittaker, R.H. (1959). On the broad classification of organisms. Quart. Rev. Biol. 34, 210-226; ders. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. Science 163, 150-160.
- 15 Fries, E. (1821-32). Systema Mycologicum, 3 Bde.: III.
- 16 Bary, A. de (1859). Die Mycetozoen: ein Beitrag zur Kenntnis der niedersten Thiere. Z. wissenschaftl. Zool. 10, 88-176.
- 17 Vgl. Bonner, J.T. (1988). The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection; ders. (1998). The origins of multicellularity. Integrative Biology 1, 27-36; Carroll, S.B. (2001). Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. Nature 409, 1102-1109: 1104.
- 18 Hooke, R. (1665). Micrographia: Schem. XII, Fig. 2; vgl. Ainsworth, G.C. (1969). History of plant pathology in Great Britain. Ann. Rev. Phytopathol. 7, 13-30: 15.
- 19 Bassi, A.M. (1835). Del mal del segno calcinaccio o moscardino Mulattia che afflige i bachi da seta e sul modo di liberarne le bigattaje anche le più infestate, p. I. Theoria, Lodi.
- 20 Langenbeck, B. (1839). Auffindung von Pilzen auf der Schleimhaut der Speiseröhre einer Typhus-Leiche. Neue Notiz. Gebundene Natur- u. Heilkunde 12, 145-147.
- 21 Schönlein, J.L. (1839). Zur Pathogenie der Impetiginen. Auszug aus einer brieflichen Mitteilung an den Herausgeber. Arch Anat. Physiol. wissensch. Med. 1839, 82.
- 22 Smith, M., Bruhn, J. & Anderson, J. (1992). The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. Nature 356, 428-431; Volk, T. (2002). The humongous fungus – ten years later. Newsletter of the Mycological Society of America. Mycologia (Suppl.) 53, 4-8: 6; kritisch: Brasier, C. (1992). Mycology. A champion thallus. Nature 356, 382-383.
- 23 Barnes, B.V. (1975). Phenotypic variation of trembling aspen of western North America. Forest Science 21,

- 319-328; Grant, M.C., Mitton, J.B. & Linhart, Y.B. (1992). Even larger organisms. *Nature* 360, 216; DeWoody, J. et al. (2008). "Pando" lives: molecular genetic evidence of a giant aspen clone in central Utah. *Western North American Naturalist* 68, 493-497.
- 24 Vgl. Kelley, A.P. (1963). Die Kenntnis der Mykorrhiza vor 1885. In: *Mykorrhiza. Internationales Mykorrhizasymposium Weimar 1960*, 1-13.
- 25 Kamiński, F. (1882). Les organes végétatifs de *Monotropa hypopitys* L. *Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg* 24, 5-40; vgl. Berch, S.M., Massicotte, H.B. & Tackaberry, L.E. (2005). Re-publication of a translation of "The vegetative organs of *Monotropa hypopitys* L." published by F. Kamiński in 1882, with an update on *Monotropa mycorrhizas*. *Mycorrhiza* 15, 323-332.
- 26 Frank, A.B. (1885). Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 3, 128-145: 129.
- 27 Frank, A.B. (1887). Ueber neue Mycorrhiza-Formen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 5, 395-409: 398.
- 28 Peyronel, B. et al. (1969). Terminology of mycorrhizae. *Mycologia* 61, 410-411.
- 29 Stahl, E. (1900). Der Sinn der Mykorrhizenbildung. *Jahrb. wiss. Bot.* 34, 539-668.
- 30 Wirsung, C. (1568/88). Ein new Artzney Buch: [Das erste Register: Lungenkraut] (noch nicht in der 1. Aufl. 1568!); Bauhin, J. & Cherler, J.H. (1651). *Historia plantarum universalis nova et absolutissima*, Bd. 3: 760; Kylling, P. (1688). *Viridarium danicum*: 84.
- 31 Anonymus (1789). [Rez. Hoffmann, J.F. (1789). *Plantae lichenosae delineatae et descriptae*, Bd. 1]. *Allg. Literaturzeitung* 4, 386-388: 387.
- 32 Vgl. Zbuzek, H. (1982). Flechten. *Arch. Gesch. Naturwiss.* 5-6, 299-305.
- 33 Tournefort, J.P. de (1700). *Institutiones rei herbariae*.
- 34 Micheli, P.A. (1729). *Nova plantarum genera iuxta Tournefortii methodum disposita*.
- 35 Linné, C. von (1753). *Species plantarum*.
- 36 Dillen, J.J. (1741). *Historia muscorum*.
- 37 Schwendener, S. (1860-68). Untersuchungen über den Flechtenthallus. *Beitr. wiss. Bot.* 2 (1860), 109-186; 3 (1863), 127-198; 4 (1868), 161-202; ders. (1869). Die Algentypen der Flechtengonidien; ders. (1868). Ueber die Beziehungen zwischen Algen und Flechtengonidien. *Bot. Zeitung* 26, 289-292; ders. (1869). Die Algentypen der Flechtengonidien.
- 38 Bary, A. de (1866). *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*: 291.
- 39 Schwendener, S. (1867). Ueber die wahre Natur der Flechten. *Verh. schweizer. naturforsch. Ges. Rheinfelden* 51, 88-90: 88; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). *Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays*, 227-284: 228.
- 40 Bary, A. de (1868). [Rez. Baranetzky, J., Beitrag zur Kenntniss des selbständigen Lebens der Flechtengonidien. *Mélanges biol. Bull. Acad. St. Pétersbourg* 6, 473]. *Bot. Zeitung* 26, 196-198: 197.
- 41 Scott, G.D. (1957). Lichen terminology. *Nature* 179, 486-487: 486.
- 42 Dick, H. & Steward, W.D.P. (1980). The occurrence of fimbriae on a N2-fixing cyanobacterium which occurs in lichen symbiosis. *Arch. Microbiol.* 124, 107-109: 107.
- 43 Ahmadjian, V. (1982). Holobionts have more parts. *Lichenol. Newsletter* 15(2), 19.
- 44 Zahlbruckner, A. (1907). Lichenes (Flechten). In: Engler, A. (Hg.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten; ders. (1922-1940). Catalogus lichenum universalis*, 10 Bde.
- 45 Nylander, N.W. (1866). Les lichens du Jardin du Luxembourg. *Bull. Soc. Bot. France* 13, 364-372; Britzelmayr, M. (1875). Die Lichenen der Flora von Augsburg. *Ber. Naturhist. Ver. Augsburg* 23.
- 46 Ferrey, B.W. et al. (eds.) (1973). *Air Pollutions and Lichens*.
- 47 Sernander, R. (1912). Studier öfver lafvarnes biologi, I. Nitrofila, Lafvar. *Svenske Botanisk Tidsskrift* 6, 803-863; Hayrén, E. (1914). Über die Landvegetation und Flora von Meeresfelsen von Tvärminne. *Acta Soc. Fauna Flora Fennica* 39, 1-139.
- 48 Ochsner, F. (1928). Die Epiphytenvegetation der Schweiz. *Jahrb. Naturforsch. Ges. St. Gallen* 63, 1-106; Klement, O. (1955). *Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, Beihefte 135, 5-194.
- 49 Beschel, R. (1950). Flechten als Altersmaßstab rezenter Moränen. *Z. Gletscherkunde Glazialgeologie* 2, 152-161; Beschel, R. (1954). Growth of lichens, a mathematical indicator of climate (lichenometry). 8ème Cong. Int. Bot., 7-8; Pitman, G.T.K. (1973). A lichenometrical study of snow patch variation in the Frederikshåb district, South-West Greenland, and its implications for studies of climatic and glacial fluctuations. *Meddelelser om Grønland* 192, 7; Lock, W.W. (1980). *A Manual for Lichenometry*.

Literatur

- Krempelhuber, A. von (1867-72). *Geschichte und Literatur der Lichenologie von den ältesten Zeiten bis zum Schlusse des Jahres 1865*, 3 Bde.
- Lütjeharms, W.J. (1936). *Zur Geschichte der Mykologie. Das 18. Jahrhundert*.
- Ramsbottom, J. (1939). The expanding knowledge of mycology since Linnaeus. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 151, 280-367.
- Ainsworth, G.C. (1976). *Introduction to the History of Mycology*.
- Zbuzek, H. (1982). Flechten. *Arch. Gesch. Naturwiss.* 5-6, 299-305.
- Lorch, J. (1988). The true nature of lichens – a historical survey. In: Galun, M. (ed.). *CRC Handbook of Lichenology* 1, 3-32.
- Dörfelt, H. & Heklau, H. (1998). *Die Geschichte der Mykologie*.

Polymorphismus

Vereinzelt seit Ende des 16. Jahrhunderts werden Gruppen von Organismen, die vielgestaltig sind, aber doch zu einem Gestalttyp gehören und miteinander verwandt sind, *polymorph* genannt. Der Ausdruck (»Polymorpha«) erscheint in einem von T. Moffett um 1589 kompilierten Werk über die Insekten, in dem das Phänomen (in Bezug auf Bienen) als ein Spiel der Natur (*ludus naturae*) erklärt wird (Verfasser dieser Passage ist vermutlich Moffett selbst).¹

Terminologischen Status erlangt der Ausdruck Mitte des 18. Jahrhunderts, indem er auf Organismen der gleichen Art, die in verschiedenen Formen auftreten, bezogen wird. C. von Linné bezeichnet 1753 z.B. den Rauen Schneckenklee als *Medicago polymorpha*² (engl. 1771 »Polymorphous trefoil«³). A.P. de Candolle spricht 1828 allgemein von einer *polymorphen Art* (»speciem polymorpham«⁴), C. Darwin 1859 von *polymorphen Gattungen* (»polymorphic genera«), wenn die Organismen, die zu diesen Gruppen gerechnet werden, sich stark unterscheiden, ihre Merkmale also eine hohe Variabilität aufweisen⁵.

Das Substantiv »Polymorphismus« tritt dagegen erst in den 1830er Jahren auf. J.-B. Dumas bezieht es 1836 auf vielgestaltige Kristalle eines Typs (mit dem Spezialfall des Dimorphismus für »l'existence d'une même substance cristallisée sous deux formes distinctes et incompatibles«⁶). In der französischsprachigen Botanik erscheint dieses Wort seit den frühen 1840er Jahren und wird auf solche Pflanzen bezogen, bei denen die Umwelteinflüsse eine große Wirkung auf ihre Gestalt ausüben (Morren 1841: »La forme des plantes inférieures à laquelle les classifications attachent une si grande importance, leur polymorphisme qui déroute tant leurs cadres et leurs caractères, sont bien souvent, des suites directes des fonctions vitales des êtres, par conséquent modifiables par les agents extérieurs«⁷).

Auch Darwin verwendet den Ausdruck wenig später in seiner Korrespondenz mit J.D. Hooker (»polymorphism«⁸). Neben seinem Gebrauch in der Biologie ist das Wort auch in der Mineralogie und Chemie verbreitet.⁹ R. Leuckart verfasst 1851 eine Monografie über das Phänomen und diskutiert es im Zusammenhang mit der Arbeitsteilung verschiedener Individuen einer Art.¹⁰ Ein Polymorphismus in diesem Sinne ist also auf sozial lebende Organismen

polymorph (Moffett um 1589) III
Polymorphismus (Morren 1841) III
Polymorphose (Haeckel 1872) III
balancierter Polymorphismus (Ford 1940) III
Polyethismus (Chance 1956) III

beschränkt, die wie die Zellen in einem Organismus differenzierte Funktionen ausüben (z.B. die Mitglieder der »Kasten« der sozialen Insekten).

Den Polymorphismus im Sinne einer Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Organismen der gleichen Art zu sehen, ist ein Verständnis des Wortes, das sich bis in die Gegenwart besonders im deutschen Sprachraum erhalten hat. Im 19. Jahrhundert findet sich dieses Verständnis u.a. bei E. Haeckel, für den »Polymorphismus« allgemeiner Ausdruck für die »organische Differenzierung (Divergentia) oder Arbeitsteilung« ist.¹¹ Er siedelt sie auf jeder Ebene der organischen Individuen an, die er unterscheidet. Neben der Verschiedengestaltigkeit der Organismen im engeren Sinne (»Personen« und »Cormen« bei Haeckel) fasst er auch die Differenzierung auf den unteren Ebenen (der Metameren, Antimeren, Organe und Plastiden) als Ausdruck eines Polymorphismus auf. Grundlage des organischen Polymorphismus ist für Haeckel letztlich die »Arbeitsteilung der Eiweissmoleküle des Plasma«.¹² Im Sinne der Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Individuen findet sich der Begriff in vielen klassischen Lehrbüchern der Biologie bis in die Gegenwart.¹³ Dort wird der Polymorphismus dann meist allein in Bezug auf die Verhältnisse bei sozialen Insekten diskutiert.

Einen allgemeineren Begriff des Polymorphismus, der nicht auf eine mögliche Arbeitsteilung Bezug nimmt, findet sich auch bei deutschsprachigen Autoren bereits im 19. Jahrhundert. So spricht der Botaniker A. Braun 1852 sowohl von einem »durch Arbeitsteilung bedingten Polymorphismus« als auch von »Polymorphismen der Blüten«, der in den »Verschiedenheiten« der Blüten von Pflanzen des gleichen Geschlechts bestehe.¹⁴ Haeckel unterscheidet 1872 den Polymorphismus als »Product der physiologischen Arbeitsteilung« von der *Polymorphose* (»Polymorphosis«) als »Polymorphismus ohne Arbeitsteilung«. Er entwickelt diesen Begriff aus seinen Beschreibungen der Kalkschwämme, die eine »ausserordentliche Unbeständigkeit der äusseren Körperform«, d.h. eine »Vielgestaltigkeit« aufweisen.¹⁵

Eine weite Bedeutung des Konzepts zeigt sich auch 1950 bei W. Hennig, dem Begründer der phylogenetischen ↑Systematik. Er bezieht den Ausdruck allgemein auf »intraspezifische Variationen«, sofern

Polymorphismus ist das Phänomen der unterschiedlichen Gestaltung von Individuen der gleichen Art, z.B. der verschiedenen Morphologie der beiden Geschlechter bei vielen sexuell sich fortpflanzenden Organismen (Geschlechtsdimorphismus).
--

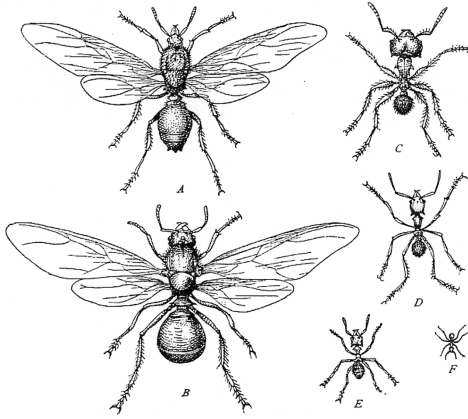


Abb. 417. Starke Unähnlichkeit von ausgewachsenen Ameisen, die zueinander im Geschwisterverhältnis stehen, als ein Beispiel für Polymorphismus. A Männchen, B-F Weibchen (nach Sharp aus Godlewski, E.Jr. (1915). Fortpflanzung im Tierreiche. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 405-478: 434).

diese nicht in der Ontogenese eines Individuums (als Metamorphose) vorliegen.¹⁶ Ein Polymorphismus ist für Hennig eine Gestaltverschiedenheit von Organismen der gleichen Art, die in »tokogenetischer Beziehung« zueinander stehen, d.h. solchen, die über Fortpflanzung miteinander verbunden sind (oder Geschwister sind).

Balancierter Polymorphismus

E.B. Ford unterscheidet 1940 einen *vorübergehenden Polymorphismus* (»transient polymorphism«) von einem *balancierten Polymorphismus* (»balanced polymorphism«).¹⁷ Ein vorübergehender Polymorphismus besteht, wenn eine Variante in einer Population durch eine andere ersetzt wird; beim balancierten Polymorphismus liegt dagegen ein stabiles Gleichgewicht von zwei oder mehr Varianten vor. Der Sache nach wird das Phänomen des balancierten Polymorphismus bereits 1927 von R.A. Fisher diskutiert.¹⁸ In einem balancierten Polymorphismus wirken der Ausbreitung eines Merkmals Faktoren entgegen, so dass es auf einem bestimmten Häufigkeitsniveau des Merkmals zu einem Gleichgewicht zwischen den selektiven Kräften kommt, die für und gegen seine weitere Ausbreitung wirken. Ursache für einen stabilen Gleichgewichtspolymorphismus kann frequenzabhängige Selektion sein. Wenn ein Räuber mittels eines Suchbildes (»searching image«¹⁹) die jeweils häufigste Variante seiner Beute bevorzugt frisst, dann verschafft er den Organismen des seltenen Typs einen Vorteil und erzeugt damit einen

stabilen Polymorphismus (»apostatische Selektion«; ↑Selektion).²⁰ Empirisch kann ein solches Räuberverhalten vielfach bestätigt werden.²¹ Eine Selektion, die einen Polymorphismus erzeugt, wird auch als *disruptive Selektion* bezeichnet und kann allgemein als ein Mechanismus für sympatrische Artbildung interpretiert werden (↑Selektion).²² Daneben kann die als *Heterosis* bekannte erhöhte Überlebensfähigkeit von heterozygoten Individuen gegenüber den jeweils homozygoten einen stabilen Polymorphismus bewirken (↑Vererbung).²³

Als Ursachen des Polymorphismus unterscheidet Ford 1940 zwischen *genetischen* und *ökologischen* Faktoren (»A balanced polymorphism [...] may be controlled either by genetic or environmental means«).²⁴ Wenig später etabliert sich die Formulierung *genetischer Polymorphismus* (Williams 1943: »genetic polymorphism«²⁵). J.B.S. Haldane unterscheidet zwischen manifestem, zytologischem und kryptischem Polymorphismus, wobei der genetische Polymorphismus in die letzte Kategorie fällt.²⁶

Seit den 1960er Jahren wird mittels molekularbiologischer Verfahren der Polymorphismus auf der Ebene der Gene und Enzyme bestimmt. Es werden dabei erstaunlich hohe Raten von Polymorphismus festgestellt.²⁷ Nach Schätzungen sind in natürlichen *Drosophila*-Populationen etwa 2/3 aller Gene polymorph, verfügen also über mehrere Allele.

Das Nebeneinander von Organismen der gleichen Art in einer Population, die sich im Erwachsenenstadium kaum unterscheiden, aber unterschiedliche Entwicklungen durchlaufen (Wachstumsraten, Anzahl der Häutungen etc.) wird als *Entwicklungspolymorphismus* bezeichnet (de Beer 1940: »developmental polymorphism«).²⁸

Polyethismus

Das Wort »Polyethismus« wird 1956 von M.R.A. Chance geprägt und bezeichnet das Nebeneinanderbestehen von Individuen gleicher Art und gleichen Alters mit verschiedenen Verhaltensmustern (»On analogy with the phenomenon of polymorphism in ants [...] we may term the possession of different behavior repertoires in different members of the same species at the same stage of growth, polyethism«).²⁹ Chance beschreibt das Phänomen bei Mäusen. Seit Ende der 1950er Jahre findet der Terminus in erster Linie in Bezug auf soziale Insekten Verwendung. So beschreibt J. Weir 1958 mit dem Ausdruck die Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Individuen innerhalb eines Ameisenstaates.³⁰ Weir spricht auch von der *Verhaltensplastizität* (»ethal plasticity«) der Individuen.³¹

Unterschieden wird ein *Alterspolyethismus* und ein *Kastenpolyethismus*, je nachdem, ob die verrichtete Arbeit im Laufe des Lebens eines Individuums wechselt oder ob sie auf Angehörige verschiedener altersunabhängiger »Kasten« verteilt ist. Die bekannteste Form des Polyethismus ist der Alterspolyethismus der Honigbiene, also die regelmäßige Abfolge der Aktivitäten im Leben einer Bienenarbeiterin mit den Stadien des Putzens der Waben und Fütterns der Larven, des Baus der Waben und schließlich der Verteidigung des Stocks und des Sammels von Nektar (↑Metamorphose: Abb. 308). Das Phänomen ist bereits im 18. Jahrhundert bekannt³², und auch C. Darwin beschreibt es bei Ameisen – er kennt auch bereits den Alterspolyethismus – als Analogon der Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft (↑Organisation).³³ Als funktionaler Mechanismus der Arbeitsteilung wird es auch im 20. Jahrhundert vielfach analysiert.³⁴

Nachweise

- 1 Moffett, T. [1590]. *Insectorum sive minimorum animalium theatrum* (London 1634): 4; vgl. Potts, W.T.W. & Fear, L., Thomas Penny the first English entomologist. Lancaster Archaeological and Historical Society (<http://www.britarch.ac.uk/lahs/PENNYart.htm>).
- 2 Linné, C. von (1753). *Species plantarum*, Bd. 2: 779.
- 3 Hanbury, W. (1771). *A Complete Body of Planting and Gardening*, vol. 2: 208 (ccxv); Rousseau, J.-J. (1785). *Letters on the Elements of Botany* (transl. T. Martyn, London 1785): 371.
- 4 Candolle, A.P. de (1828). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, Bd. 3: 71.
- 5 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 46; 48.
- 6 Dumas, J.-B. (1836). *Leçons sur la philosophie chimique professées au Collège de France*: 317.
- 7 Morren, C. (1841). *Recherches physiologiques sur les hydrophytes de Belgique, sixième mémoire: Histoire du genre Tessarathra d'Ehrenberg, deuxième partie: Organologie et physiologie des Hæmatococcus*. *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des sciences et belles-lettres de Bruxelles* 14, 10-15: 12.
- 8 Darwin, C. (1846). [Brief an J.D. Hooker vom 25. Feb.]. *Correspondence*, vol. III (Cambridge 1987), 293-294: 294.
- 9 Baudrimont, A. (1844). *Traité de chimie générale et expérimentale*, Bd. 1: 33.
- 10 Leuckart, R. (1851). *Ueber den Polymorphismus der Individuen, oder die Erscheinung der Arbeitsteilung in der Natur*. Giessen; vgl. ders. (1853). *Zeugung*. In: Wagner, R. (Hg.). *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. 4., 707-1000: 986.
- 11 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 250.
- 12 a.a.O., 74.
- 13 Vgl. z.B. Claus, C., Grobber, K. & Kühn, A. (1880/1932). *Lehrbuch der Zoologie*: 311f.; Hertwig, R. (1892/1922). *Lehrbuch der Zoologie*: 158; Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1971/94). *Kurzes Lehrbuch der Zoologie*: 163.
- 14 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: 86; 97.
- 15 Haeckel, E. (1872). *Biologie der Kalkschwämme*: 480f.
- 16 Hennig, W. (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*: 41.
- 17 Ford, E.B. (1940). *Polymorphism and taxonomy*. In: Huxley, J. (ed.). *The New Systematics*, 493-513: 493f.; ders. (1945). *Polymorphism*. *Biol. Rev.* 20, 73-88: 73.
- 18 Fisher, R.A. (1927). *On some objections to mimicry theory – statistical and genetic*. *Trans. Roy. Entom. Soc. Lond.* 75, 269-278.
- 19 Tinbergen, N. (1960). *The natural control of insects in pinewoods, I. Factors influencing the intensity of predation by song birds*. *Arch. Neerl. Zool.* 13, 265-336.
- 20 Clarke, B. (1962). *Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species*. In: Nichols, D. (ed.). *Taxonomy and Geography*. Systematics Association, London, 47-70: 59.
- 21 Vgl. Tinbergen (1960).
- 22 Mather, K. (1955). *Polymorphism as an outcome of disruptive selection*. *Evolution* 9, 52-61; Maynard Smith, J. (1962). *Disruptive selection, polymorphism, and sympatric speciation*. *Nature* 195, 60-62.
- 23 Haldane, J.B.S. (1955). *On the biochemistry of heterosis, and the stabilization of polymorphism*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 144, 217-220.
- 24 Ford (1940): 493; vgl. 502.
- 25 Williams, C.B. (1943). *Studies of wild populations*. *Nature* 151, 71-72: 72.
- 26 ebd.
- 27 Lewontin, R.C. & Hubby, J.L. (1966). *A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54, 595-609.
- 28 de Beer, G.R. (1940). *Embryology and taxonomy*. In: Huxley, J. (ed.). *The New Systematics*, 365-393: 381; Albrecht, F.O. & Blackith, R.E. (1957). *Phase and moulting polymorphism in locusts*. *Evolution* 11, 166-177: 166.
- 29 Chance, M.R.A. (1956). *The role of convulsions in behavior*. *Behavioral Science* 2, 30-45: 42.
- 30 Weir, J. (1958). *Polyethism in workers of the ant Myrmica*. *Insectes Sociaux* 5, 97-128; 315-339; vgl. Wilson, E.O. (1963). *The social biology of ants*. *Ann. Rev. Entomol.* 8, 345-368.
- 31 Weir (1958): 121.
- 32 Mandeville, B. de (1705/14). *The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits*, 2 vols.
- 33 Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 389.
- 34 Erhardt, S. (1931). *Über Arbeitsteilung bei Myrmica- und Messor-Arten*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 20, 755-812.

Population

Das lateinische Wort ›populatio‹ (von lat. ›populus‹ »Volk, Menge«) taucht bereits im klassischen Latein auf und bezeichnet dort den Prozess der Besiedlung eines Gebietes durch Menschen¹ oder Tiere². Im Englischen erscheint das Wort zur Bezeichnung der Summe der Einwohner einer Region wohl zuerst in einem politischen Essay von F. Bacon aus dem Jahr 1612.³ Seit dem 17. Jahrhundert wird es mit der Bedeutung »Bevölkerung einer Region« ins Deutsche entlehnt. Der Ausdruck wird damit anfangs v.a. auf den Menschen bezogen und bildet eine primär politische und ökonomische Kategorie. Erst im Rahmen der Evolutionstheorie und Populationsgenetik erfolgt eine nachhaltige Naturalisierung des Populationsdenkens, und die ursprünglich politische Kategorie kann zur Bestimmung einer naturalen Entität verwendet werden. In politischer Hinsicht erlangt das Konzept eine besondere Bedeutung im Kontext eines geografisch und nationalstaatlich orientierten Denkens, für das die »Bevölkerung« eine ökonomisch und machtpolitisch zentrale Ressource darstellt.⁴ Der Ausdruck ›Bevölkerung‹ macht dabei eine ähnliche Bedeutungsverschiebung wie ›Population‹ durch: von einem Prozess oder einer Handlung (von Individuen) zu dem Zustand eines Areals oder einem numerischen Aggregat. Der zumindest ursprünglich sachlich enge Zusammenhang zwischen humanwissenschaftlicher Bevölkerungslehre und biologischer Populationstheorie macht den Bevölkerungsdiskurs zu einem Feld mit umfangreichem Konzepttransfer.⁵ Bereits der Ansatzpunkt des Begriffs scheint einen Einfluss des politisch-geografischen Denkens zu zeigen, denn politisch (oder zumindest im politischen Willen) ist es häufig eindeutig, wo die Grenzen einer Population zu ziehen sind, biologisch ist dies dagegen immer fragwürdig. Weil die Mitglieder einer Art sich definitionsgemäß miteinander paaren können, sind verschiedene Populationen einer Art stets durch abiotische Barrieren getrennt. Die Grenzen einer Population sind also nicht durch biologische Faktoren

Eine Population ist eine Menge von Organismen einer Art, die in einer Region leben, so dass eine gegenseitige Beeinflussung oder gemeinsame Reproduktion möglich ist. In selektionstheoretischer Perspektive ist eine Population eine Menge von Selektionseinheiten, die den gleichen Selektionsbedingungen und dem gleichen Selektionsregime unterliegen, bei denen also die Fitnesszunahme der Einheiten eines Typs (aufgrund eines Merkmals) mit einer Fitnessabnahme der Einheiten der anderen Typen (mit dem Alternativmerkmal) einhergeht.

Population (Barrow 1801) 114
 Biometrie (Whewell 1831) 119
 Bevölkerungswissenschaft (Casper 1835) 128
 Demografie (Guillard 1855) 128
 Demologie (Rümelin 1863) 128
 Lebenswellen (Četverikov 1905) 123
 Populationsbiologie (Anonymus 1935) 129
 Dem (Gilmour & Gregor 1939) 126
 Gamodem (Gilmour & Gregor 1939) 127
 Ökodem (Gilmour & Gregor 1939) 127
 Topodem (Gilmour & Gregor 1939) 127
 Populationsgenetik (Sinnott & Dunn 1939) 129
 Biopopulation (Anonymus 1940) 125
 Lotka-Volterra-Gleichungen (Whittaker 1941) 124
 Populationsökologie (Johnson 1941) 129
 Hardy-Weinberg-Gesetz (Stern 1943) 120
 Populationsdenken (Mayr 1958) 118
 Metapopulation (Levins 1970) 129
 Avatar (Damuth 1985) 130

bedingt, es sei denn eine Art besteht aus nur einer Population.

Wortgeschichte in der Biologie

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›Population‹ im Französischen verwendet, um den Vorgang der Besiedlung eines Lebensraums zu bezeichnen (Buffon 1778: »On peut [...] croire que la population de la mer en animaux, n'est pas plus ancienne que celle de la terre en végétaux«⁶). Wohl erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts wird er für die Menge der Organismen in einer Region und in einer bestimmten Zeitspanne verwendet (noch uneindeutig bei Mentelle & Brun 1803: »les restes d'une ancienne végétation et d'une ancienne population d'animaux«⁷; eindeutig bei Huot 1827: »l'existence d'une population d'animaux qui habitèrent l'Océan primitif«⁸).

Theoretische Prinzipien des Populationswachstums des Menschen diskutiert T.R. Malthus in seinem berühmten Essay aus dem Jahr 1798.⁹ Explizit auf nicht-menschliche Lebewesen übertragen wird der Ausdruck aber erst in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Malthus vollzieht diese Übertragung selbst in der zweiten Auflage seines Essays aus dem Jahr 1803 (»The population of the tribe is measured by the population of its herds«).¹⁰ Malthus lehnt sich dabei offenbar an eine Arbeit von A. Dirom an (1796: »its [i.e. a nation depending on pasturage] population will be in proportion to its herds«¹¹). Aber bereits einige Jahre zuvor wird das Wort auch auf Wildtiere bezogen, nämlich auf die Gruppe von Vögeln, die gemeinsam in einer Kolonie brüten (Barrow 1801: »Sometimes one of these clumps of nests [of a small

African bird of the *Loxia* genus] will extend a space of ten feet in diameter, and contain a population of several hundred individuals«).¹² Dieser Populationsbegriff bezeichnet also eine Fortpflanzungsgemeinschaft – er ist aber trotzdem noch weit von dem später für die Biologie zentralen Begriff entfernt, weil er noch keine biogeografische Dimension aufweist.

Als spezifische biologische Organisationsebene erscheint die Ebene von Populationen kaum vor dem Ende des 19. Jahrhunderts. In der ersten Jahrhunderthälfte bilden Individuen und taxonomische Einheiten auf der Ebene von Arten und darüber die relevanten Analyseebenen. Die Beschreibung, die der Botaniker A. de Candolle 1833 für das Verhältnis von taxonomischen Gruppen zueinander gibt, entspricht allerdings schon teilweise dem Bild, das sich spätere Biologen von der Organisation der Individuen einer Art in Populationen machen. De Candolle spricht von einem gegliederten Territorium, das aus unterschiedlich großen Provinzen mit mehr oder weniger durchlässigen Grenzen besteht: »les groupes se présentent à l'esprit comme un territoire morcelé en royaumes, provinces, districts de grandeur diverse, avec des limites plus ou moins tranchées. Ici, les espèces se touchent pour ainsi dire, comme les villes dans quelques pays; ailleurs, elles sont éloignées«.¹³

C. Darwin, dessen Denken durch die Lektüre von Malthus' Essay nachhaltig geprägt wird, verwendet das Wort »Population« in den drei ersten Auflagen seines Hauptwerks nicht; auch in seinen späteren Werken taucht es selten auf, und meist bezieht er es auf den Menschen¹⁴ (vielleicht vermeidet er es also, weil es eine vermenschlichende Betrachtung der Tiere implizieren könnte). Allerdings erscheint der Ausdruck in Bezug auf Tiere in seinen frühen Notizbüchern zur Transformation der Arten¹⁵ und in dem kurzen Referat eines Vortrags von Darwin aus dem Jahr 1837¹⁶. Regelmäßig verwendet wird der Terminus dagegen von A.R. Wallace, und zwar bereits in dem Aufsatz aus dem Jahr 1858, in dem er seine Version der Selektionstheorie vorstellt (»the population of a species«).¹⁷ Auch H. Spencer gebraucht den Ausdruck und liefert in seiner »Theorie der Population« von 1852 eine frühe Formulierung eines Prinzips der Selektion und stellt ein »physiologisches Gesetz« über den umgekehrten Zusammenhang zwischen den Fähigkeiten zur Fortpflanzung und Selbsterhaltung bei Organismen auf: Je komplexer ein Organismus gebaut sei, desto größer sei seine Fähigkeit zur Selbsterhaltung, desto geringer aber seine Reproduktionskraft.¹⁸

Als biologischer Fachterminus etabliert sich der Ausdruck am Ende des 19. Jahrhunderts unter dem

Einfluss der ersten Populationsgenetiker, F. Galton (1869) und K. Pearson (1897).¹⁹ Eine erste Monografie, die das Wort im Titel führt und damit als zentralen Begriff exponiert, stammt von dem dänischen Botaniker W. Johannsen (»Ueber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien«).²⁰ Johannsen versteht unter einer Population »eine Bevölkerung, ein Bestand von Tieren oder von Pflanzen einer gegebenen Art (oder Rasse)«.²¹ Eine Population muss für Johannsen nicht homogen sein, sondern kann sich aus verschiedenen, stark voneinander abweichenden Typen zusammensetzen. Auch außerhalb des genetischen Kontextes erscheint der Ausdruck »Population« Ende des 19. Jahrhunderts, insbesondere in Untersuchungen natürlicher Ökosysteme (v.a. in der Limnologie).²²

Antike

Überlegungen zu quantitativen Aspekten von Populationen finden sich in der Antike kaum. Allein plötzliche Massenvermehrungen von schädlichen Tieren, v.a. Heuschrecken, erfahren einige Aufmerksamkeit und werden häufig auf übernatürliche Ursachen zurückgeführt und als göttliche Strafe interpretiert.²³ Aristoteles diskutiert die starke Vermehrung von Mäusen und liefert als natürliche Erklärung ihre hohe Reproduktionsrate; Wetterverhältnisse und natürliche Feinde können nach Aristoteles eine Kontrolle der Populationsgröße leisten.²⁴ Auch für die Heuschreckenplagen gibt Aristoteles als natürliche Ursache ein Wetterphänomen an, nämlich das Ausbleiben von Regen im Herbst, der die Eier zerstören würde.²⁵ Neben Aristoteles scheint es von den antiken Autoren allein Plinius zu sein, der Populationsphänomene bei Tieren näher analysiert. Plinius folgt weitgehend den Vorgaben durch Aristoteles und erklärt die Plagen von Nagetieren als Folge ihrer Reproduktion und der Wetterbedingungen.²⁶

Eigenschaften von Organismen, die Konsequenzen auf der Populationsebene haben, werden von den antiken Autoren häufig im Hinblick auf die Stabilisierung einer konstanten Populationsgröße, also im Sinne eines Gleichgewichts der Natur, interpretiert. Dies gilt z.B. für die hohe Reproduktionsfähigkeit von relativ kleinen und schwachen Organismen wie den Insekten.

Der fehlende Bezug auf eine ausgeprägte Populationsebene in der antiken Analyse biologischer Probleme kann zumindest teilweise auf die verbreitete Annahme der Urzeugung zurückgeführt werden.²⁷ Denn unter Voraussetzung der Urzeugung kann die Dynamik von Populationen nicht mehr allein als ein innerbiologisches Phänomen über Reproduktion, Konkurrenz oder Räuberdruck erklärt werden.

Renaissance: Begründung der Bevölkerungstheorie
Die eigentliche Begründung der Bevölkerungstheorie wird in der Renaissance verortet. Nach der drastischen Dezimierung der Bevölkerung und der Entvölkerung weiter Landstriche Europas während der verheerenden Katastrophen der Pest im 14. Jahrhundert wächst die Einsicht in den Zusammenhang von Bevölkerung einer Region auf der einen Seite und dem ökonomischen Wohlstand sowie der politischen Macht auf der anderen Seite. Es werden daher umfangreiche Vorschriften zur zwangsweisen Besiedelung oder Verbote der Abwanderung erlassen.²⁸ Spätestens seit G. Boteros Schrift über die Ursachen der Macht von Städten (1589) ist das Bewusstsein von der ökonomischen und politischen Bedeutung der Bevölkerung allgemein etabliert.²⁹ Sie gilt als Ausdruck des Wohlstands und der Macht einer Region und damit des lokalen Souveräns.³⁰ Eine quantitative Dimension erhält die Bevölkerungswissenschaft mit Versuchen zur statistischen Erfassung der Bevölkerung in den Städten in Form von Registern der Bewohner sowie der Geburten- und Todesfälle.³¹

Quantitative Demografie

Als einer der Begründer der quantitativen Populationsbiologie gilt A van Leeuwenhoek. Bei ihm finden sich erste Methoden zur Schätzung von Größen und Wachstumsraten von Populationen, sowie allgemeine Reflexionen über den Zusammenhang von Aspekten der Lebensgeschichte von Organismen und Populationsparametern.³² Die verstreuten Anmerkungen Leeuwenhoeks haben später die Diskussion der Populationsbiologie bei Réaumur, Buffon und Bonnet angeregt.

In Bezug auf den Menschen werden Muster auf der Ebene von Populationen seit dem 17. Jahrhundert näher untersucht. J. Graunt, einer der Pioniere der Demografie, versucht aus einer Analyse Londoner Geburts- und Sterbelisten allgemeine Trends und Gesetze abzuleiten und veröffentlicht 1662 die erste Sterbetafel.³³ Genauere statistische Erhebungen ergeben für das Europa des 18. Jahrhunderts weitgehend konstante Geburten- und Todesraten; eine Konstanz wird auch für das quantitative Verhältnis von Jungen zu Mädchen bei den Geburten festgestellt. Im Geist der herrschenden Physikotheologie werden diese Regelmäßigkeiten als Ausdruck einer göttlichen Einrichtung der Welt gedeutet. So argumentiert J.P. Süßmilch 1740, der wiederholt festgestellte leichte statistische Überhang von Jungen bei den Geburten könne kein Zufall, sondern müsse Ausdruck eines göttlichen Willens sein.³⁴ Als allgemeine wahrscheinlichkeitstheoretische Effekte, die

nicht auf eine intentionale Planung zurückgeführt werden müssen, beschreibt dagegen 1812 P.S.M. de Laplace die Regelmäßigkeiten auf der Ebene von Populationen.³⁵ Insgesamt offenbaren die statistischen Untersuchungen Muster auf Populationesebene, die aus der Perspektive individueller Fälle nicht sichtbar sind. Die Populationsperspektive liefert also nicht nur ein neues Untersuchungsverfahren, sondern erzeugt darüber hinaus eine Vielzahl von Phänomenen und Gegenständen, die nur aus der Perspektive dieser Methode überhaupt vorhanden sind.

Malthus: »Das Prinzip der Population«

Die Verbreitung des Populationsbegriffs in der Biologie geht auf Malthus' berühmte Arbeit von 1798 zurück. Malthus gibt in seinem Werk keine Definition des Populationsbegriffs, sondern verwendet ihn als einen impliziten, selbstverständlichen Terminus. Obwohl er das »Prinzip der Population« als ein Gesetz der Natur behandelt, das auch für Tiere und Pflanzen gilt, scheint Malthus den Populationsbegriff für die Bevölkerung des Menschen zu reservieren. Die menschlichen Populationen grenzt er über die nationalstaatlichen Territorien ab. Die zentrale biologische Aussage von Malthus lautet, dass das Wachstum einer Population naturgesetzmäßig durch die begrenzte Verfügbarkeit und nur lineare Vermehrung von Nahrung limitiert ist: »by that law of our nature which makes food necessary to the life of man, population can never actually increase beyond the lowest nourishment capable of supporting it; a strong check on population, from the difficulty of acquiring food, must be constantly in operation«.³⁶ Wie aus dieser zur Tautologie tendierenden Aussage ersichtlich ist, liegt die Originalität Malthus' sicher nicht in einer biologischen Einsicht, sondern eher in der – für seine Zeit untypischen – negativen Bewertung des Wachstums einer Population und der sich daran anschließenden Forderung nach vorausschauender Familienplanung. Die empirischen Daten für seine Untersuchungen ermittelt Malthus nicht selbst, sondern gewinnt sie aus den Beobachtungen B. Franklins, nach denen sich die Bevölkerung der englischen Kolonien in Amerika in 25 Jahren verdoppelt hat.³⁷ In seinen quantitativen Überlegungen ist Malthus bekanntlich der Auffassung, dass sich das Populationswachstum in einer geometrischen Progression entwickelt (also mit konstanten Wachstumsraten). Weil die Nahrungsressourcen aber nur in arithmetischer Progression wachsen könnten (also mit konstanten absoluten Zuwächsen, jedoch abnehmenden Wachstumsraten), sei eine kulturell initiierte Geburtenkontrolle unvermeidlich, wenn Hungersnöte verhindert werden sollen. Zumin-

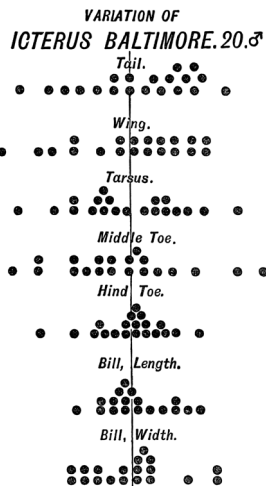
dest für die letzten 200 Jahre hat sich diese These allerdings nicht bestätigt: Die landwirtschaftliche Produktivität zeigte (aufgrund vielfacher Innovationen wie Maschineneinsatz, Düngung und Züchtung) ein größeres Wachstum als die Weltbevölkerung des Menschen (von etwa einer Milliarde im Jahr 1800 auf etwa sechs Milliarden im Jahr 2000). Auch aktuell ist die jährliche Wachstumsrate der weltweiten Nahrungsmittelproduktion mit rund 2,1% größer als die der Weltbevölkerung mit rund 1,7%.

Für die Biologie nachhaltig wirksam wird Malthus' Exposition des Populationskonzepts durch ihre Rezeption seitens der Begründer der Evolutionstheorie, C. Darwin und A.R. Wallace. Darwins Interesse für Malthus ist dabei anfangs offenbar durch seine Lektüre der Schriften A. von Humboldts vermittelt, der einen ähnlichen populationszentrierten Ansatz wie Malthus verfolgt, aber mit Malthus nicht dessen skeptische Einschätzung zum Missverhältnis von Populationswachstum und Wachstum der Nahrungsressourcen teilt.³⁸

Population und Variation

Im Bereich der Biologie hat die Betrachtung von Populationen als Gruppen von Organismen, die in der Natur miteinander interagieren, einen ihrer Ursprünge in systematisch-klassifikatorischen Bemühungen, die zur Abgrenzung unterschiedlicher Rassen und Varietäten innerhalb einer Art führen (↑Art).³⁹ Insbesondere die in der freien Natur (dem »Freiland«) tätigen Biologen (»Naturalisten«) entwickeln seit Anfang des 19. Jahrhunderts ein dynamisches Verständnis von solchen Gruppen von Organismen und beginnen die Abgrenzung dieser Gruppen durch natürliche Barrieren (»Isolation«; ↑Evolution) zu thematisieren. Die Naturalisten studieren die Variationen zwischen den Organismen einer Gruppe und zwischen verschiedenen, geografisch gegeneinander abgegrenzten Gruppen. Vor dem Hintergrund dieser Entwicklung beginnt sich ein neues Denken zu etablieren, das einzelne Organismen nicht mehr typologisch als Repräsentanten einer Art, sondern als individuelle Mitglieder einer Gruppe interpretiert (↑Individuum): Jedes Individuum ist durch eine einmalige Kombination von Merkmalen ausgezeichnet und jede Population unterscheidet sich damit von einer anderen (»Populationsdenken«; s. u.). Eine zweite Quelle für die Etablierung des Denkens in Populationen stellt die Jahrtausende alte Praxis des Züchtens von Tieren und Pflanzen dar, die auf der Kenntnis der individuellen Variation von Merkmalen und deren Vererbung durch gezielte Kreuzung aufbaut.

Abb. 418. Verteilung von Merkmalen bei Organismen einer Population. Dargestellt ist die Verteilung der Größe von Schwänzen, Flügeln, Beinen und Schnäbeln bei 20 Männchen einer nordamerikanischen Stärlingsart. Mit Darstellungen dieser Art weist Wallace die Richtung für ein Verständnis von Variationen als Phänomen auf der Ebene von Populationen, und nicht primär als Eigenschaften von Individuen, die von einem »Typus« abweichen (aus Wallace, A.R. (1889). *Darwinism*: 63).



Darwin: Evolution in Populationen

Im Rahmen von C. Darwins Evolutionstheorie entwickelt sich das Konzept der Population zu einem zentralen theoretischen Element der Biologie – ohne dass er allerdings das Wort in seinem Hauptwerk verwendet (s.o.). Verschiedene Bereiche der Biologie werden durch ihren Bezug auf das Populationskonzept zueinander geführt. Die Frage nach der Natur der ↑Arten, ihrer zeitlichen Veränderung (↑Evolution) und räumlichen Verteilung (↑Biogeografie) können durch den Populationsbegriff in einer einheitlichen Wissenschaft zusammengeführt werden. Weil Darwin also nicht von dem einzelnen Organismus ausgeht, sondern vielmehr die Gruppe und ihre zeitliche Veränderung im Auge hat, kann die darwinsche Lehre als eine »Soziologie der Natur« (Rádl 1909) bezeichnet werden.⁴⁰ Seit Ende der 1950er Jahre streicht besonders E. Mayr die Bedeutung dieses Ansatzes Darwins heraus, den er neben seiner Entwicklung des Selektionsprinzips für seinen wichtigsten Beitrag zur Biologie ansieht (»His consistent thinking in terms of population has had an impact on biological theory and practice which is second only to his sponsorship of natural selection as the mechanism of evolution«).⁴¹ Mayr spricht von Darwins *Populationsdenken* als dem Moment, das Darwin einen so nachhaltigen Einfluss verliehen hat (s. u.).⁴²

Über Malthus hinaus geht der Ansatz Darwins, sich eine Population nicht homogen als Summe mehrerer Exemplare einer Art, sondern als *heterogen*, also zusammengesetzt aus ↑Individuen mit unterschiedlichen Merkmalen vorzustellen. Erst die Annahme der Verschiedenheit der Individuen in einer Population ermöglicht es Darwin, mittels der Annahme von

↑Konkurrenz das Selektionsprinzip zu formulieren. Der Begriff des Kampfes (»struggle«) gewinnt in der Theorie Darwins damit auch eine andere Bedeutung als bei Malthus, der den Ausdruck ebenfalls bereits verwendet (↑Konkurrenz). Weil Malthus nicht die Verschiedenheit der Mitglieder einer Population betrachtet, stellt eine Population für ihn eine Schicksalsgemeinschaft von Gleichen dar und ihre Anstrengung bezieht sich auf den gemeinsamen Kampf gegen die Ressourcenknappheit.

Insgesamt ist der Populationsbegriff also deshalb von besonderer Bedeutung für die Biologie, weil auf seiner Grundlage die Evolutionstheorie, d.h. die in den Augen vieler Biologen für ihre Wissenschaft zentrale Theorie, formuliert ist. In der Evolutionstheorie wird die Veränderung von Organismen auf Prozesse zurückgeführt, die sich in Populationen abspielen. Die vererbte Variation von Merkmalen sich fortpflanzender Organismen führt in Verbindung mit ihrer Konkurrenz um Ressourcen zu der allmählichen relativen Ausbreitung bestimmter Organismen in der Population. ↑Evolution wird daher oft kurz als die Veränderung von Merkmalshäufigkeiten (oder Genfrequenzen) in einer Population definiert.

Mayr (1958): »Populationsdenken«

Mayr führt den Terminus **Populationsdenken** (»population thinking«) 1958 im Rahmen einer Diskussion ein: »The older philosophies were all typological, going back to Plato's eidos, etc. – all variations were merely shadows on the cave walls of the eidos and the eidos was the proper thing. This, when translated to the natural sciences, led to establishing the norm or type, and everything else was something to be ignored. Population thinking is to assume there is no such thing as a type or a norm, only a statistical mean or a mode. You're dealing with a variable phenomenon which is variable for a good many reasons«.⁴³ Die Ablösung des alten typologischen Denkens durch das Populationsdenken hält Mayr für eine der größten theoretischen Revolutionen der Biologie (»one of the most profound intellectual and conceptual revolutions in biology«).⁴⁴

1953 spricht Mayr bereits von dem *Populationskonzept* (»population concept«⁴⁵), das er dem Typuskonzept gegenüberstellt, und 1955 von einem *Denken in Populationskategorien* (»thinking in terms of populations«⁴⁶). Die Überlegungen Mayrs entwickeln sich im Kontext der *Neuen Systematik*, die sich von dem alten essenzialistischen Artbegriff löst und an dessen Stelle den biologischen Artbegriff stellt, der genetische, ökologische und geografische Faktoren berücksichtigt (↑Art; Systematik).⁴⁷ Als Ursprünge

des Populationsdenkens und der Abkehr von essenzialistischen Konzepten sieht Mayr einerseits die praktische Kenntnis von Tierzüchtern, die sich der je besonderen Kombination von erblichen Merkmalen in jedem einzelnen Tier ihrer Herde bewusst sind, und andererseits die biologische Systematik, die im 19. Jahrhundert dazu übergeht, nicht allein einzelne »Typen«, sondern »Serien« von geringfügig sich unterscheidenden Individuen als repräsentativ für eine Art zu nehmen. Beide Strömungen laufen bei Darwin zusammen, der damit zu einem der wissenschaftlichen Begründer des Populationsdenkens wird.⁴⁸

Zur Urgeschichte des Populationsdenkens gehört nach Mayr auch die Gegenbewegung zum Essenzialismus, der *Nominalismus*, d.h. die Ansicht, dass allein Individuen reale Einheiten der Natur und Begriffe bloße Namen sind⁴⁹ (Mayr 1991: »the replacement of essentialism by population thinking, which emphasized the uniqueness of the individual and the critical role of individuality in evolution«⁵⁰). Allein von einem individualistischen Standpunkt entsteht allerdings noch kein Populationsdenken; dieses enthält vielmehr den Ansatz, Theorien mit Parametern auf der Ebene von Populationen zu formulieren (Sober 1980: »population thinking involves ignoring individuals: it is holistic, not atomistic«⁵¹). Evolutive Veränderungen werden nicht ausgehend von einer isolierten Betrachtung individueller Merkmale erklärt, sondern in Bezug auf andere Merkmale, d.h. auf Grundlage der *Variation* von Merkmalen innerhalb einer Population (»Variationserklärung«; ↑Selektion). Die Zusammensetzung der Population, d.h. der Kontext eines Individuums und eines Merkmals, wird zu einem entscheidenden Element der Erklärung.

Inwiefern Darwin aber tatsächlich mit der Tradition bricht und bei ihm bereits ein Populationsdenken im modernen Sinne vorliegt, ist umstritten. Das Vorhandensein von Variationen auf der individuellen Ebene wird auch vor Darwin allgemein anerkannt; neu ist allein seine Erklärung für diese Variation nach dem Prinzip der Divergenz (↑Konkurrenz).⁵² Darwin entwirft den Mechanismus der Selektion wesentlich nach Anregung durch Malthus' Prinzip des Überlebenskampfes bei knappen Ressourcen. Er denkt dabei weiterhin in Kategorien des individuellen Vorteils und Überlebens. Er entwickelt daher kein quantitatives Modell der Evolution, und seine Theorie ist allein in der Rückschau, v.a. aus der Perspektive der Synthetischen Theorie, eine statistische Theorie.⁵³ Das Populationsdenken Darwins manifestiert sich nicht wie die populationsgenetischen Ansätze des 20. Jahrhunderts in einer statistischen oder probabilistischen

Grundlage der Theorie, sondern allein in dem methodischen Ansatz, komplexe Phänomene wie Anpassung, Artbildung und Aussterben von Arten auf der Ebene von Populationen zu beschreiben und als Ergebnis von (aggregierten) Effekten des differenziellen Überlebens und Fortpflanzens auf der Ebene von Individuen zu erklären.⁵⁴ Die spätere, durch Galtons statistische Theorie der Vererbung begründete und in der Synthetischen Theorie der Evolution ausgebaute populationstheoretische Betrachtung der Selektion hat dagegen einen wahrscheinlichkeitstheoretischen Ausgangspunkt: Die Fitness wird über die Wahrscheinlichkeit des Überlebens und der Fortpflanzung von Individuen eines bestimmten Typs definiert. Ein Vorläufer dieses Denkens im 19. Jahrhundert ist weniger Darwin (und auch nicht Malthus) als vielmehr A. Quetelet mit seinem Konzept eines »durchschnittlichen Menschen« (»l'homme moyen«), der eine rein statistische Größe ist. Quetelet weist ausdrücklich darauf hin, dass es auf der Populationsebene Phänomene und Muster geben kann, die von der individuellen Ebene aus unsichtbar sind.⁵⁵

Ein Denken nicht in Typen, sondern in Populationen ist auch in den Vererbungsversuchen und deren Interpretation durch G. Mendel enthalten.⁵⁶ Mendel untersucht nicht allein einzelne Individuen in ihren Merkmalen, sondern die Verteilung der Merkmale über eine große Anzahl von Individuen. Damit wird die Gruppe von Individuen einer Generation, in der eine Verteilung von Merkmalen vorliegt und durch die Interaktion der Individuen eine Neuverteilung für die nächste Generation verursacht wird, zur entscheidenden Einheit der Forschung (↑Vererbung).

Mitte des 20. Jahrhunderts ist das Populationsdenken in der Biologie fest verankert. Selbst solche Autoren, die typologisch-morphologischen Vorstellungen zuneigen, erkennen an, dass der Populationsbegriff für die Erklärung von Evolutionsprozessen entscheidend ist. So bezeichnet der Paläontologe O.H. Schindewolf 1969 Populationen als »den Hort der Entwicklung«, weil »aus ihnen Rassen und Arten, wahrscheinlich aber auch die Gruppen höheren Ranges, die Gattungen, Familien, Ordnungen usw. hervorgehen«.⁵⁷

Andererseits ist zu beachten, dass bei aller Beachtung des Populationsdenkens für eine Analyse evolutionärer Prozesse es doch das Individuum mit seinen Eigenschaften ist, um das es auch in evolutionären Erklärungen geht. Die basale Einheit der Organisation bleibt für die Biologie das Individuum, und von ihr haben daher auch Erklärungen von Anpassungen auszugehen (Walsh 2000: »For the purpose of explaining the tendency of life to exhibit ›marvellous

adaptations‹ the basic unit of organisation should not be seen as the population but the individual. Individual thinking – not population thinking – is crucial to any understanding of adaptation«⁵⁸).

Die statistische Methode in der Biologie

Als eigentlicher Begründer der statistischen Methode in der Biologie gilt Darwins Vetter F. Galton.⁵⁹ Galton begründet seinen Begriff der Population (»population«) nicht geografisch, sondern genealogisch im Rahmen einer Vererbungswissenschaft (»science of heredity«).⁶⁰ Er führt Untersuchungen über die Verteilung von kontinuierlich variierenden Merkmalen in menschlichen Populationen durch. Daraus entwickelt Galton zwei fundamentale Gesetze der Vererbung. Das erste Gesetz, das sogenannte *Regressionsgesetz*, behauptet das allmähliche Verschwinden von neu auftretenden Varianten in einer Population, bis der ursprüngliche Typus wieder erreicht wird. Nach dem zweiten Gesetz, dem *Gesetz des Ahnenerbes*, vermindert sich die Ausprägung eines Merkmals bei der Weitergabe von einer Generation zur nächsten.⁶¹ Die statistischen Untersuchungen zur Verteilung von Merkmalen in Populationen führt an der Jahrhundertwende zur Begründung der Lehre der Biometrie.

Der Ausdruck *Biometrie* tritt vereinzelt schon in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in verschiedenen Bedeutungen auf. 1821 verwendet F.F. Runge das Wort, um damit einen Teil der Botanik (»Phytologie) zu bezeichnen: Die »Biologie« der Pflanzen (»Phyto-Biologie, Lebenslehre des Pflanzenreichs«⁶²) gliedert sich nach Runge in drei Teile: (1) die »Phyto-Bioskopie«, in der es um »die Lebensäußerungen der Pflanzen, wie sie sich in der Erscheinung den Sinnen darstellen« geht, (2) die »Phyto-Biogenie«, die sich mit der »Genesis« des Pflanzenlebens beschäftigt⁶³, und (3) die »Phyto-Biometrie«, als »Mathematischer Theil« der Biologie, in dem alles »in dem mathematischen Formalgewande« dargestellt ist⁶⁴. In dieser Bedeutung, die von einer statistischen Betrachtung noch weit entfernt ist und der späteren Bedeutung nur insofern nahe kommt, als es um eine Anwendung der Mathematik auf die Biologie geht, setzt sich der Ausdruck aber zunächst nicht durch. Vielmehr ist in den 1820er und 30er Jahren eine auf das Leben des Menschen bezogene Gesundheitslehre die dominante Bedeutung. T. Thon beschreibt diese 1825 als »Lebens-Meß und Rechenkunst« oder »die Kunst, durch Eintheilung und Benutzung der Zeit das menschliche Wohlbefinden zu begründen«.⁶⁵ Er schließt dabei an M.-A. Jullien an, der 1824 einen *Biometer* (»Biomètre«) entwickelt, eine Art Instrument zur Messung des Lebens (»sorte d'instrument

pour mesurer la vie«), das durch die Ermöglichung einer effektiven Zeiteinteilung ein erhöhtes Lebensglück bereiten soll.⁶⁶ Unter Verweis auf die Arbeiten Julliens und Thons erscheint der Ausdruck in vielen zeitgenössischen Enzyklopädiën.⁶⁷ In einem allgemeineren Sinn entwirft W. Whewell in einem Brief aus dem Jahr 1831 eine Lehre von der Messung der Lebensdauer und -erwartung und bezeichnet diese mit dem Ausdruck »Biometrie« (»biometry«).⁶⁸ Unter Bezug auf die ältere Bedeutung ist der Ausdruck »Biometrie« im 19. Jahrhundert verbreitet (Kaltschmidt 1870: »Lebensberechnungskunst«⁶⁹) und wird in den 1890er Jahren auch ins Englische übernommen (Wright 1890: »Measure of vitality«⁷⁰; Köröse 1891: »the science of measuring the duration of human life«⁷¹).

Zu einer eigenständigen Wissenschaft entwickelt sich die Biometrie erst am Beginn des 20. Jahrhunderts. Der programmatische Startpunkt ist die Gründung der Zeitschrift »Biometrika« im Jahr 1901. Galton betont in einem der ersten Beiträge für die neue Zeitschrift besonders den Wert der Biometrie für die Analyse von Evolutionsprozessen (»The primary object of Biometry is to afford material that shall be exact enough for the discovery of incipient changes in evolution which are too small to be otherwise apparent«).⁷² Der Hauptvertreter dieser Richtung wird K. Pearson, der die Biometrie mit der »statistischen Methode« in Verbindung bringt und den Wert dieser Methode darin sieht, dass die Evolution selbst ein statistischer Prozess ist: »the whole problem of evolution is a problem in vital statistics – a problem of longevity, of fertility, of health, and of disease«.⁷³ – Im deutschsprachigen Raum läuft die Lehre der biostatistischen Untersuchungen einer Bevölkerung in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts unter der Bezeichnung *Biostatik* (Niemann 1817)⁷⁴; dieser Ausdruck wird aber später (seit Haeckel) weitgehend mit der ↑Morphologie identifiziert.

Am Ende des 19. Jahrhunderts betrifft eine der Hauptfragen der Populationsgenetik die Kontinuität der in der Natur auftretenden Variationen. Während Darwin auf der einen Seite von kontinuierlich variierenden Merkmalen ausgeht, ist Galton der Überzeugung, dass die Variationen sprunghafter Natur sein müssen, d.h. diskontinuierlich auftreten, weil andernfalls nach seinem Regressionsgesetz keine nachhaltige Veränderung der Population möglich wird (↑Mutation). In der späteren Diskussion stehen sich die »Biometriker« W.F.R. Weldon und K. Pearson⁷⁵ als Anhänger Darwins und W. Bateson⁷⁶ als Vertreter einer Theorie der sprunghaften Variation gegenüber.⁷⁷ Als Beleg für seine Auffassung interpretiert Bateson

die umfangreichen Untersuchungen von H. de Vries über die erblichen Veränderungen bei Nachtkerzen (*Oenothera*).⁷⁸ Aufgelöst wird diese Kontroverse erst durch die Integration der mendelschen Gesetze in die Populationsgenetik um die Jahrhundertwende und die Formulierung des aus ihnen ableitbaren Hardy-Weinberg-Gesetzes.

Das Hardy-Weinberg-Gesetz

Das **Hardy-Weinberg-Gesetz** – diese Bezeichnung führt C. Stern 1943 ein⁷⁹ – wird 1908 unabhängig von G.H. Hardy⁸⁰ und W. Weinberg⁸¹ aufgestellt und zeigt, dass die genetische Variabilität in einer Population konstant sein kann, ohne durch mischende Vererbung ausgedünnt zu werden. Nach diesem »Gesetz« kommt es in einer Population von Organismen zu keiner Änderung der relativen Häufigkeit eines Allels, wenn in dieser Population keine neuen Allele entstehen (durch Mutation oder Migration) oder verloren gehen (z.B. durch Drift in kleinen Populationen), keine Allele gegenüber anderen bevorzugt sind (durch Selektion) und alle Organismen sich mit gleicher Wahrscheinlichkeit mit anderen Organismen zur Fortpflanzung paaren können (Panmixie). Kurz: In einer großen Population, in der Zufalls Paarung vorliegt und in der keine Veränderung der Genfrequenzen durch Migration, Mutation oder Selektion erfolgt, verschieben sich die relativen Häufigkeiten der Allele nicht (vgl. Abb. 419). So trivial und aus einfachsten mathematischen Annahmen folgend dieses Gesetz auch sein mag, es lassen sich aus ihm doch bemerkenswerte Folgerungen ziehen, z.B. dass in einer Population, die sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befindet, nicht mehr als die Hälfte der Organismen heterozygot in Bezug auf das betreffende Merkmal sein kann. Auf der Grundlage dieses Prinzips kann auch die Wirksamkeit der Selektion in einer Population gezeigt werden, ohne dass eine sprunghafte Variation der Merkmale angenommen werden muss (↑Selektion).

Das Hardy-Weinberg-Gesetz kann auf verschiedene einfache Formeln gebracht werden. Eine davon lautet: Vererbung allein führt zu keiner Veränderung der Genfrequenzen in einer Population.⁸² In gewisser Weise entspricht das Gesetz Newtons erstem Axiom der Mechanik, dem zufolge ein Körper in Ruhe oder in geradlinig-gleichförmiger Bewegung bleibt, wenn keine Kräfte auf ihn wirken. Das Hardy-Weinberg-Gesetz beschreibt dazu analog eine Population von Organismen, die keiner Evolution unterliegt, in der also keine Mutation, Drift (einschließlich Migration) und Selektion auftritt.⁸³ Im Prinzip lässt sich das Hardy-Weinberg-Gesetz allein aus Mendels erstem

Gesetz der Vererbung herleiten. Denn dieses macht Aussagen über die Verteilung der Merkmale nach dem normalen Verlauf der Meiose bei diploiden Organismen und lautet: Jedes der beiden Allele eines Genorts hat eine Wahrscheinlichkeit von 50%, dasjenige Allel zu sein, das von einem bestimmten Gameten getragen wird.⁸⁴

Wegen seiner weiten Gültigkeit wird das Hardy-Weinberg-Gesetz von einigen Autoren als quasi apriorisch für die Biologie angesehen. So ist R. Munson 1975 der Auffassung, das Gesetz gelte für alle Lebensformen, die sich über die Weitergabe von genetischem Material fortpflanzen und sei ohne Einschränkungen gültig (»Neither implicitly nor explicitly does it contain spatio-temporal restrictions«).⁸⁵ Tatsächlich hat das Gesetz aber eine empirische Grundlage und hängt allein an der Gültigkeit von Mendels erstem Gesetz: Würden die Gameten nicht gemäß Mendels erstem Gesetz gebildet, dann wäre das Gesetz falsch.⁸⁶ Weder Mendels Gesetz, noch das Hardy-Weinberg-Gesetz sind aber Gesetze der Natur. Der normale meiotische Mechanismus, dessen Effekt das mendelsche Gesetz und als Folge davon das Hardy-Weinberg-Gesetz beschreibt, sind selbst ein Merkmal, das genetisch fixiert ist und einem evolutiven Wandel unterliegen kann.⁸⁷ Wird das Hardy-Weinberg-Gesetz also als grundlegend für die Evolutionstheorie angesehen, dann wird sich die Theorie mit einem Wandel des Gesetzes selbst wandeln: »Evolutionary theory may change as a result of evolutionary change« (Beatty 1981).⁸⁸ Tatsächlich sind regelmäßige Ausnahmen zu Mendels erstem Gesetz bekannt, z.B. Fälle von ausbleibender Trennung der homologen Chromosomen bei der Meiose (»Nondisjunktion«) oder Gene, die die Weitergabe der eigenen Chromosomen bei der Meiose erhöhen (»Segregationsverzerrung«: »meiotic drive«).

»Population« in der Ökologie

Parallel zur Genetik und Evolutionstheorie findet der Populationsbegriff an der Wende zum 20. Jahrhundert auch Eingang in die Ökologie. Zwischen 1910 und 1940 wird der Populationsbegriff in der Ökologie aber nur unregelmäßig verwendet. Selbst einige Ökologen, die von dem Gegenstand handeln, verwenden den Ausdruck nicht, darunter in Deutschland z.B. A. Thienemann und K. Friederichs, die Mitbegründer der Ökologie (sie verwenden stattdessen u.a. den weiteren und unschärferen Begriff der *Lebenseinheiten*⁸⁹). Häufig wird der Begriff allein in quantitativen Zusammenhängen gebraucht, nicht aber, wenn lokale Gruppen von Individuen einer Art qualitativ beschrieben werden.

Suppose that Aa is a pair of Mendelian characters, A being dominant, and that in any given generation the numbers of pure dominants (AA), heterozygotes (Aa), and pure recessives (aa) are as $p : 2q : r$. Finally, suppose that the numbers are fairly large, so that the mating may be regarded as random, that the sexes are evenly distributed among the three varieties, and that all are equally fertile. A little mathematics of the multiplication-table type is enough to show that in the next generation the numbers will be as

$$(p + q)^2 : 2(p + q)(q + r) : (q + r)^2,$$

or as $p_1 : 2q_1 : r_1$, say.

Abb. 419. Formulierung des Hardy-Weinberg-Gesetzes durch Hardy (aus Hardy, G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49-50: 49).

Empirische Daten zur quantitativen Bestimmung der räumlichen Dichte und Verteilung von Populationen werden in großem Umfang seit dem Ende des 19. Jahrhunderts gewonnen. In methodischer Hinsicht führend sind dabei anfangs Studien zu marinem Plankton und zu Populationen von Organismen, die auf dem Meeresboden leben (↑Biozönose).⁹⁰ Frühe Studien zur Altersstruktur und Wachstumsrate von Populationen werden v.a. für Fische durchgeführt, weil bei ihnen eine Altersbestimmung einfach durchführbar ist.⁹¹ In die Botanik führen R. Pound und F. Clements 1898 eine Methode zur Bestimmung der Populationsdichte auf definierten Planquadraten ein.⁹²

Populationswachstum

Die Untersuchungen von Populationen können sich darin unterscheiden, ob sie die Mitglieder einer Population als gleichartig oder als verschieden betrachten. Im ersten Fall ist es v.a. die räumliche Verteilung und die zeitliche Entwicklung der Population, die den Gegenstand der Analyse bildet. Die räumliche Verteilung einer Population betrifft ihre Untergliederung in Subpopulationen, die mehr oder weniger voneinander isoliert sind (s.u.: »Metapopulation«). Die Untergliederung hat bedeutende Folgen sowohl für die Bedingungen der ↑Konkurrenz und ↑Koexistenz von Arten als auch für Aspekte des Naturschutzes.

Die zeitliche Entwicklung der Populationsgröße kann in einfachen mathematischen Modellen beschrieben werden. Eine konstante und stabile Populationsgröße kann grundsätzlich nur erreicht werden, wenn der Tendenz zur exponentiellen Vermehrung, die dem wiederholten Fortpflanzungsprozess eigen ist, dichteabhängige Faktoren der Begrenzung der Vermehrung entgegen wirken. Mathematische Über-

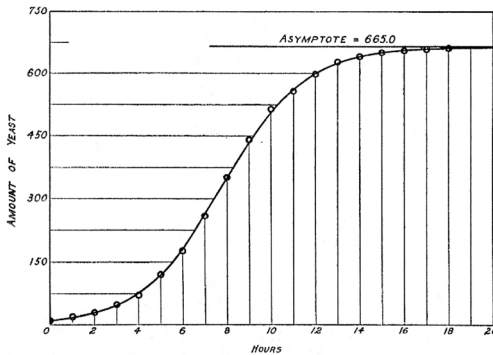


Abb. 420. Logistische Wachstumskurve einer Population von Hefe (aus Pearl, R. (1927). *The growth of populations. Quart. Rev. Biol.* 2, 532-548: 534).

legungen zum Wachstum von Populationen stellt P.-F. Verhulst seit Ende der 1830er Jahre an.⁹³ Er entwickelt dabei eine einfache Formel zur Modellierung des Populationswachstums, deren grafische Repräsentation in Form einer S-förmigen Kurve er 1845 *logistische Kurve* nennt (»logistique«).⁹⁴ Diese statistische Beschreibung des Populationswachstums wird bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts kaum rezipiert und wiederholt entdeckt.⁹⁵ Erst die 1920 unabhängig von Verhulst erfolgende Beschreibung der logistischen Kurve durch R. Pearl und C.J. Reed erzielt eine nachhaltige wissenschaftliche Verankerung (vgl. Abb. 420).⁹⁶

Nach dem Modell der logistischen Kurve wird das Wachstum einer Population von einem Faktor begrenzt, der im Quadrat mit der Populationsgröße wächst; mathematisch ausgedrückt, ergibt sich für die Änderung der Populationsgröße N mit der Zeit t : $dN/dt = rN(1-N/K)$. Bei geringer Populationsgröße wächst die Population proportional zu dem konstanten Wachstumsfaktor r exponentiell; erreicht sie den ebenfalls konstanten Wert K , die sogenannte Umweltkapazität, dann wird das Wachstum Null und die Populationsgröße bleibt auf einem konstanten Wert. Wegen der Zunahme des begrenzenden Faktors bei wachsender Populationsgröße liegt eine *dichteabhängige Kontrolle* vor.

Die einfachste realistische Interpretation erfährt der dichteabhängige Kontrollfaktor durch die Annahme von Konkurrenz um Ressourcen, wie z.B. Nahrung unter den Mitgliedern der Population. Mit zunehmender Populationsgröße steigt die Konkurrenz aufgrund des knapper werdenden Nahrungsangebots, bis die Nahrung vollständig von den vorhandenen Individuen aufgebraucht wird, so dass jedes weitere Individuum nur überleben kann, wenn ein anderes stirbt oder abwandert (↑Gleichgewicht).

Die Parameter der logistischen Kurve werden seit den 1960er Jahren dazu genutzt, zwei verschiedene Strategien der Umweltnutzung von Ressourcen zu beschreiben (↑Lebensgeschichte: r-/K-Strategie).

Eine Modifikation erfährt die logistische Wachstumskurve in den späten 1920er Jahren durch W.C. Allee. Er stellt fest, dass die Reproduktionsrate abnimmt, wenn die Populationsgröße unter einen bestimmten kritischen Wert fällt (»Allee-Effekt«). Erst oberhalb dieses kritischen Wertes verläuft das Populationswachstum gemäß der logistischen Kurve. Eine Erklärung für dieses Phänomen wird in Reproduktionshemmnissen bei geringer Populationsdichte gesehen (z.B. der Schwierigkeit, einen Fortpflanzungspartner zu finden).⁹⁷

Die allgemeine Anerkennung der logistischen Wachstumskurve wird nicht allein auf sachliche Gründe, sondern v.a. auch auf psychologische und soziologische Faktoren zurückgeführt, u.a. auf die regelrechte Kampagne, die R. Pearl zu ihrer Etablierung durchführt.⁹⁸

Realismus und Heuristik der Populationsmodelle

Allgemein anerkannt ist in der Diskussion um die mathematischen Modelle zum Populationswachstum, dass die einfachen mathematischen Modelle des Populationswachstums keine realen Populationen beschreiben können.⁹⁹ Das wesentliche Argument gegen diese Modelle besteht in dem Hinweis, dass das Wachstum jeder Population von sehr vielen Faktoren bestimmt werde, die nicht in einem einfachen Modell Berücksichtigung finden könnten. Pearl und Reed betrachten das der logistischen Kurve zugrunde liegende mathematische Modell daher auch nicht als das Ergebnis einer empirischen Beobachtung, sondern als ein *Gesetz* des Populationswachstums. Ihr Modell wird in den meisten theoretischen und empirischen Untersuchungen auch weniger als ein empirisches Faktum, denn als heuristisch wertvoller Ausgangspunkt für komplexere, zusätzliche Faktoren berücksichtigende Modelle verwendet. Das Modell der logistischen Kurve kann auf diese Weise einerseits dazu beitragen, die allgemeinen kausalen Faktoren des Populationswachstums zu bestimmen, und es können auf der anderen Seite Abweichungen von dem Verlauf der logistischen Kurve helfen, die spezifischen Faktoren im Wachstum konkreter Populationen zu ermitteln.¹⁰⁰

Eine konsequente Anwendung zur Erklärung des Populationswachstums als Ergebnis der Interaktion von Organismen einer und verschiedener Arten erfährt das Modell des logistischen Wachstums durch G.F. Gause zu Beginn der 1930er Jahre. Nach Gause

ist die logistische Kurve allein der quantitative Ausdruck des »Kampfes ums Dasein« von konkurrierenden Individuen.¹⁰¹ Die Konkurrenz um Ressourcen stellt nach Gause einen limitierenden Faktor dar, der bei zunehmender Populationsgröße zunimmt und damit die Population auf einen Gleichgewichtswert einstellt. Das Wachstum von Populationen verschiedener Arten, die eine gemeinsame Ressource nutzen, untersucht Gause im Labor (↑Konkurrenz; Koexistenz) und beschreibt es mithilfe der gleichen gekoppelten Differenzialgleichungen, die von V. Volterra 1926 für ein Räuber- und Beutesystem entwickelt wurden (s.u.).¹⁰² A. Lotka zeigt wenig später, dass diese Gleichungen Volterras eine einfache Erweiterung des Modells der logistischen Kurve darstellen.¹⁰³ Die Untersuchungen Gausens zum Wachstum von Populationen interagierender Organismen im Labor sind von ihm als eine experimentelle »Überprüfung« des mathematischen Modells gedacht. Weil sie aber doch nicht mehr zeigen als bekannt ist, nämlich dass es einen Effekt von Konkurrenz und Räubereinfluss gibt, beschreibt G.E. Hutchinson die Laborpopulationen Gausens später als »analoge Computer«, in denen die Organismen die beweglichen Teile bilden und die (wenn auch ungenaue) numerische Lösungen für die mathematischen Gleichungen liefern.¹⁰⁴ Gausens Vertrauen in die richtige Modellierung der Einflussgrößen von natürlichen Populationen wird durch die häufig fehlende Übereinstimmung von mathematischer und »natürlicher« Lösung der Gleichungen in der Folge häufig erschüttert.

Populationswellen

In einer Diskussion des allgemeinen Gleichgewichts der Natur (»balance of Nature«) argumentiert S.A. Forbes 1880 für die theoretische Notwendigkeit von periodischen Schwankungen (»oscillations«) in den Populationsgrößen einer jeden Art: Für jede Art gebe es eine oberste durchschnittliche Populationsgröße, die durch ihre Versorgung mit Nahrung begrenzt sei. Jedes Überschreiten dieser Durchschnittsgröße führe unweigerlich zu einem Populationsrückgang, jede Unterschreitung aber zu einem Populationswachstum. Weil die obere durchschnittliche Populationsgröße nicht eingehalten werden könne, seien Oszillationen der Populationsgröße die Folge (»innumerable small oscillations, due to imperfect adjustments«).¹⁰⁵ Forbes diskutiert diese Oszillationen auch als Ergebnis der Interaktion von zwei Arten, einer Wirts- und einer Parasitenart. Auf einen Überschuss an Parasiten folge hier immer ein Rückgang der Wirtspopulation, bis nur noch wenige Wirte befallen seien und sich zuerst die Wirtspopulation und dann die Parasiten-

population wieder erhole: »the excessive rate of increase of the parasite will keep up an oscillation of numbers in both parasite and host, which will cross and recross a certain average line«¹⁰⁶. Forbes schließt daraus auch, dass ein spezialisierter Parasit nicht in der Lage ist, seine Wirtsart auszurotten. Außerdem meint Forbes aus diesen Beobachtungen schließen zu können, dass die Größe einer Population nicht durch organische (Feinde), sondern durch anorganische Faktoren (Boden, Klima etc.) bestimmt werde.

Empirische Nachweise zu den periodischen Fluktuationen in den Populationsgrößen erfolgen in den 1920er Jahren anhand der Felle, die von der Hudson Bay Company gehandelt werden. Die Daten zeigen für Füchse und Luchse eine etwa 10-jährige Periodik, die mit den Populationszyklen der Kaninchen in Korrelation gebracht werden kann (↑Gleichgewicht: Abb. 203).¹⁰⁷

Neben den theoretischen Studien stehen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts intensive empirische Untersuchungen der Variabilität in natürlichen Populationen. Die russische Schule um S.S. Četverikov nimmt Wildpopulationen von *Drosophila* zu ihrem Gegenstand und stellt fest, dass in diesen Populationen eine ausreichende Variation vorliegt, so dass eine wirksame Selektion daran angreifen kann. Četverikov betont besonders die mögliche Wechselwirkung zwischen Genen (mit dem Konzept des »genotypischen Milieus«; ↑Umwelt) und deren Relevanz für Selektionsprozesse.¹⁰⁸ Die rhythmischen Schwankungen in der Größe einer Population unter natürlichen Bedingungen nennt Četverikov 1905 **Lebenswellen**.¹⁰⁹ Als Terminus entwickelt sich später der Begriff des *Populationszyklus*, der zuerst auf den Menschen (Commons et al. 1922: »Malthusian population cycle«¹¹⁰), später auch auf Tiere angewandt wird (Wright 1926)¹¹¹ (↑Kreislauf). A.N. Sewertzoff spricht 1934 vom *Massenwechsel* und beschreibt die periodischen Fluktuationen in der Populationsdichte als einen Wechsel von »Massenvermehrungen« und »Massenvernichtungen«.¹¹²

Quantitative Darstellung erfahren diese Verhältnisse seit Mitte der 1920er Jahre in mathematischen Modellen zu Parasit-Wirt-Beziehungen und zu Räuber-Beute-Verhältnissen unabhängig voneinander durch A. Lotka¹¹³ und V. Volterra¹¹⁴. Sie beschreiben das Wachstum von Populationen von miteinander interagierenden Organismen als gekoppelte Differenzialgleichungen, wobei sie von der logistischen Wachstumskurve als Modell des Populationswachstums für eine einzelne Art ausgehen. Beide Autoren entwickeln ihre Modelle in Anlehnung an die mathematische Beschreibung physikalischer und

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Rate of growth} \\ \text{of the first species} \\ \text{in a mixed} \\ \text{population} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Potential in-} \\ \text{crease of the} \\ \text{population of} \\ \text{the first species} \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} \text{Degree of reali-} \\ \text{zation of the po-} \\ \text{tential increase.} \\ \text{Depends on the} \\ \text{number of still} \\ \text{vacant places.} \end{array} \right\} \dots (11)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Rate of growth} \\ \text{of the second} \\ \text{species in a} \\ \text{mixed popula-} \\ \text{tion} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Potential in-} \\ \text{crease of the} \\ \text{population of} \\ \text{the second spe-} \\ \text{cies} \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} \text{Degree of reali-} \\ \text{zation of the po-} \\ \text{tential increase.} \\ \text{Depends on the} \\ \text{number of still} \\ \text{vacant places.} \end{array} \right\}$$

Translating this into mathematical language we have:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = b_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} = b_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2} \end{array} \right\} \dots \dots \dots (12)$$

Abb. 421. Die Lotka-Volterra-Gleichungen in der Darstellung G.F. Gause's. Oben eine Erläuterung der Gleichungen in Worten, unten die mathematische Darstellung. Die Wachstumsrate einer Population (dN/dt) ist bestimmt durch das Produkt aus dem potenziellen Wachstum ($b_1 N_1$) und dem Grad von dessen Realisierung, der von der maximalen Populationsgröße, d.h. der Kapazität der Umwelt (K_1) und der Größe der beiden Populationen (N_1, N_2) abhängt ($(K_1 - (N_1 + \alpha N_2))/K_1$), wobei der Parameter α den Konkurrenzinfluss der Art 2 auf die Art 1 angibt («coefficient of the struggle for existence») (aus Gause, G.F. (1934). *The Struggle for Existence*: 47).

chemischer Phänomene (z.B. von Reaktionsgleichungen). In der Darstellung Lotkas stehen die Gleichungen darüber hinaus in Verbindung mit Analysen zu dem Energiefluss und der Energietransformation in biologischen Systemen. Wegen der Allgemeinheit seines Ansatzes, der nicht auf biologische Systeme beschränkt sein muss, sieht Lotka seine mathematischen Analysen von Populationen insgesamt eher als Beitrag zur Physik als zur Biologie.¹¹⁵

Später wird die mathematische Darstellung als **Lotka-Volterra-Gleichungen** (Whittaker 1941: »Lotka-Volterra equations«¹¹⁶) oder **Lotka-Volterra-Modell** (Utida 1955: »Lotka-Volterra model«¹¹⁷) bezeichnet. Das Modell wird zur Beschreibung eines Räuber-Beute-Systems oder eines Systeme konkurrierender Organismen verschiedener Arten viel verwendet, aber auch genauso oft als unrealistisch kritisiert. Anlass zur Kritik bieten v.a. die vereinfachenden Annahmen des Modells (↑Koexistenz).¹¹⁸ Wichtige einschränkende Voraussetzungen sind z.B. die räumliche Homogenität der Populationen und die sofortige Wirkung der Änderung einer Populationsgröße auf die andere. Um eine größere Realitätsnähe zu erreichen, werden daher Modifikationen des Modells vorgeschlagen, angefangen mit G.E. Hutchinsons Einfügung einer Zeitverzögerung in die

logistischen Gleichungen, durch die statt monotoner Annäherungen an den Gleichgewichtswert gedämpfte Oszillationen in der Populationsgröße entstehen.¹¹⁹ Im Anschluss an diese mathematischen Modelle wird den Räubern eine wichtigere Rolle in der Kontrolle der Populationsgrößen ihrer Beute zugeschrieben als den abiotischen Faktoren und der Nahrungsversorgung der Beute.¹²⁰

Gleichgewicht: Regulation von Populationen

Aus klassischer Sicht besteht das Gleichgewicht einer Population darin, dass die Population eine konstante und stabile Größe, d.h. Anzahl von Mitgliedern, aufweist. Die Konstanz kann über populationseigene Mechanismen gewährleistet werden oder sie ergibt sich als Resultat der Interaktion mit Populationen, die sich aus Organismen anderer Arten zusammensetzen. In jedem Fall beruht die Konstanz der Populationsgröße auf der Ausgewogenheit von Geburten und Zuwanderungen auf der einen Seite gegenüber Todesfällen und Abwanderungen auf der anderen Seite.

Der Mechanismus, der den Populationsdynamiken nach den Lotka-Volterra-Gleichungen zugrundeliegt, ist der einer ↑Regulation: Veränderungen der Populationsgröße einer Art gegenüber dem Gleichgewichtswert werden durch kompensatorische Mechanismen, die über die Populationen der anderen Arten in Kraft treten, ausgeglichen. Die Populationsgrößen bzw. -dichten der Arten stellen also die Regelgröße dieser populationsbiologischen Regulation dar (↑Regulation: Abb. 431).¹²¹ Qualitativ wird diese Regulation auch bereits vor Lotka und Volterra formuliert, etwa von den deutschen Ökologen A. Thienemann (1918)¹²² und R. Hesse (1924). Die Fähigkeit zur Regulation wird dabei besonders als ein Kennzeichen von Populationen in Gemeinschaften von Organismen verschiedener Arten gesehen (also in Lebensgemeinschaften oder ↑Biozönosen). So charakterisiert Hesse eine Lebensgemeinschaft über ihre Leistung der Regulation: »Die Glieder der Biocönose sind voneinander abhängig und werden durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält und um einen Mittelzustand schwankt.«¹²³

Vom Mechanismus der Regulation lassen sich solche Prozesse unterscheiden, die das Niveau festlegen, auf dem eine Population reguliert wird (↑Gleichgewicht). Während die Regulation durch dichteabhängige Einflussgrößen der Populationsgröße bestimmt ist, wird das Niveau der Populationsdichte von dichteunabhängigen Faktoren festgelegt (z.B. durch die absolut zur Verfügung stehende Menge an Nahrung oder abiotische Faktoren wie das Klima).

Populationsbegriff

Aufgrund seiner vielfältigen Verwendung in der Theorie der Biologie wird für den Begriff der Population meist eine nur minimale Definition gegeben: Eine Population wird bestimmt als eine Gruppe von Organismen der gleichen Art, die entweder direkt oder indirekt regelmäßig miteinander interagieren (vgl. Tab. 232).¹²⁴ Die Art der Interaktion ist dabei nicht genau festgelegt. Eine häufige Interaktionsform, auf deren Grundlage eine Population sich bilden und erhalten kann, ist die geschlechtliche Fortpflanzung. Eine Fortpflanzungspopulation ist dann eine Gruppe von Organismen, deren Mitglieder miteinander (z.B. paarweise) Nachkommen zeugen. Die Fortpflanzung der Organismen schließt die Momente der Vererbung und Variation ein, so dass sich auf der Ebene der Population der für die Biologie zentrale Prozess der Evolution entfaltet.

Populationen müssen aber nicht als Fortpflanzungsgemeinschaften definiert werden. Eine andere Form der Interaktion, die der Abgrenzung von Populationen zugrundeliegen kann, ist die Konkurrenz um (Nahrungs-)Ressourcen. Um den Populationsbegriff möglichst allgemein zu bestimmen, so dass er auch auf asexuelle Organismen Anwendung finden kann, ist es sinnvoll, ihn auf selektionstheoretischer Grundlage ausgehend vom Mechanismus der Selektion, der differenziellen Reproduktion, zu definieren: Eine Population ist eine Menge von Selektionseinheiten, die den gleichen Selektionsbedingungen unterliegen¹²⁵ und im Verhältnis der Konkurrenz zueinander stehen, bei denen also die Fitnesszunahme der Einheiten eines Typs mit einer Fitnessabnahme der Einheiten der anderen Typen einhergeht.

Vier Elemente können als die wesentlichen Bestimmungsstücke oder Komponenten des Populationsbegriffs gelten: (1) Homogenität der Organismen einer Gruppe (Mitglieder einer Art), (2) Fähigkeit der Kreuzung untereinander, (3) lokale Koexistenz, (4) Panmixie in der Gruppe.¹²⁶

Biopopulation

Mit dem Ziel das spezifisch Biologische des Populationskonzepts – die Verbindung einer lokalen Gruppe von Organismen durch reproduktive Interaktion – zu betonen und den Begriff von dem allgemeinen Ausdruck abzugrenzen, wie er in Physik und Chemie im Sinne von ›Ansammlung‹ verwendet wird, führt M. Bunge 1979 den Terminus **Biopopulation** ein.¹²⁷ Beiläufig und nicht in terminologischer Absicht wird der Ausdruck bereits seit Mitte des 20. Jahrhunderts verwendet (Anonymus 1940: »bio-population survey« als Übersetzung von »bevölkerungsbiologische

»A Mendelian population is a reproductive community of sexual and cross-fertilizing individuals which share in a common gene pool« (Dobzhansky 1950, 405).

»In sexually reproducing organisms [...] a population may be defined as a group of individuals among which a larger or smaller amount of interbreeding and gene exchange can occur« (Stebbins 1950, 38).

»[A] group of individual organisms standing in certain relations to each other [...]. Populations as the units of evolution« (Goudge 1961, 26).

»[A]ny group of individuals considered together at any one time because of features they have in common« (Davis & Heywood 1963, 353).

»A population of a certain species is a group of individuals of this species, which possess certain quantitative properties, and which is separated from other groups of this species by discontinuities in the frequencies of interactions, the magnitude of these discontinuities being dependent on the nature of the group, and hence on the problem chosen for study« (Bakker 1964, 189).

»A population is defined here as a reproducing group of individuals of one species, living in a certain area or volume« (Sladen & Bang 1969, 13).

»[G]roup of individuals of a single species« (Krebs 1972, 637).

»A population is one or more individuals of the same species co-occurring in time and space« (McNaughton & Wolf 1973, 5).

»Population – a group of coevolutionary interacting demes or non-outcrossing organisms, which due to a common descent are genetically similar enough to be considered conspecific, yet do not interbreed sufficiently to be a panmictic unit [i.e., a deme]« (MacMahon et al. 1978, 704).

»A concrete aggregate, or else system, of organisms is a biopopulation if, and only if, it is composed of the same biospecies (i.e., iff its composition is unispecific)« (Mahner & Bunge 1997, 154).

Tab. 232. Definitionen des Populationsbegriffs.

Erhebung«¹²⁸; Horne 1970: »As the biopopulation grows, the concentration of [...] nutrients in the water will be diminished«¹²⁹; »The biopopulation of micro-organisms is the food basis of larger organisms«¹³⁰).

Grenzen einer Population

Wegen der Vielfalt der möglichen Interaktionen und der häufig nicht genau zu bestimmenden Grenze einer Population, ist der Begriff der Population ein nicht sehr spezifisches Konzept. Bei Organismen einer Art mit einem eng umgrenzten Verbreitungsgebiet und

bei hochmobilen, kosmopolitisch verbreiteten Organismen (z.B. vielen weit wandernden Vögeln oder Meeressäugern, die ein eng umgrenztes Paarungsgebiet haben) können alle Angehörige der Art zu einer Population gezählt werden; diese kann aber auch wieder in mehr oder weniger abgegrenzte Teilpopulationen gegliedert werden. Bei anderen Organismen, etwa solchen, die sich asexuell vermehren und opportunistisch viele sich bietende Ressourcen nutzen, lässt sich fragen, ob sie überhaupt einer Population zuzurechnen sind. Es ist also nicht einmal geklärt, ob jeder Organismus Mitglied einer Population ist.

Viele Autoren betonen daher die Vagheit der Grenzen einer Population, und zwar sowohl in räumlicher als auch in zeitlicher Hinsicht.¹³¹ In jedem Fall bildet eine Population (ebenso wie ein Organismus) ein »offenes System«, das durch den Wechsel seiner Elemente, d.h. durch den beständigen Austausch von Individuen über Immigration und Emigration sowie Geburt und Tod gekennzeichnet ist.¹³²

Autonome Untersuchungsebene

Trotz der Vagheit der Grenzen von Populationen bildet die Populationsebene aber eine eigenständige, autonome Untersuchungsebene, auf der es zahlreiche Eigenschaften gibt, die nicht Eigenschaften eines Individuums, sondern allein eines Aggregats von Individuen sind, z.B. das räumliche Verteilungsmuster der Individuen, die Geburts- und Sterberate und die Altersstruktur der Gruppe. Zentrale Phänomene der Biologie werden auf der Populationsebene überhaupt erst beschreib- und analysierbar, darunter die Prozesse der Selektion und Evolution.¹³³

Das Populationskonzept ist also nicht zuletzt deshalb von besonderer theoretischer Bedeutung für die Biologie, weil es in der Evolutionstheorie eine zentrale Stellung einnimmt. Populationen können beschrieben werden als die individuellen Kontinuanten, die sich in der Evolution verändern. Sie bilden also in diesem Sinne die Einheiten der Evolution (Goudge 1961: »populations as the units of evolution«¹³⁴), diejenige Entität, an der sich die evolutive Veränderung vollzieht und auf deren Ebene die Mechanismen, die diese Veränderung verursachen, wirksam sind.

Population als Individuum

In der Regel wird »Population« als ein Konzept verstanden, das auf einer räumlich-geografischen Ebene definiert ist.¹³⁵ Es ist darin vom Begriff einer ↑Art unterschieden, der nach einer verbreiteten Auffassung eine genealogisch (kladistisch) bestimmte Einheit bezeichnet. Zu einer Population gehört ein Organismus also durch seine Anwesenheit in einem bestimmten

Areal, zu einer Art dagegen aufgrund seiner Abstammung. Die Population kann er im Laufe seines Lebens wechseln, die Art nicht. Übereinstimmend werden Populationen und Arten meist als sowohl synchron als auch diachron bestehende Einheiten oder ↑Ganzheiten bestimmt – oder sogar als *Individuen* höherer Ordnung (↑Art/Art als Individuum). Von einigen Autoren wird allerdings allein die Population als ein individueller, konkreter Gegenstand mit realen raum-zeitlichen Grenzen verstanden, die Art dagegen als abstrakte Klasse von Gegenständen: »Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve« (Bunge 1981).¹³⁶ Populationen bilden in den Augen vieler Biologen »natürliche materielle Systeme« (Wägele 2001).¹³⁷

Population versus Individuum

Ein inhärentes Problem der mathematischen Populationstheorie besteht in der Vernachlässigung der Variation auf der Ebene der Individuen (im Sinne der Organismen). In den Modellen erfolgt in der Regel keine Berücksichtigung der phänotypischen und genotypischen Vielfalt der Organismen. Sie werden also analog zu den Molekülen eines Gases behandelt und somit ihre jeweilige genetische und phänotypische Einzigartigkeit ausgeblendet. Die Analyse von Populationen folgt damit – in der Begrifflichkeit E. Mayrs – manchmal selbst noch einem »typologischen Denken« und ist noch nicht bei einem »Populationsdenken« angekommen, das der inneren Heterogenität der Populationen Rechnung trägt.¹³⁸ Seit Beginn der 1980er Jahre wird daher (u.a. von A. Łomnicki) gefordert, die Differenzen und Variationen zwischen den Individuen auch in den mathematischen Modellierungen von Populationsphänomenen zu berücksichtigen. Denn auf Strukturierung und Regulation einer Population können die individuellen Unterschiede einen erheblichen Einfluss ausüben.¹³⁹

Die Populationsperspektive ersetzt also keineswegs die Ebene der Individuen; die Ebenen von Population und Individuum sind vielmehr als zwei komplementäre und wechselseitig aufeinander angewiesene Analyseebenen zu verstehen.

Gilmour und Gregor (1939): Neue Terminologie

J.S.L. Gilmour und J.W. Gregor stellen 1939 eine neue Terminologie für die Populationsbiologie zur Diskussion. Nach ihrem Vorschlag soll eine Population, oder in ihren Worten jede Ansammlung von taxonomisch eng verwandten Individuen (»any assemblage of taxonomically closely related individuals«) **Dem** (»deme«) genannt werden. Ein mehr oder weniger isoliertes Dem aus sich untereinander kreu-

zenden Organismen nennen sie **Gamodem**. Ein Dem einer geografisch bestimmten Region soll **Topodem** heißen; und ihre Bezeichnung für ein Dem eines bestimmten ökologischen Habitats ist **Ökodem**.¹⁴⁰

Der Ausdruck »Dem« selbst ist älteren Ursprungs. Er wird seit der Antike auf menschliche Populationen bezogen (griech. »δημος« »Volk«) und von E. Perrier 1881 in die Zoologie eingeführt (»dèmes«), um damit Aggregate von undifferenzierten Zellen oder Einzellern zu bezeichnen, die nach seiner Meinung eine Vorstufe der mehrzelligen Organismen darstellen.¹⁴¹ In dieser Bedeutung etabliert sich der Ausdruck aber nicht.

Auch die von Gilmour und Gregor vorgeschlagene weite Bezeichnung für »Dem« setzt sich im 20. Jahrhundert nicht durch (Mayr 1963: »nothing but a needless synonym of the prior term »population««¹⁴²). Sie wird aber in einer engeren Bedeutung für die lokale Population im Sinne einer Fortpflanzungsgemeinschaft und im Unterschied zu größeren Populationen, wie der Menge der Algen in einem See, verwendet.¹⁴³

Population (Dem) und Metadem

Konzeptionell zu unterscheiden ist der Ausdruck »Population« im Sinne einer lokalen Gruppe von Individuen einer Art, die in regelmäßiger Interaktion miteinander stehen, und »Population« als Gruppe von Organismen, in der diese über Reproduktionsereignisse miteinander verbunden sind und die als Gruppe über Artänderungen hinweg persistiert. Soll »Population« für eine Gruppe von Individuen nur einer Art verwendet werden, wie dies meist der Fall ist, dann erscheint es nicht sinnvoll, die diachron bestehende Einheit oder Gruppe von Individuen, in der ein Artbildungsereignis stattgefunden hat, ebenfalls »Population« zu nennen.

Für diese evolutionstheoretisch elementare Gruppe von Individuen gibt es in der gegenwärtigen Biologie keinen verbreiteten Terminus. Gelegentlich verwen-

Gamodem

eine isolierte Population von untereinander kreuzbaren Individuen (»local inbreeding community«)

Topodem

eine Population innerhalb einer spezifischen geographischen Region

Ökodem

eine Population, die ein bestimmtes ökologisches Habitat besiedelt

Tab. 233. Drei Typen von Populationen (nach Gilmour, J.S.L. & Gregor, J.W. (1939). *Demes: a suggested new terminology. Nature* 144, 333; vgl. auch Gilmour, J.S.L. & Heslop-Harrison, J. (1954). *The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. Genetica* 27, 147-161).

det werden die Ausdrücke *Evolvon* (Edström 1968)¹⁴⁴, *Evolver* (Williams 1989)¹⁴⁵ und *Evolveron* (Reydon 2005)¹⁴⁶ (↑Evolution). Geeignet erscheint auch der Ausdruck **Metadem** (oder »Metademon«, um konsequent die Endung »-on« für Elementareinheiten im Gegensatz zu Ganzheiten zu verwenden; ↑Ganzheit). Der Ausdruck entspricht dem Terminus *Dem* (oder »Demon«) für eine Population zu einem Zeitpunkt und ist parallel gebildet zu *Metamorphon* für die Entität, die über verschiedene Entwicklungsstadien in der Entwicklung eines ↑Individuums persistiert und einem *Morphon* entspricht, d.h. einem Individuum in einer bestimmten Gestalt (z.B. dem adulten Stadium) (vgl. Tab. 234). Monophyletischen Ursprung vorausgesetzt, bilden alle Organismen, die auf der Erde leben und gelebt haben, zusammen ein Metadem. Sollen innerhalb dieses einen umfassenden Metadems kleinere Einheiten unterschieden werden, dann können deren Grenzen allerdings nicht wie die eines Metamorphons objektiv festgelegt werden. Denn im Gegensatz zu einem Organismus in seiner Metamorphose hat ein Metadem keine natürlichen Grenzen: Die zeitliche

		Gestalt im Raum	
		räumlich kohärent (einzelner Körper)	räumlich disparat (mehrere Körper)
Gestalt in der Zeit	Zeitlich konstante Gestalt	<i>Morphon</i> ein Individuum in einem Entwicklungsstadium (z.B. als Imago)	<i>Dem</i> eine Population einer Art
	Sich verändernde Gestalt	<i>Metamorphon</i> ein sich entwickelndes Individuum (z.B. mit den Stadien Ei, Larve, Imago)	<i>Metadem</i> eine Gruppe von Organismen, in der Prozesse der Artbildung stattfinden

Tab. 234. Kreuzklassifikation von vier Typen von Kontinuanten, die über die Zeit persistieren.

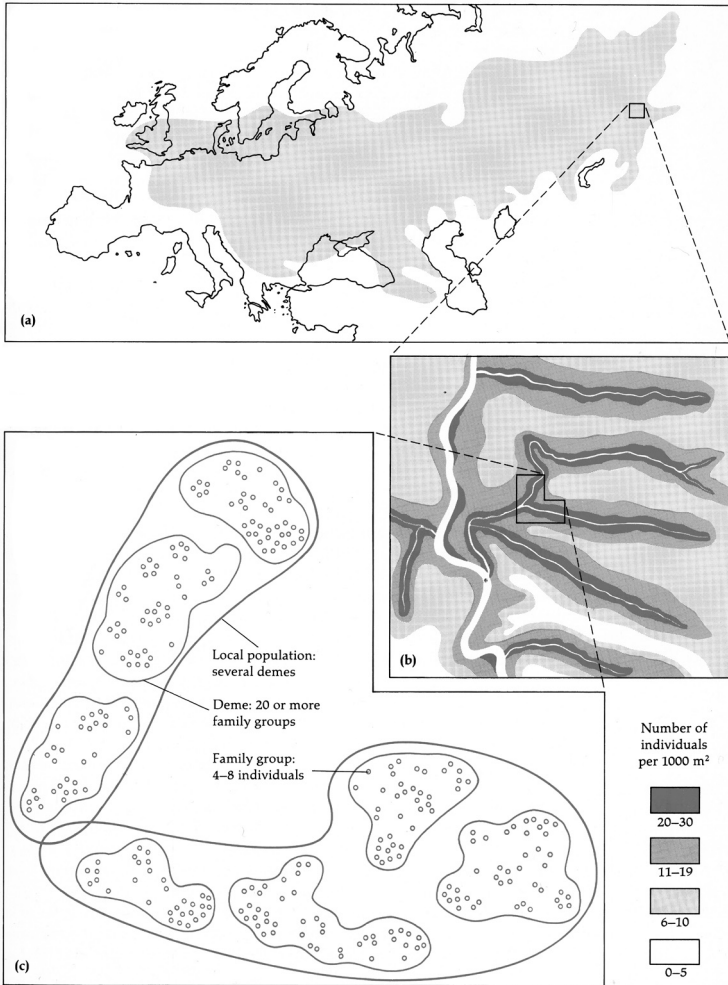


Abb. 422. Geografische Verbreitung der Zauneidechse *Lacerta agilis*. Dargestellt ist das Verbreitungsgebiet in unterschiedlichen Maßstäben: (a) in globalem Maßstab als Verbreitungskarte, (b) in lokalem Maßstab mit der Angabe von Populationsdichten und (c) in kleinräumigem Maßstab mit der Unterscheidung der drei Aggregationsformen der Populationen, Deme und Familiengruppen aus 4-8 Individuen (aus Ayala, F.J. & Kiger, J.A. (1980). *Modern Genetics*: 599).

Ausdehnung eines Metamorphons kann über ein Einzellstadium am Anfang und die äquale Teilung oder die Bildung einer Leiche am Ende begrenzt werden. Die Abgrenzung eines Metadems (ebenso wie die einer Population) kann allein pragmatisch für die Zwecke einzelner Untersuchungen erfolgen.

Analog zu »Metamorphose« für die morphologische Umgestaltung eines einzelnen Organismus könnte die Umwandlung von Metademen als *Metademose* (d.h. Evolution) bezeichnet werden. Die gesamte Lehre der Metademen wäre dann die *Metademologie* (d.h. Evolutionslehre).

Eine andere lexikalische Lücke in der modernen Biologie besteht in dem Fehlen eines Ausdrucks für die Gesamtheit der Populationen einer Art (die zusammen, ebenso wie jede einzelne Population für sich, einen raumzeitlich konkreten Gegenstand bilden). Diese Gesamtheit könnte *Holodem* genannt werden.

Bezeichnungen der Disziplin

Die Lehre von der Bevölkerung des Menschen entwickelt sich ausgehend von sozialstatistischen Analysen, die v.a. von A. Quételet seit den 1830er Jahren durchgeführt werden. Der deutsche Ausdruck *Bevölkerungswissenschaft* erscheint seit den 1830er Jahren (Casper 1835: »Bevölkerungs-Wissenschaft«).¹⁴⁷ Stärkere Verbreitung findet im 19. Jahrhundert aber die Bezeichnung *Bevölkerungslehre*.¹⁴⁸ Die Disziplin erhält Mitte des 19. Jahrhunderts die Bezeichnung *Demografie* (zuerst im Französischen: Guillard 1855).¹⁴⁹

Ein treffender Ausdruck, der den grundlegenden Charakter der Populationslehre zum Ausdruck zu verbringen vermag, ist *Demologie*, den G. Rümelin 1863 für eine »systematische Wissenschaft vom Volk«, die nicht bloß beschreibend ist, vorschlägt.¹⁵⁰ Die Bezeichnung wird in der Biologie nur sehr

vereinzelt verwendet (z.B. 1925 von Lotka: »General Demology«¹⁵¹). Die Demologie kann als eine der fundamentalen biologischen Subdisziplinen verstanden werden.¹⁵² Sie ist von der Ökologie unterschieden, insofern sie nicht (allein) die wechselseitige Abhängigkeit von Organismen (oder Populationen) verschiedener Arten zum Thema hat. Auch die basalen Prozesse der Populationsbildung und des Populationswachstums bilden einen Teil der Demologie.

Traditionell wird das Studium der Populationen in der Biologie als ein Teilbereich der Ökologie angesehen. Konsequenterweise ist es daher, wenn in den 1940er

Jahren der Begriff der **Populationsökologie** gebildet wird (Johnson 1941: »population ecology«¹⁵³; auch »ecology of populations«¹⁵⁴ und »population ecologists«¹⁵⁵). Die Populationsökologie steht anfangs in der Tradition der Naturgeschichte, ist also in weiten Teilen deskriptiv orientiert und baut nicht notwendig auf mathematischen Modellen auf. Dies ändert sich erst seit den 1920er Jahren mit der Etablierung der mathematischen Modellierung des Wachstums und der Interaktion von Populationen. Der allgemeinere Terminus **Populationsbiologie** erscheint ebenfalls bereits in den 1930er Jahren (Anonymus 1935: »population biology«).¹⁵⁶ Zu einem eigenständigen Forschungsprogramm entwickelt sich das biologische Studium der Populationen erst seit dem Ende der 1960er Jahre.¹⁵⁷ Besonders die Zusammenführung von Ansätzen der Populationsgenetik mit solchen der Populationsökologie gibt für die Theoriebildung entscheidende Impulse. Zur Integration der Populationslehre in die ↑Ökologie prägt F. Schwerdtfeger 1963 den Begriff *Demökologie*.¹⁵⁸ Daneben wird auch der Terminus *Biodemografie* (»biodemography«) verwendet.¹⁵⁹

Die Untersuchung der Populationen, die sich auf genetische Aspekte konzentriert, wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts zur so genannten **Populationsgenetik** (Anonymus 1938: »population genetics«).¹⁶⁰

Metapopulation

Der Begriff der Metapopulation wird 1970 von R. Levins eingeführt.¹⁶¹ Er versteht unter einer Metapopulation eine »Population von Populationen«¹⁶² und

modelliert mit Hilfe des Konzepts das Aussterben von Arten, indem er diese mathematisch als Metapopulationen behandelt. Ein quantitatives Modell dazu entwickelt Levins bereits 1969.¹⁶³ Schon vor Levins ist aber ein qualitatives Verständnis von mehr oder weniger voneinander isolierten Populationen, die durch den Austausch von Individuen miteinander verbunden sind, verbreitet.¹⁶⁴

Von Bedeutung ist das Konzept bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts in den Modellen der Gruppenselektion, die J.B.S. Haldane ansatzweise entwickelt (↑Selektion). E.O. Wilson definiert eine Metapopulation 1975 als ein Cluster von Populationen (»cluster of populations belonging to the same species«) und erläutert dies als eine amöbenartige Entität, die über verschiedene räumliche »Flecken« verteilt vorliegt (»an amoebalike entity spread over a fixed number of patches«).¹⁶⁵

Seit seiner Entstehung ist das Konzept der Metapopulation in den Modellen zur ↑Koexistenz von miteinander konkurrierenden Organismen verschiedener Arten von Bedeutung. Zu einer Metapopulation gehören mehrere Populationen, die auf (zeitweise) voneinander isolierten Flecken (»patches«) vorkommen. Dass in einer auf diese Weise unterteilten (»heterogenen«) Umwelt eine Koexistenz von Organismen möglich ist, die in einer einheitlichen Umwelt nicht möglich wäre, wird bereits seit den 1950er Jahren erkannt. Eine heterogene Umwelt ermöglicht eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten, ohne dass eine Differenzierung ihrer Nischen vorliegen muss. Anstelle der klassischen Nischen, die verschiedene ökologische Ansprüche widerspiegeln, lassen

0	Populationskonstituierende Vorgänge: Populationsbildung
0.1	Populationsbildung durch Reproduktion (Fortpflanzung)
0.1.1	Bildung der Fortpflanzungseinrichtungen der Organismen, z.B. Geschlechtsorgane, Entwicklung
0.1.2	Temporäre fortpflanzungsrelevante Prozesse (Fortpflanzungsverhalten)
0.1.2.1	Fortpflanzungsrelevantes Verhalten zwischen Organismen der gleichen Generation, z.B. mutualistisches Verhalten in der Fortpflanzung (Komplementärbeziehung der Sexualität)
0.1.2.2	Brutpflege (Protektionsbeziehung zu den Nachkommen), z.B. Ernährung und Verteidigung der Brut
0.2	Populationsbildung durch Aggregation
1	Populationsinterne Vorgänge: Wachstum und Begrenzung
1.1	Mutualistische Prozesse in einer Population: Populationswachstum durch Vermehrung der Organismen
1.2	Antagonistische Prozesse in einer Population: Populationsbegrenzung durch Konkurrenz unter Organismen
2	Verhältnis der Population zu ihrer Umwelt
2.1	Einfluss der abiotischen Umwelt: Ressourcenverteilung, Ausbreitungsbarrieren, etc.
2.2	Einfluss der biotischen Umwelt
2.2.1	Fördernde Einflüsse durch Organismen anderer Populationen: Biotoperzeuger, Symbionten etc.
2.2.2	Hemmende Einflüsse durch Organismen anderer Populationen: Konkurrenten, Räuber, Parasiten
3	Generationenübergreifende Veränderung der Organismen durch die Prozesse in ihrer Population (Evolution)

Tab. 235. Vorschlag zur systematischen Ordnung der Prozesse der Populationsbiologie.

sich andere Arten von Refugien unterscheiden. Am bekanntesten sind die Flucht- und probabilistischen Refugien.

Ein Fluchtrefugium beruht auf dem Konzept der »fugitiven Art«¹⁶⁶: Die Organismen einer solchen Art kompensieren die Konkurrenzunterlegenheit, die sie gegenüber den Organismen einer anderen Art in einem Flecken haben, durch eine höhere Ausbreitungsfähigkeit, so dass sie neben diesen koexistieren können. Eine Koexistenz von Arten mit gleichen Ressourcenansprüchen ist aber in einer heterogenen Umwelt auch dann möglich, wenn die Organismen der konkurrenzunterlegenen Art über keine die Unterlegenheit kompensierenden Eigenschaften verfügen. Voraussetzung für die Koexistenz ist allein, dass die Organismen der konkurrenzüberlegenen Art ein auf einzelne Flecken aggregiertes Vorkommen zeigen, so dass sie über ihre eigene Konkurrenz die Gleichgewichtspopulationsgröße der Art vermindern und den Organismen der anderen Art probabilistische Freiräume auf den nicht oder nur wenig besiedelten Flecken eröffnen (nach dem Aggregationsmodell der ↑Koexistenz).¹⁶⁷

In anderer Bedeutung als in der Zoologie bezieht J. White den Terminus »Metapopulation« 1979 für die Botanik auf einen einzelnen Organismus einer Pflanze. Allgemein versteht White unter Metapopulationen Aggregationen von Teilen, die zusammen ein einziges genetisches Individuum ausmachen oder von diesem abstammen (»aggregations of parts that comprise, or are derived from, a single genetical individual«).¹⁶⁸ Eine Pflanze bildet nach White eine Metapopulation, weil sie ein solches genetisches Individuum darstellt, d.h. aus genetisch einheitlichen Teilen besteht, die sich aber, anders als die Teile der meisten Tierindividuen, verselbständigen können.

Avatar

Im Zusammenhang der Diskussion einer Artenselektion (↑Selektion) wird der Begriff des »Avatars« in die Biologie eingeführt. J. Damuth definiert einen Avatar 1985 als die Population einer Art in einer ökologischen Gemeinschaft (»the population of a species found in a particular community [...] the local »embodiment« or »representation« of the species in the local community«).¹⁶⁹ Durch den Prozess der Artbildung entstehen in einer Gemeinschaft verschiedene Avatars, die aufgrund ihrer Unterschiede dann als Selektionseinheiten (Interaktoren) fungieren können. Die Selektion zwischen verschiedenen Arten in einer Gemeinschaft kann dann als *Avatar-Selektion* bezeichnet werden.

Nachweise

- 1 Caesar, De bello gallico 1, 15, 4.
- 2 Columella, De re rustica 2, 19, 1; 3, 21, 5.
- 3 Bacon, F. (1612). Of the Greatnesse of Kingdomes (Essaies, London 1612, 231-241): 237; vgl. Lorimer, F. (1966). The development of demography. In: Hauser, P.M. & Duncan, D.O. (eds.). The Study of Population, 124-179: 125; Mackensen, R. (1982). Bevölkerungswissenschaft zwischen Forschung und Politikberatung. Z. Bevölkerungswiss. 8, 485-497: 486ff.
- 4 Vgl. Hummel, D. (2000). Der Bevölkerungsdiskurs: 145ff.
- 5 Hummel (2000): 147.
- 6 Buffon, G.L.L. (1778). Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 5: 100.
- 7 Mentelle, E. & Brun, M. (1803). Géographie mathématique, physique et politique de toutes les parties du monde: 34.
- 8 Huot (1827). Quelques considérations géologiques sur la présence des débris d'animaux vertébrés dans les différentes couches de notre globe. Ann. Sci. Nat. 10, 261-291: 272.
- 9 Malthus, T.R. (1798). An Essay on the Principle of Population.
- 10 Malthus, T.R. (1798/1803). An Essay on the Principle of Population: 100.
- 11 Dirom, A. (1796). An Inquiry into the Corn Laws and Corn Trade of Great Britain: 2.
- 12 Barrow, J. (1801). An Account of Travels into the Interior of Southern Africa: 394.
- 13 De Candolle, A. (1833). Introduction à l'étude de la botanique ou traité élémentaire de cette science, Bd. 1: 530.
- 14 Darwin, C. (1866). On the Origin of Species: 404; ders. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 5; ders. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 131 und passim.
- 15 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 230 (B 235); vgl. auch Egerton, F.N. (1968). Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. J. Hist. Biol. 1, 225-259: 246; ders. (1970). Humboldt, Darwin, and population. J. Hist. Biol. 3, 325-360.
- 16 Darwin, C. (1837). On certain areas of elevation and subsidence in the pacific and Indian oceans, as deduced from the study of coral formations. Proc. Geol. Soc. London, 2 (Nr. 51), 552-554: 554.
- 17 Wallace, A.R. (1858). 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): 28.
- 18 Spencer, H. (1852). A theory of population. Deduced from the general law of animal fertility. Westminster Rev. 57, 468-501: 500.
- 19 Galton, F. (1869). Hereditary Genius: 8ff.; 340ff.; Pearson, K. (1897). The Chances of Death, and Other Studies in Evolution, 2 vols.: I, 264; II, 54.
- 20 Johannsen, W. (1903). Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selektionsfragen.

- 21 a.a.O.: 2.
- 22 Birge, E.A. (1898). Plankton studies on Lake Mendota, II. The crustacea of plankton from July 1894 to December 1896. *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Letters* 11, 274-447: 400.
- 23 Joël 1-2; Deuteronomium 28, 42; Rev. 9, 3-11; vgl. Thompson, J.A. (1955). Joel's locusts in the light of near eastern parallels. *J. Near Eastern Stud.* 14, 52-55; Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. *Isis* 59, 175-189; Brothwell, D.R. & Chiarelli, B.A. (eds.) (1973). *Population Biology of the Ancient Egyptians*.
- 24 Aristoteles, *Hist. anim.* 580b10-581a5.
- 25 a.a.O.: 556a8-13; vgl. Egerton (1968): 176.
- 26 Plinius, *Naturalis historia* 10, 85; vgl. Egerton (1968): 177f.
- 27 Egerton (1968): 185.
- 28 Kirsten, E., Buchholz, E.-W., Köllman, W. (1956). *Raum und Bevölkerung in der Weltgeschichte*, Bd. 2: 20.
- 29 Botero, G. (1589). *Cause della grandezza e magnificenza della città*; vgl. Pulte, P. (1972). *Die Bevölkerungslehre*: 59.
- 30 Vgl. Schmid, J. (1976). Einführung in die Bevölkerungssoziologie: 19f.; Hecht, J. (1989). The past recaptured. *Population thought, science and policy throughout history*. In: Mackensen, R., Thill-Thouet, L. & Stark, U. (Hg.). *Bevölkerungsentwicklung und Bevölkerungstheorie in Geschichte und Gegenwart*, 26-52: 33; Bähr, J., Jentsch, C. & Kuls, W. (1992). *Bevölkerungsgeographie*: 26; Hummel, D. (2000). *Der Bevölkerungsdiskurs*: 157.
- 31 Graunt, J. (1662). *Natural and Political Observations [...] Made upon the Bills of Mortality*; Petty, W. (1683). *Political Arithmetick*; vgl. Lorimer, F. (1966). The development of demography. In: Hauser, P.M. & Duncan, D.O. (eds.). *The Study of Population*, 124-179: 126f.; Mackensen, R. (1982). *Bevölkerungswissenschaft zwischen Forschung und Politikberatung*. *Z. Bevölkerungswiss.* 8, 485-497; Horváth, R. (1983). The rise of demography as an autonomous science. *IBS-Materialien* Nr. 12 (Bielefeld).
- 32 Vgl. Egerton, F.N. (1968). Leeuwenhoek as a founder of animal demography. *J. Hist. Biol.* 1, 1-22.
- 33 Graunt (1662).
- 34 Süßmilch, J.P. (1740). *Die göttliche Ordnung in den Veränderungen des menschlichen Geschlechts*; vgl. Dreitzel, H. (1986). J.P. Süßmilchs Beitrag zur politischen Diskussion der deutschen Aufklärung. In: Birg, H. (Hg.). *Ursprünge der Demographie in Deutschland. Leben und Werk Johann Peter Süßmilchs (1707-1767)*, 29-141; Porter, T. (1986). *The Rise of Statistical Thinking, 1820-1900*: 49ff.; Hacking, I. (1990). *The Taming of Chance*.
- 35 Laplace, P.S.M. de (1812). *Théorie analytique des probabilités*; ders. (1814). *Essai philosophique sur les probabilités*.
- 36 Malthus, T.R. (1798/1803). *An Essay on the Principle of Population* (Cambridge 1992): 15.
- 37 Hummel (2000): 181.
- 38 Humboldt, A. von & Bonpland, A. (1814-19). *Voyage aux régions équinoxiales de nouveau continent fait dans les années 1799 à 1804*, 3 Bde.; vgl. Egerton, F.N. (1970). Humboldt, Darwin, and population. *J. Hist. Biol.* 3, 325-360: 332f.
- 39 Vgl. z.B. Linné, C. von (1739). *Röm om Växters Plantering, Grundat Na Naturen*. *Svensk. Wetensk. Acad. Handl.* 1; Pallas, S.P. (1811). *Zoographia Rosso-Asiatica*; Buch, L. von (1825). *Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln*: 132f.; Gloger, C.L. (1833). *Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas*; vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 560.
- 40 Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: II, 128.
- 41 Mayr, E. (1963). Foreword. In: De Beer, G., Charles Darwin: viii; vgl. Egerton, F.N. (1967). *Observations and Studies of Animal Populations Before 1860* (Diss. Univ. Madison): 327.
- 42 Mayr, E. (1959). Darwin and the evolutionary theory in biology (*Evolution and the Diversity of Life*, Cambridge, Mass. 1997, 26-29): 27.
- 43 Mayr, E. (1958). [Discussion statement]. In: *Condensed transcript of the conference*. In: Gerard, W. (ed.). *Concepts in Biology*, 103-195: 164; ders. (1959): 27.
- 44 Mayr (1958): 165.
- 45 Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). *Methods and Principles of Systematic Zoology*: 15f.
- 46 Mayr, E. (1955). Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution (*Evolution and the Diversity of Life*. Cambridge, Mass. 1997, 297-306): 301.
- 47 Vgl. Chung, C. (2003). On the origin of the typological/population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942-1959. *Sud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 34, 277-296.
- 48 Mayr (1982): 46.
- 49 a.a.O.: 308f.
- 50 Mayr, E. (1991). One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought: 42.
- 51 Sober, E. (1980). Evolution, population thinking, and essentialism. *Philos. Sci.* 57, 350-383: 370; vgl. ders. (1984). *The Nature of Selection*: 168.
- 52 Vgl. Sober (1980).
- 53 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: Heidelberg, M. et al. (eds.). *Probability since 1800. Interdisciplinary Studies of Scientific Development*. *Report Wissenschaftsforschung* 25, 287-329; Porter, T. (1986). *The Rise of Statistical Thinking, 1820-1900*: 134; Ariew, A. (2005). Rethinking Darwin's population thinking (Manuskript vom 21.2.05); ders. (2008). *Population thinking*. In: Ruse, M. (ed.). *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*, 64-86.
- 54 Ariew (2008): 72.
- 55 Quetelet, A. (1835). *Sur l'homme et le développement de ses facultés*.
- 56 Mendel, G. (1866). *Versuche über Pflanzenhybriden*. *Verh. Naturf. Vereins Brünn* 4, 3-47.
- 57 Schindewolf, O.H. (1969). Über den „Typus“ in morphologischer und phylogenetischer Biologie. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Mathem.-naturwiss. Kl.* 4, 56-131: 68.
- 58 Walsh, D.M. (2000). Chasing shadows: natural selection and adaptation. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.*

- 31, 135-153: 151; vgl. ders. (2006). Evolutionary essentialism. *Brit. J. Philos. Sci.* 57, 425-448.
- 59** Porter (1986): 135.
- 60** Galton, F. (1889). *Natural Inheritance*: 35.
- 61** Galton, F. (1877). Typical laws of heredity. *Nature* 15, 492-495; ders. (1889). *Natural Inheritance*.
- 62** Runge, F.F. (1821). *Materialien zur Phytologie*, 2. Lieferung: 4 (Kap. 1)
- 63** a.a.O.: 5.
- 64** a.a.O.: 6.
- 65** Thon, T. (Hg.) (1825). *Die Lebens-Meß und Rechenkunst (Biométrie) oder die Kunst, durch Eintheilung und Benutzung der Zeit das menschliche Wohlbefinden zu begründen*. Nach M. A. Julliens Werken bearbeitet.
- 66** Jullien, M.-A. (1824). *Essai sur l'emploi du tems, ou méthode qui a pour objet de bien régler sa vie, premier moyen d'être heureux*: 301.
- 67** Krug, W.T. (1827). *Allgemeines Handwörterbuch der philosophischen Wissenschaften*, Bd. 1: 310; *Allgemeine deutsche Real-Encyclopädie (Conversations-Lexicon)*, 7. Aufl., Bd. 6 (1827): 487; *Encyclopædia Americana*, vol. 2 (1830): 108; 594.
- 68** Vgl. Todhunter, I. (ed.) (1876). *William Whewell [...] an Account of his Writings: with Selections from his Literary and Scientific Correspondence*: 135 (Brief vom 12. Nov. 1831) (nach OED 1989).
- 69** Kaltschmidt, J.H. (1870). *Neuestes und vollständigstes Fremdwörterbuch*: 114.
- 70** Wright, C.D. (1890). *The study of statistics in Italian universities*. *Publications of the American Statistical Association* 2, 41-49: 45.
- 71** Köröse, J. (1891). [Response]. *Brit. Med. J.* 2, 353; vgl. Anonymus (1891). *The international congress of hygiene and demography*. *Nature* 44, 344-346: 346.
- 72** Galton, F. (1901). *Biometry*. *Biometrika* 1, 7-10.
- 73** Pearson, K. (1902). *On the fundamental conceptions of biology*. *Biometrika* 1, 320-344: 320.
- 74** 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 biostatisticae. Dissertatio inauguralis politico-medica, quam publicae disquisitioni*; Kopp, J.H. (1830). *Denkwürdigkeiten in der ärztlichen Praxis*, Bd. 1: 317.
- 75** Pearson, K. (1894). *Contributions to the mathematical theory of evolution*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London A* 185, 70-110.
- 76** Bateson, W. (1894). *Materials for the Study of Variation, Treated with especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species*.
- 77** Vgl. Provine, W.B. (1971). *The Origins of Theoretical Population Genetics*: 25ff.
- 78** De Vries, H. (1901-03). *Die Mutationstheorie*, 2 Bde.
- 79** Stern, C. (1943). *The Hardy-Weinberg law*. *Science* 97, 137-138.
- 80** Hardy, G.H. (1908). *Mendelian proportions in a mixed population*. *Science* 28, 49-50.
- 81** Weinberg, W. (1908). *Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen*. *Jahresh. Ver. Vaterländ. Naturk. Württemberg* 64, 368-382.
- 82** Ayala, F.J. & Kiger, J.A. (1980/84). *Modern Genetics*: 772.
- 83** Ruse, M. (1973). *The Philosophy of Biology*: 37f.
- 84** Beatty, J. (1981). *What's wrong with the received view of evolutionary biology?* In: Asquith, P. & Giere, R. (eds.). *Philosophy of Science Association 1980*, vol. 2, 397-426: 403.
- 85** Munson, R. (1975). *Is biology a provincial science?* *Philos. Sci.* 42, 428-447: 436.
- 86** Beatty (1981): 405; Rosenberg, A. (1985). *The Structure of Biological Science*: 132.
- 87** Beatty (1981): 407.
- 88** ebd.
- 89** Thienemann, A. (1925). *Der See als Lebensinheit*. *Naturwiss.* 13, 589-600; Friederichs, K. (1927). *Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor*. *Naturwiss.* 15, 153-157; 182-186; vgl. Jonckers, L.H.M. (1973). *The concept of population in biology*. *Acta Biotheor.* 22, 78-108: 84.
- 90** Hensen, V. (1887). *Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des in dem Meere treibenden Materials an Pflanzen oder Tieren*. *Ber. Kommiss. wiss. Unters. Deutsch. Meere Kiel* 5, 1-108; 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; vgl. Lussenhop, J. (1974). *Victor Hensen and the development of sampling methods in ecology*. *J. Hist. Biol.* 7, 319-337.
- 91** Murray, J. & Hjort, J. (1912). *The Depths of the Ocean*; vgl. Schlee, S. (1973). *The Edge of an Unfamiliar World. A History of Oceanography*; Ricker, W.E. (1977). *The historical development*. In: Gulland, J.A. (ed.). *Fish Population Dynamics*, 1-26.
- 92** Pound, R. & Clements, F.E. (1898). *A method of determining the abundance of secondary species*. *Minnes. Bot. Stud.* 2, 19-24.
- 93** Verhulst, P.-F. (1838). *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement*. *Corresp. Math. Phys. Observ. Bruxelles* 4, 113-121.
- 94** Verhulst, P.-F. (1845). *Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population*. *Nouv. Mém. Acad. Roy. Sci. Belles-Lettres. Buxelles* 18, 1-39: 8.
- 95** Vgl. Lloyd, P.J. (1967). *American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve*. *Pop. Stud.* 21, 99-108.
- 96** 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.
- 97** Allee, W.C. (1927). *Animal aggregations*. *Quart. Rev. Biol.* 2, 367-398; ders. (1931). *Animal Aggregations*.
- 98** Kingsland, S. (1982). *The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology*. *Quart. Rev. Biol.* 57, 29-52; dies. (1985). *Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*.
- 99** Vgl. z.B. Slobodkin, L.B. (1965). *On the present incompleteness of mathematical ecology*. *Amer. Sci.* 53, 347-357; McIntosh, R.P. (1985). *The Background of Ecology*: 276ff.

- 100** Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 304f.; vgl. Kingsland (1982): 47f.
- 101** Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: 42.
- 102** Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113; vgl. ders. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature 118, 558-560.
- 103** Lotka, A.J. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. J. Wash. Acad. Sci. 22, 461-469.
- 104** Hutchinson, G.E. (1978). Introduction to Population Ecology: 23; vgl. Kingsland (1985): 152.
- 105** Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 9.
- 106** a.a.O.: 10.
- 107** Hewitt, C.G. (1921). The Conservation of the Wild Life of Canada: 217; Elton, C. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. Brit. J. Exp. Biol. 2, 119-163: 135.
- 108** Adams, M.B. (1968). The founding of population genetics: contributions of the Chetverikov school 1924-1934. Journal of the History of Biology 1, 23-39; ders. (1970). Towards a synthesis: population concepts in Russian evolutionary thought, 1925-1935. J. Hist. Biol. 3, 107-129.
- 109** 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.
- 110** 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.
- 111** Wright, S. (1926). [Rez. 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.
- 112** Sewertzoff, A.N. (1934). Vom Massenwechsel bei den Wildtieren. Biol. Zentralbl. 54, 337-364: 347.
- 113** Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology.
- 114** Volterra, V. (1926). Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113; gekürzte engl. Fassung: Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: Chapman, R.N. (ed.) (1931). Animal Ecology, 409-448; gekürzte franz. Fassung: Une théorie mathématique de la lutte pour la vie. Scientia (Suppl.) 41 (1927), 33-48; italien. Erweiterung: Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Regio comitato Talassografico Italiano, Memoria 131 (1927), 1-142; vgl. Scudo, F.M. (1971). Vito Volterra and theoretical ecology. Theor. Pop. Ecol. 2, 1-23; Salvatore, A.G. (1972). On the Applications of Mathematics to Certain Biological Problems Considered by Alfred Lotka (1880-1949) and Vito Volterra (1860-1940). Ph.D. Diss, New York University; Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 106ff.
- 115** Vgl. Kingsland (1985): 126.
- 116** Whittaker, E.T. (1941). Vito Volterra. 1860-1940. Obit. Not. Fell. Roy. Soc. 3, 690-729: 709.
- 117** Utida, S. (1955). Fluctuations in the interacting populations of host and parasite in relation to the biotic potential of the host. Ecology 36, 202-206: 202.
- 118** Stanley, J. (1932). A mathematical theory of the growth of populations of the flour beetle *Tribolium confusum*, Duv. Canad. J. Res. 6, 632-671; Nice, M.M. (1937). Studies in the Life-History of the Song Sparrow: 207; vgl. McIntosh (1985): 176.
- 119** Hutchinson, G.E. (1947). A note on the theory of competition between two social species. Ecology 28, 319-321.
- 120** Elton, C. (1927). Animal Ecology: 101.
- 121** Vgl. z.B. Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2, 132-178; Solomon, M.E. (1949). The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18, 1-35; Wilbert, H. (1962). Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Morphol. Ökol. Tiere 50, 576-615; ders. (1970). Feind-Beute-Systeme in kybernetischer Sicht. Oecologia 5, 347-373; ders. (1970). Cybernetic concepts in population dynamics. Acta Biotheor. 19, 54-81; ders. (1971). Feedback control by competition. In: Boer, P.J. den & Gradwell, G.R. (eds.). Dynamics of Populations, 174-188.
- 122** Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 287.
- 123** Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 143.
- 124** Nachweise für Tab. 232: Dobzhansky, T. (1950). Mendelian populations and their evolution. Amer. Nat. 84, 401-418: 405; vgl. ders. (1937/51). Genetics and the Origin of Species: 15; Stebbins, G.L. (1950). Variation and Evolution in Plants: 38; Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 26; Davis, P.H. & Heywood, H. (1963). Principles of Angiosperm Taxonomy: 353; Bakker, K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. Z. angew. Entomol. 53, 187-208: 189; Sladen, B.K. & Bang, F.B. (1969). Population growth and ecology. In: dies. (eds.). Biology of Populations: 13; Krebs, C. (1972). Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance: 637; McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. (1973). General Ecology: 5; 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; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 154.
- 125** Eine Formulierung, die ich von Ulrich Hentschke übernehme.
- 126** Jonckers, L.H.M. (1973). The concept of population in biology. Acta Biotheor. 22, 78-108: 97.
- 127** Bunge, M. (1979). Some topical problems in biophilosophy. J. Soc. Biol. Struc. 2, 155-172: 162; ders. (1981). Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve. Behav. Brain Sci. 4, 284-285; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 154.
- 128** Anonymus (1940). Formal demography. Population Index 6, 260-268: 265; Gray, P. (1967). The Dictionary of

the Biological Sciences: 442 (Stichwort <reluct>).

129 Horne, R.A. (1970). Sea water. *Advances in Hydrosciences* 6, 107-140: 123.

130 a.a.O.: 123f.

131 Burma, B.H. (1949). The species concept: a semantic review. *Evolution* 3, 369-370; 372-373; Goudge, T.A. (1961). *The Ascent of Life*: 28.

132 Goudge (1961): 31; 34.

133 Goudge (1961): 30f.; Bakker, K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. *Z. angew. Entomol.* 53, 187-208: 189.

134 Goudge (1961): 26; vgl. Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*; Mayr, E. (1949). The species concept: semantics versus semantics. *Evolution* 3, 371-373.

135 Damuth, J. (1992). Extinction. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 106-111: 109.

136 Bunge (1981); Mahner & Bunge (1997): 154.

137 Wägele, J.-W. (2000/01). *Grundlagen der phylogenetischen Systematik*: 51.

138 Mayr, E. (1997). *This is Biology* (dt. *Das ist Biologie*, Heidelberg 1998): 275f.; vgl. McIntosh, R.P. (1985). *The Background of Ecology*: 176.

139 Łomnicki, A. (1980). Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos* 35, 185-193.

140 Gilmour, J.S.L. & Gregor, J.W. (1939). Demes: a suggested new terminology. *Nature* 144, 333; vgl. Gilmour, J.S.L. & Heslop-Harrison, J. (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica* 27, 147-161.

141 Perrier, E. (1881). *Les colonies animales et la formation des organismes*: 717; noch nicht in ders. (1879). *Rôle de l'association dans le règne animal*. *Revue Scientifique* 17, 553-559.

142 Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 137.

143 Simpson, G.G. (1953). *The Major Features of Evolution*; Wright, S. (1955). Classification of the factors of evolution. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20, 16-24; Mayr (1963): 137.

144 Edström, J.E. (1968). Masters, slaves and evolution. *Nature* 220, 1196-1198: 1198.

145 Williams, M.B. (1989). Evolvers are individuals: extension of the species as individuals claim. In: Ruse, M. (ed.). *What the Philosophy of Biology Is. Essays Dedicated to David Hull*, 301-308.

146 Reydon, T.A.C. (2005). Species as Units of Generalization in Biological Science. *A Philosophical Analysis*: 13; 45.

147 Casper, J.L. (1835). *Beyträge zur medicinischen Statistik und Staatsarzneikunde*, Bd. 2. Die wahrscheinliche Lebensdauer des Menschen: 4; Bernoulli, C. (1840-43). *Handbuch der Populationistik oder Bevölkerungswissenschaft*, 3 Bde.

148 Gerstner, L.J. (1864). *Die Bevölkerungslehre*.

149 Guillard, A. (1855). *Éléments de statistique humaine ou démographie comparée*; vgl. Schmid, J. (1984). *Bevölkerung und soziale Entwicklung*: 43.

150 Rümelin, G. (1863). *Zur Theorie der Statistik*. *Z. ge-*

samte Staatswiss. 19, 653-696: 689; vgl. auch Körösi, J. (1883). *Ueber Wesen und Grenzen der Demographie* (Demologie). *Deutsche Vierteljahrsschrift für öffentliche Gesundheitspflege* 15, 302-303.

151 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 164.

152 Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoffeld, U. & Junker, T. (Hg.). *Die Entstehung biologischer Disziplinen*, II. *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie*, Bd. 9, 69-95.

153 Johnson, C.G. (1941). The ecology of the bed-bug, *Cimex lectularius* L., in Britain: report on research, 1935-40. *J. Hygiene* 41, 345-461: 406; Park, T. (1945). Ecological aspects of population biology. *Sci. Monthly* 60, 311-313: 311; ders. (1946). Some observations on the history and scope of population ecology. *Ecol. Monogr.* 16, 315-320; ders. (1948). *Population ecology*. *Encycl. Brit.*; Hutchinson, G.E. & Deevey, E.S. Jr. (1949). Ecological studies on populations. *Surv. Biol. Prog.* 1, 325-359: 326; Lack, D. (1951). *Population ecology in birds*. *Proc. 10. Int. Ornith. Congr.*, 409-448.

154 Elton, C. (1943). The bedbug's world. *J. Anim. Ecol.* 12, 60-61: 60.

155 a.a.O.: 61.

156 Anonymus (1935). *International Congress for the Scientific Investigation of Population Problems*. *Man* 35, 109; Park (1945): Titel.

157 Vgl. *Monographs in Population Biology* (Princeton, N.J.) 1967-; Lewontin, R.C. (ed.) (1968). *Population Biology and Evolution*; *Theoretical Population Biology* (New York) 1.1970-; Wilson, E.O. (1971). *A Primer of Population Biology*; vgl. Kingsland, S. (1985). *Modeling Nature*: 144f.

158 Schwerdtfeger, F. (1963). *Ökologie der Tiere*, Bd. 1. *Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt*: 13.

159 Hutchinson & Deevey (1949): 326.

160 Anonymus (1938). [Werbeanzeige: Sinnott, E.W. & Dunn, L.C. (1939). *Principles of Genetics*. *Science* 88, 9a; Sinnott, E.W. & Dunn, L.C. (1939). *Principles of Genetics*: vii; Cross, E.C. (1941). *Colour Phases of the Red Fox (*Vulpes fulva*) in Ontario*. *J. Mammalogy* 22, 25-39: 38; Lewis, D. (1941). Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants. *New Phytol.* 40, 56-63: 61; Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*: xvi; Stern, C. (1949). *Principles of Human Genetics*: 168; *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20 (1955): v.

161 Levins, R. (1970). Extinction. In: *Some Mathematical Questions in Biology. Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, vol. 2, 77-107: 93.

162 a.a.O.: 77.

163 Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 15, 237-240; vgl. Hanski, I. (1991). Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 17-38.

164 Vgl. Wright, S. (1940). *Breeding structure of popula-*

tions in relation to speciation. *Amer. Nat.* 74, 232-248; Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*; Den Boer, P.J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* 18, 165-194.

165 Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology*: 107.

166 Hutchinson, G.E. (1951). Copepodology for the ornithologist. *Ecology* 32, 571-577; Skellam, J.G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38, 196-218; Horn, H.S. & MacArthur, R.H. (1972). Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53, 749-752.

167 Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37, 306-312; Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50, 461-471; vgl. Hanski, I. & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 3-16.

168 White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145: 110.

169 Damuth, J. (1985). Selection among "species": A formulation in terms of natural functional units. *Evolution*, 39, 1132-1146: 1137.

Literatur

Egerton, F.N. (1967). *Observations and Studies of Animal Populations Before 1860* (Diss. Univ. Madison).

Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. *Isis* 59, 175-189.

Provine, W.B. (1971). *The Origins of Theoretical Population Genetics*.

Jonckers, L.H.M. (1973). The concept of population in biology. *Acta Biotheor.* 22, 78-108.

Kingsland, S. (1982). The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology. *Quart. Rev. Biol.* 57, 29-52.

Kingsland, S. (1985). *Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*.

Räuber

Das Wort ›Räuber‹ (mhd. ›roubære‹, ahd. ›roubare‹) stellt eine Ableitung von ›Raub‹ dar, das wiederum von einem Verb mit der Bedeutung »brechen, (ent-)reißen« abstammt. Im biologischen Kontext bildet das Wort eine Kurzform des mindestens seit Mitte des 17. Jahrhunderts verbreiteten Ausdrucks *Raubtier*.¹ Während als ›Räuber‹ im gegenwärtigen biologischen Sprachgebrauch eine besondere Lebensform der Ernährung beschrieben wird, ist der Ausdruck ›Raubtier‹ für eine taxonomische Untergruppe (eine ›Ordnung‹) der Säugetiere in Gebrauch.

Aristoteles bezeichnet die Raubtiere als *Fleischfresser* (»σαρκοφάγους«²) und stellt sie den Pflanzen- oder genauer Fruchtfressern (»καρποφάγους«³) und Allesfressern⁴ gegenüber (↑Ernährung); er charakterisiert die fleischfressenden Tiere auch allgemein als »wild« (»ἄγρια«⁵). Bereits im klassischen Latein wird der Ausdruck für ›Räuber‹ auch auf Tiere übertragen (Vergil: »raptor«⁶; Statius: »praedator«⁷).

Definition und Terminologie

Nach heutiger biologischer Terminologie ist ein Räuber ein Organismus, der sich auf Kosten eines anderen Organismus ernährt, indem er diesem sein Leben nimmt. Im Unterschied zum Parasitismus besteht die Interaktion zwischen einem Räuber und seiner Beute nur für kurze Zeit und endet regelmäßig mit dem Tod der Beute. Es ist üblich, von einem Räuber nur dann zu sprechen, wenn er ähnlich groß oder größer als seine Beute ist und wenn diese ein Tier ist. Daher kann das biologische Räubertum auch als *Zoophagie* bezeichnet werden (zunächst in Bezug auf den Menschen: Morosini 1625: »Zoophagia«⁸; Roth 1807: »Zoophagie, (griech.) Fleischgenuß«⁹; später auf Tiere: Anonymus 1836: »Zoophagie, [...] Voracité des animaux qui les porte à manger leur proie vivante«¹⁰). Das dazugehörige Adjektiv *zoophag* wird seit Mitte des 17. Jahrhunderts verwendet (Riccioli 1655: »Zoophagus«¹¹; Gattel 1803: »Zoophage«¹²; Capuron 1806: »Zoophagus, zoophage«¹³; Anonymus 1824: »zoophag«; »zoophagique«¹⁴; Brookes 1828: »zoophagous«¹⁵; Kirby 1835 »zoophagous [...] which attack and devour living animals«¹⁶). Seit Beginn des 18. Jahrhunderts laufen die zoophagen Organismen auch unter dem Namen *Zoophage* (Boisregard 1700: »Zoophages [...] ceux qui dévorent l'animal«¹⁷; Le Clerc 1715: »carnivora, vel Zoophaga«¹⁸; Hanov 1768: »Zoophaga«¹⁹; Anonymus 1815: »Zoophage,

Ein Räuber ist ein Organismus, der sich von anderen (meist kleineren) Organismen ernährt und diese (im Unterschied zu einem Parasiten) dabei tötet.

karnivor (Plinius um 79) 136
 Räuber (ahd.) 136
 Zoophagie (Morosini 1625) 136
 zoophag (Riccioli 1655) 136
 Prädation (Farre 1840) 136
 Episit (Lotka 1925) 136
 Episitismus (Friederichs 1930) 136
 räubervermittelte Koexistenz (Caswell 1978) 139

[...] a name given to those carnivorous animals that seek and feed on flesh, but especially to flies that suck animals«²⁰; Whewell 1840: »zoophagans«²¹).

Verbreiteter ist im Englischen allerdings die auf eine lateinische Wurzel zurückgehende Bezeichnung *karnivore Tiere* oder einfach *Karnivore* (Plinius 1. Jh.: »carnivora«²² (Adj.); Brown 1646: »carnivorous animals«²³; lat. Bravo de Sobremonte 1654: »Carnivora«²⁴). Die taxonomische Gruppe (›Ordnung‹) der Säugetiere, die später als ›Carnivora‹ bezeichnet wird, läuft bei C. von Linné von der 1. bis 12. Auflage (1735-66) des ›Systema naturae‹ unter dem Namen ›Ferae‹. Schon im 18. Jahrhundert wird ›Carnivora‹ aber auch als Titel für eine taxonomische Einheit verwendet.²⁵

Ausgehend vom lateinischen ›praedatio‹ »das Beutemachen, Plündern«²⁶ kann das biologische Räuber-Beute-Verhältnis als *Prädation* bezeichnet werden – ein Terminus, der im Englischen seit Mitte des 19. Jahrhunderts erscheint (anfangs auch bezogen auf den Parasitismus: Farre 1840: »the occupancy of living bodies by parasites presents us with a more remarkable and less understood feature in the law of predation«²⁷). Im 19. Jahrhundert ist der Ausdruck in der biologischen Anwendung aber selten; er entwickelt sich erst im 20. Jahrhundert zu einem Terminus (Adams 1918: »An animal, by the process of predation runs down another animal and devours it«²⁸). Bereits im 18. Jahrhundert erscheint das zunächst stärker verbreitete englische Adjektiv ›predaceous‹ (schon bei Derham 1714²⁹; auch ›depredation‹ bereits im 18. Jahrhundert: Ward 1775: »tigers and cats [...] are formed for a life of nocturnal depredation«³⁰).

Im Anschluss an die englischsprachige Literatur findet der Ausdruck ›Prädation‹ seit Ende der 1960er Jahre auch in die deutschsprachige Biologie Eingang.³¹ Als Alternativbezeichnung wird seit 1930 das aus dem Griechischen abgeleitete *Episitismus* (griech. »ἐπισιτισμός« »Verpflegung, Verproviantierung«) verwendet (Friederichs 1930)³² – eine Anlehnung an die von A. Lotka 1925 eingeführte Bezeichnung *Episit* (»episite«) für einen Räuber.³³

Räuber in der Antike

Bis ins 19. Jahrhundert hinein wird ein Räuber nicht klar von einem Konkurrenten (\uparrow Konkurrenz) unterschieden. Schon Aristoteles diskutiert zwar in seinen zoologischen Schriften die Fälle der Konkurrenz und des Räubertums getrennt³⁴; er entwickelt aber keine allgemeinen Begriffe dafür – ein Zustand, der sich erst im 19. Jahrhundert ändert.³⁵

Dass Räuber über besondere lebensgeschichtliche Merkmale charakterisiert werden können, bemerkt schon Herodot. Er stellt fest, dass räuberische Organismen weniger Junge erzeugen als solche, die sich von Pflanzen ernähren. Er interpretiert dies im Sinne eines göttlichen Plans und eines (ökologischen) Gleichgewichts in der Natur: Durch die niedrigeren Vermehrungsraten der Räuber genießen die Beuteorganismen einen Schutz und werden vor dem Aussterben bewahrt.³⁶ Auch dass Räuber nicht nur einen destruktiven Einfluss auf eine biologische Gemeinschaft ausüben, wird bereits in der Antike gesehen. In einem christlich inspirierten Kontext wird nach einer Erklärung für das Übel des Räubertums gesucht, die es in die Harmonie der Schöpfung integriert. Plotin bemerkt in diesem Sinne, Räuber würden die Menge und Vielfalt des Lebens vermehren; auch der gewaltsame Tod eines Lebewesens habe damit einen Sinn, weil er ein anderes Leben ermögliche.³⁷

Der Räuber in der Ökonomie der Natur

Eine weniger theoretisch-ideologisch, sondern empirisch geleitete Vorstellung über die Räuber in der Natur wird in der Neuzeit entwickelt. R. Bradley weist zu Beginn des 18. Jahrhunderts auf die Bedeutung der Räuber für das Gleichgewicht der Natur hin. So beobachtet er die Populationsexplosion von Raupen auf einem Rübenfeld, nachdem die Bauern die Vögel von ihrem Feld entfernten, in der Meinung, sie würden den Schaden verursachen.³⁸

C. von Linné berichtet von Beobachtungen, denen zufolge Organismen, die sich von den Vertretern einer Art ernähren, den Vertretern anderer Arten damit ein Leben an diesem Ort ermöglichen, weil sie von der Konkurrenz durch die gefressenen Organismen befreit sind. Linné deutet diese Beobachtungen im Sinne einer Ökonomie und Harmonie der Natur: »Die Grasraupe scheint dazu erschaffen zu seyn, damit sie eine gehörige Verhältnis zwischen dem Grase und andern Pflanzen setze, ob sie gleich oft dem Wieswache großen Schaden thut. Denn wo nicht diese Raupe zuweilen leere Plätze machte, so würde sich das im Wachstum ungestörte Gras so sehr ausbreiten, daß es andere Pflanzen verdrengte und sie folglich ausrottete. Daher trifft man immer

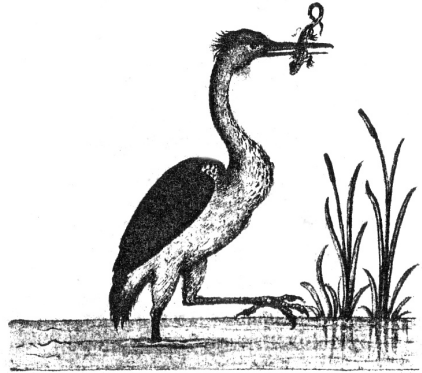


Abb. 423. Reiher mit Beute (aus Manuel Philes (14. Jh.). *Peri zoon idiotetos* (Kopie von Ange Vergèce 1564); aus Raalte, M. van (1993). *Theophrastus Metaphysics*).

weit mehrere Pflanzengattungen an solchen Oertern an, wo das Jahr vorher diese Raupen die Wiesen abgefressen haben, als anderwärts«.³⁹

Im 19. Jahrhundert bezeichnet R. Chambers, in die gleiche Richtung weisend, die räuberischen Organismen als die »Polizei« der Natur und Bewahrer der Schöpfung, die ein zu großes Wachstum einer Art verhindern.⁴⁰ W. Smellie bevorzugt 1790 einen Vergleich aus dem Gartenbau und sieht Räuber als die Schere, die das Beschneiden der einander zu nahe gekommenen Pflanzen übernimmt und damit ein vollkommenes Wachstum der anderen ermögliche.⁴¹

Räubertum als Ernährungsstrategie

Seit C. Darwin treten die Argumentationen, die das Vorhandensein von Räubern im Hinblick auf ihren Beitrag für die Harmonie der Natur deuten, in den Hintergrund. Die Prädation erscheint vielmehr als individuelle Ernährungsstrategie, deren stabilisierender oder diversifizierender Effekt auf die Gemeinschaft und das Ökosystem ein Nebenprodukt, nicht aber der Grund ihres Bestehens ist.

Nur dem Namen nach, nicht aber hinsichtlich des angenommenen Mechanismus der Entstehung schließt die Bezeichnung *kluger Räuber* (»prudent predator«) an die alte Vorstellung einer Harmonie und gestalteten

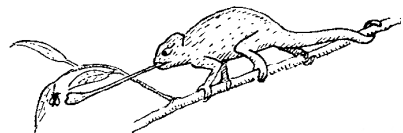


Abb. 424. Die Nahrungsaufnahme eines Chamäleons durch Jagen einer Fliege (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*: 427).

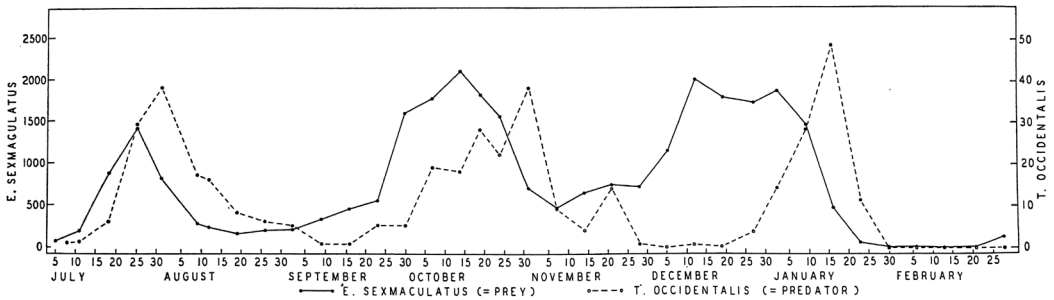


Abb. 425. Populationszyklen von Räuber und Beute in einem Laborsystem. Der zeitliche Verlauf der Populationsgrößen in dem System aus einer Population der räuberischen Milbe Typhlodromus occidentalis (gestrichelte Linie) und ihrer Beutepopulation, der sich von Orangen ernährenden Milbe Eotetranychus sexmaculatus (durchgezogene Linie). Dargestellt ist die über längere Zeit stabile Situation, die vorliegt, wenn die Ressource eine starke Unterteilung in isolierte Flecken (»patches«) aufweist, so dass den Beuteorganismen temporäre Fluchräume zur Verfügung stehen, die von den Räubern später als von den Beuteorganismen besiedelt werden. Ohne diese Unterteilung kommt es schnell zu einem Zusammenbruch beider Populationen (aus Huffaker, C.B. (1958). *Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. Hilgardia* 27, 343-383: 370).

Ordnung der Natur an. In der modernen ökologischen Theorie wird darunter ein Räuber verstanden, der seine Beute schont und bevorzugt nur solche Beute auswählt, die auch ohne seinen Eingriff bald sterben würde, die also nicht zu dem Erhalt und der Reproduktion seiner Beutepopulation beitragen würde und damit nur einen geringen oder gar keinen Beitrag zur Populationsgröße seiner Beute leistet.⁴² Tatsächlich verhalten sich viele Tiere von Räuberarten auf diese Weise (ohne es zu intendieren oder zu planen), indem sie z.B. bevorzugt ältere Tiere zur Beute nehmen.

Eine bekannte Einteilung verschiedener quantitativer Typen des Räubertums formuliert C.S. Holling 1959. Holling unterscheidet (im Anschluss an Solo-

mon 1949)⁴³ für die Prädation zunächst zwei Formen der Antwort auf Veränderungen der Beutedichte: die Veränderung der von jedem Räuber konsumierten Anzahl an Beuteorganismen, die *funktionale Antwort* (»functional response«), und die Veränderung der Populationsdichte der Räuber, die *numerische Antwort* (»numerical response«).⁴⁴ Die eine Komponente der Räuberantwort bezieht sich also auf die Ebene der Individuen, die andere auf Effekte auf der Ebene der Population. Beide Komponenten sind nach den Untersuchungen Hollings für die Räuber-Beute-Interaktionen gleich wichtig. In einfachen grafischen Modellen formuliert Holling eine Quantifizierung der Antworttypen von Räubern auf veränderte Beutehäufigkeiten (vgl. Abb. 426).

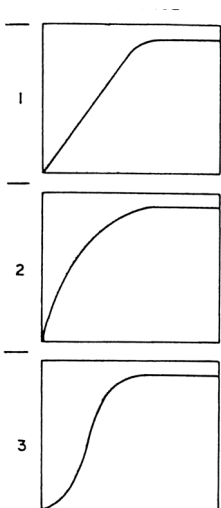


Abb. 426. Drei Typen der funktionalen Antwort eines Räubers auf seine Beute, d.h. des Verhältnisses der Nahrungsaufnahmerate eines Räubers (Ordinate) in Abhängigkeit von der Verfügbarkeit der Nahrung (Abszisse): Typ 1: Die Konsumtionsrate steigt linear mit der Verfügbarkeit der Nahrung und erreicht dann einen Maximalwert unabhängig von einer weiteren Steigerung der Nahrungverfügbarkeit (ein eher seltener Typ, der v.a. bei Herbivoren verbreitet ist); Typ 2: Die Konsumtionsrate steigt mit der Nahrungverfügbarkeit, die Zunahme der Steigerung nimmt aber kontinuierlich ab, bis sie ein Plateau erreicht (der häufigste Typ); Typ 3: Die größte Zunahme der Konsumtionsrate liegt bei niedriger Nahrungverfügbarkeit vor (dieser Typ ist bei solchen Räubern verbreitet, bei denen eine anfängliche Zunahme der Nahrung eine Verbesserung der Sucheffizienz oder eine Verminderung der Verarbeitungszeit bewirkt) (Ausschnitt aus Holling, C.S. (1959). *The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Canad. Entomol.* 91, 293-320: 317).

Quantitative Räuber-Beute-Modelle

Die Interaktion von Räubern mit ihrer Beute bildet einen Ansatzpunkt für die quantitative Analyse der Dynamik von Populationen (↑Population; Koexistenz). Auf der Grundlage gekoppelter Differenzialgleichungen entwickeln A. Lotka und V. Volterra in den 1920er Jahren unabhängig voneinander eine Beschreibung des Populationswachstums von interagierenden Räuber- und Beutearten.⁴⁵ Die mathematischen Modelle liefern zykli-

sche Schwankungen der beteiligten Populationen, die anschaulich leicht durch periodische Übernutzung der Beutepopulation durch die Räuber und anschließende Erholung zu deuten sind (\uparrow Gleichgewicht: Abb. 201-203).

Kontrollierte empirische Tests für dieses Populationsverhalten setzen mit den Untersuchungen von Einzellerpopulationen durch G.F. Gause in den frühen 1930er Jahren ein. In der einfachen Gemeinschaft aus einer Population von Pantoffeltierchen (*Paramecium*) als Beute und einer Population eines zweiten Einzellers (*Didinium*) als Räuber gelingt es Gause jedoch in vielen Versuchsansätzen nicht, die periodischen Populationsschwankungen zu erreichen. Erst nachdem Gause periodisch einzelne Individuen der Beute- und Räuberpopulation zu dem Ansatz hinzufügt (er interpretiert dies unter natürlichen Verhältnissen als Immigration), erscheinen zu mindest für kurze Zeit die erwarteten Zyklen.⁴⁶

Auch in anderen Laboruntersuchungen erweist es sich als nicht einfach, die Populationszyklen zu erzeugen. In einer bekannten Studie C.B. Huffakers an einem Räuber-Beute-System von Milben auf Orangen werden die Zyklen erst dann stabil, wenn die Ressource eine starke Unterteilung in isolierte Flecken (\gg patches \ll) aufweist, so dass den Beuteorganismen temporäre Fluchräume zur Verfügung stehen, die von den Räubern später als von den Beuteorganismen besiedelt werden (vgl. Abb. 425).⁴⁷

Das Leben-Mahlzeits-Prinzip

Die Interaktion von Beute- und Räuberarten kann in evolutionären Dimensionen als ein Wettrennen beschrieben werden, in dem jeder Fortschritt der einen Seite (z.B. Erhöhung der Fluchtgeschwindigkeit) eine korrespondierende Reaktion der anderen Seite nach sich zieht. In einem solchen evolutionären Wettrennen gelingt es einem Räuber selten, seine Beute ganz auszulöschen. Dies gilt insbesondere für in ihrer Beute spezialisierte Räuber, deren Populationsgröße direkt von der Populationsgröße der Beute abhängt.

Eine evolutionstheoretische Erklärung für den Vorsprung der Beuteorganismen kann in den unterschiedlichen Selektionsbedingungen für Beute und Räuber gesehen werden: Der Beute geht es um ihr Leben, dem Räuber nur um eine zusätzliche Mahlzeit. R. Dawkins und J.R. Krebs taufen diese

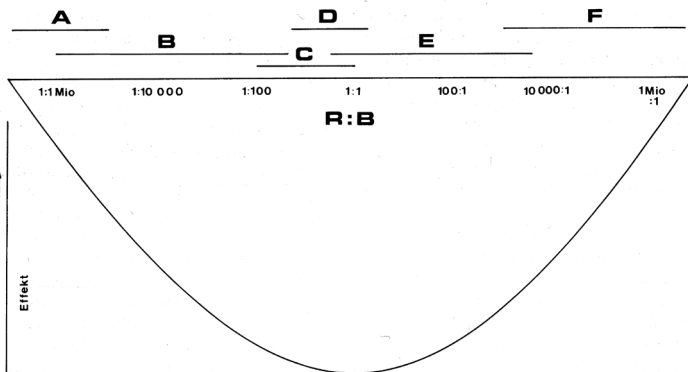


Abb. 427. Typen von Räubern in Abhängigkeit vom Größenverhältnis zwischen Räuber- und Beuteorganismen ($R : B$) und der Effekt dieses Verhältnisses auf die Reduktion der Beutepopulation durch die Räuber. Der größte Einfluss wird für die Fälle extremer Größendifferenz zwischen Räuber und Beute angenommen. Typen von Räubern: A: Krankheitserreger; B: Parasiten; C: Parasitoide; D: Rudeljäger; E: Jäger; F: Filterierer (aus Remmert, H. (1978/84). *Ökologie. Ein Lehrbuch*: 149).

asymmetrischen Selektionsbedingungen 1979 das *Leben-Mahlzeits-Prinzip* (\gg life-dinner principle \ll).⁴⁸ Der theoretische Ausgang des Wettrennens hängt allerdings sehr von den gewählten Randbedingungen ab: Wenn die Räuber unter starkem Hunger leiden, kann das Erlegen einer Beute für sie auch zu einer Frage von Leben und Tod werden. Umgekehrt kann für eine Population von Beuteorganismen der Einfluss der Räuber weitgehend irrelevant sein, wenn ihr Wachstum selbst durch andere Faktoren wie eine unzureichende Nährstoffversorgung limitiert ist.

Räubervermittelte Koexistenz von Konkurrenten

Der mögliche positive Einfluss von Räubern auf die Diversität einer Gemeinschaft ist seit langem bekannt und wird u.a. von Linné (s.o.) und C. Darwin (in seinem so genannten Experiment des Rasenmähdens⁴⁹) beschrieben. G. Varley und D. Lack argumentieren 1947, dass ein Nebeneinander von Populationen verschiedener Arten mit ähnlichen Umweltansprüchen möglich ist, selbst wenn dies nach dem Konkurrenzschlussprinzip unrealistisch scheint – wenn die Größe dieser Populationen durch einen Räuber auf einem niedrigen Niveau gehalten wird.⁵⁰ Seit 1978 wird dieses Phänomen als *räubervermittelte Koexistenz* beschrieben (Caswell 1978: \gg predator mediated coexistence \ll).⁵¹

Die klassische experimentelle Studie dazu veröffentlicht R.T. Paine 1966 und bezieht sich auf den Einfluss eines räuberischen Seesterns auf die Gemeinschaft von Organismen, die die felsige Gezeitenzone eines Meeres besiedeln.⁵² Die Ursache dieses Phänomens besteht nach Paine darin, dass die räu-

berischen Seesterne die Monopolisierung der Ressourcen durch die Organismen einer konkurrenzstarken Art verhindern: »local animal species diversity is related to the number of predators in the system and their efficiency in preventing single species from monopolizing some important, limiting, requisite«.⁵³ Wegen seines großen Einflusses auf die Strukturierung der Gemeinschaft bezeichnet Paine den räuberischen Seestern später als *Schlüsselart* (»keystone species«) (↑Biozönose). In vielen verschiedenen Gemeinschaften können Räuber als Schlüsselarten identifiziert werden.⁵⁴

Nachweise

- 1 Ordnung Des Durchleuchtigen Hochgebornen Fürsten und Herrn Herrn Ernsten Hertzogen zu Sachsen [...] Welcher gestalt sich die Unterthanen [...] bey der [...] allgemeinen Verfolgung der schädlichen Raub-Thiere der Wölffe jedesmals mit der Folge zu verhalten (Gotha 1656); Goeze, J.A.E. (1791). Europäische Fauna, Bd. 1 Primaten und Raubthiere; Brehm, A. (1864). Illustriertes Thierleben, Abth. 1, Bd. 1. Affen und Halbaffen, Flatterthiere, Raubthiere.
- 2 Aristoteles, Hist. anim. 594a12.
- 3 a.a.O.: 595b23.
- 4 a.a.O.: 488a15.
- 5 a.a.O.: 594a26.
- 6 Vergil, Aeneis 2, 356; vgl. Ovid, Metamorphosen 6, 518.
- 7 Statius (1. Jh.). Thebais 4, 316; vgl. Ovid, Metamorphosen 6, 516; 12, 306.
- 8 Morosini, A. (1625). Andreae Mauroceni, veneti senatoris, Opusculorum, cum ejusdem Epistolis, pars prima. Divi Thomae Aquinatis vita. De Sacris lipsanis in D. Marci Templo inventis Meditationes... De Zoophagia et anthropophagia... Elogia... De Arrogantia libellus...
- 9 Roth, J.F. (1791/1807). Gemeinnütziges Lexikon für Leser aller Klassen, Bd. 2: 589.
- 10 Supplément au Dictionnaire de l'Académie Française, Bd. 3 (1836): 860; Borring, L.S. (1845). Dictionnaire français-danois et danois-français: 683; außerbiologisch: Gleizès, J.-A. (1840). Thalysie, ou La nouvelle existence, Bd. 1: 345; vgl. auch Iszlai, J. (1881). Ein Blick auf die Beziehung zwischen der naturgemässen Ernährungsweise und dem Gebisse des Menschen, sowie der übrigen Säugethiere (Forts.). Deutsche Vierteljahrsschrift für Zahnheilkunde 21, 109-130: 130; Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39.
- 11 Riccioli, G.B. (1660). Prosodia reformata, Bd. 2: [zoophagus].
- 12 Gattel, C.M. (1803). Dictionnaire françois-espagnol, et espagnol-françois, Bd. 2: 696.
- 13 Capuron, J. (1806). Nouveau dictionnaire de médecine, de chirurgie, de physique, de chimie et d'histoire naturelle: 418.
- 14 Neues vollständiges Wörterbuch der deutschen und französischen Sprache, Deutscher Theil, Bd. 2 (1824): 228.
- 15 Brookes, J. (1828). A Prodrums of a Synopsis Animalium: 16; Stark, J. (1828). Elements of Natural History, vol. 2. Invertebrata: 24; Lyell, C. (1835). On the proofs of a gradual rising of the land in certain parts of Sweden. Philos. Trans. Roy. Soc. London 125, 1-38: 25.
- 16 Kirby, W. (1835). On the Power, Wisdom and Goodness of God as Manifested in the Creation of Animals and in their History, Habits and Instincts: 70.
- 17 Boisregard, N.A. de (1700). De la génération des vers dans le corps de l'homme: 282.
- 18 Le Clerc, D. (1715). Historia naturalis et medica latorum lumbricorum, intra hominem & alia animalia, nascentium: 371.
- 19 Hanov, M.C. (1768). Philosophia naturalis sive physica dogmatica, Bd. 4: 411.
- 20 Chambaud, L. (1815). A New Dictionary English and French and French and English (corrected and enlarged by J.T.H. des Carrières), vol. 2, part 2: [Zoophage].
- 21 Whewell, W. (1840). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: I, cx.
- 22 Plinius (1. Jh.). Naturalis historia 9, 78; 10, 199.
- 23 Brown, T. (1646). Pseudodoxa Epidemica: IV, x.
- 24 Bravo de Sobremonte Ramirez, G. (1654). Resolutiones medicae. practicas pro curandis febribus. In: Operum medicinalium, Bd. 5 (Lyon 1684): 67; engl.: Bennett, (1830). The Gardens and Menagerie of the Zoological Society Delineated, vol. 1: 99.
- 25 Valmont-Bomare, J.C. (1791). Quadrupedes. In: Dictionnaire raisonnée universel d'histoire naturelle, Bd. 12, 3-112: 12.
- 26 Vgl. z.B. C. Velleius Paterculus: 2, 73; Tacitus, Annales: 3, 74.
- 27 Farre, A. (1840). Worms found in the human body. In: Tweedie, A. (1840). A System of Practical Medicine, vol. 5, 227-260: 227; vgl. McGee, W.J. (1896). Expedition to Seriland. Science 3, 493-505: 503; ders. (1897). The beginning of zooculture. Amer. Anthropol. 10, 215-230: 224.
- 28 Adams, C.C. (1918). Migration as a factor in evolution: its ecological dynamics. Amer. Nat. 52, 465-490: 469.
- 29 Derham, W. (1714). Physico-theology: 402; Shaw, G. (1791). Description of the Cancer stagnalis of Linnaeus. Trans Linn. Soc. 1, 103-110: 104; Dillwyn, L.W. (1815). On fossil shells. Philos. Trans. Roy. Soc. London 113, 393-399: 393; Lyell, C. (1835). On the proofs of a gradual rising of the land in certain parts of Sweden. Philos. Trans. Roy. Soc. London 125, 1-38: 25.
- 30 Ward, S. (1775). Natural History of Birds, vol. 5: 141f.
- 31 Tischler, W. (1968). [Rez. Slobodkin, L.B., Smith, F.E., & Hairston, N.G. (1967). Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature]. Amer. Nat. 101, 109-124. Berichte über die wissenschaftliche Biologie, Abt. A 283: 432; Janetschek, H. (1969). [Rez. Hocking, B. (1968). Insect-flower association in the high Arctic. Oikos 19, 359-387]. Berichte Biochemie und Biologie 309: 177; Tischler, W. (1976). Einführung in die Ökologie: 59; Purves, W.K. et al. (1983/2004). Life. The Science of Biology (dt. Held, A. et al. (Hg.). Biologie, München 2006): 1299; Campbell,

- N.A. & Reece, J.B. (1987/2009). *Biology* (dt. Kratochwil, A. et al. (Hg.). Biologie, München 2009): 1613.
- 32 Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 Bde.: I, 272; Kühnelt, W. (1965). *Grundriss der Ökologie*: 183.
- 33 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 77.
- 34 Aristoteles, *Hist. anim.* 608b19-609b20.
- 35 Vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. *Quart. Rev. Biol.* 48, 322-350: 329.
- 36 Herodot, *Historiae*: III, 108; Platon, *Protagoras* 321b.
- 37 Plotin, *Enneaden* III, 2, 15.
- 38 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.
- 39 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 Arzneiwissenschaft*, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 26.
- 40 [Chambers, R.] (1844/47). *Vestiges of the Natural History of Creation*: 265f.
- 41 Smellie, W. (1790). *Philosophy of Natural History*: 224; vgl. 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: 330f.
- 42 Carroll, C.R. & Janzen, D.H. (1973). Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4 231-257: 234; vgl. Slobodkin, L.B. (1968). How to be a predator. *Amer. Zool.* 8, 43-51: 50; ders. (1974). Prudent predation does not require group selection. *Amer. Nat.* 108, 665-678; vgl. Maiorana, V.C. (1976). Reproductive value, prudent predators, and group selection. *Amer. Nat.* 110, 486-489; Mertz, D.B. & Wade, M.J. (1976). The prudent prey and the prudent predator. *Amer. Nat.* 110, 489-496.
- 43 Solomon, M.E. (1949). The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18, 1-35: 16.
- 44 Holling, C.S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canad. Entomol.* 91, 293-320: 303.
- 45 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*; Volterra, V. (1926). *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. *Mem. Accad. Nazionale Lincei* (ser. 6) 2, 31-113.
- 46 Gause, G.F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79, 16-17: 17.
- 47 Huffaker, C.B. (1958). Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27, 343-383.
- 48 Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1979). Arms races between and within species. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 205, 489-511: 489.
- 49 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*. 113f.
- 50 Varley, G. (1947). The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). *J. Anim. Ecol.* 16, 139-186; Lack, D. (1947). *Darwin's Finches*: 136; vgl. Kingsland, S. (1985). *Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*: 168.
- 51 Caswell, H. (1978). Predator-mediated coexistence: A nonequilibrium model. *Amer. Nat.* 112, 127-154; Hastings, A. (1978). Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems: predator-mediated coexistence. *Theor. Popul. Biol.* 14, 380-395.
- 52 Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100, 65-75.
- 53 a.a.O.: 73.
- 54 Vgl. z.B. Hall, D.J., Cooper, W.E. & Werner, E.E. (1970). An experimental approach to the production dynamics of and structure of freshwater animal communities. *Limn. Ocean.* 15, 839-928; Estes, J.A., Jameson, R.J. & Rhode, E.B. (1982). Activity and prey selection in the sea otter: influence of population status on community structure. *Amer. Nat.* 120, 242-258; Power, M.E., Matthews, W.J. & Steward, A.J. (1985). Grazing minnows, piscivorous bass stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology* 66, 1448-1456.

Regeneration

Das Wort ›Regeneration‹ (abgeleitet von dem lateinischen Verb ›regenerare‹ »wiedererzeugen (von ererbten Merkmalen)«¹) wird in der spätantiken und mittelalterlichen Philosophie, z.B. bei Tertullian und Augustinus, zunächst in der Bedeutung von »Wiedergeburt« verwendet.² Bis ins 17. und 18. Jahrhundert ist dieser theologische Sinn des Wortes der dominierende.³ Eine biologische Bedeutung erhält das Wort in mittelalterlichen Abhandlungen zur Medizin, insbesondere zur Wundheilung, Mitte des 13. Jahrhunderts bei Theoderich von Lucca und wenig später bei Lanfrank von Mailand (»carnis regeneratio«) sowie Mitte des 14. Jahrhunderts in der ›Chirurgia magna‹ Guy de Chauliacs.⁴ In Übersetzungen dieser Werke im 15. und 16. Jahrhundert erscheint der Ausdruck im Französischen und Englischen.⁵

Zu einem biologischen Terminus, der auch ins Deutsche übernommen wird, entwickelt sich der Ausdruck aber erst nach experimentellen Untersuchungen in der Mitte des 18. Jahrhunderts (Löseke 1762: »Die Regeneration des Polypi, Lumbrici, die Abschliessung der Hirschhörner und Krebschalen überführen uns, daß auch edele Theile des animalischen Körpers regenerirt werden können«⁶; Bonnet 1770: »la Régénération entiere de la Cuisse d'un grand Animal«⁷; dt. Übers. 1770: »der gänzlichen Regeneration des Schenkels an einem grossen Thiere«⁸; Michaelis 1784: »die Regeneration der Nerven«⁹).

Die Erscheinungen der Regeneration, d.h. der Neubildung von verloren gegangenen Körperteilen eines Organismus, läuft bis ins 19. Jahrhundert meist unter dem Titel **Reproduktion** (↑Fortpflanzung). Unter dieser Bezeichnung wird sie 1712 von R.A.F. de Réaumur für verschiedene Organismen beschrieben.¹⁰ Auch C. de Bonnet, der ab 1770 den Terminus ›Regeneration‹ übernimmt, spricht anfangs von der ›Reproduktion‹.¹¹

Antike

Das Phänomen der Regeneration von Körperteilen ist seit der Antike bekannt und wird vielfach ökonomisch ausgenutzt, z.B. bei der Holzgewinnung oder der Gewinnung von Schafwolle. Von einer Regeneration auch komplexer Organe, wird in Mythen berichtet, z.B. im Fall der *Hydra*, einem neunköpfigen schlangenähnlichen Ungeheuer, das nach Verlust eines Kopfes zwei neue bildet. Fraglich ist, ob Na-

Regeneration (ca. 1267) 142
Reproduktion (Réaumur 1712) 142
physiologische Regeneration (Lotze 1846) 144
Metaplasie (Virchow 1864-65) 145
Autotomie (Frédérique 1883) 145
reparative Regeneration (Anonymus 1893) 144
Epimorphose (Morgan 1901) 144
Morphallaxis (Morgan 1901) 144

turbeobachtungen zum Regenerationsvermögen von Hohltieren als Modell für dieses mythologische Wesen dienten – bemerkenswert ist es jedenfalls, dass die Gattung von Organismen, bei der die Regeneration im 18. Jahrhundert erstmals genau beschrieben und allgemein bekannt wird, nach der mythologischen Figur den Namen *Hydra* erhalten hat (1735 von Linné¹²). Neben dem Hydra-Mythos wird eine Regeneration auch in anderen mythologischen Erzählungen der Antike beschrieben, z.B. in der Figur des Prometheus, an dessen Leber tagsüber ein Adler frisst und die nachts nachwächst (tatsächlich weist die Leber ein hohes Regenerationsvermögen auf).¹³

Für Aristoteles ist die ihm bekannte Teilbarkeit vieler Pflanzen und Insekten ein Beleg dafür, dass jeder ihrer Teile, sofern er nach der Teilung weiterlebt und über die Fähigkeit zur Ernährung (bei den Pflanzen) bzw. der Wahrnehmung und Ortsbewegung (bei den Tieren) verfügt, eine Seele enthält. Der Zerlegbarkeit der Tiere in Teile entspreche also eine Teilbarkeit ihrer Seele.¹⁴ Einen Unterschied im Regenerationsvermögen der Tiere und Pflanzen sieht Aristoteles darin, dass die Tiere nach einer Teilung keine Organe neu zu bilden vermögen, bei Pflanzen dies aber sehr wohl möglich sei. Eine Pflanze enthält nach Aristoteles daher Wurzel und Spross potenziell in jedem ihrer Teile (»ἢ δ' ἐν τῷ φυτόν δύνανται πανταχῆ γὰρ εἶχει καὶ ῥίζαν καὶ καυλὸν δύνανται«¹⁵) – alle Pflanzenteile sind, in späterer Terminologie, *totipotent*. Auch die Regeneration einzelner Körperteile bei Tieren (z.B. des Schwanzes der Eidechsen) beschreibt Aristoteles.¹⁶

Réaumur

Seit Beginn des 18. Jahrhunderts werden Regenerationen systematisch experimentell untersucht. Als »Entdecker der Regenerationserscheinungen« (Moeschlin-Krieg 1953)¹⁷ gilt R.A.F. de Réaumur. Er berichtet 1712 u.a. über die Regeneration von Beinen bei Krebsen (vgl. Abb. 428). Réaumur weist in seinen Versuchen nach, dass es ein bestimmtes Gelenk im Bein eines Krebses gibt, an dem dieses Bein bevorzugt abbricht und von dem aus sich auch die Regeneration am schnellsten vollzieht. Er erklärt das Regenerationsvermögen als eine funktionale Ein-

Die Regeneration ist die Wiederherstellung eines Körperteils nach dessen Verletzung oder Zerstörung, die innerhalb eines Organismus aufgrund von körpereigenen Prozessen erfolgt.

richtung, die gerade an solchen Organen vorliegt, die einer Verletzung am stärksten ausgesetzt sind.¹⁸ Réaumur interpretiert das Regenerationsvermögen damit allgemein als Anpassung an die Verletzbarkeit von Organen.¹⁹ Auch an anderen Organismengruppen, so an Polypen, Wasserwürmern, Blutegeln und Egelschnecken untersucht Réaumur die Regenerationsfähigkeit. Für seine präformistische Überzeugung stellen die Regenerationserscheinungen ein Problem dar, weil nicht klar ist, woher die Anlagen für die Neubildungen kommen, wenn der Organismus als präformiert in seinem Keim vorgestellt wird (↑Entwicklung).

Deutungen und Erklärungen im 18. Jh.

N. Hartsoeker wendet sich 1722 ausdrücklich gegen die Präformationstheorie und schließt aus dem Regenerationsvermögen von Krebsen auf eine »Intelligenz« im Körper dieser Tiere. Wenn diese Intelligenz dazu in der Lage sei, ein komplexes Körperteil zu regenerieren, dann könne sie auch einen ganzen Organismus bilden, so Hartsoeker.²⁰ In diese Richtung der Argumentation weisen auch die späteren Ausführungen Blumenbachs und seine Postulierung eines *Bildungstriebes* (»nusus formativus«; ↑Vitalismus/Lebenskraft).²¹

Mitte des 18. Jahrhunderts ist es v.a. das Regenerationsvermögen der Süßwasserpolyphen nach den Untersuchungen A. Trembleys, welches vielfaches Interesse findet.²² Ausgangspunkt für Trembleys Beschäftigung mit den Süßwasserpolyphen ist seine Überzeugung, es handle sich bei diesen Wesen um Tiere. Weil diese aber eine für Tiere ungewöhnlich variable Anzahl von Extremitäten aufweisen, studiert sie Trembley näher und trägt damit zur »Geburt der experimentellen Biologie« (Lenhoff & Lenhoff 1986) in der Mitte des 18. Jahrhunderts bei.²³

In seinen Experimenten stellt Trembley einige grundlegende Prinzipien der Regeneration fest: (1) Die Polarität eines Körperteils bleibt bei der Regeneration erhalten: Aus dem abgeschnittenen Kopfende eines Polypen entwickelt sich also wieder ein Kopf und aus dem Fußende ein Fuß; (2) zwischen Wundheilung und der Regeneration ganzer Körperteile bestehen fließende Übergänge; (3) für eine erfolgreiche Regeneration des ganzen Tieres gibt es eine Mindestgröße eines Polypenfragments; und (4) eine von einer Knospe ausgehende beginnende Verzweigung

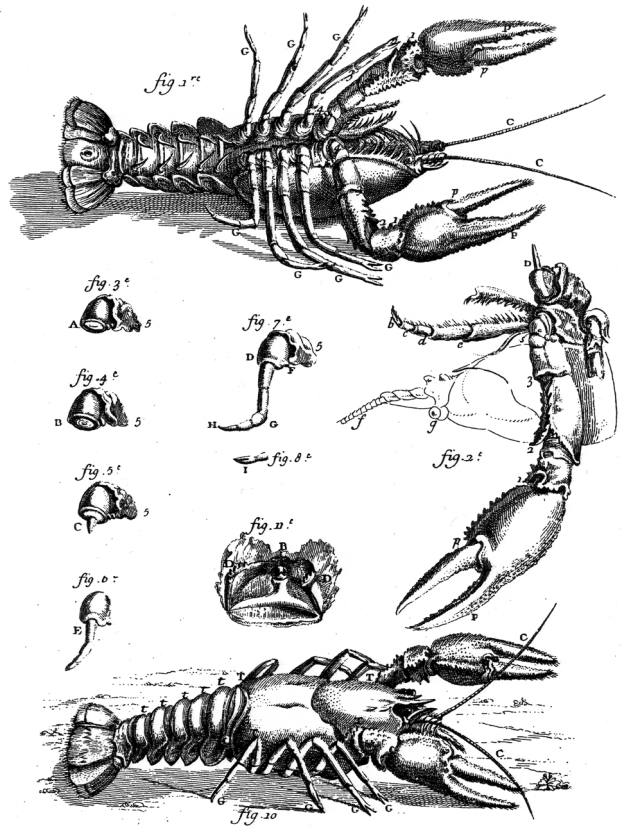


Abb. 428. Regeneration der Beine eines Krebses, nachdem diese an einer bestimmten Stelle abgebrochen sind (aus Réaumur, R.A.F. de (1712). *Sur les diverses reproductions que se font dans les écrivisses, les omars, les crabes, &c. Et entre autres sur celles de leurs jambes & de leurs écailles. Hist. Acad. Roy. Sci. 1712, 295-321: pl. 12).*

vollzieht ihre Entwicklung unabhängig vom Rest des Körpers.²⁴

Die Untersuchungen Trembleys sorgen Mitte des 18. Jahrhunderts für Aufsehen und werden rasch naturphilosophisch gedeutet. So werten materialistische gesinnte Denker wie J.O. de La Mettrie und D. Diderot sie als Beleg für das Fehlen einer Seele bei Lebewesen und für ein Verständnis des lebenden Körpers als eines Systems, das in jedem seiner Teile organisiert sei und



Abb. 429. Regeneration der Zehen am Fuß eines Salamanders (aus Réaumur, R.A.F. de (1777). *Mémoire sur les salamandres: Pl. VII).*

keines zentralen Steuerorgans bedürfe (↑Organisation).²⁵ Auch zur Entscheidung des entwicklungsbiologischen Streits zwischen den Theorien der Präformation und Epigenese werden Trembleys Ergebnisse zu verwenden versucht. Die Ausbildung eines vollständigen neuen Organismus ausgehend von vollstündigen neuen Organismus ausgehend von einem Körperfragment ist in den Augen der meisten Forscher ein Beleg für die Epigenese. Trembley selbst enthält sich weitgehend philosophischer Interpretationen seiner Ergebnisse; aus religiösen Gründen tendiert er aber eher zur Präformationstheorie.²⁶

Neben den spektakulären Untersuchungen der Süßwasserpolypen stehen Mitte des 18. Jahrhunderts Studien zur Regeneration anderer Arten von Organismen. So wird die Regeneration von Ringelwürmern, wie z.B. der Regenwürmer, in Versuchen von P. Lyonet (1739)²⁷, C. de Bonnet (1745)²⁸ und O.F. Müller (1771)²⁹ studiert. Besondere Aufmerksamkeit finden schließlich die von L. Spallanzani 1768 beschriebenen Regenerationen von Extremitäten bei Wirbeltieren, wie Kaulquappen und Salamander.³⁰ In der Deutung seiner Ergebnisse bemüht sich Spallanzani darum, diese als eine Bestätigung der Präformationsannahme zu werten: Die Regeneration der Gliedmaßen deute auf Anlagen im Körper, die nur zu klein seien, um vor der erfolgten Regeneration sichtbar zu sein.³¹

Eine Systematik der Regenerationserscheinungen gibt J.F. Blumenbach 1781. Er unterscheidet bei den »Reproductionen« eine »natürliche oder nothwendige (Reproductio secundum naturae)« und eine »ausserordentliche oder zufällige (praeter naturam)«. ³² Zu ersterer zählt er den jährlichen Laubabwurf der Bäume, die Häutung der Insekten, Krebse und Reptilien, die Mauser der Vögel und den Wechsel der Haare, Zähne und Geweihe der Säugetiere. Die zweite unterteilt er weiter in zwei Formen: »A. Blosser Wiederherstellung der zerstörten Bildung ohne Verlust von Stoff (Reproductio formae)« und »B. Wiederherstellung des zugleich verlohrenen Stoffes (Reproductio materiei)«. Zu ersterer gehört z.B. das erneute Zusammenwachsen von künstlich getrennten Gliedern; zu letzterer die Heilung von Wunden und die Reproduktion von verlorenen Gliedmaßen. Blumenbach interpretiert die Regenerationserscheinungen als Manifestation eines allgemeinen »Bildungstriebes« und sieht ihr Vorkommen als Beleg für eine epigenetische Theorie der Formbildung (↑Entwicklung).

19. Jh.: Typen der Regeneration

Die erste der von Blumenbach unterschiedenen Hauptformen der Regeneration wird seit Mitte des 19. Jahrhunderts als **physiologische Regeneration**

bezeichnet (deutsch zuerst 1846 bei H. Lotze für die »Theilbarkeit niederer Thiere mit selbstständiger psychischer Entwicklung der Theilstücke«³³; 1853 in Bezug auf die Regeneration des Hornhautgewebes des Auges³⁴; 1865 in Bezug auf die Neubildung von quergestreiften Muskelfasern³⁵; von Rindfleisch 1872: »an excessive participation of the physiological regeneration may play a role in the inflammation«³⁶; Morgan 1901: »physiological regeneration«³⁷). Als typische Beispiele gelten die Erneuerung der Haut, der Federn bei Vögeln (Mauser) oder der Haare bei Säugetieren. Weil sie regelmäßig und wiederholt auftritt, kann sie auch *repetierende Regeneration* genannt werden (Korschelt & Heider 1902).³⁸ Die zweite Form hat verschiedene Bezeichnungen erhalten. Häufig heißt sie **reparative Regeneration** (Anonymus 1893: »reparative regeneration«³⁹; Korschelt & Heider 1902: »der als Folge von Verletzungen oder anderen mehr gelegentlichen Substanzverlusten eintretende Ersatz [... , d.h. die] occasionelle, reparative oder reфекtive Regeneration«⁴⁰). Diese Form ist auch als *Organregeneration*⁴¹ bekannt. Unterschieden sind beide Typen, insofern die physiologische Regeneration ein endogen durch den Organismus bedingter Prozess ist, die reparative Regeneration aber allein veranlasst durch äußere Störungen (z.B. Verletzungen) auftritt.

Die Untersuchungen der Regenerationen geben der experimentellen Entwicklungsbiologie seit ihrer Begründung in den 1880er Jahren entscheidende Impulse.⁴² Zusammenfassend bezeichnet T.H. Morgan die Vorgänge der Wiederherstellung der ursprünglichen Organisation bei Prozessen der Regeneration 1900 als *Morpholaxis*.⁴³ Ein Jahr später unterscheidet er zwischen **Epimorphose** (»epimorphosis«) als der einfachen Bildung neuen Gewebes an der verletzten Stelle (»formation of new tissue at the exposed region«) und **Morphallaxis** (»morphallaxis«), die eine Umbildung des vorhandenen Gewebes in das eines anderen Typs einschließt (»transformation of the entire piece into a new form«).⁴⁴ Die Morphallaxis bezieht sich demnach also nicht auf die bloße Teilung vorhandener Zellen, sondern auf die Transformation von bestehenden, bereits zu einem Gewebetyp differenzierten Zellen.

Später im 20. Jahrhundert wird jede Regeneration eines komplexen Organs als *epimorphe Regeneration* bezeichnet (Goss 1991: »the regrowth of amputated structures from an anatomically complex stump«⁴⁵) und von der einfachen *Geweberegeneration* (»tissue regeneration«) unterschieden.⁴⁶

Morgan beurteilt die Erscheinungen der Regeneration als in ihrer physiologischen Natur nicht verschie-

den von den Vorgängen bei der normalen Entwicklung. Er wendet sich damit gegen die Auffassung A. Weismanns, nach der das Regenerationsvermögen eine spezielle Anpassung darstellt, die sich allein bei den verletzungsanfälligsten Körperteilen finde.⁴⁷ Die Regeneration führt Morgan daher auch nicht auf spezifische Mechanismen an einzelnen Körperteilen zurück, sondern sieht sie als einen Effekt, der durch die gesamte Organisation eines Organismus erzeugt wird: »the forming organism is of such a kind that we can better understand its action when we consider it as a whole [...] the properties of the organism are connected with its whole organization and are not simply those of its individual cells, or lower units.«⁴⁸

Dass die Regeneration eines Gewebes nicht immer vom Gewebe des gleichen Typs ausgehen muss, stellt G. Wolff 1895 anhand der Regeneration der Augenlinse bei Lurchen fest. Die Regeneration der Linse erfolgt nicht ausgehend vom Rand der Wunde, sondern von der unverletzten Iris.⁴⁹ Es liegt hier also eine Transformation von differenzierten Zellen eines Typs in solche eines anderen Typs vor – ein Prozess, der mit Morgans Ausdruck als *Morphallaxis* bezeichnet werden kann. R. Virchow führt für einen verwandten Vorgang, nämlich die Umwandlung von gesunden Zellen in Krebszellen oder von Zellen eines Krebstyps in solche eines anderen den Ausdruck *Metaplasie* ein (Virchow 1864: »Uebergangsfähigkeit einer Geschwulstart in eine andere (Transformation, Metaplasie)«⁵⁰; »Ein Fibrom kann durch Metaplasie zu einem Fibrosarkom werden«⁵¹).

Die besondere Fähigkeit der funktionalen Abtrennung von Körperteilen an speziell dafür vorgesehenen Stellen wird seit den 1880er Jahren als *Autotomie* bezeichnet. L. Frédérique, der den Ausdruck 1883 einführt, nachdem er das Phänomen bereits 1882 ausgehend von Untersuchungen zur Abtrennung von Beinen bei Krebsen als spontane Amputation (»amputation spontanée«) beschreibt⁵², hält sie für eine eigenartige Form des Schutzverhaltens (»curieux moyen de défense«⁵³). 1887 wird der Ausdruck ins Deutsche übernommen, zehn Jahre später ins Englische.⁵⁴

Vitalistische Interpretation, funktionale Einordnung
Gegen Ende des 19. Jahrhunderts erlangt das Phänomen der Regeneration Bedeutung für die theoretische Biologie, weil es von H. Driesch als Element eines der schlagkräftigsten Argumente für seine vitalistischen Überzeugungen ins Feld geführt wird. Eine deterministische Maschinentheorie der Entwicklung reicht nach Driesch zur Erklärung der Regeneration nicht aus, weil keine Maschinen vorstellbar seien, die sich selbst reparieren könnten; notwendig sei daher

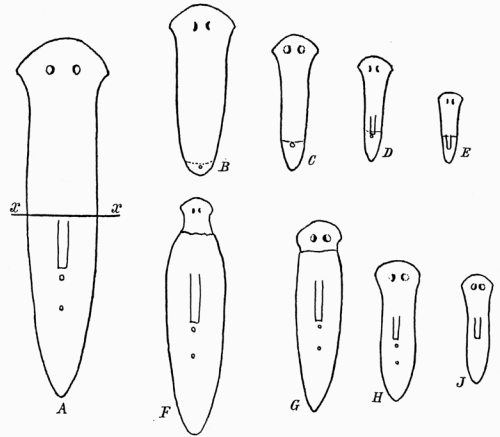


Abb. 430. Regeneration einer Planarie (*Planaria spec.*). Aus der experimentellen Querteilung einer Planarie mittels eines Schnitts oberhalb des Pharynx entstehen zwei Hälften, die innerhalb weniger Wochen den jeweils fehlenden Teil ergänzen: B-E: Regeneration des hinteren Teils; F-J: Regeneration des vorderen Teils (aus Morgan, T.H. (1900). *Regeneration in planarians*. *Arch. Entwicklungsmech.* 10, 58-119: 61).

die Annahme eines ganzmachenden Faktors (↑Vitalismus).

Andere Untersuchungen des Phänomens der Regeneration am Ende des 19. Jahrhunderts weisen allerdings in die genau entgegengesetzte Richtung: Regenerationen werden nicht nur bei Lebewesen beschrieben, sondern auch bei Kristallen, insofern auch sie ihre Struktur nach äußeren Störungen wiederherstellen.⁵⁵

Eine einheitliche funktionale Einordnung der Regeneration in das begriffliche Grundgerüst der Biologie stößt auf einige Schwierigkeiten. Driesch ordnet die Regenerationen als »Restitutionen oder Wiederherstellungsregulationen« dem Begriff der Regulation unter.⁵⁶ So verstanden, sind die Regenerationen als Kompensationen einer Störung verstanden. Dies trifft allerdings nur für die reparativen Regenerationen zu. Die physiologischen Regenerationen stellen dagegen keine Regulation im Sinne der Kompensation einer äußeren Störung dar, sondern sind vom Organismus selbst induziert. Funktional stehen sie entweder im Zusammenhang mit Schutzvorgängen (z.B. der Blattabwurf der Bäume im Herbst und die Neubildung im Frühling), mit natürlichen Verschleißerscheinungen der organischen Teile (z.B. die ständige Regeneration der Hautzellen) oder mit anderen periodisch wiederkehrenden Prozessen (z.B. die Fruchtbildung bei mehrjährigen Pflanzen oder die Geweihbildung bei Säugetieren).

Nachweise

- 1 Vgl. Plinius, *Naturalis historia* VII, 50; XII, 11.
- 2 Tertullianus (3. Jh.). *De baptismo* (*Corpus christianorum*, Series latina 1, ed. J.G.P. Borleffs, 1954, 277-295): cap. 5; Augustinus (5. Jh.). *De civitate dei* 20, 5; *Vulgata: Matthäus* 19, 28; Titus 3, 5.
- 3 Vgl. z.B. Whately, W. (1635). *The New Birth, or a Treatise of Regeneration; Delivered in certain Sermons*.
- 4 Theoderich von Lucca (= Teodorico Borgognoni oder Theodor von Cervia) (ca. 1267). [*Cyurgia*]. In: *Cyurgia Guidonis de Cauliaco, Cyurgia Bruni, Theodori, Rolandi, Rogerii, Lanfranci, Bertapalie* (Venedig 1512, 97-134): 107 (II, xii); engl. Übers.: *The Surgery of Theodoric* ca. A.D. 1267 (transl. by E. Campbell & J. Colton, vol. 1, New York 1955): 139: »the regeneration of flesh«; *The Surgery* (New York 1965, 2 vols.): I, 21; Lanfrank von Mailand (1296). [*Chirurgia magna*] (nach Hall, J. (Übers.) (1565). *Lanfrancus Mediolanensis, A Most Excellent and Learned Woork of Chirurgie*): II. ix. 23; Guy de Chauliac (1363). *Chirurgia magna* (Manuskript in der New York Academy of Medicine): f. 8 (nach OED); vgl. Churchill, E.D. (1964). Healing by first intention: studies in the history of wound healing. *J. Hist. Med. Allied Sci.* 19, 193-214: 200.
- 5 Guy de Chauliac, *Grande Chirurgie* (Manuskript in der New York Academy of Medicine): f. 8; vgl. auch Copland, R. (1541). *Guy de Chauliac's Questyonary Cyurgyens*: ii. sig. Biv^o; Browne, T. (1646). *Pseudodoxia Epidemica*: 127 (nach OED).
- 6 Löseke, J.L.L. (1762). *Physiologie oder Lehre von dem gesunden Zustande des menschlichen Körpers*: 280 (§668).
- 7 Bonnet, C. de (1770). *La palingénésie philosophique*: 101; vgl. ders. (1777). *Expériences sur la régénération de la tête du limaçon terrestre*. *J. Phys.* (Paris) 10, 165-179; Badier, M. de (1778). *Observations sur la régénération des pattes de crabes*. *Observ. Physique* (Paris); Chirac, P.-M. (1804). *Considérations Physiologiques sur la régénération de substance chez les animaux mammifères*.
- 8 Bonnet, C. de (1777). *Philosophische Palingenesie*, Bd. 1 (Übers. J.C. Lavater): 118.
- 9 Michaelis, F. (1784). *Ueber die Regeneration der Nerven*. *Chirurgische Bibliothek* 7, 579-580; ders. (1785). *Über die Regeneration der Nerven*; Arnemann, J. (1787). *Versuche über die Regeneration an lebenden Thieren*, Bd. 1. *Über die Regeneration der Nerven*.
- 10 Réaumur, R.-A.F. de (1712). *Observations sur les diverses reproductions que se font dans les écrivisses, les omars, les crabes, etc., et entr'autres sur celles de leurs jambes et de leurs écailles*. *Hist. Acad. Roy. Sci.* 1712, 223-245.
- 11 Bonnet, C. de (1745). *Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce*. In: *Traité d'insectologie* (Neuchâtel 1779, 167-352): 184.
- 12 vgl. Linné, C. von (1735). *Systema naturae: Paradoxa*; Pallas, P.S. (1766). *Elenchus zoophytorum*: 25.
- 13 Goss, R.J. (1991). The natural history (and mystery) of regeneration. In: Dinsmore, C.E. (ed.). *A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Concept*, 7-23: 8.
- 14 Aristoteles, *De an.* 411b; 413b; *De part. anim.* 682af.
- 15 Aristoteles, *De longitudine et brevitate vitae* 467a23 (VI).
- 16 Aristoteles, *Hist. anim.* 508b7.
- 17 Moeschlin-Krieg, B. (1953). *Zur Geschichte der Regenerationsforschung im 18. Jahrhundert*: 10.
- 18 Réaumur (1712): 225f.
- 19 Vgl. Skinner, D.M. & Cook, J.S. (1991). New limbs for old: some highlights in the history of regeneration in Crustacea. In: Dinsmore, C.E. (ed.) (1991). *A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science*, 25-45: 33.
- 20 Hartsoeker, N. (1722). *Recueil de plusieurs pièces de physique*: 193; vgl. Bodemer, C.W. (1964). *Regeneration and the decline of preformationism in eighteenth century embryology*. *Bull. Hist. Med.* 38, 20-31: 24.
- 21 Blumenbach, J.F. (1781). *Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte*.
- 22 Trembley, A. (1744). *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce*; vgl. Lenhoff, S.G. & Lenhoff, H.M. (1986). *Hydra and the Birth of Experimental Biology, 1844. Abraham Trembley's Memoirs Concerning the Natural History of a Type of Freshwater Polyp with Arms Shaped Like Horns*; Lenhoff, H.M. & Lenhoff, S.G. (1991). *Abraham Trembley and the origins of research on regeneration in animals*. In: Dinsmore, C.E. (ed.) (1991). *A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science*, 47-66.
- 23 Lenhoff & Lenhoff (1986).
- 24 Vgl. Lenhoff & Lenhoff (1991): 56f.
- 25 Vgl. Vartanian, A. (1950). *Trembley's polyp, La Mettrie, and eighteenth-century French materialism*. *J. Hist. Ideas* 11, 259-286; Benson, K.R. (1991). *Observation versus philosophical commitment in eighteenth-century ideas of regeneration and generation*. In: Dinsmore, C.E. (ed.). *A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science*, 91-100: 96.
- 26 Vgl. Baker, J.R. (1952). *Abraham Trembley of Geneva: Scientist and Philosopher*: 185; Bodemer (1964); Lenhoff & Lenhoff (1991): 62.
- 27 Lyonet, P. [1739]. [*Sur les vers sécables*]. In: *Recherches sur l'anatomie et les metamorphoses de différentes espèces d'insectes, ouvrage posthume de Pierre Lyonet*, hg. v. W. de Haan (Paris 1832): 203; vgl. Seters, W.H. van (1962). *Pierre Lyonet, 1706-1789*: 163.
- 28 Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie*; ders. (1755). *Observations sur une noucelle partie proper à plusieurs chenilles*. *Mém. Math. Savants Étrangers Paris* 2, 44-52.
- 29 Müller, O.F. (1771). *Von Würmern des süßen und salzigen Wassers*.
- 30 Spallanzani, L. (1768). *Prodromo di un opera da imprimersi sopra la riproduzioni animali*; vgl. Dinsmore, C.E. (1991). *Lazzaro Spallanzani: concepts of generation and re generation*. In: ders. (ed.) (1991). *A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science*, 67-89.
- 31 Spallanzani, L. (1776). *Opuscoli di fisica animale e vegetabile* (engl. *Dissertations Relative to the Natural History of Animals and Vegetables*, 2 vols., London 1784-89): II, 89f.; vgl. Benson (1991): 99.

- 32 Blumenbach (1781): 80f.
- 33 Lotze, H. (1846). Seele und Seelenleben. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie, Bd. 3, 1. Abth., 142-264: 263.
- 34 Coccius, E.A. (1853). Ueber die Anwendung des Augen-Spiegels nebst Angabe eines neuen Instrumentes: 157.
- 35 Uhle, P. & Wagner, E. (1865). Handbuch der allgemeinen Pathologie (3. Aufl.): 390; Arnold, J. (1872). Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Blutcapillaren, II. Arch. pathol. Anat. Physiol. 54, 1-29: 28; Lott, G. (1873). Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien; Bizzozero, G. & Vassale, G. (1887). Ueber die Erzeugung und die physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren. Arch. pathol. Anat. Physiol. 110, 155-214; noch nicht in: von Wittich (1862). Beiträge zur Histologie der quergestreiften Muskeln. Königsberger medicinische Jahrbücher. 3, 46-51.
- 36 Rindfleisch, G.E. von (1872). A Text-Book of Pathological Histology (transl. by W.C. Kroman & F.T. Miles): 551.
- 37 Morgan, T.H. (1901). Regeneration: 19; 128.
- 38 Korschelt, E. & Heider, K. (1893/1902). Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Specieller Theil (2. Aufl.): 35.
- 39 Anonymus (1893). Adamkiewicz on the nature and treatment of cancer. Physician and Surgeon. A Professional Medical Journal 15, 231-235: 235; Anonymus (1893). The pathology and treatment of cancer in the newer light. Omaha Clinic 6, 100-102: 102; auch in: Schleich, C.L. (1899). Neue Methoden der Wundheilung: 324; nicht gefunden in: Adamkiewicz, A. (1893). Untersuchungen über den Krebs und das Princip seiner Behandlung.
- 40 Korschelt & Heider (1893/1902): 35; vgl. Korschelt, E. (1913). Regeneration. Handwörterb. Naturwiss., Bd. 8, 159-199: 167.
- 41 Moeschlin-Krieg, B. (1953). Zur Geschichte der Regenerationsforschung im 18. Jahrhundert: 5.
- 42 Vgl. Morgan (1901); Child, C.M. (1911). Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. Vortr. Aufs. Entwicklungsmech. Organism. 11, 1-157; Speemann, H. (1936). Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung; vgl. dazu Churchill, F.B. (1991). Regeneration, 1885-1901. In: Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 113-131.
- 43 Morgan, T.H. (1900). Regeneration in planarians. Arch. Entwicklungsmech. 10, 58-119: 101.
- 44 Morgan, T.H. (1901). Regeneration in the egg, embryo, and adult. Amer. Nat. 35, 949-973: 949.
- 45 Goss, R.J. (1991). The natural history (and mystery) of regeneration. In: Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Concept, 7-23: 17.
- 46 Carlson, B.M. (1970). Relationship between the tissue and epimorphic regeneration of muscle. Amer. Zool. 10, 175-186; ders. (1978). Types of morphogenetic phenomena in vertebrate regenerating systems. Amer. Zool. 18, 869-882.
- 47 Morgan, T.H. (1898). Regeneration and the liability to injury. Zool. Bull. 1, 287-300; vgl. Maienschein, J. (1991). T.H. Morgan's regeneration, epigenesis, and (w)holism. In: Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 133-149: 138.
- 48 Morgan, T.H. (1901). Regeneration: 278f.; vgl. Maienschein (1991): 144.
- 49 Wolff, G. (1895). Entwicklungsphysiologische Studien, I: Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. Entwicklungsmech. Org. 1, 380-390; vgl. Dumont, J.N. & Yamada, T. (1972). Dedifferentiation of iris epithelial cells. Dev. Biol. 29, 385-401.
- 50 Virchow, R. (1864). Die krankhaften Geschwülste, Bd. 2, 1. Hälfte: 176.
- 51 a.a.O.: 266.
- 52 Frédérique, L. (1882). Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le crabe. Arch. biol. 3, 235-240: 235.
- 53 Frédérique, L. (1883). Sur l'autotomie ou mutilation par vole réflexe comme moyen de défense chez les animaux. Arch. zool. expérim., Sér. 2 1, 413-426.
- 54 Preyer, W. (1887). Über die Bewegungen der Seesterne. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, 191-234: 206; Bindley, H.H. (1897). On the regeneration of the legs in the *Blattidæ*. Proc. Zool. Soc. 1897, 903-916: 911.
- 55 Rauber, A. (1895). Die Regeneration der Kristalle; Lehmann, O. (1895). Über das Zusammenfließen und Ausheilen fließend-weicher Kristalle. Z. physikal. Chemie 18, 91-96.
- 56 Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen: 35.

Literatur

- Moeschlin-Krieg, B. (1953). Zur Geschichte der Regenerationsforschung im 18. Jahrhundert.
- Dinsmore, C.E. (ed.) (1991). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science.
- Homann, H. (1992). Regeneration. Hist. Wb. Philos. 8, 476-479.

Regulation

Das Wort ›Regulation‹ geht auf das lateinische Verb ›regere‹ »gerade richten, lenken, herrschen« zurück. Bereits im Mittel- und Spätlateinischen wird das Verb ›regulare‹, von dem sich das spätere Substantiv ableitet, in der Bedeutung »regeln, einrichten« verwendet. Im Mittelalter wird es in andere europäische Sprachen entlehnt – so wird im Deutschen das Verb ›regulieren‹ schon um 1300 gebildet. Im 17. Jahrhunderts erfolgt die dazu gehörende Substantivbildung ›Regulation‹, die sich zunächst auf die Steuerung sozialer oder psychischer Prozesse bezieht (Earl of Essex 1672: »regulation of Corporacions«¹; Towerson 1676: »regulation of our manners«²). Bereits R. Hooke gebraucht es aber 1665 in Bezug auf organische Prozesse: »the regulation of the motion of the wing [of a fly]«.³

Im Deutschen wird das Wort in biologischer Bedeutung seit dem frühen 19. Jahrhundert gebraucht, anfangs meist im medizinischen Zusammenhang (Schmidt 1803: »kunstmäßige Regulation dieser Einflüsse [von Luft, Licht, Wärme, Bewegung u.s.w.] bei Krankheiten«⁴; Osthoff 1806: »Ein sehr wichtiges Moment zur Regulation der Anwendung vegetabilischer Nahrung ist unstreitig das Begehungsvermögen des Kranken«⁵; Abercrombie 1830: »Regulation der Stuhlausleerungen«⁶). Einer der ersten, der den Ausdruck im Deutschen im allgemeinen physiologischen Kontext verwendet, ist H. Lotze in einem Handbuchartikel aus dem Jahr 1842. Er bestimmt den Begriff in seiner heutigen allgemeinen technischen Bedeutung, indem er damit einen Mechanismus bezeichnet, der die Aufgabe hat, einen durch Störungen bedrohten Gegenstand »im Gleichgewicht zu erhalten.«⁷ Lotze schlägt den Mechanismus der Regulation als Alternative zu Lebenskraftprinzipien für die Erklärung der Eigenarten des Lebendigen vor.

Der Begriff erlangt im 19. Jahrhundert eine für die Biologie grundlegende Stellung und steht in enger

Die Regulation ist das Geschehen der Aufrechterhaltung einer Größe, eines Prozessmusters oder einer Struktur in einem Organismus oder organisierten System (auch einem ökologischen System). In ihrem Mechanismus folgt sie einem von zwei Mustern: In der *Steuerung* zieht die Veränderung von Einflussgrößen auf die zu erhaltende Größe zugleich mit der Störung eine kompensierende Gegenreaktion nach sich; in der *Regelung* wirkt jede Veränderung der zu regelnden Größe durch eine kausale Schleife der negativen Rückkopplung auf diese Größe so zurück, dass ihrer Veränderung zeitlich versetzt entgegengewirkt wird. Neben der Aufrechterhaltung von Größen kann auch die funktionale und kontrollierte Veränderung von Strukturen oder Prozessmustern als ›Regulation‹ beschrieben werden.

Regulation (Hooke 1665) 148
 innere Sekretion (Makittrick 1772) 178
 Rückwirkung (Tetens 1777) 153
 Regulator (Wilson 1780) 149
 Regulatororgan (Cuvier 1805) 155
 Selbstregulation (Gore 1827) 183
 Selbstregulierung (Löwenstein 1831) 183
 Selbstgesetzlichkeit (Bayrthoffer 1838) 187
 Eigengesetzlichkeit (Richter 1845) 187
 homöotherm (Bergmann 1847) 157
 poikilotherm (Bergmann 1847) 157
 Autonomie (Virchow 1856) 186
 inneres Milieu (Bernard 1857) 175
 Hemmung (Sečenov 1863) 160
 Äquipotenzialität (Driesch 1899) 181
 homöostatisch (Höber 1902) 157
 poikilosmotisch (Höber 1902) 157
 Hormon (Starling 1905) 178
 Propriozeption (Sherrington 1906) 155
 Äquifinalität (Driesch 1908) 180
 Endokrinologie (Lévi & Rotschild 1911) 178
 Endohormon (Walz 1921) 178
 Wirkungsgefüge (Süffert 1922) 165
 Rückkopplung (Wagner 1925) 171
 Homöostase (Cannon 1926) 179
 homoiohydre (Walter 1931) 157
 poikilohydre (Walter 1931) 157
 Alloiohormon (Bethe 1932) 179
 Ektohormon (Bethe 1932) 178
 Homoiohormon (Bethe 1932) 179
 Regelkreis (Schmidt 1941) 173
 Regelung (Schmidt 1941) 169
 Steuerung (Schmidt 1941) 167
 Feed-back (Rosenblueth, Wiener & Bigelow 1943) 173
 Kybernetik (Wiener 1948) 181
 Creode (Waddington 1957) 181
 Homöorhese (Waddington 1957) 181
 Repressor (Vogel 1957) 160
 Operator (Jacob & Monod 1959) 160
 Pheromon (Karlson & Lüscher 1959) 179
 Operon (Jacob et al. 1960) 160
 allosterische Inhibition (Monod & Jacob 1961) 160
 Promoter (Jacob, Ullman & Monod 1964) 160
 natürliche Autonomie (Walter 1999) 188

Verbindung zu anderen basalen Konzepten, wie dem der ↑Selbsterhaltung. Auf den Begriff gebracht wird mit dem Ausdruck die Leistung von Organismen, aktiv ein dynamisches Gleichgewicht aufrechtzuerhalten. Sie sind dazu in der Lage, systemrelevante Größen im Rahmen einer dynamischen Stabilisierung zu kontrollieren, indem sie auf Ereignisse, die aus der Umwelt auf das System einwirken, die *Störungen*, auf eine solche Weise reagieren, dass das System (in Bezug auf den Wert dieser zentralen Größen) zum Ausgangszustand vor dem Eintreten der Störung, dem *Gleichgewicht*, zurückkehrt.

In einigen Entwürfen fällt die Leistung von Lebewesen, sich trotz Störungen erhalten zu können, mit der Definition des Lebewesensbegriffs selbst zusammen (s.u.). Die Verbindung zwischen der Zuschreibung der Lebendigkeit und dem Sich-Erhalten-Können zeigt sich auch in wortgeschichtlicher Hinsicht: Es gibt einen etymologischen Zusammenhang zwischen dem deutschen Wort ›Leben‹ und einer Wortgruppe mit der Bedeutung »Erhaltung«. Das germanische Verb ›leben‹ kann nämlich im Sinne von »(übrig)bleiben, fortbestehen« auf die indogermanische Wurzel ›*[s]lei-‹ »feucht, schleimig, klebrig sein, kleben[bleiben]« zurückgeführt werden.

Ältere Wortgeschichte

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts tauchen Ausdrücke aus dem Bereich des Wortfeldes ›Regulation‹ v.a. in Bezug auf politisch-soziale Vorgänge und Einrichtungen sowie technische Systeme auf. In der Physiologie verwendet W. Harvey um 1650 vereinzelt Ausdrücke aus diesem Bereich, und zwar in einem Kontext, in dem er das Verhältnis von Wahrnehmung und Bewegung einem regulierenden Einfluss der Natur und letztlich der Seele zuschreibt (›non [...] sit causata, ab externo agente, sed ab interno principio, regulante natura«⁸; »secundum naturam ab anima regulatur«⁹). Für die Anordnung der Teile in der Entwicklung eines Lebewesens spricht K. Digby 1644 davon, die Teile müssten auf geregelte Weise zu ihrem bestimmten Platz gehen (›every part should regularly goe to a determinate place«) (†Organismus).¹⁰ Auch F. Glisson gebraucht das Verb 1677: Er schreibt, die Stimulation von Muskelfasern werde »reguliert« oder »kontrolliert« durch das Begehren des Tieres (›ab appetitu animalii regulata«).¹¹

Regulator

Auch das Wort **Regulator** lässt sich seit der Mitte des 17. Jahrhunderts in England nachweisen. Es wird anfangs auf eine lenkende Person¹² (oder Gott¹³) und seit dem Beginn des 18. Jahrhunderts auf technische Einrichtungen zur Kontrolle von Maschinen bezogen¹⁴ (insbesondere auf Federn zur Kontrolle der Unruhe in Taschenuhren, so bei Harris 1704: »Regulator a small Spring belonging to the Ballance in the new Pocket-Watches«¹⁵). W. Harvey bezeichnet die Seele an einer Stelle als regulierendes Prinzip (›anima regulator«).¹⁶ R. Hooke führt 1665 die Bewegungen von kleinen auf Rosenblättern wachsenden parasitischen Organismen (vermutlich Pilzen) auf Regulatoren zurück (›this little Vegetable [...], by reason of its regulators, moves and acts«).¹⁷

Endgültig in den physiologischen Kontext integriert wird das Konzept in den 1780er Jahren. Es erscheint im Englischen bei verschiedenen Autoren in Bezug auf die Wasser- und Wärmeregulation des menschlichen Körpers (Wilson 1780: »[the skin seems] to act in some sort as the regulator of the whole animal system«¹⁸; Jefferson 1787: »the pulmonary apparatus, [...] the principal regulator of animal heat«¹⁹). Im Zusammenhang mit experimentellen physiologischen Untersuchungen übernehmen A. Seguin und A.L. de Lavoisier 1789 den Ausdruck (›régulateurs«²⁰). Sie unterscheiden für die »tierische Maschine« drei hauptsächliche Regulatoren des Stoff- und Wärmehaushalts (›la machine animale est principalement gouvernée par trois régulateurs principaux«); diese betreffen Respiration (Gashaushalt), Transpiration (Wärme- und Wasserhaushalt) und Digestion (Verdauung für den Nahrungshaushalt).²¹ Die Wirkungsweise der Regulatoren sehen die Autoren in einem Mechanismus der Kompensation (›compensations«); so sei es einem Regulator zu verdanken, dass trotz unterschiedlicher Menge an aufgenommener Nahrung das Körpergewicht eines Organismus weitgehend konstant bleibe.

In einem allgemeinen technischen Sinne wird ein Regulator 1812 in der Enzyklopädie von J.G. Krünitz definiert: »Regulator, eine Vorrichtung an einer Maschine, welche den Gang derselben langsamer und gleichförmiger macht, so daß die Absätze der wirkenden Kraft keine merkliche Verschiedenheiten im Laufe verursachen.«²² Der Begriff ist hier noch so unspezifisch, dass so verschiedene Einrichtungen wie die Unruhe einer Uhr und ein Thermostat als Beispiele eines Regulators angeführt werden können. Ähnlich weit definiert auch J.-A. Borgnis in seinem technischen Wörterbuch von 1823 einen Regulator als eine Steuereinrichtung in sich bewegenden Maschinen: »Régulateur, s.m.: Nom générique que l'on donne aux organes qui ont pour but de régler le mouvement des machines, et de corriger les irrégularités de leur mouvement.«²³

Antike

Lange bevor es theoretisch beschrieben wird, findet das Prinzip der Regulation praktische Anwendung in technischen Einrichtungen. Schon für die griechische Antike lassen sich zahlreiche mit Reglern ausgestattete technische Apparaturen nachweisen – eine allgemeine Beschreibung ihres Wirkungsprinzips findet sich aber erst im 19. Jahrhundert. Die ersten nachweisbaren Regulationseinrichtungen aus der Antike betreffen fast ausschließlich Flüssigkeitssysteme, mit denen ein Flüssigkeitsstand geregelt wird (He-

ron), eine Wasseruhr betrieben wird (Ktesibios) oder das Brennstoffniveau in Öllampen konstant gehalten wird (Philon).²⁴ Industrielle Bedeutung gewinnen technische Regulationssysteme allerdings erst nach der industriellen Revolution im 18. Jahrhundert.

Auch im Bereich des Organischen spielt die Vorstellung einer Regulation in der Antike eine wichtige Rolle. Die Selbsterhaltung der Lebewesen wird mit einem harmonischen Maßhalten in Verbindung gebracht (↑Gleichgewicht; ↑Selbsterhaltung). Ein in sich regulierter Organismus halte die Mitte zwischen einem Zuviel und einem Zuwenig einer Größe, z.B. von Wärme. In hippokratischen Texten wird dem Feuer oder dem Wind eine regulatorische Funktion zugeschrieben. Vom Feuer heißt es z.B., es ordne alles nach der Natur (»διέπον ἅπαντα κατὰ φύσιν«) oder steuere (»κυβερνά«) viele organische Funktionen, z.B. Bewegung, Schlaf, Wachstum und Denken.²⁵ Wind und Feuer werden auch mit der Seele gleichgesetzt; als das zentrale Organ, über das ihre regulierende Wirkung vermittelt wird, gilt das Herz. Vor allem im medizinischen Kontext ist diese Regulationslehre von Bedeutung. Denn die Wirkung des Arztes wird darin gesehen, die Selbstheilungskräfte des Körpers zu stärken und seine natürliche Kompensationsfähigkeit von Störungen zu unterstützen (»natura medicatrix«).²⁶ Insgesamt ist die ältere Geschichte der Regulationsvorstellung bis zur Entwicklung des physiologischen Begriffs der Regulation im 19. Jahrhundert eng mit dem Konzept der ↑Selbsterhaltung verbunden.

Bei Aristoteles zeigt sich eine Konzipierung der Regulation als spezifisch organisches Vermögen darin, dass er die Begrenzung des Wachstums als Charakteristikum der Lebewesen im Unterschied zu den anorganischen Elementen, insbesondere des Feuers, ansieht. Im Gegensatz zum Feuer, dessen Wachstum ins Unendliche gehe, sei für die Lebewesen trotz ihres Wachstums eine Regulation der Größe und Gestalt ihrer Körper kennzeichnend.²⁷

Eine leitende Metapher zur Beschreibung der organischen Regulation ist seit der Antike die Steuerung eines Schiffes durch einen Steuermann. In der antiken Version dieser Metapher wird die Seele mit dem Steuermann oder einem Matrosen gleichgesetzt. Mit diesem Vergleich wird das Zusammenwirken von Seele und Körper in verschiedener Hinsicht erläutert. So kann die Einheit und Trennbarkeit von Körper und Seele veranschaulicht werden oder es kann hervorgehoben werden, dass die Seele sich in einem bewegenden Körper befindet, den sie selbst lenkt und bewegt, ohne über eine eigene Selbstbewegung zu verfügen²⁸. Der Vergleich der Seele mit

einem Bootsmann erscheint bereits bei den vorsokratischen Philosophen und bei Platon.²⁹ Auch Aristoteles diskutiert sie in »De anima«³⁰ – bei Aristoteles überrascht dieses Bild allerdings insofern, als er für eine enge, substantielle Verbindung von Körper und Seele plädiert.³¹ Für Plotin stellt es dagegen einen Vorzug dieses Vergleichs dar, dass der Steuermann von einem Schiff getrennt werden kann – so wie die Seele sich vom Körper lösen und diesen überdauern könne. Andererseits sei der Vergleich aber insofern begrenzt, als der Steuermann nur als zusätzlicher Reisender auf dem Schiff und außerdem nicht im Ganzen des Schiffes präsent sei (im Gegensatz zur Seele im Körper).³²

Frühe Neuzeit

In der Renaissance wird die Metapher insofern modifiziert, als die Seele – im Anschluss an Aristoteles und den Andeutungen Plotins folgend – stärker in ein Lebewesen integriert wird. So vergleicht M. Ficino die Seele 1482 nicht mehr mit dem Steuermann (»gubernator«), sondern mit dem Steuer (»gubernaculus«) selbst; dieses ist mit dem Schiff fest verbunden, und in seiner Konstruktion ist nach Ficino die ganze Schifffahrtskunst verkörpert (»ars gubernatoria non modo in nauta est, sed & transit in gubernaculum«).³³

Die enge Verbindung von steuerndem Organ und Körper wird bei Descartes noch dadurch verstärkt, dass er ein Organ angibt, in dem die Seele ihren Sitz hat: die Zirbeldrüse. Descartes lehnt die Metapher des Steuermanns ausdrücklich ab, weil die Seele des Menschen (das »Ich«) mit dem Körper aufs Engste verbunden (»artissime esse conjunctum«) und gleichsam vermischt (»quasi permixtum«) sei und mit ihm eine gewisse Einheit (»unum«) bilde.³⁴ Bereits in der Frühen Neuzeit und selbst bei dem strengen Dualisten Descartes ist die Entwicklung also darauf gerichtet, die Zentren und Prozesse der Regulation in den Körper zu integrieren, sie als einen Teil des Körpers zu konzipieren.

Verschiedene Interpreten sind der Auffassung, dass Descartes' Automatenmodell zur Beschreibung des menschlichen Körpers im Sinne eines kybernetischen Regelkreises zur Erhaltung einer Systemgröße interpretiert werden kann.³⁵ In den konkreten Darstellungen, die dazu angeboten werden³⁶, tauchen allerdings Begriffe auf, die Descartes fremd waren. So argumentiert er insbesondere nicht damit, dass die Körperfunktionen nach dem Mechanismus eines Regelkreises ablaufen. Descartes sieht zwar eine enge Analogie im Funktionieren von Maschine und Tier³⁷, aber diese Analogie bezieht sich eher auf die Mechanismen einzelner Organe, wie z.B. die Muskeln im

Sinne von Flaschenzügen oder die Nerven als Röhren, als auf die Gemeinsamkeit von Tieren und Maschinen in Bezug auf ihre Selbstregulationsfähigkeit. Descartes formuliert lediglich sehr allgemeine Kompensationsmechanismen, z.B. die Auslösung einer Durstempfindung durch die Trockenheit der Kehle, die den Körper zum Trinken bewegt und damit zu seiner Erhaltung (»conservatio«) beiträgt.³⁸ Auch die Beschreibung eines Antagonismus von Muskeln findet sich bei Descartes.³⁹ Diese Beschreibung ist auch explizit auf die Darstellung einer physiologischen Selbstregulation gerichtet; der von Descartes dargestellte Mechanismus folgt jedoch einem einfachen Überlaufprinzip und stellt daher keine Rückkopplung im engeren Sinne dar.⁴⁰

In regulationstheoretischen Verhältnissen beschreibt auch W. Harvey das Verhältnis des Herzens zum Rest des Körpers. Für ihn ist das Herz das »Prinzip des Lebens« und die »Sonne der kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmic«).⁴¹ Er charakterisiert das Herz als eine Art inneres Lebewesen (»animal quoddam internum«) und das ganze Lebewesen (»totum animal«) sei sein Werk (»opus«).⁴² Wie ein Fürst im Staat regiere das Herz überall im Körper (»ubique gubernans«).⁴³ Allerdings betont Harvey daneben auch die Eigenaktivität der Muskeln und ihre Fähigkeit zur Empfindung und Kontraktion auch unabhängig vom Einfluss der Nerven (↑Selbstbewegung).⁴⁴

Mitte des 17. Jahrhunderts ist es J.B. van Helmont, der das Konzept nicht nur in allgemeiner Bedeutung zur Bezeichnung der Ordnung und Regelmäßigkeit organischer Prozesse und Aktivitäten verwendet, sondern daneben eine genauere regulationstheoretische Vorstellung von einem bestimmten Teil des menschlichen Körpers entwickelt: dem Schließmuskel am Magenausgang (Pylorus). Dieser Muskel übt nach van Helmont eine autonome Tätigkeit in Bezug auf die Prozesse der Verdauung aus. Er stelle einen Regulator (»rector«) für den Hungerzustand und die Nahrungsversorgung der Organe dar.⁴⁵ Auch zur Beschreibung der Wirksamkeit des übergeordneten zentralen lenkenden Prinzips des Organischen, des »Archeus« verwendet van Helmont regulationstheoretische Konzepte; so spricht er von einem »Werckmeister« und »Regent der Zeugung«.⁴⁶

Zu einem regelmäßigen Gebrauch des Wortfeldes um »Regulation« kommt es im biologischen Kontext aber erst in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts. Den Hintergrund bildet dabei der Versuch, eine Beschreibung der geordneten Aktivitäten von Lebewesen im Rahmen des dominierenden mechanistischen Verständnisses der Lebewesen zu geben. Durch den

für die empirische Forschung fruchtbaren Vergleich von Lebewesen mit künstlichen Maschinen wird die mechanistische Interpretation der Lebensvorgänge in der ersten Hälfte des Jahrhunderts fest etabliert. Einspruch gegen diese Interpretation erheben u.a. die Cambridger Platoniker H. More und R. Cudworth, indem sie behaupten, dass eine rein mechanistische Konzeption von Lebewesen das regelmäßige Muster von vitalen Aktivitäten, z.B. in den Vorgängen von Entwicklung, Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung nicht erklären könne.⁴⁷ Um diese geordneten Phänomene zu erklären, ohne einen beständigen Eingriff von außen durch Gott anzunehmen, postulieren sie eine besondere, über einen bloßen Mechanismus hinausgehende Natur oder Kraft: eine *plastische Natur* (»Plastic Nature«) oder *plastische Kraft* (»Plastic Power«) (↑Vitalismus/Lebenskraft).⁴⁸ Diese Kraft operiert in der Konzeption der Platoniker zwar auf einer anderen Ebene als der reinen Körperlichkeit, sie hängt aber doch von der Konstitution der Körper ab. Das regulierende Prinzip ist in der Konzeption Cudworths zwar nicht selbst eine materielle Entität, aber es ist eng mit dem Körper und der Anordnung seiner Teile verbunden und kann nur auf der Grundlage einer bestimmten Disposition der Teile wirksam werden. Die plastische Natur ist also nicht ein der materiellen Struktur des Körpers entgegengesetztes Prinzip, sondern unmittelbar mit ihr verbunden. Ausdrücklich hält Cudworth fest, die Kunst der Natur in der Hervorbringung der Lebewesen sei in der Materie selbst verkörpert (»embodied in matter«) und steuere die Materie als ein inneres Prinzip (»commandingly upon the matter as an inward principle«).⁴⁹ Die »plastische Natur« stellt auf diese Weise eine enge Verbindung zwischen der materiellen Organisation der Körper und der leitenden Aktivität eines regulierenden Prinzips her. Cudworth erklärt die Notwendigkeit eines kontrollierenden Prinzips daraus, dass allein diese die Koordinierung aller Aktivitäten zum geordneten und einheitlichen »System« oder Gefüge (»compages«), das ein Lebewesen ist, leisten kann: »For the several parts of matter distant from one another, acting alone by themselves, without any common directrix, being not able to confer together, nor communicate with each other, could never possibly conspire to make upon one such uniform and orderly system or compages, as the body of every animal is.«⁵⁰ Wiederholt charakterisiert Cudworth die kontrollierende Kraft durch Worte aus dem Feld von »Regulation«: Das geordnete System des Körpers manifestiere eine Regularität (»regularity«) als Ergebnis einer Kraft, die den Körper steuert (»governs«) und ausrichtet (»directs«).⁵¹ Im Anschluss daran postu-

liert auch J. Ray 1691 eine plastische Natur (»Plastic Nature«) bei Pflanzen, der er eine regulierende Funktion zuschreibt (»regulate the whole Oeconomy of the Plant«).⁵² Diese regulierende Funktion identifiziert Ray z.B. bei der Erzeugung einer ganzen Pflanze aus einem Ableger, also der vegetativen Vermehrung von Pflanzen.

»Regulation« und Mechanismus

Auch wenn dieses Verständnis des regulierenden Prinzips als Teil der Natur im Sinne eines Arguments für die Inadäquatheit einer rein mechanistischen Erklärung der Lebensprozesse und letztlich eines Beweises für Gott als Designer dieser Prozesse gedacht war, erwies es sich dennoch als nützlich im Hinblick auf die naturalistische Analyse der Lebensvorgänge. So kann bereits F. Glisson 1677 sein Konzept einer »Energie« in seine Doktrin von der »Irritation« der Muskelfasern integrieren und die Aktivität dieser Energie als eine Form der Regulation näher charakterisieren.⁵³

Offensichtlich ist die Semantik von »Regulation« seit dem 17. Jahrhundert attraktiv für eine Anwendung auf biologische Analysen, weil sie einen mittleren Weg zwischen einem reduktionistischen, bloß mechanistischen Ansatz und einem vitalistischen, dualistischen Verständnis organischer Phänomene in Aussicht stellt. Mit dem Konzept der Regulation wird den mechanistischen Beschreibungen gleichsam eine neue Analyseebene hinzugefügt, eine Ebene, auf der die charakteristischen Lebensphänomene, wie Ernährung, Wachstum und Entwicklung, in ihrer typischen regelmäßigen Erscheinung erfasst werden können. Am Beginn des Einsatzes dieser neuen Begrifflichkeit steht noch ein Modell der externen Steuerung: Die Kontrolle der Prozesse wird einem externen Agenten (Gott) zugeschrieben. Insofern der Grund für diese Steuerung aber schon in die Ordnung der Materie selbst verlegt wird, ist bereits der Boden bereitet für eine internalistische Interpretation der Regulationskapazität. In der Ausarbeitung des Konzepts der Regulation im 18. und 19. Jahrhundert wird die Semantik dann auch zunehmend in eine rein naturalistische Beschreibung integriert – ohne aber mit der mechanistischen Beschreibung zu verschmelzen. In programmatischer Weise wurde »Regulation« zu einem spezifischen Prinzip des Organischen, das zu einem nicht geringen Teil an der methodischen Differenzierung zwischen rein physikalischen und lebenden Objekten, d.h. an der Konstitution der Biologie als Wissenschaft, beteiligt war.

Im Prinzip hat der Regulationsbegriff diese Stellung bis in die Gegenwart behalten. Aufgrund seiner

aktivischen Konnotation steht er in Opposition zu einer mechanistischen Beschreibung, nach der die Prozesse der Lebewesen als bloße Realisierung von Naturgesetzen erscheinen und die Lebewesen damit den Part des Handelnden, d.h. den Status von Agenten verlieren. Die Bevorzugung der mit dem Regulationsbegriff verbundenen aktivischen Beschreibung von organischen Prozessen zieht sich bemerkenswerterweise bis in die Analysen auf zellulärer und subzellulärer Ebene. So stellt nach einer Erhebung von L. Moss »Regulation« überhaupt das häufigste Schlüsselwort in Aufsätzen der renommierten Zeitschrift »Cell« zwischen Januar 2009 und Januar 2010 dar. Es erscheint in mehr als 10% aller Beiträge dieser Zeitschrift im Titel (rund 400 Artikel) und ist damit weit mehr als doppelt so häufig wie »Mechanismus«.⁵⁴

Im Anschluss an K.E. Rothschuh (1972) ist es möglich, zwischen drei Modellen für das Verständnis der organischen Regulation zu unterscheiden: (1) Nach dem *psychomorphen Modell* ist die Regulation der Lebenserscheinungen das Ergebnis eines nicht-körperlichen, seelischen Agenten, der die geordnete Entwicklung und das Verhalten der Lebewesen lenkt und steuert; (2) das *mechanomorphe Modell* integriert das regulierende Prinzip in die Natur selbst, so dass die Regulation als Folge allgemeiner Naturgesetze erscheint und als nichts spezifisch Organisches verstanden wird; (3) das *technomorphe Modell* schließlich erklärt regulierte Prozesse als Ergebnis einer besonderen Organisation materieller Körper; Regulationseinrichtungen existieren demnach allein in bestimmten Systemen, nämlich Organismen und Maschinen, nicht aber in anorganischen Naturkörpern.⁵⁵ Das erste Modell geht also von der Steuermannmetapher aus und koordiniert damit die Erklärung organischer Regulationen mit der von intentionalen Handlungen; das zweite interpretiert sie als rein mechanische Vorgänge und koordiniert ihre Erklärung mit anderen Erklärungen aufgrund von allgemeinen Naturgesetzen; allein das dritte bestimmt Regulationen als eigenständige Phänomene, die über ein spezifisches Muster eines kausalen Geschehens charakterisiert werden können. Rothschuh nimmt neben diesen drei Modellen noch ein viertes an, das er als »kybernetisch« bezeichnet⁵⁶; dieses fällt aber weitgehend mit dem dritten Typ zusammen.

Die Agentenzentrierung der frühen Regulationsvorstellungen zeigt sich auch in der Begriffsbildung: Die Bezeichnung »Regulator« für eine steuernde Einrichtung wird früher zu einem feststehenden Ausdruck als der nicht-agentenorientierte Ausdruck »Regulation«. Im Englischen erscheint das Wort »Re-

gulator Mitte des 17. Jahrhunderts und bezeichnet anfangs eine lenkende Person; erst am Ende des Jahrhunderts wird es auch auf solche Einrichtungen bezogen, die ein physischer Teil des zu regulierenden Systems sind (s.o.).

18. Jh.: Spezifizierung des Konzepts

Im Rahmen eines psychomorphen Modells charakterisiert G.E. Stahl zu Beginn des 18. Jahrhunderts die Mechanismen der Erhaltung eines beständig zum Zerfall disponierten Körpers, als welcher ihm ein Organismus erscheint, in Begriffen des Herrschens und Regierens. Auch wenn er dabei den Ausdruck ›Regulation‹ nicht verwendet, kann seine Beschreibung trotzdem als ›kybernetisch‹ interpretiert werden⁵⁷. Ähnliche Auffassungen zur Seele als einem den Körper regulierenden Agenten finden sich Mitte des 16. Jahrhunderts bereits bei J.C. Scaliger.⁵⁸

Bereits bei Stahl erfährt das Konzept eine Spezifizierung im Verhältnis zu den älteren Verwendungen, insofern es ihm nicht allein um die Koordination und Integration der organischen Prozesse (wie Ernährung, Wachstum und Entwicklung) geht, die unter der Leitung eines besonderen Prinzips erfolgt, sondern insbesondere um die Stabilisierung des Körpers angesichts von internen und externen Gefährdungen seiner Erhaltung. In der älteren Verwendung bezieht sich das Konzept der Regulation auf die gesamte Konstitution eines lebendigen Wesens; in Stahls Verständnis, das für die spätere Entwicklung richtungsweisend wird, geht es dagegen im Wesentlichen um die Aspekte, die mit seiner Erhaltung angesichts von Störungen zusammenhängen. Die anderen Aspekte, die nicht die Stabilisierung, sondern die Konstitution eines lebendigen Körpers betreffen, werden im 18. Jahrhundert dagegen zunehmend mit dem Konzept der ↑Organisation auf einen Begriff gebracht. Regulationsbegriffe erscheinen allerdings bis in die zweite Jahrhunderthälfte immer noch in enger Verbindung mit der Vorstellung der Organisation, besonders in Form des Konzepts der ›Regularität‹ – so 1775 bei T. Bordeu, der von der *Regularität und Ordnung der Funktionen* (»la régularité et l'ordre des fonctions«⁵⁹) spricht, die auch mit der Harmonie des Zusammenwirkens der Teile eines Organismus in Zusammenhang gebracht wird: »ces fonctions liées et enchaînées reciproquement, demandent chacune pour leur marche naturelle le concours de toutes les autres«⁶⁰.

Mit der Etablierung des Organisationsbegriffs kann sich aber eine Spezifizierung des Regulationsbegriffs vollziehen. Im Rahmen dieser Spezifizierung kann eine Regulation mit einem bestimmten Mechanismus verbunden werden, nämlich mit dem Mecha-

nismus der *Kompensation* einer Störung. Deutlich wird die Spezifizierung in dieser Richtung am Ende des Jahrhunderts in der Beschreibung der Wirkungsweise eines Regulators bei Seguin und Lavoisier, in der sie die Leistung der Kompensation (»compensation«) von Störungen ins Zentrum ihrer Analyse stellen (s.o.).⁶¹ In dieser Spezifizierung bezieht sich der Regulationsbegriff auf das Verhältnis der Konstanz der Prozesse eines Organismus relativ zu den wechselnden Bedingungen der Umwelt: Der Zustand des Gleichgewichts eines Organismus ist durch die variablen Umwelteinflüsse bedroht und bedarf daher einer beständigen Kontrolle durch interne Mechanismen. An der Wende zum 19. Jahrhundert erhält in diesem Zusammenhang das Verhältnis des Organismus zu seiner ↑Umwelt verstärkte Aufmerksamkeit. J.B. Lamarck, der als einer der ersten Biologen überhaupt einen terminologisierten Umweltbegriff verwendet, führt die spezifisch organische Fähigkeit des Widerstands gegenüber schädigenden Umwelteinflüssen (»la faculté de résister aux lois et aux forces auxquelles tous les corps non vivans ou de matière inerte sont assujettis«) auf das besondere Verhältnis der Teile des Körpers zueinander zurück.⁶²

Regulation als »Rückwirkung«

Das Verhältnis zwischen Umwelt und Organismus beschreibt J.N. Tetens 1777 in den Begriffen von »Einwirkung« und **Rückwirkung**: »Die Rückwirkung des Körpers erfolgt nur auf die Einwirkung einer äußern von dem leidenden Körper unterschiedenen Kraft, und hat diesen äußern Körper zu ihrem Gegenstand«.⁶³ Die Rückwirkung des Organismus beurteilt Tetens als »eine bloß anders woher erregte Aktion; keine solche die aus einem innern Selbsttriebe, oder aus einer Tendenz zum Bewegen hervorkommet«.⁶⁴ Selbst das Fühlen interpretiert Tetens im Anschluss an C. de Bonnet als eine Art Rückwirkung, die eine Funktion in der Steuerung des Umweltverhältnisses durch einen Organismus spielt.

Die alte, unmittelbar ins Auge springende Beobachtung, dass Lebewesen sich auch angesichts von Umweltschwankungen in ihrer Gestalt selbst erhalten, wird bei G.R. Treviranus 1802 zu einer allgemeinen Bestimmung des Lebensbegriffs: »Leben besteht in der Gleichförmigkeit der Reaktionen bey ungleichförmigen Einwirkungen der Aussenwelt«.⁶⁵ Lebewesen werden hier durch ihre Konstanz relativ zu ihrer Umwelt bestimmt. Die dynamische Aufrechterhaltung des Organismus wird zum zentralen Merkmal des Lebens. Treviranus charakterisiert auch den Mechanismus dieser Selbsterhaltung näher, indem er ihn mit dem Vorliegen kompensie-

render Einrichtungen identifiziert. Besonders deutlich findet sich die Grundidee der Regulation in Treviranus' Beschreibung des Ausgleichs von Störungen auf ökologischer Ebene in dem »allgemeinen Organismus« der Erde, der dadurch sein allgemeines ↑Gleichgewicht erhalte: »Wir müssen annehmen, daß die Störung, die aus den Reaktionen eines Theils der lebenden Individuen in dem allgemeinen Organismus entstehen würde, durch die Reaktionen der übrigen verhindert wird.«⁶⁶ Treviranus bezeichnet die eine Störung kompensierenden Reaktionen als »Rückwirkungen«⁶⁷ im Sinne von Störungskompensationen (und nicht im Sinne von Newtons Prinzip der *reactio*). Er betont auch, dass das Ausmaß der zu kompensierenden Störung eine bestimmte Grenze nicht überschreiten darf, weil sonst der Organismus stirbt.

Insgesamt liefert Treviranus eine der späteren Kybernetik nahekommende Beschreibung. Typisch für diese Beschreibung sind die Unterscheidung von zwei Analyseebenen und der Gebrauch von irrealen Konditionalsätzen: Als reguliert gilt ein System, wenn es sich tatsächlich in bestimmter Weise verhält, sich aber auch anders verhalten könnte, wenn es über keine Regulationseinrichtungen verfügen würde.⁶⁸ Diese Beschreibung in Form von Konditionalsätzen kann als ein Relikt des älteren Verständnisses gedeutet werden, nach dem eine Regulation einen externen Eingriff darstellt, der auch unterbleiben könnte, so dass das System als solches auch ohne die Regulation vorgestellt werden kann. Die Regulationseinrichtung bildet also gleichsam einen Zusatz zum System, der im Szenario des irrealen Konditionalsatzes weggedacht wird, ohne dass das System seine Identität verliert.

Ein für die organische Natur spezifisches Prinzip der Regulation ist implizit auch in X. Bichats Bestimmung des Lebens als Widerstand gegenüber dem Tod enthalten, die er im Jahr 1800 gibt: »La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort.«⁶⁹ Bichat führt diesen Widerstand auf eine besondere Kraft zurück. Viele nachfolgende Autoren übernehmen von Bichat die Auffassung, der Widerstand gegen den Tod sei etwas spezifisch Organisches; sie folgen ihm aber nicht darin, eine besondere Kraft dafür verantwortlich zu machen. So formuliert z.B. Lamarck ein spezifisch organisches Regulationsvermögen (s.o.); er führt die organische Regulation aber auf die ↑Wechselseitigkeit der Teile und die ↑Organisation des Körpers zurück. Die vitalen Kräfte (↑Vitalismus) bei Lamarck sind selbst wiederum eine Folge, und nicht der Grund der Organisation des Körpers.⁷⁰

Auch F.W.J. Schelling entwirft an der Wende zum 19. Jahrhundert den Begriff des Lebens unter Verwendung des Konzeptes der Störung. In einer chemischen Analyse des körperlichen Lebensprozesses äußert er die Auffassung, dass in der »continuirlichen Wiederherstellung und Störung des Gleichgewichts eigentlich allein das Leben besteht.«⁷¹ Eine abstrakte Charakterisierung des Konzepts einer Störung liefert wenig später Herbart: »Die Wesen erhalten sich selbst, jedes in seinem eignen Innern, und nach seiner eignen Qualität, gegen die Störung, welche erfolgen würde, wenn das Entgegengesetzte der mehrern sich aufheben könnte. Die Störung gleicht also einem Drucke, die Selbsterhaltung einem Widerstande.«⁷² Bemerkenswert ist auch hier die konditionale Definition des Störungsbegriffs: Eine Störung ist bestimmt als ein Ereignis, das den Organismus vernichtet, wenn es nicht abgewendet wird (vgl. die Etymologie von »stören« aus ahd. »stören« »zerstreuen, vernichten«). Und umgekehrt ließe sich schließen: Nur ein Wesen, das gestört werden kann, ist ein Lebewesen.

H. Lotze verwendet den Begriff der Regulation 1842 explizit für störungskompensierende Aktivitäten von Lebewesen und Maschinen. Er gebraucht ihn als ein begriffliches Werkzeug, um Lebensphänomene ohne Rückgriff auf besondere Lebenskräfte zu erklären. Die Funktion von Regulationen ist es nach Lotze, einen durch Störungen bedrohten Gegenstand »im Gleichgewicht zu erhalten«⁷³; die Regulationen bezeichnet Lotze auch als »heilende Rückwirkungen«⁷⁴. Er spricht davon, in Regulationen übe ein Reiz »mit mechanischer Sicherheit« und »nach dem Plane der Organisation« »eine zweckmäßige Rückwirkung auf ihn selbst«⁷⁵ aus. Eine derartige »Compensation einer Störung« sei auch in einer Maschine möglich, in der die Teile so angeordnet sind, »dass die Effecte der Störung, indem sie auf den Gang der Maschine zurückwirken, den Theil ihres Getriebes in Bewegung setzen, welcher sie [d.i. die Störung] selbst wieder ausgleichen soll«⁷⁶. Eine »accomodirte Reaction« werde damit »aus der Natur eines blinden Systems physischer Massen erklärlich.«⁷⁷ Lotze unterscheidet auch bereits zwei Mechanismen der Regulation: Neben die Compensation einer Störung durch solche Wirkungen, die von der Störung selbst ausgehen, (die spätere Regelung oder Rückkopplung) stellt er die ausgleichende Wirkung von verschiedenen Prozessen eines Systems, die sich gegenseitig neutralisieren (die spätere Steuerung) (s.u.).

Nachweise von Regulationseinrichtungen

Detailliert nachgewiesen werden Regulationssysteme in Organismen erst im 19. Jahrhundert. Aufbau-

end auf den neuroanatomischen Untersuchungen C. Bells kann der französische Physiologe F. Magendie in den 1820er Jahren Rückenmarksreflexe als Reiz-Reaktions-Systeme darstellen, die von einigen Kybernetikern später als Rückkopplungssysteme anerkannt werden.⁷⁸ Ein wichtiges Element in Regulationssystemen sind Fühlereinrichtungen, die den Zustand der zu regulierenden Größe messen. In einfachen Fällen kann ein motorisches Organ selbst über Sinnesorgane verfügen. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts existiert für diesen einfachen Fall der Begriff *Muskelsinn*. F. von Paula Gruithuisen definiert ihn 1812 auf diese Weise: »Der Muskelsinn ist der Sinn, welcher uns das eigene Thun und Lassen berichtet.«⁷⁹ Der physiologisch genaue Nachweis eines auf einem solchen Sinn basierenden Regelkreises gelingt C.S. Sherrington aber erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts, indem er Rezeptoren in Muskeln identifiziert, die die Extension des Muskels messen und in Abhängigkeit davon seine Kontraktion beeinflussen. Sherrington spricht in diesen Fällen von einer *Propriozeption* (»proprioception«).⁸⁰ Bereits vor der Aufklärung der genauen physiologischen Mechanismen wird dem Nervensystem aber allgemein eine regulierende Funktion zugeschrieben. So spricht M.J.P. Flourens 1823 vom Nervensystem als einem ordnenden und regelnden Prinzip (»le principe qui ordonne et qui règle ces éléments«⁸¹). Den Sitz dieses Prinzips verortet Flourens in übergeordneten Nervenzentren, und nicht in den motorischen Nerven selbst. Bezeichnend ist auch die Rede von *Regulatororganen* (»organes régulateurs«)⁸² bei G. Cuvier zu Beginn des 19. Jahrhunderts – für Cuvier ist aber nicht allein das Nervensystem, sondern auch andere Organe, wie z.B. das Herz, ein Regulator (»régulateur«)⁸³.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden Regulationsmechanismen für viele verschiedene physiologische Systeme beschrieben. Diese betreffen u.a. den Zuckerhaushalt der Säugetiere (Bernard 1855)⁸⁴, die »Selbststeuerung der Athmung« durch den hemmenden Einfluss des *Nervus vagus* (Hering 1868 und Breuer 1868)⁸⁵, den Blutdurchfluss durch das Herz (Cyon und Ludwig 1867)⁸⁶ und den Ionenhaushalt von Wassertieren (Fredericq 1885)⁸⁷ (für Näheres, s.u.: »Regelung«).

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gibt es auch Versuche, den Mechanismus der Regulation auf allgemeine Weise zu beschreiben. Besonders bekannt ist das teleologische Gesetz F.F. Pflügers, das dieser 1877 in seiner »Teleologischen Mechanik der lebendigen Natur« formuliert: »Die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses.«⁸⁸ Pflüger

erläutert dieses Gesetz durch viele Beispiele, etwa die Regulation der Pupillenweite durch die Menge des eintreffenden Lichts. Die gemeinsame Ursache des Bedürfnisses und seiner Befriedigung sei hier die angemessene Intensität zur Reizung des optischen Nervs. Jede Abweichung vom angestrebten Wert werde durch den Reiz selbst ausgeglichen (vermittelt über die Pupillenweite). Das hinter diesem Mechanismus stehende kausale Muster wird Mitte des 20. Jahrhunderts *steuernde Korrelation* (Sommerhoff 1950: »directive correlation«)⁸⁹ oder einfach *Steuerung* (Schmidt 1941)⁹⁰ genannt (s.u.). Einen ähnlichen Mechanismus beschreibt S. Smith 1914 und nennt ihn *negative Regulation*: »Organisms utilize the very difficulties they encounter in order to bring about the removal of these difficulties.«⁹¹

Bernard: inneres Milieu

Prinzipiellen und allgemeinen Status für eine Theorie des Organischen erhalten die organischen Regulationsphänomene im Rahmen der physiologischen Theorien C. Bernards. Die Grundlage für Bernards allgemeine Einsichten bilden seine Untersuchungen des Zuckerhaushalts im Blut bei Hunden und die Identifikation der Leber als eines wichtigen regulatorischen endokretorisch wirksamen Organs. Mit dem Begriff des *inneren Milieus* (»milieu intérieur«; s.u.) liefert Bernard ein vereinheitlichendes Konzept für die Physiologie und einen Vorläuferbegriff der später von W.B. Cannon so genannten *Homöostase* (s.u.). Der Grundidee nach ist das innere Milieu der Raum innerhalb eines Organismus, der von äußeren Einflüssen weitgehend unabhängig ist, indem Störungen seines Gleichgewichts ausgeglichen werden. Die Konstanz des inneren Milieus stellt für Bernard die Grundbedingung des freien und selbständigen Lebens dar, wie es in einem berühmten Satz heißt: »La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre, indépendante.«⁹² Vereinzelt verwendet Bernard das Verb »regeln«, um den Einfluss des Blutes als inneres Milieu zu beschreiben: »La composition du milieu liquide intérieur règle d'avance les réactions chimiques qui s'y accomplissent.«⁹³

Leben als Fähigkeit zur Selbstregulation

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts rückt der Begriff der Regulation in die Position eines zentralen biologischen Konzepts, das als einer der obersten leitenden Begriffe zur Beschreibung und Analyse von Lebensphänomenen fungiert. In dieser Position kann es als ein Gegenbegriff zu ↑*Evolution* und zum Verständnis des Lebens als eines unbegrenzt dynamischen Geschehens herangezogen werden. Es bildet

insofern ein Prinzip, mit Hilfe dessen die Stabilität der Organismen als hochintegrierter Einheiten im Strom der ungehemmten Dynamik der Evolution erklärt werden kann. Deutlich wird dies etwa bei dem Mediziner R. Virchow, der 1856 schreibt: »Das Leben besteht im Wechsel, aber es würde aufhören, Leben zu sein, wenn dieser Wechsel nicht gewisse Grenzen hätte. Die Grenzen setzen bestimmte Moderations- und Regulations-Einrichtungen voraus, sowohl in der einfachen Zelle, als in dem zusammengesetzten Zellen-Organismus.«⁹⁴ Als Moderatoren oder Regulatoren wirken nach Virchow z.B. Membran und Kern der Zelle sowie das Blut und die Nerven.

Ende des 19. Jahrhunderts wird es üblich, den Lebensbegriff über die Konzepte der Regulation und Selbstregulation zu definieren. L. Fredericq, der die Konstanz der Blutzusammensetzung bei Organismen in verschiedenem aquatischem Milieu untersucht, formuliert als ein allgemeines Gesetz, ein Lebewesen sei so organisiert, dass jeder störende Einfluss die Aktivität einer kompensierenden Reaktion hervorruft (»The living being is organized in such a way that each disturbing influence releases the activity of the compensatory apparatus which should neutralize and repair the damage«).⁹⁵ W. Roux, der Begründer der Entwicklungsmechanik, bezeichnet die »Selbstregulation« (s.u.) 1881 als eine der »Grundeigenschaften«⁹⁶ des Lebens oder sogar die »erste wesentliche Eigenschaft des Organischen«⁹⁷. »Selbstregulation« erscheint Roux insbesondere auch deshalb als ein fruchtbares Konzept, weil es »ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen« sei.⁹⁸ Auf der Grundlage dieses Konzepts erscheint es möglich, organische Phänomene rein mechanistisch zu analysieren, weil es nicht mehr als eine Schematisierung kausaler Prozesse nach einem bestimmten Muster enthält. Dabei erweist es sich als besonders attraktiv für mechanistisch gesinnte Physiologen, insofern es parallel zur biologischen Anwendung auch für die Beschreibung technischer Geräte, wie den Thermostaten oder Fliehkraftregler, in Gebrauch ist. Mit der Rede von »Selbstregulation« kann dabei deutlich gemacht werden, dass die Regulation nicht von außerhalb des Systems kommt, sondern ein Teil von ihm bildet (s.u.: »Selbstregulation«).

Auch zu Beginn des 20. Jahrhunderts erscheint das Konzept der Selbstregulation nicht selten in Definitionen des Lebensbegriffs, so im Jahr 1900 bei dem französischen Physiologen C. Richet, der Leben als ständige Selbstregulation, als Anpassung an wechselnde Umweltbedingungen bestimmt (»Life is a perpetual self-regulation, an adaptation to changing external conditions«).⁹⁹ In der Tatsache der Stabilität

von Lebewesen allein aufgrund ihrer Reizbarkeit und Empfänglichkeit für äußere Einflüsse sieht Richet allerdings einen gewissen Widerspruch (»[the living being is] stable only because it is modifiable«).¹⁰⁰ Den Status eines Definiens für den Lebensbegriff weist auch A. Stöhr dem Konzept der Selbstregulation zu, wenn er 1909 bemerkt, dass »die Selbstregulierung in den Begriff des Lebenden aufgenommen ist«.¹⁰¹

Parallele Lebewesen-Technik

Die Erfindung des Fliehkraftreglers (engl. »governor«) zur Regulation des Dampfdrucks bei Dampfmaschinen durch J. Watt (um 1785) bildete den Auslöser für eine Flut von Ingenieurpatenten zu Regelungssystemen. Von der technischen Anwendung bis zur genauen mathematischen Beschreibung dauerte es allerdings über 80 Jahre: Erst J. Maxwell analysiert 1868 den Mechanismus von Fliehkraftreglern exakt und etablierte die bis heute gültige Darstellung durch Differenzialgleichungen.

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden technische Reglereinrichtungen vielfach in physiologischen Labors eingesetzt. Sie dienen in erster Linie der Messung in wahrnehmungs- und stoffwechselphysiologischen Experimenten. Sie ermöglichen aber auch einen direkten Vergleich von technischen und organischen Regulationsprozessen. Ausdrücklich werden diese Vergleiche aber relativ spät angestellt: H. Lotze, der im deutschsprachigen Raum den Terminus als einer der ersten verwendet, bezieht ihn – trotz seiner Herkunft aus der Technik – in seinem Handbucharikel von 1842 ausschließlich auf die organischen Regulationen.

Im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts wird die naheliegende Parallele zwischen Technik und Biologie in Bezug auf Regulationseinrichtungen von verschiedener Seite beschrieben. Die Analogie wird allerdings nicht als grundlegend aufgefasst und auch nur am Rande vermerkt. So weist der Darmstädter Maschinenbau-Ingenieur F. Lincke 1879 anlässlich seiner Behandlung des »mechanischen Relais« zwar auf die Parallele von technischer und organischer Regulation hin, er hat dabei allerdings nicht die Biologie insgesamt im Blick, sondern allein »die bewusste Tätigkeit des Menschen«, insofern es dabei »um die Erhaltung bestimmter Zustände« gehe (s.u.: »Regelung«).¹⁰² Auch der Biologe J. Reinke erörtert die Analogie in der zweiten Auflage seiner »Einleitung in die theoretische Biologie« (1911) am Rande¹⁰³, und R.B. Perry fasst die Einrichtungen aus beiden Bereichen 1926 unter dem Titel der *kompensatorischen Anpassung* (»compensatory adjustment«) zusammen¹⁰⁴. Der Vergleich erlangt aber bis zum Beginn

des 20. Jahrhunderts keine zentrale Bedeutung für die Biologie oder wird sogar aktiv bekämpft – u.a. unter dem Vorzeichen, die »Autonomie der Biologie« über die Einmaligkeit der organischen Regulationen und die Irreduzibilität der Lebewesen auf Maschinen zu begründen (bei H. Driesch; s.u.).

Die weitgehend unabhängige Entwicklung regulationstheoretischer Konzepte in Technik und Biologie führt dazu, dass ihre theoretischen und begrifflichen Gemeinsamkeiten in den 1940er Jahren als eine große Entdeckung gefeiert werden konnten. Als erster ist es wohl H. Schmidt, der die Gemeinsamkeiten klar benennt und die Prinzipien einer allgemeinen Regelungstechnik formuliert. Schmidt zeigt dabei die methodische Verwandtschaft auf zwischen dem technischen Prinzip der Regelung und dem »Grundproblem des Lebens [...], das ebenfalls Regelung heißt«. ¹⁰⁵ Er sieht den technischen Regelkreis »als Objektivation des universellen Strukturelements des organischen Lebens«. ¹⁰⁶ Das Geschehen der Technik mache uns »im Regelkreis das Leben zum Gegenstand der Erkenntnis«. ¹⁰⁷

20. Jh.: Distanz und Nähe zur Technik

In den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts steht die Exponierung des Konzeptes der Regulation in Verbindung mit der Etablierung einer *Theoretischen Biologie*. ¹⁰⁸ Vor allem H. Driesch ist dabei bemüht, ein genuin biologisches Regulationsvermögen zu begründen und über dieses die »Eigengesetzlichkeit« der biologischen Prozesse aufzuzeigen. Anders als die spätere (und ansatzweise auch schon frühere) Konzipierung der organischen Regulation ausgehend von technischen Regulationseinrichtungen kommt es Driesch gerade darauf an, die Unerklärlichkeit der Regulationen in Entwicklungsvorgängen nach einem Maschinenmodell zu begründen. Seine Versuche zur Entwicklung von Organismen und insbesondere zur Wiederherstellung eines ganzen Organismus aus fragmentierten Embryonen begründet für Driesch die Unangemessenheit mechanistischer Modelle und die Notwendigkeit der Annahme zusätzlicher »ganzmachender« regulierender Faktoren (↑Vitalismus: Abb. 563). Die Absetzung von mechanischen Modellen, einschließlich der technischen Regulationsvorstellung, führt Driesch so zu der Annahme einer besonderen regelnden Instanz in den Lebewesen (»Entelechie«) und damit zu einem ↑Vitalismus. Während bei Driesch der Regulationsbegriff also zur Distanzierung des Organischen vom Technischen dient, transportiert er später gerade dessen Annäherung. Die Definition, die Driesch für den Begriff gibt, ist allerdings noch so allgemein gehalten, dass darunter

»Regulation ist ein am lebenden Organismus geschehender Vorgang oder die Änderung eines solchen Vorgangs, durch welchen oder durch welche eine irgendwie gesetzte Störung seines vorher bestandenen »normalen« Zustandes ganz oder theilweise, direkt oder indirekt, kompensirt und so der »normale« Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn wieder herbeigeführt wird« (Driesch 1901, 92).

»Die Regulationen sind automatische Bewegungen bei Organismen, die namentlich durch solche Einwirkungen ausgelöst werden, welche als Störungen oder Bedrohungen der Lebenstätigkeit gelten können. Durch sie werden Störungen kompensiert oder beseitigt. Die regulatorisch abgewehrten Störungen können dabei von außen oder von innen kommen; sie wirken als Reize, auf die der Organismus durch Reaktionsbewegungen antwortet, die für seinen Bestand vorteilhaft sind. Hunger und Durst eines Tieres sind primäre derartige Reaktionen auf eine solche Störung, die dann zur weiteren Reaktion der Nahrungsaufnahme führen. Die Wundverheilung und andere Regenerationsvorgänge gehören gleichfalls hierher« (Reinke 1911, 114f.).

»[D]ie in der Regel »zweckmäßige«, d.h. im Sinne der Erhaltung wirkende, selbsttätig eintretende Veränderung in den Lebensprozessen eines Organismus gemäß veränderten äußeren Bedingungen« (Schmidt 1912, 440).

»The concept of regulation in its most common biological uses refers to activities which »aim« at ensuring the constancy of some environmental or internal condition« (Sommerhoff 1950, 19).

»[A]djustment of activities with reference to a purpose« (Krebs 1959, 2).

»[D]ie Erscheinung, daß ein Organismus nach Störung seines normalen Zustandes bestrebt ist, diesen wieder herzustellen oder wenigstens eine Annäherung an ihn herbeizuführen« (ABC Biologie 1967, 690).

»The classical definition of a regulated population is [...] a population which tends to return to this equilibrium density after some disturbing influence has moved it away. [...] Thus, regulated populations might be defined as those which show convergence following the manipulation of density« (Murdoch 1970, 498).

»[T]he coordination of units to achieve the maintenance of one or more physical or biological variables at a constant level« (Wilson 1975, 11).

»Mechanismen zur Aufrechterhaltung des morpholog. und physiolog. Gleichgewichts im Organismus« (Brockhaus 2006, 707).

Tab. 236. Definitionen des Regulationsbegriffs.

auch anorganische und technische Prozesse subsumiert werden können (vgl. Tab. 236). ¹⁰⁹

Bemerkenswert an der Verwendung des Regulationsbegriffs ist also sein Einsatz für sehr unterschiedliche, ja entgegengesetzte theoretische Ziele: Ausgehend von seinem Ursprung im antimechanistischen Denken des späten 17. Jahrhunderts ist er früh in Theorien integriert, die das Charakteristische von Lebewesen in Opposition zu rein mechanischem Geschehen zu bestimmen versuchen. Aber vor seiner Etablierung als spezifisch biologisches Konzept wird der Begriff vom mechanistischen Denken übernommen und zur Beschreibung der Wirkungsweise technischer Maschinen wie Fliehkraftreglern gebraucht. Der parallele Einsatz in der technischen und biologischen Sprache im 19. Jahrhundert legte die Ausarbeitung einer allgemeinen Regulationstheorie nahe. Tatsächlich erfolgt diese Ausarbeitung aber erst Mitte des 20. Jahrhunderts im Rahmen der Kybernetik (s.u.). Das Ausbleiben einer allgemeinen Regulationstheorie im 19. Jahrhundert ist umso erstaunlicher, als viele technische Regulatoren in den physiologischen Laboratorien präsent waren und damit nicht nur den Untersuchungsgegenstand bildeten, sondern auch zum Werkzeug der Untersuchung gehörten. Erst das Fehlen einer allgemeinen Regulationstheorie ermöglicht es Driesch zu Beginn des 20. Jahrhunderts, »Regulation« als einen Begriff zu verstehen, der nicht die Integration biologischer in physikalische Theorien vorbereitet, sondern im Gegenteil deren methodologische Differenzierung und damit die »Autonomie der Biologie« festigt. Ein halbes Jahrhundert nach Driesch haben sich die Verhältnisse aber wieder umgekehrt und »Regulation« dient als Vermittler zwischen den Disziplinen und als Ausgangspunkt für die Formulierung einer allgemeinen Theorie selbststeuernder Systeme. Der Regulationsbegriff wirkte also attraktiv für Positionen mit im Prinzip entgegengesetzten theoretischen Zielen.

Regulation und Organisation

Eine spezifische Bestimmung erfährt »Regulation« nicht nur durch seine Beziehung auf technische Apparaturen und präzise Modelle organischer Vorgänge, sondern auch durch die Klärung des Verhältnisses zu anderen für die Biologie grundlegenden Begriffen, v.a. dem Begriff der ↑Organisation. Folgende Schwerpunktbedeutungen können dabei ausgemacht werden: Der Begriff der *Organisation* betrifft die Auszeichnung eines Komplexes von Prozessen als eine funktional geschlossene Einheit. Es geht mit diesem Begriff um die interne Gliederung dieser Einheit – im biologischen Fall eines Organismus oder eines ökologischen Systems – als einer Ganzheit, deren Teile wechselseitig aufeinander bezogen sind.

Die *Regulation* als dazu komplementärer Begriff betrifft nicht die Ausgliederung und interne Gliederung, sondern die Stabilität eines Systems. Nicht das *Bestehen* des Systems, sondern seine *Erhaltung* sind das Thema. Es gilt hier zu klären, auf welche Weise das System trotz Einflüssen der Umwelt, die seine Integrität gefährden, sich als eine Einheit erhält.

Das Begriffspaar von »Organisation« und »Regulation« bzw. »Organisierung« und »Regulierung« erscheint in dieser exponierten Stellung nicht allein in der Biologie, sondern auch in anderen Systemwissenschaften, so z.B. bei W. Sombart in seiner Übersicht über die Wirtschaftswissenschaften aus den 1920er Jahren. *Organisierung* bezeichnet bei Sombart die durch die Wirtschaftssubjekte selbst geschaffene Ordnung; *Regulierung* bezieht sich dagegen auf die durch einen übergeordneten Verband geschaffene Ordnung, in die jedes Wirtschaftssubjekt sich einzufügen hat.¹¹⁰ Die Organisierung betrifft also auch hier die konstitutive interne Struktur des in dieser Wissenschaft auszugliedernden Gegenstandes, während die Regulierung es mit der Relation dieser Struktur zu ihrer Umwelt zu tun hat. Allgemein kann in den Wirtschaftswissenschaften die Ordnungsbildung einer Einheit durch einen für diese Ordnung externen Faktor mit M. Weber als »Regulierungsordnung« bezeichnet werden, deren bekannteste Form die Wirtschaftspolitik des Staates ist.¹¹¹ Im Gegensatz zum ökonomischen Regulierungsbegriff, der das System vom äußeren Einfluss seiner Umwelt her konzipiert und insofern eine Fremdregulierung meint, bezeichnet der biologische Regulationsbegriff eine Leistung des Systems selbst, der Prozess ist also stets eine *Selbstregulation* (s.u.).

Neben »Organisation« und »Regulation« kann als drittes fundamentales Prinzip der Biologie das Konzept der ↑*Evolution* gestellt werden (↑Einleitung; Tab. 4). Ausgehend von diesem Prinzip steht nicht mehr im Mittelpunkt, wie ein kausales Gefüge funktional als Einheit zu beurteilen ist (also eine Organisation darstellt) und sich als solche erhält (durch Einrichtungen der Regulation), sondern wie es in einem langfristigen, generationenübergreifenden Prozess als differenziertes System entstanden ist. Mit dem Begriff der Evolution ist das besondere Augenmerk auf ein Phänomen gelegt, das aus seiner individuellen Organisation und Regulation heraus nicht zu begreifen ist: seine ↑Fortpflanzung. Zu begreifen ist dies insbesondere nicht aus der Perspektive der Selbstregulation des Organismus im Sinne seiner Selbsterhaltung, weil die Fortpflanzung mit der Gefährdung und oftmals auch der tatsächlichen Zerstörung der Einheit des einzelnen Organismus verbunden ist. An-

dererseits kann die Fortpflanzung aber auch als eine besondere Form (und eine besonders effektive Form) der Erhaltung verstanden werden – einer Erhaltung nicht eines individuellen Organismus, sondern seiner Organisation, die sich in der Folge der Generationen in verschiedenen Individuen verkörpern kann.

Regulation und Ethologie

Insofern Fragen der Regulation das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt betreffen, stehen sie in enger Beziehung zum Thema der ↑Ethologie (↑Einleitung: Tab. 4). Denn das ↑Verhalten eines Organismus kann bestimmt werden als die Summe der Aktivitäten, die auf die Umwelt des Organismus gerichtet sind und seiner Stabilisierung dienen. Auf eine einfache Formel gebracht, ist Verhalten die Regulation der Relation des Organismus zu seiner Umwelt oder auch die Regulation der Wahrnehmung (Powers 1973: »Behavior: the control of perception«¹¹²). Besonders deutlich wird dies bezüglich der fundamentalen Kategorien des Verhaltens, der ↑Ernährung und des ↑Schutzes, die letztlich als Regulationsmechanismen beschrieben werden können: die Versorgung des Organismus mit Nährstoffen und die Abwehr von Gefahren im Dienste der Selbsterhaltung des Organismus.

Regulation in der Ökologie

Neben der Ethologie spielt das Konzept der Regulation auch in anderen biologischen Teildisziplinen eine zentrale Rolle, z.B. in der Ökologie. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist die Analogie zwischen der »Selbstregulation« eines einzelnen Organismus und eines ökologischen Systems leitend für die ökologische Theorie (s.u.). Nicht selten wird das Vorliegen von Mechanismen der Regulation (besonders von deutschsprachigen Autoren) sogar zum Kriterium für die Identifikation eines ökologischen Systems wie einer ↑Biosphäre gemacht. Auch wenn diese definitorische Verbindung später meist aufgegeben wird, ist es doch unstrittig, dass in ökologischen Systemen Einrichtungen der Regulation vorliegen können. Der basale Mechanismus besteht dabei in der Abhängigkeit des Wachstums einer Population von so genannten *dichteabhängigen Faktoren* (↑Gleichgewicht).¹¹³ Der Begriff der Regulation etabliert sich in diesem Zusammenhang in der Ökologie und ersetzt damit entweder das alte Konzept des Gleichgewichts¹¹⁴ oder wird als der Mechanismus für die Einstellung eines Gleichgewichts verstanden¹¹⁵. A.J. Nicholson, einer der frühen Hauptvertreter der Auffassung, dass ein Gleichgewicht in der Natur über dichteabhängige Kontrollfaktoren wie die innerartliche ↑Konkurrenz

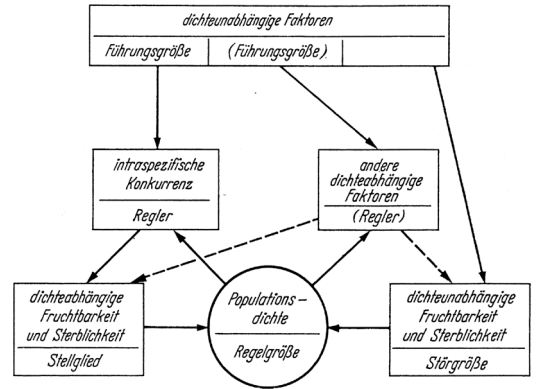


Abb. 431. Blockschaltbild der Regulation der Populationsdichte durch intraspezifische Konkurrenz und andere dichteabhängige Faktoren (aus Wilbert, H. (1962). Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 50, 576-615: 598).

erfolgt, vergleicht das Wirkungsprinzip dieser ökologischer Kontrollfaktoren 1937 ausdrücklich mit der Wirkung eines Fliehkraftreglers in einer Dampfmaschine.¹¹⁶

Nicht nur in der Dem- und Synökologie, auch in der Autökologie sind Elemente von Regulationsvorstellungen seit langem enthalten. Diese beziehen sich u.a. auf die Konstanz von physikalischen und chemischen Eigenschaften des Körpers eines Organismus relativ zur Variation dieser Größen in dessen Umwelt. Ein prominentes Beispiel bildet die Temperaturregulation, d.h. die Einstellung einer konstanten inneren Körpertemperatur. Anstelle der älteren Einteilung in *kaltblütige* und *warmblütige* Tiere unterscheidet C. Bergmann 1847 zwei »Abtheilungen des Tierreiches«: *wechselwarme* oder *poikilotherme* und *gleichwarme* oder *homöotherme* Tiere.¹¹⁷ Parallel zu dieser Einteilung werden für andere physikalisch-chemische Größen entsprechende Unterscheidungen eingeführt. So unterscheidet R. Höber 1902 in Bezug auf den Ionenhaushalt zwischen *poikilosmotischen* und *homoiosmotischen* Tieren.¹¹⁸ Für die Pflanzen, bei denen der Wasserhaushalt eine ähnliche biogeografische Bedeutung hat wie die Temperatur für die Tiere¹¹⁹, unterscheidet H. Walter 1931 in ökophysiologischer Hinsicht zwischen *poikilohydran* (wechselfeuchten) und *homoiohydran* (eigenfeuchten) Pflanzen¹²⁰. Morphologisch verläuft diese ökophysiologische Einteilung teilweise parallel mit der als taxonomischer Gliederung eingeführten Unterscheidung von »Thallophyten« und »Kormophyten« (↑Taxonomie). O. Stocker und W. Holdheide beschreiben

die Morphologie des Wasserhaushalts dieser beiden Typen 1937 als *Quellkörper-* und *Spaltöffnungsorganisation*.¹²¹

Genetische Regulation

Ein anderes Feld der Biologie, in dem der Regulationsbegriff eine wichtige Rolle spielt ist die Genetik, besonders in ihren entwicklungsbiologischen Aspekten. Vereinzelt wird von einer Regulation von Genen bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts gesprochen (Lillie 1927: »A theory of quantitative regulation of the genes, according to which each gene. [...] enters into activity at a rate [...] proportional to a precisely regulated initial quantity«⁽¹²²⁾).

Eine zentrale Stellung erlangt der Regulationsbegriff in der Genetik aber erst mit der Blüte der Molekulargenetik in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts. In den frühen 1960er Jahren werden die Mechanismen der Regulation auf genetischer Ebene bei Bakterien von F. Jacob und J. Monod untersucht.¹²³ Eine besondere Rolle spielt dabei der Vorgang der **Hemmung** oder *Inhibition*. In Erklärungen zur Lockerung der Muskelspannung unter dem Einfluss von Nerven erscheint der Grundgedanke seit dem 17. Jahrhundert (Perrault 1680: »le relaschement des fibres qui se fait au moyen des esprits qui viennent du cerveau«⁽¹²⁴⁾). Im neurophysiologischen Kontext führt I.M. Sečenov den Begriff der Hemmung 1863 ein, und zwar in seinen Untersuchungen des »hemmenden Einflusses des Gehirns auf die reflectorische Thätigkeit des Rückenmarks«.¹²⁵ L. Brunton definiert eine Inhibition 1883 allgemein als vorübergehende Unterdrückung der Funktion einer Struktur durch eine andere Struktur (»By inhibition we mean the arrest of the functions of a structure or organ, by the action upon it of another, while its power to execute those functions is still retained, and can be manifested as soon as the restraining power is removed«⁽¹²⁶⁾).

Auf genetischer Ebene kann eine Inhibition im Sinne einer Regulation wirken, wenn z.B. das Endprodukt einer enzymatischen Stoffumwandlung einen hemmenden Einfluss auf dasjenige Enzym ausübt, das diese Umwandlung katalysiert (*Endprodukthemmung*). Lagert sich der hemmende Stoff an einer anderen Stelle des Enzyms an als das Substrat, das von dem Enzym umgesetzt wird, dann sprechen Monod und Jacob von einer **allosterischen Inhibition**.¹²⁷

Für die Regulation der Transkription bei Bakterien entwickeln Jacob und Monod ein bekanntes Modell, in dem vier verschiedene Regionen auf der DNA unterschieden werden: Die *Strukturgene* (↑Gen) kodieren für die physiologisch wirksamen Proteine des Organismus; ihre Transkription wird kontrolliert

durch einen ihnen jeweils vorgelagerten **Operator** (Jacob & Monod 1959: »opérateur«).¹²⁸ Die Ansatzstelle der RNA-Polymerase, d.h. des Enzyms, das die Transkription der Strukturgene katalysiert, wird **Promoter** genannt (Jacob, Ullman & Monod 1964: »promoteur«).¹²⁹ Die funktionelle Einheit aus (häufig mehreren) Strukturgenen, Operator und Promotor wird von Jacob und seinen Mitarbeitern 1960 als **Operon** (»opéron«) bezeichnet.¹³⁰ Dem Operon funktionell übergeordnet sind die *Regulatorgene*, die über die Erzeugung eines Botenstoffes – den **Repressor**, der bereits vorher als eine die Enzymsynthese bremsende Substanz (Vogel 1957: »substance [...] decelerating enzyme synthesis«) bestimmt wird¹³¹ – auf den Operator wirken, indem sie dessen Aktivierung der Transkription der Strukturgene hemmen. Dieses sogenannte *Jacob-Monod-Modell der Genregulation* hat sich zur Erklärung der Kontrolle der genetischen Expression bei Bakterien als fruchtbar erwiesen; für die komplexeren Verhältnisse bei Eukaryoten stößt es jedoch an seine Grenzen.

Regulation als Charakteristikum organischer Systeme

Viele Autoren sehen in der Kybernetik ein Analyseverfahren, das in den unterschiedlichsten Disziplinen angewandt werden kann, manche halten sie aber auch für eine Methode, die eine spezifische Verbindung zur Biologie hat. In dieser Sicht bildet die Kybernetik und ihr grundlegender Begriff der Regulation den zentralen, fundierenden Ansatz, der die Biologie erst zu dem macht, was sie ist. Innerhalb der Naturwissenschaften (und unter Ausschluss der Technikwissenschaften) würde »Regulation« demnach ein exklusiver und spezifischer Begriff der Biologie sein.

Die Auffassung, dass Regelkreise in der Natur den organischen, lebendigen Systemen vorbehalten sind, findet sich in den 1950er und 60er Jahren bei zahlreichen Autoren. So weist es in diese Richtung, wenn H. Schmidt 1954 den Regelkreis die »Objektivierung des Lebens«¹³² nennt. Für R. Wagner bildet der Regelkreis 1961 »ein Urprinzip des Lebenden«: »Nur im lebenden Organismus ist Rückkoppelung mit Regelung erstmals in Erscheinung getreten. So darf man wohl sagen, *wo die erste Rückkoppelung und der erste Regelvorgang war, war das erste Leben*«. ¹³³ Dem umfassenden Anspruch der Kybernetik, eine allgemeine Prozesswissenschaft zu sein, hält F. von Cube 1968 entgegen, dass ihre zentralen Begriffe der Regelung und Steuerung doch nicht in allen Bereichen der Natur leitende Begriffe bilden würden. Die Kybernetik beschreibt nach von Cube »nur einen bestimmten Teilbereich der dynamischen Welt: den Bereich des originär Lebendigen«. ¹³⁴ Für diesen Be-

reich schreibt er der Kybernetik eine fundamentale Funktion zu: »Tatsächlich verlaufen Regelvorgänge schon in jeder einzelnen Zelle. Ohne Regelung wäre das Leben also gar nicht möglich. Die Regelung ist eine allgemeine und fundamentale Technik des Lebendigen.«¹³⁵ Die kybernetische Organisation der menschlichen Maschinen beruht damit auf einem der Natur abgeschauten Prinzip: »Steuerung, Regelung, Information etc. sind ganz eindeutig Begriffe, die aus dem Bereich des Lebendigen stammen und zur Beschreibung organischer Prozesse dienen. Steuerungs- und Regelungsprozesse (zur Aufrechterhaltung bestimmter Zustände oder Erreichung von Zielen) existieren – abgesehen von den jetzt vorliegenden technischen Konstruktionen – nur im Bereich des Organischen.«¹³⁶ Die Technik sei somit nichts als die Simulation der »originären Prozesse des Lebendigen.«¹³⁷ In seinen populärwissenschaftlichen Schriften gibt von Cube keine ausführliche Begründung seiner These. Sein Urteil, Regelung gebe es nur im Bereich des Organischen, überprüft er weder phänomenologisch, noch liefert er eine ausgearbeitete methodologische Begründung dafür. Nicht wenige Biologen neigen aber dazu, sich dem Urteil von Cubes anzuschließen. Zu diesen gehört auch K. Lorenz, bei dem es 1978 heißt: »Der Regelkreis oder die Homöostase ist im Bereich des Lebendigen geradezu allgegenwärtig, man kann sich ein Leben ohne diese Funktion kaum vorstellen und möchte annehmen, daß sie gleichzeitig mit dem Leben in die Welt gekommen sein muß.«¹³⁸

Unterstützung erhält die These, der Regulationsbegriff sei ein spezifisch biologischer Begriff, über die Ansätze zur Rekonstruktion biologischer Grundbegriffe ausgehend von kybernetischen Konzepten. Besonders die für die Biologie basalen Begriffe der \uparrow Funktion und \uparrow Zweckmäßigkeit erfahren seit den 1950er Jahren eine Explikation im Rahmen von Modellen der Regelung und Steuerung (\uparrow Funktion). Im Anschluss daran sind einige Autoren der Auffassung, I. Kants Problem der »Realisierungsbedingungen der organischen Zweckmäßigkeit« sei durch das Modell des Regelkreises der Kybernetik gelöst, wie es D. Wandschneider 1988 formuliert.¹³⁹ Im Regelkreis könne deutlich gemacht werden, wie ein kausaler Mechanismus zur Zweckmäßigkeit eines Verhaltens führe. In ähnlicher Weise sieht auch F. Kleinmann 1998 die Lösung aller Schwierigkeiten, die im Zusammenhang mit einer teleologischen Deutung des Lebens auftreten, durch die »kybernetische Systemtheorie« aus dem Weg geräumt.¹⁴⁰

Die Rekonstruktion biologischer Grundbegriffe auf der Grundlage der Kybernetik ist jedoch mit

vielen Schwierigkeiten verbunden: Nicht in allen Regulationsvorgängen müssen biologische Funktionen involviert sein, und nicht alle biologischen Funktionszuschreibungen lassen sich im Rahmen eines Regelkreises beschreiben (\uparrow Funktion).¹⁴¹

Anorganische Regulationen

Gegen die exklusive Inanspruchnahme des Regulationsbegriffs durch die Biologie spricht aber insbesondere, dass nicht nur bei organischen Vorgängen, sondern auch in vielen komplexen Vorgängen der anorganischen Natur Größen auftreten, deren Konstanz mittels des Modells des Regelkreises, also einer Rückkopplung, beschrieben werden kann. Dies gilt z.B. für Systeme der chemischen \uparrow Selbstorganisation, die von I. Prigogine und anderen seit den 1940er Jahren mathematisch beschrieben und im Labor untersucht werden.¹⁴² Aber auch außerhalb des Labors findet solches Geschehen statt, z.B. im Wachstum von Mineralien, das zu einer regelmäßigen Musterrung führt. In einem Gestein kann die Begrenzung einer Mineralschicht durch die Auslösung der Bildung eines anderen Minerals bei hoher Konzentration des ersten erfolgen. Besteht eine wechselseitige Induktion der beiden Mineralien, kann eine Bänderung das Ergebnis sein. Das Enden der Anlagerung des einen Minerals durch die Katalyse der Anlagerung des anderen fügt sich daher dem Modell der Rückkopplung.¹⁴³

Einen besonders eindrucksvollen anorganischen Regelungsvorgang bildet das sogenannte »Oklo-Phänomen.«¹⁴⁴ Nahe dem Ort Oklo im westafrikanischen Gabun existierte vor etwa zwei Milliarden Jahren ein natürlicher Kernspaltungsreaktor. In der damals (wegen der noch fehlenden Pflanzen) sauerstoffarmen Atmosphäre erfolgte eine natürliche Anreicherung von Uran durch Auswaschung und durch Sickerwasser in einer Granitschicht. Als Moderator der Kernreaktion wirkte das umgebende Wasser, d.h. das Wasser bremste die beim Zerfall des Urans freiwerdenden Neutronen ab und verhinderte damit, dass sie durch Absorption dem Reaktor verloren gingen. Die Regulation der Kernreaktion wurde durch die Konzentration des Wassers übernommen: Bei zu schneller Reaktion erhitze sich der Reaktor und das umgebende Wasser verdampfte, so dass es aufgrund des Verlusts des Moderators zu einer erhöhten Absorption der Neutronen und damit einer Verlangsamung der Reaktion kam. Umgekehrt wurde die Kernreaktion beschleunigt, wenn der Reaktor sich abkühlte, weil es dann zu einer verstärkten Kondensation von Wasser, d.h. einer Anreicherung des Moderators, kam.

Neben diesem komplexen Mechanismus sind Regelkreise auch für einfachere Systeme beschrieben worden. H. Sachsse diskutiert 1971 z.B. die Regulation des Wasserspiegels in einem See, dessen Niveau auch bei wechselndem Zufluss konstant bleibt, indem die Menge des Abflusses mit der des Zuflusses zunimmt.¹⁴⁵ Ein analoger Fall besteht in der Regulation der Höhe einer Kerzenflamme durch ihre eigene Verbrennung des Waxes. Auch der Quantensprung eines Elektrons zurück zu seinem Grundzustand, der einer Anregung durch die Absorption eines Photons folgt, ist als ein Regelungsvorgang zur Erhaltung des Atoms beschrieben worden.¹⁴⁶ In globalem Maßstab ist schließlich die Gaia-Hypothese mit der Annahme verbunden, dass geoklimatische Ausgleichsphänomene in den letzten Jahrmilliarden zu einer weitgehend konstanten Temperatur auf der Erde führten und dass dieser Mechanismus als ein Regelkreis beschrieben werden kann, der außerdem Beleg und Kriterium dafür ist, dass die Erde als Ganzes ein Organismus darstellt (↑Biosphäre/Gaia). Mit Blick auf diese zahlreichen Regelkreise in der Natur heißt es 1969 bei H.M. Mirow sogar: »Fast alle in der Natur ablaufenden Prozesse funktionieren nach dem Prinzip der Rückkopplung.«¹⁴⁷

Nicht alle Konstanzphänomene der Natur lassen sich aber nach dem Modell eines Regelkreises mit Rückkopplungsschleifen interpretieren. Es gibt eine Vielzahl von komplexen Prozessen, in denen Größen auftreten, die auf einem konstanten Wert gehalten werden, ohne dass eine Rückkopplung vorliegt. Beispiele für nicht geregelte Abläufe dieser Art sind etwa atmosphärische Phänomene wie die Konvektionskühlung: Strahlung, die Luft erwärmt, etwa die Sonneneinstrahlung auf eine Insel, löst durch die Erwärmung auch Luftbewegungen aus, die den Effekt haben, dass die über die Strahlung erwärmte Fläche wieder abgekühlt wird. So trägt der Wind die über einer Insel erwärmte Luft fort und wirkt einer weiteren Erwärmung der Insel entgegen. Die Verbindung aus direkter Strahlung und Konvektionswind hält damit die Lufttemperatur über der Insel in gewissen Grenzen konstant. Ein ähnlicher Effekt erfolgt durch das Zusammenspiel von Sonneneinstrahlung und Wolkenbildung: Die Einstrahlung auf eine Wasserfläche führt zur Verdunstung und zur Bildung von Wolken, die auf die Sonneneinstrahlung zurückwirkt, indem sie diese vermindert. Vorgänge dieser Art folgen dem Muster eines Steuerungsprozesses (s.u.): Die *eine* Ursache der Sonneneinstrahlung zieht *zwei* Wirkungen nach sich, welche jeweils in entgegengesetzter Richtung eine Ausgangsgröße, z.B. die Wassertemperatur, beeinflussen. Ein Mechanismus

der Rückkopplung liegt auch deshalb nicht vor, weil die Fühlerkomponente in der Windregelung mit der kontrollierenden Komponente zusammenfällt: In dem Moment, in dem die der Insel benachbarte Luft die Lufttemperatur über der Insel »fühlt«, wird sie diese Luft auch schon kühlen. Eine klare Abgrenzung der Komponenten eines Regelkreises (s.u.) ist damit nicht möglich.¹⁴⁸

Theorie der Regulation

Unter Regulation, der Lexikondefinition nach »Mechanismen zur Aufrechterhaltung des morpholog. und physiolog. Gleichgewichts im Organismus« (Brockhaus 2006)¹⁴⁹, kann jeder Mechanismus der Erhaltung oder Stabilisierung von Größen oder Prozessen verstanden werden. »Regulation« ist damit ein Konzept, das auf dynamische Systeme anwendbar ist, die über mindestens eine Größe mit einem veränderlichen Wert beschrieben werden. Damit der Wert einer Größe erhalten wird, müssen Einflüsse, die im Sinne einer Veränderung auf ihn einwirken, die sogenannten Störungen, ausgeglichen werden. Dynamische Systeme, die über diese Fähigkeit der Stabilisierung von Größen verfügen, sind *zielverfolgende* oder *zielstrebige* Systeme. Die dynamische Erhaltung von Eigenschaften dieser Systeme ist unterschieden von einer statischen Erhaltung, die ein bloßes Verharren in einem Zustand bezeichnet (↑Selbsterhaltung).

Das Grundmuster der Regulation ist die Kompensation einer Störung. Eine Störung ist damit immer im Hinblick auf eine Größe formuliert, die vorher ausgezeichnet sein muss. In Regelkreisen heißt diese Größe die *Regelgröße*; um auch Steuerungsvorgänge einzuschließen, könnte sie auch *Regulationsgröße* genannt werden. Im englischen Sprachraum ist diese Größe daneben als *Ausgangsgröße* (»output-variable«) oder *wesentliche Größe* (Ashby 1956: »essential variable«¹⁵⁰) bekannt.

Weil eine Störung nicht durch einen spezifischen Effekt definiert ist, den sie auf die Regulationsgröße ausübt, wird durch sie nicht ein spezifisches Ereignis beschrieben, sondern eine ganze Klasse von Ereignissen, die Störereignisse. Entsprechend der Vielfalt dieser Störereignisse ist auch eine Vielfalt an Regulationsereignissen notwendig, um die Störung auszugleichen. R. Ashby spricht in diesem Zusammenhang von dem *Gesetz der erforderlichen Variation* (»law of requisite variety«): Um die Konstanz der Regulationsgröße zu gewährleisten, müsse die Vielfalt der Abwehrmaßnahmen mindestens der Vielfalt der Störungen entsprechen, denn nur Variation könne Variation aufheben (»only variety can destroy variety«¹⁵¹). Die Abwehrmaßnahmen des Systems haben so den

Effekt, das System von seiner Umwelt zu entkoppeln: Umweltvariationen übertragen sich höchstens insofern auf das System, als sie Abwehrreaktionen auslösen. Zentrale Systembestandteile bleiben aber unbeeinflusst. Systemtheoretiker sprechen davon, die Ausgleichseinrichtung des Systems absorbiere die Komplexität der Umwelt, indem sie ein geringes Diskriminierungsvermögen (»Sensibilität«) für Wertunterschiede ihrer Eingangsvariablen aufweisen und so ihre Ausgangsvariablen relativ ausgeglichene Werte zeigen. Insofern die Werte der Ausgangsvariablen der Regulationseinrichtungen eines Organismus eine geringere Varianz aufweisen als die ihrer Eingangsvariablen, verfügt der Organismus über eine geringere Komplexität als seine Umwelt. An der Umwelt-System-Grenze vollzieht sich also eine *Komplexitätsreduktion*.¹⁵² Systemtheoretisch kann ein Organismus gerade dadurch gekennzeichnet und von seiner Umwelt unterschieden werden, dass er eine geringere Varianz an Werten seiner Systemgrößen aufweist als seine Umwelt. Systemtheoretisch liegt zwischen Organismus und Umwelt eine Grenze mit einem Komplexitätsgefälle. Der Grund für diese Komplexitätsreduktion sind die Mechanismen der Regulation.

Epistemische Unabhängigkeit der Größen

Eine besondere Schwierigkeit in der Bestimmung von Regulationsprozessen besteht in ihrer Abgrenzung von einfachen Vorgängen der Einstellung eines Gleichgewichts. Denn auch einfache Gleichgewichtsprozesse lassen sich zunächst als Konstanzphänomene beschreiben. Von einer Kugel, die sich in einer halbkugelförmigen Schale befindet (oder die das Ende eines Pendels bildet), und die aus dem Ruhepunkt (Gleichgewicht) in der Mitte ausgelenkt wird, lässt sich z.B. sagen, dass sie dem Ruhepunkt als ihrem Zielzustand zustrebt und hinsichtlich der Erreichung dieses Punktes reguliert ist. Es liegt hier eine Korrelation zwischen der Entfernung der Kugel von ihrem Ruhepunkt und der Größe der Kraft vor, die die Kugel zu ihrer Ruhelage zurückführt. Wegen der Reibungsverluste wird die Kugel also in abnehmender Amplitude um die Ruhelage schwingen, bis sie dort zur Ruhe kommt.

Der entscheidende Unterschied eines solchen Gleichgewichts- oder Zielsystems gegenüber einem regulierten zielverfolgenden System liegt für A. Sommerhoff (1950) in der Abhängigkeit der das Gleichgewicht einstellenden Größen voneinander im Fall des Gleichgewichtssystems. Bei der aus dem Gleichgewicht ausgelenkten Kugel stehe die rückstellende Kraft in direkter Abhängigkeit von der Grö-

ße der Auslenkung. Die rückstellende Kraft könne also nicht unabhängig von der Auslenkung variieren; sie sei vielmehr durch diese determiniert. Anders liege der Fall dagegen in einem zielverfolgenden, regulierten System. Hier bestehe eine Unabhängigkeit zwischen den relevanten Größen, die im Modell der Regulation oder Steuerung in Beziehung zueinander stehen (also der Umweltgröße als Störung und der regulierten Systemgröße). In der Temperaturregulation eines Säugetiers kann die Transpirationsrate z.B. Werte annehmen, die unabhängig von der Temperatur der Umwelt sind. Diese Unabhängigkeit ist es nach Sommerhoff, die den Unterschied zwischen einem Gleichgewichtssystem und einem zielverfolgenden (regulierten) System ausmacht. Nur ein System, das so beschrieben wird, dass es diese Unabhängigkeit enthält, könne ein zielverfolgendes System sein. Sommerhoff bezeichnet diese Unabhängigkeit der Größen als *epistemische Unabhängigkeit* (»epistemic independence«).¹⁵³

Aufgrund der Unabhängigkeit der Systemgrößen von den Umweltgrößen besteht in regulierten Systemen – anders als in einem physikalischen Gleichgewichtssystem – immer die Möglichkeit, dass der Zielzustand nicht erreicht wird. Nur vor dem Hintergrund der Möglichkeit eines Scheiterns der Regulation, eines Verfehlens des Zielzustandes, kann überhaupt von einer Regulation oder einer Zielverfolgung gesprochen werden. Allein weil es nicht naturgesetzlich bestimmt ist – oder besser: weil es nicht als naturgesetzlich bestimmt beschrieben wird –, dass die Regulation der Körpertemperatur immer gelingt oder ein Tier immer seine Nahrung findet, kann es sich dabei um zielverfolgende und regulierte Prozesse handeln. Es ist die als möglich gedachte Variation der Regelgröße von der Umweltgröße, die *nicht* zum Ziel führt, die der Zuschreibung der Regulation oder Zielverfolgung zugrunde liegt. Im Fall des Pendels wird diese zum Scheitern der Zielerreichung führende Variation dagegen nicht als möglich gedacht; dieses System ist so spezifiziert gedacht, dass die Variation qua Naturgesetz ausgeschlossen ist.

Die Unterscheidung zwischen Abhängigkeit und Unabhängigkeit der miteinander korrelierten Größen ist somit keine absolute. Es ist vielmehr eine Frage der Spezifizierung des betreffenden Systems, ob zwischen den Größen eine naturgesetzliche Abhängigkeit besteht (wie im Fall von Auslenkung und Rückstellkraft des Pendels) oder nicht (wie im Fall der Temperaturregulation oder auch der Bahn eines fliehenden Hasen und der eines ihn verfolgenden Fuchses). Regulation und Zielverfolgung liegt also nur dort vor, wo ein System so spezifiziert ist, dass das Ziel nicht

notwendig nach Gesetzen des Systems erreicht wird. Es muss nach den Gesetzen des Systems kontingent sein (wenn auch wahrscheinlich), dass sich der angestrebte Zielzustand tatsächlich einstellt. Kurz gesagt, ist eine Regulation also eine Regelmäßigkeit eines Prozesses, die keine naturgesetzliche Determination beinhaltet. Im Gegensatz zu einer naturgesetzlichen Verknüpfung von Größen kann die in einer Regulation angestrebte Konstellation immer auch scheitern. Die in einer Regulation als Zielzustand angestrebte Struktur stellt sich nicht notwendig, sondern kontingenterweise ein; die *Fehlbarkeit* wird damit zu einem Charakteristikum jeder Regulation. In gewisser Weise liegt damit bei Regulationszuschreibungen eine doppelböde Beschreibung vor: Es gehört sowohl zur Beschreibung einer Regulation, dass eine Größe konstant gehalten wird (oder werden soll), als auch, dass ihre Konstanzhaltung scheitern kann.

›Regulation‹ (und ›Zielverfolgung‹) erweist sich damit in den Augen vieler Wissenschaftstheoretiker als eine Eigenschaft, die nicht objektiv an einem System diagnostiziert werden kann, sondern die von der Art der Konzipierung des Systems abhängt (Woodfield 1976: »the concept of directive correlation is an intrinsically relativistic concept. There is no right answer to the question ›Are these variables really epistemically independent?‹ It depends on how the observer chooses to view them«¹⁵⁴). Ob die Parameter in einem Regulationsvorgang also als epistemisch unabhängig voneinander anzusehen sind, hängt von der Spezifikation des Systems ab. Es spricht nichts dagegen, die Temperaturregulation eines Organismus so zu konzipieren, dass eine gesetzmäßige Verknüpfung zwischen der auf das System einwirkenden Störung und der kompensierenden Reaktion vorliegt, dass also – wie im Beispiel des Pendels – keine epistemische Unabhängigkeit zwischen störendem und regulierendem Ereignis besteht. Wenn das System des Pendels und das der Temperaturregulation analog spezifiziert würden, dann kann der behauptete Unterschied in der Abhängigkeit der Größen voneinander nicht mehr gemacht werden.

Regulationszuschreibung als Unterspezifizierung

Dass die Zielverfolgung mittels eines Regelkreises erst durch eine bestimmte Perspektivierung des betrachteten Systems zu Stande kommt, lässt sich anhand des Paradebeispiels der Kybernetik für einen Mechanismus einer negativen Rückkopplungsstruktur, den Thermostaten, erläutern. Man sagt, die Regelungsleistung des Thermostaten bestehe darin, aus einem Bereich möglicher Aktivitäten eine auszuwählen, um die Differenz zwischen Ist- und Sollwert

der Temperatur zu minimieren. Es stellt sich dabei aber die Frage, wieso überhaupt von möglichen Aktivitäten des Thermostaten die Rede sein kann, wenn doch in physikalischer Beschreibung jeweils nur ein Zustand des Thermostaten vorliegt. D.M. MacKay gibt in einem Aufsatz von 1962 eine Antwort darauf, indem er als Grund für diese Beschreibung die *Unterspezifizierung* des Systems anführt: »Only if we *under-specify* the situation, by using generic terms that allow more than one microstate to be compatible with our description, can we give meaning here to the word ›possible«.¹⁵⁵ Nach MacKay ist es die physikalische Unterspezifizierung, die die Rede von einer Wahl des Thermostaten unter verschiedenen möglichen Aktivitäten rechtfertigt. Wenn der Thermostat physikalisch voll beschrieben würde, hätte er diese Wahlfreiheit nicht, sein Verhalten wäre dann durch die Vorgeschichte des Temperaturverlaufs und die Gesetze seines Wirkens voll determiniert.

Es ist also nicht eigentlich die physikalische Situation, die einen Bereich möglicher Zustände umfasst, sondern allein ihre nicht vollständige Spezifizierung dieser Situation erlaubt diese Freiheitsgrade. Im Prinzip wird dies bereits seit Beginn der Kybernetik so gesehen (vgl. z.B. Churchman & Ackoff 1950: »the possibility of choice on the part of objects results from the way in which the scientist looks at the world; within the frame of reference of classical mechanics, there is no choice, but in the frame of reference of teleology, there is choice«).¹⁵⁶ Bei G. Keil heißt es 1993: »Wird eine Maschine in ihren physikalischen Mikroprozessen vollständig beschrieben, so wird sie nicht mehr als informationsverarbeitende kybernetische Maschine beschrieben, sondern als deterministisches physisches System, das sich so verhält, wie es sich gemäß seiner kausalen Einbettung in die Körperwelt eben verhält. Die Rede von Information, Zwecken und Funktionen ist seiner Struktur äußerlich und gehört ausschließlich der Sprache seines Konstrukteurs oder seines Interpreten an«.¹⁵⁷

Regulation als kausales Muster

Weil es sich um die Schematisierung mehrerer auf einander bezogener kausaler Vorgänge handelt, kann die in einem Regelkreis beschriebene komplexe Verknüpfung jederzeit in einfache Ursache-Wirkungs-Relationen zergliedert werden.¹⁵⁸ Jedes durch einen Regelkreis beschriebene Abhängigkeitsmuster von Variablen lässt sich in seine Elemente dekomponieren. Zwar kommt das Phänomen der Regelung und damit der Konstanzhaltung einer Größe dann nicht in den Blick; dennoch kann in der linear-kausalen Betrachtung eine Erklärung für den Wert einer Regel-

größe, z.B. für eine bestimmte Körpertemperatur, gegeben werden. Physikalistisch (im Sinne einer bloß paarweisen Korrelation von Variablen) ist eine über einen Regulationsmechanismus eingestellte Körpertemperatur das Ergebnis einer Wärmeleistung, die sich aus einer bestimmten Stellung des physiologischen Temperaturfühlers und -reglers ergibt, die wiederum aus einer bestimmten vorhergehenden Temperatur der Umwelt resultiert usw. Die komplexe, über die Erhaltung einer Größe definierte Struktur eines Regelkreises wird auf diese Weise in eine bestimmte Sequenz von Ursache-Wirkungs-Verknüpfungen zerlegt. Die beteiligten Kausalrelationen weisen jeweils isoliert für sich betrachtet allerdings nicht darauf hin, dass eine Regulation das Ergebnis ihres Zusammenwirkens ist. Die Eigenschaft der Regulation kann daher nicht einem isolierten Element oder einer isolierten Kausalrelation zugeschrieben werden, sondern ergibt sich erst aus dem spezifischen Zusammenwirken mehrerer Komponenten eines Systems.

Ein Thermostat wird daher nur als Regelungseinheit und ein Organismus nur als Selbstregulationssystem verständlich, wenn sie jeweils als kausales *Muster* von Prozessen betrachtet werden. Rückkopplung stellt damit eine *Systemeigenschaft* dar, die aus einer bestimmten Anordnung und Wechselwirkung von Teilen zu einem Wirkungszusammenhang folgt. Die Leistung des Regulationsbegriffs liegt also darin, eine Schematisierung kausaler Prozesse zu einem bestimmten Muster vorzunehmen. Über dieses Muster lässt sich dann eine eigene Klasse von materiellen Systemen ausgliedern. Die Zuschreibung von Rückkopplung zu einer Struktur verlangt somit eine Art Mustererkennung oder Gestaltwahrnehmung (Faber 1986: »we can obtain a characterization of a macroscopic object as a feedback device from lower-level descriptions only by exercising our ability to recognize patterns«¹⁵⁹).

Die Erkenntnis eines Regelkreises als Muster kausaler Abhängigkeiten liegt bereits in seiner traditionellen Beschreibung als *Ganzheit*.¹⁶⁰ H. Mittelstaedt verwendet für den Regelkreis und die anderen Formen der Regulation 1954 den Ausdruck *Wirkungsgefüge*.¹⁶¹ Dieses Wort taucht zuvor seit den 1920er Jahren auf; es wird dabei meist in einem allgemeinen Sinn verwendet (Litt 1924: »das Wirkungsgefüge der räumlichen Dinge«¹⁶²; Kiehn 1932 in Bezug auf Goethes Begriff der Bildung: »Eingliederung des Einzelnen als »Organ« in das Wirkungsgefüge einer umfassenden, lebendig tätigen Ganzheit«¹⁶³). Der Ausdruck steht daneben aber auch bereits in speziellen biologischen Kontexten: F. Stüffert gebraucht ihn 1922 für den Komplex der Faktoren, die zusammen eine

»Das *Regeln*, die *Regelung*, ist ein Vorgang, bei dem eine Größe, die die zu regelnde Größe (Regelgröße), fortlaufend erfaßt, mit einer anderen Größe, der Führungsgröße, verglichen und im Sinne einer Angleichung an die Führungsgröße beeinflusst wird. Kennzeichen für das Regeln ist der geschlossene Wirkungsablauf, bei dem die Regelgröße im Wirkungsweg des Regelkreises fortlaufend sich selbst beeinflusst.«

»Das *Steuern*, die *Steuerung*, ist der Vorgang in einem System, bei dem eine oder mehrere Größen als Eingangsgrößen andere Größen als Ausgangsgrößen aufgrund der dem System eigentümlichen Gesetzmäßigkeiten beeinflussen. Kennzeichen für das Steuern ist der offene Wirkungsweg oder ein geschlossener Wirkungsweg, bei dem die durch die Eingangsgrößen beeinflussten Ausgangsgrößen nicht fortlaufend und nicht wieder über dieselben Eingangsgrößen auf sich selbst wirken.«

»Ein *System* [...] ist eine abgegrenzte Anordnung von Gebilden, die miteinander in Beziehung stehen.«

»*Wirkung* ist die Veränderung einer Größe, der beeinflussten Größe, durch eine oder mehrere andere Größen, die verursachenden Größen.«

»*Größe* ist die Eigenschaft eines Vorganges oder Körpers, die einer qualitativen Identifizierung und einer quantitativen Bestimmung zugänglich ist.«

»Der *Wert einer Größe* ist ihre quantitative Bestimmung, die als Produkt aus Zahlenwert und Einheit ausgedrückt werden kann.«

»Eine Größe, die auf das betrachtete System einwirkt, ohne selbst von ihm beeinflusst zu werden, heißt *Eingangsgroße*.«

»Eine beeinflusste und erfassbare Größe eines Systems heißt *Ausgangsgroße*.«

»Der *Wirkungsweg* ist der Weg, längs dessen die Wirkungen in einem System verlaufen.«

»Der *Wirkungsweg* zwischen verursachender und beeinflusster Größe heißt *offener Wirkungsweg*, wenn von der beeinflussten Größe kein Wirkungsweg zu einer verursachenden Größe zurückführt. Ist ein solcher vorhanden, so liegt ein *geschlossener Wirkungsweg* vor.«

Tab. 237. Definitionen regelungstechnischer Begriffe durch das Deutsche Institut für Normung (aus: DIN Deutsches Institut für Normung e.V. (Hg.). (1990). Entwurf DIN 19226 Teil 1. Regelungs- und Steuerungstechnik. In: DIN Taschenbuch 241. Genormte Begriffe Maschinenbau, 130-136).

↑Anpassung ausmachen (»das Wirkungsgefüge [...], das wir in seiner Gesamtheit als Anpassung bezeichnen«¹⁶⁴). P.A. Weiss hält 1930 für den Vorgang der Entwicklung von Organismen fest, dass zwar »selbständige Teilprozesse« unterschieden werden können, diese »ihre Selbständigkeit aber erst im Rahmen

des Ganzen, in dessen Wirkungsgefüge sie gestanden waren, erworben haben«; diese Einsicht habe von der »summativen Auffassung der Entwicklung weggeführt«. ¹⁶⁵ Seit den 1960er Jahren wird der Ausdruck besonders für die Ethologie fruchtbar gemacht (von Holst und Saint-Paul 1954: »Wirkungsgefüge der Triebe«; Baerends 1972, ↑Instinkt: Abb. 224). ¹⁶⁶

Mittelstaedt unterscheidet 1954 drei Grundformen des Wirkungsgefüges: die *Kette* (lineare Kausalität), die *Masche* (Steuerung) und den *Kreis* (Regelung). ¹⁶⁷ So wie H. Sachsse später den Begriff versteht, bildet allerdings allein der Kreis ein Wirkungsgefüge: »Ein Wirkungsgefüge [...] ist ein System, dessen Elemente durch unmittelbare gegenseitige Einwirkung miteinander verbunden sind. Wenn ich ein Element eines derartigen Systems beeinflusse, werden aufgrund der Wechselwirkung die übrigen Elemente in Mitleidenschaft gezogen«. ¹⁶⁸

Prägnant stellt 1984 R.J. Faber den Charakter des Regelkreises als kausales *Muster* heraus: »to give a functional explanation of a system is to recommend a selective way of looking at it, a way in which some causal connections are emphasized and others ignored. It is to suggest which connections are important and which are not. It is to adopt a perspective based on a pattern – and the pattern [...] is feedback«. ¹⁶⁹ Faber identifiziert das Muster einer Rückkopplung mit einem teleologischen, funktional zu beurteilenden System, das sich im Schema eines spezifischen »Kreises« modellieren lasse (vgl. Abb. 437): »In a functional explanation we show that the behavior of a system fits to [...] a ›circular‹ pattern of causal connections, which can be represented [...] by a feedback diagram«. ¹⁷⁰

Unterscheidung von Steuerung und Regelung

Neben der passiven Vermeidung der Störung durch Isolation sind in einem System prinzipiell zwei Möglichkeiten der aktiven Kompensation von Störungen denkbar: Die kompensierende Regulation kann durch die Störung ausgelöst werden, bevor diese auf die konstant zu haltende Regelgröße einwirkt, oder sie ergibt sich als Reaktion auf eine Änderung der Regelgröße selbst. Gemäß dieser zwei Formen der aktiven Regulation wird in technischen Zusammenhängen die Unterscheidung von *Steuerung* und *Regelung* eingeführt, die auch für lebende Systeme übernommen wird. Wenn das Muster der Relationen der Elemente eines Systems als seine *Struktur* bezeichnet wird, dann bilden Steuerung und Regelung die beiden möglichen Strukturen eines Regulationssystems.

Die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung findet sich dem mechanischen Prinzip nach

bereits 1842 bei H. Lotze. Lotze sieht zwei »Hilfsmittel auch einfacherer Apparate [...], sich im Gleichgewicht zu erhalten«: »entweder dadurch, dass die Störung selbst die widerstehende Gegenwirkung hervorruft [Regelung], oder dass die einzelnen Teile ihrer Wirkung sich wechselseitig aufheben [Steuerung]«. ¹⁷¹

Einen dritten Mechanismus der Regulation will Lotze mit einem »Princip immanenter Störungen« formulieren. Dieses ist das »Princip wechselnder Massen, der Stoffwechsel überhaupt«, über das durch den beständigen Materieaustausch im Organismus für eine Dynamik gesorgt sei, »die durchaus keinem mathematischen Gesetze« folge und durch »Regellosigkeit« ausgezeichnet sei: »Eine leichte Quelle der Regulation [...] bietet die fortwährende spontane Veränderung der wirkenden Massen dar, in deren Bewegung die Bewegungen der Störungen verschwinden. Der Kunstgriff der Natur ist dieser, dass sie die Abwehr künftiger Störungen durch eine kontinuierlich fortgehende Thätigkeit vorbereitet, und daher nicht genötigt ist, nach deren wirklichen Eintreten mit einem ganz neuen, oft unmöglichen Anfang der Bewegung heilende Rückwirkung eintreten zu lassen«. ¹⁷² Bei diesem Prozessmuster, in dem der Stoffwechsel als Mechanismus der Regulation fungiert, wird eine äußere Störung durch »immanente Störungen«, also die innere Unordnung des Systems, unwirksam gemacht. – Möglicherweise hatte Lotze mit dem dritten Weg der Regulation einen solchen Mechanismus im Auge, wie er in der modernen Ökosystemtheorie als »Wegspülen der Störung« bezeichnet wird: In Systemen, die über eine hohe Umsatzrate von Energie verfügen, in denen also das Verhältnis von Produktion zur stehenden Biomasse sehr hoch ist, werden Störungen (d.h. Abweichungen vom Gleichgewicht) schneller ausgeglichen als in Systemen mit geringem Energiefluss. ¹⁷³ Der Zusammenhang zwischen der relativen Größe des Energieflusses durch ein System und der Erholungsrate des Systems stellt aber keinen eigenen Mechanismus der Regulation dar, sondern betrifft allein die Geschwindigkeit der Gleichgewichtseinstellung.

Mit Lotzes Vorstellungen verwandt, aber nicht weniger unklar, sind P. Häberlins Anschauung von der »Labilität« des Organismus, die aus einem inneren Antagonismus von »Vollendung« und »Dissoziation« besteht ¹⁷⁴, sowie S. Roses Prinzip der »Stabilität durch Dynamik«. ¹⁷⁵

Die beiden Wege der Regulation, Regelung und Steuerung, werden in der Frühphase ihrer ausführlichen Thematisierung, der Mitte des 20. Jahrhunderts, meist unabhängig voneinander behandelt. So bemüht

sich der Begründer der Kybernetik, N. Wiener, ausschließlich um eine Klärung der Regelung, während Autoren, die stärker an den Regulationsphänomenen der Biologie orientiert sind, anfangs ausschließlich die Steuerung diskutieren, z.B. Sommerhoff (1950) und Nagel (1951/61).¹⁷⁶ Die terminologische Differenzierung findet sich 1941 bei H. Schmidt und wird später u.a. von Mittelstaedt, Ashby, Flechtner und Hassenstein betont.¹⁷⁷ Im englischen Sprachraum wird die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung nicht immer terminologisch streng durchgehalten. Meist wird beides unter dem Begriff der Kontrolle (»control«) abgehandelt. Geläufig sind die Bezeichnungen »Rückkopplung« (»feed-back«) und »Vorwärtskopplung« (»feed-forward«), die manchmal den Bedeutungen von »Regelung« und »Steuerung« entsprechen.

Die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung kann nicht an dem äußeren Verhalten eines Systems festgemacht werden (wie dies aber Rosenblueth, Wiener und Bigelow 1943 in ihrem behavioristischen Ansatz annehmen¹⁷⁸). Die Ein- und Ausgänge eines Systems, das allein über Steuerungen verfügt, müssen sich nicht von einem anderen System unterscheiden, das Regelungseinheiten enthält. Steuerung und Regelung sind also keine funktionalen Konzepte, die sich auf die äußeren Wirkungen eines Systems beziehen, sondern sie sind strukturelle Konzepte, die den inneren Aufbau eines Systems betreffen.¹⁷⁹ Aus einer reinen Verhaltensbeschreibung eines Systems lässt sich damit nicht ermitteln, auf welchem Wege die Regulation erreicht wird. Die Unhaltbarkeit der Vorstellung von der direkten behavioristischen Beobachtbarkeit der Rückkopplung zeigt S.C. Kleene bereits 1956: Jedes Input-Output-Muster des Verhaltens eines Systems kann durch kausale Netze erzeugt werden, die keine Rückkopplungsschleifen enthalten. Aus Verhaltensbeobachtungen allein kann also nicht auf eine Rückkopplungsstruktur geschlossen werden. Der behavioristische Ansatz ist damit untauglich, zielverfolgendes Verhalten durch kybernetische Modelle zu explizieren.¹⁸⁰ Es bleibt damit allein der Weg offen, eine Rückkopplungsstruktur über eine Analyse der inneren Struktur des Systems zu identifizieren.

Steuerung

Das Wort »Steuerung« geht über das seit dem 17. Jahrhundert verbreitete »Steuer« mit der Bedeutung »Lenkvorrichtung (bei Schiffen)« auf mhd. »stiure«, ahd. »stiura« »Stütze, stützender Pfahl« zurück. Seit Beginn des 18. Jahrhunderts wird die Lenkvorrichtung von Schiffen als »Steuerung« bezeichnet.¹⁸¹ Noch bis

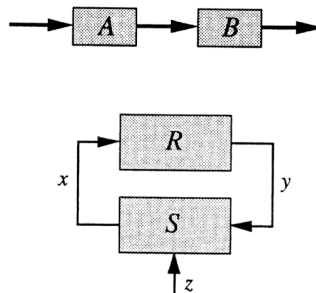


Abb. 432. Einfache Blockschaltbilder der Steuerung (oben) und Regelung (unten). Eine Steuerung kann bestimmt werden als eine gerichtete, rückwirkungsfreie Wirkung, d.h. eine gerichtete Wirkung einer Größe (A) auf eine andere (B). Eine Regelung besteht demgegenüber in einem Regelkreis, der zwei charakteristische Systemteile und drei charakteristische Größen umfasst: eine Regelstrecke (S), d.h. ein System, von dem eine Eigenschaft geregelt wird, (z.B. einen Organismus), einen Regler (R), d.h. eine regelnde Einrichtung des Systems (z.B. die Schweißdrüsen), eine Regelgröße (x), d.h. eine zu regelnde Eigenschaft der Regelstrecke (z.B. die Körpertemperatur des Organismus), eine Stellgröße (y), d.h. eine regelnde Größe (z.B. die Menge des abgegebenen Schweißes) und eine Störgröße (z), d.h. eine auf die Regelstrecke von außen wirkende Größe (z.B. die Umgebungstemperatur) (aus Bischof, N. (1995/98). Struktur und Bedeutung: 33; 156).

in die ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts ist dieses enge Verständnis des Begriffs verbreitet; so heißt es in einer Enzyklopädie zur Technik im Jahr 1929, Steuerungen seien »Verrichtungen, welche die Richtungen der Fahrzeugbewegung bestimmen.«¹⁸² Erst seit Mitte des Jahrhunderts wird das Wort in seiner heutigen allgemeinen Bedeutung für eine Einrichtung zur (quantitativen) Bestimmung der Richtung und Intensität eines Vorgangs verwendet. Anfangs wird dabei zwischen den Konzepten »Steuerung«, »Regelung« und »Regulation« nicht unterschieden.¹⁸³

Als biologischer Terminus wird der Ausdruck in den 1920er Jahren von J. von Uexküll verwendet. Von Uexküll postuliert einen »Steuerapparat«, der die Ausrichtung eines Organismus zu Gegenständen seiner Umwelt gemäß seinem Modell des Funktionskreises (↑Funktion) bewirkt. Der Steuerapparat dient allgemein der Verbindung der »Merkwelt« (d.h. der vom Organismus sinnlich wahrgenommenen Welt) mit der »Wirkwelt« (d.h. den von ihm beeinflussten Gegenständen seiner Umwelt). Die Steuerung des Verhaltens erfolgt nach von Uexküll durch die Wahrnehmung von Reizen; die Reize bilden »bestimmte Merkmale, die das Tier, wie einen Bootsmann die Seezeichen, dazu veranlassen, eine Steuerung seiner Bewegungen auszuführen.«¹⁸⁴ Dies könne in

einer Abfolge von sich ändernden Reizen erfolgen: »Auf den Nahrungsreiz erfolgt eine Steuerung in die Richtung auf die Nahrung zu, darauf treten bei der Berührung neue Merkmale auf, die taktile oder chemischer Art sind, und die zur Steuerung der Freßwerkzeuge dienen.«¹⁸⁵

Einen spezifisch regulationstechnischen Sinn gibt H. Schmidt 1941 dem Begriff der Steuerung, indem er ihn von der Regelung abgrenzt. Eine Steuerung sieht Schmidt dadurch charakterisiert, dass ein »Steuerglied« in einem von der »Regelstrecke« unabhängigen System angeordnet ist und damit die Geschlossenheit des Regelkreises aufgehoben ist: »das Unterscheidungsmerkmal für Regelung und Steuerung ist die Geschlossenheit des funktionalen Zusammenhangs der bezeichneten Größen [bei der Regelung]«¹⁸⁶. Aufgegriffen und verbreitet wird diese Unterscheidung allerdings erst Mitte der 1960er Jahre, nachdem der deutsche Normenausschuß 1962 einen Entwurf für eine Norm mit einer begrifflichen Abgrenzung vorlegt. Vorher wird zwar sachlich – aber nicht in der späteren Terminologie – zwischen Steuerung und Regelung unterschieden. So stellt H. Mittelstaedt 1954 als zwei Grundmuster eines »Wirkungsgefüges« die *Masche* (die der Steuerung entspricht) und den *Kreis* (Regelung) einander gegenüber.¹⁸⁷

Die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung findet sich in der englischen Sprache kaum; beide Konzepte können als *control* bezeichnet werden. Bei R. Ashby sind beide 1956 geschieden als einerseits »Steuerung« (»control«) und andererseits »fehlergesteuerte Regulation« (»error-controlled regulation« oder auch »regulation by error«).¹⁸⁸ Der Sache nach wird die Steuerung in der englischsprachigen Literatur bereits seit Anfang des Jahrhunderts, v.a. von behavioristischer Seite diskutiert. Zur Charakterisierung der Steuerung spricht R.B. Perry 1917 treffend von einer *vorbereitenden Anpassung* (»preparatory adjustment«), bei der die Störung des Sollzustandes von vorneherein verhindert wird: »the equilibrium is not disturbed. Its disturbance is not offset or neutralized, but is *averted*. That which is reacted to is not a disturbance of equilibrium, but the prospect or threat of such disturbance«¹⁸⁹. Dieser Mechanismus stellt für Perry einen Sonderfall einer *komplementären Anpassung* (»complementary adjustment«)¹⁹⁰ dar, d.h. eines Mechanismus zur Erhaltung eines Zustandes in einem System angesichts äußerer Störungen – also der später so genannten »Regulation«.

In Aufnahme der von Schmidt eingeführten Unterscheidung heißt es in der DIN 19226 im Entwurf von 1984, das Kennzeichen der Steuerung sei der »offene

Wirkungsweg« (vgl. Tab. 237).¹⁹¹ Im Gegensatz zur Regelung wirkt die Störung direkt auf die Kompensationseinrichtung und nicht erst über den Weg einer Veränderung der zu regelnden Größe. Die Steuereinrichtung nimmt also unter dem Einfluss der Störung (oder einem der Störung vorgelagerten Ereignis) eine Antizipation der Regelgrößenänderung vor, um letztere zu vermeiden, es liegt ein »Abfangen der Störung« (Flechner 1966)¹⁹² vor. Der Kompensationsmechanismus wird damit nicht erst nach der schon eingetretenen Abweichung der Regelgröße von der Führungsgröße wirksam, sondern wirkt zeitlich parallel zu dem Störereignis. Das einfachste Modell einer Steuerung ist eine Maschen- oder Parallelschaltung von zwei Größen, die sich in ihrer Wirkung auf eine dritte Größe aufheben.

Das klassische technische Beispiel einer Steuerung bildet eine Heizungssteuerung, die die Raumtemperatur dadurch konstant hält, dass die Heizanlage über einen Außenfühler reguliert wird: Veränderungen der Außentemperatur (Störungen) wirken gleichzeitig direkt und indirekt über eine Änderung der Heizintensität (steuernde Größe, Stellgröße) auf die Raumtemperatur (Steuergröße), so dass insgesamt die Raumtemperatur konstant gehalten wird.

Viele Zusammenhänge von Größen in biologischen Systemen lassen sich in diesem Sinne als Steuerungen beschreiben. Ein Beispiel stellt die Pupillenreaktion bei niederen Wirbeltieren dar: Ein Helligkeitsanstieg in der Umwelt bewirkt eine Kontraktion der Iris-muskelzellen und damit eine Verkleinerung der Pupille. Die Beleuchtungsstärke auf der Netzhaut (die Steuergröße dieses Systems) wird durch diesen Zusammenhang also konstant gehalten: Der Helligkeitsanstieg der Umwelt führt zu einer Erhöhung, die Verkleinerung der Pupille zu einer kompensatorischen Erniedrigung der Beleuchtungsstärke. (Bei höheren Wirbeltieren wird die Pupillenreaktion dagegen über einen Rückkopplungsmechanismus geregelt, indem Lichtsinneszellen der Netzhaut über das Nervensystem auf die Iris-muskeln wirken.) Ein anderes einfaches Beispiel für einen biologischen Steuerungsmechanismus liegt in dem jahreszeitlich bedingten Zug vieler Vögel der gemäßigten Breiten vor. Der Wegzug im Herbst (steuernde Größe) kompensiert den Nahrungsmangel (Störgröße) bei kalten Temperaturen. Er wird aber nicht erst durch die Verschlechterung des Nahrungsangebots (Steuergröße) ausgelöst, sondern durch einen Reiz, der dem eigentlichen Mangelfaktor zeitlich vorausgeht, nämlich die kürzer werdende Tageslänge.¹⁹³

Eine detaillierte Analyse von Steuerungsprozessen in der Biologie liefert G. Sommerhoff 1950. Zent-

nach Schmidt eine *Kreiskausalität* (\uparrow Kreislauf) vor, d.h. »daß eine physische Ursache nicht nur der linearen Kausalität gemäß eine Wirkung hat, sondern daß diese Wirkung auf die Ursache zurückwirkt«. ¹⁹⁷ In diesem Sinne legt auch der schweizerische elektrotechnische Verein 1956 fest: »Die Regelung ist eine Folge von Vorgängen zum Zwecke der Herstellung und Aufrechterhaltung bestimmter verlangter Werte einer Größe; sie erfolgt immer auf Grund einer Messung einer Größe [...]. Die Regelung wird durch eine Reihe von Elementen verwirklicht, welche in einer bestimmten Richtung derart aufeinander einwirken, dass ein geschlossener Kreis entsteht«. ¹⁹⁸ Und das Deutsche Institut für Normung definiert 1962 in einem Entwurf der DIN 19226: »Das Regeln – die Regelung – ist ein Vorgang, bei dem eine physikalische Größe – die zu regelnde Größe (Regelgröße) – fortlaufend erfaßt und durch Vergleich mit einer anderen Größe im Sinne einer Angleichung an diese beeinflußt wird. Bei der Regelung sind also zwei miteinander verknüpfte Vorgänge zu verwirklichen: Vergleichen und Stellen. Der hierzu notwendige Wirkungsablauf vollzieht sich in einem geschlossenen Kreis, dem Regelkreis«. ¹⁹⁹

Bezeichnend für die Regelung ist der Beginn der Kompensation erst *nach* dem Wirksamwerden einer Störung der Regelgröße. Nicht die Störgröße direkt, sondern erst ihre Wirkung auf die Regelgröße bildet also den Auslöser für die Regleraktivität. Die bereits eingetretene Abweichung der Regelgröße von ihrem Sollwert leistet die Kontrolle; es liegt also eine fehlergesteuerte Regulation (Ashby 1956: »error-controlled regulation«²⁰⁰) vor. Das Verhalten des Systems wird von seinen Abweichungen vom Ziel her kontrolliert, oder wie es bei A. Rosenblueth, N. Wiener und J. Bigelow 1943 heißt, durch den Fehler seiner Reaktion kontrolliert (»controlled by the error of the reaction – i.e., by the difference between the state of the behaving object at any time and the final state interpreted as the purpose«²⁰¹). Vollständige Konstanz der Regelgröße kann also über Regelung nicht erreicht werden. Der Vorteil gegenüber der Steuerung besteht aber darin, dass auch Störungen, zu denen keine fixe Kopplung über Steuerung hergestellt ist, kompensiert werden können. Regelung ist also auch in Systemen wirksam, in denen die Art der Störung unbekannt ist. Die *Steuerung* einer Heizung, die über einen Außenfühler kontrolliert wird, würde z.B. versagen, wenn der Raum seine Isolationseigenschaften verändert (wenn z.B. ein Fenster geöffnet wird). Die *Regelung* der Heizung über einen Innenfühler kann allerdings auch darauf reagieren, weil die veränderten Isolationseigenschaften sich in einer Veränderung

der Regelgröße bemerkbar machen, die von einem Fühler gemessen wird. In einer Regelung liegt damit im Gegensatz zu einer Steuerung ein geschlossener Wirkungsweg vor: von einer durch das System beeinflussten (Ausgangs)-Größe des Systems führt ein Wirkungsweg zu einer das System beeinflussenden (Eingangs)-Größe zurück (»Rückkopplung«; s.u.). Der Mechanismus der Regelung bedingt es, dass in einer Regelung keine genaue *Erhaltung* einer Größe erfolgen kann, sondern nur eine regelmäßige *Wiederherstellung* nach erfolgter Störung, d.h. die Erhaltung der Größe nur in einem gewissen Bereich.

Für das Vorliegen einer Regelung müssen mindestens drei Größen in Form eines Kreislaufs kausal aufeinander bezogen werden. Die drei Größen werden traditionell als *Regelgröße*, *Fühlgröße* und *Stellgröße* bezeichnet. Für eine Stabilisierung der Regelgröße ist es außerdem erforderlich, dass eine der drei Wirkungen einen hemmenden Einfluss auf ihre Folgegröße ausübt. Im anderen Fall liegt zwar immer noch eine Rückkopplung vor, diese führt aber nicht zu einer Konstanz, sondern einer unbegrenzten Zu- oder Abnahme der beeinflussten Größe. Es liegt in diesen Fällen eine *positive* oder *kumulative Rückkopplung* (Mitkopplung) vor, die von der Regelung als einer stabilisierenden *negativen* oder *kompensierenden Rückkopplung* (Gegenkopplung) zu unterscheiden ist. Im elektrotechnischen Zusammenhang erscheint der Ausdruck »negative Rückkopplung« bereits seit den frühen 1920er Jahren (Möller 1920).²⁰²

Geschichte technischer Regelungseinrichtungen

Technische Einrichtungen der Regelung werden seit der Antike konstruiert. Regelkreise liegen z.B. in Ktesibios' Wasseruhr (3. Jahrhundert v. Chr.), Philons Öllampe oder Herons Schwimmerregelungen vor.²⁰³ Als Bauelemente von Wasseruhren sind Schwimmerregelungen bis weit in das Mittelalter verbreitet; über ein halbes Jahrtausend, vom Anfang des 13. bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts, können sie jedoch nicht nachgewiesen werden.

Das erste unabhängig von antiken Vorbildern konstruierte Regulationssystem der Neuzeit ist ein Temperaturregler für Öfen, den C. Drebbel Anfang des 17. Jahrhunderts entwickelt.²⁰⁴ In verschiedenen Zusammenhängen tauchen Regulatoren in der Zeit der industriellen Revolution seit Mitte des 18. Jahrhunderts auf. Nicht immer lassen sich die Erfinder dieser Einrichtungen namhaft machen. Schon seit mindestens 1750 werden in England Regulatoren in Mühlen zur Einstellung des Abstandes der Mühlsteine in Abhängigkeit von der Drehgeschwindigkeit gebaut. 1787 und 1789 werden darauf Patente erteilt.

Einer der bekanntesten Regler der damaligen Zeit ist der *Fliehkraftregler* (engl. »governor«), der zur Regelung des Dampfdrucks in einer Dampfmaschine eingesetzt wird. Die Erfindung dieses Reglers wird J. Watt zugeschrieben, der anfangs von »whirling regulator« und später von »governor« spricht; sie erfolgte aber schon vor ihm.²⁰⁵ Anhand des Fliehkraftreglers beschreibt J.C. Maxwell 1868 erstmals mathematisch exakt die Funktionsweise eines Reglers.²⁰⁶ Nach Maxwell ist es die Aufgabe eines Reglers, die Geschwindigkeit einer Maschine konstant zu halten.

Physiologische Regelungseinrichtungen

Als erster postulierter physiologischer Regelkreis gilt der von E. Cyon und C. Ludwig 1866 beschriebene Mechanismus zur Regulation des Blutdurchflusses durch das Herz über einen im Herzen liegenden Rezeptor, der bei Reizung über den *Nervus depressor vagi* eine Erweiterung der peripheren Gefäße und damit eine Verminderung des Durchflusses bewirken sollte.²⁰⁷ Das Vorliegen dieses Regelkreises wird von den Autoren jedoch nur vermutet.²⁰⁸ Erst spätere Untersuchungen zeigen, dass ein Rezeptorfeld nicht im Herzen, sondern in der Aorta vorhanden ist.²⁰⁹ Trotz der falschen physiologischen Details entspricht der von Cyon und Ludwig angenommene Mechanismus aber doch genau dem Modell der Regelung.

Einen anderen Mechanismus der Rückkopplung beschreiben E. Hering und H. Breuer in ihrer Arbeit über die »Selbststeuerung der Athmung« (1868). Nach ihren Versuchen wird die Thoraxerweiterung bei der Einatmung durch einen afferenten Nerven selbsttätig abgebremst, so dass die Lunge sich nicht über einen bestimmten Grad hinaus ausdehnt.²¹⁰

Das eine Rückmeldung der Bewegungen der Gliedmaßen durch eben diese Bewegungen selbst zum Gehirn erfolgt, vermutet der Ingenieur F. Lincke 1879, ohne es allerdings nachweisen zu können. Als »Organe« eines vollständigen »Regulators« identifiziert Lincke einen »Indicator«, der den Wert der zu regelnden Größe misst, einen »Modifier«, der ihren Wert verändert, einen »Uebertrager« zur Herstellung der Verbindung von Modifikator und Indikator und einen »Motor«, der die nötige Arbeit leistet.²¹¹ Lincke sieht auch bereits die Parallelen zwischen organischen und technischen Regelungsvorgängen und versucht sich in der Darstellung des »Menschen in seiner Bedeutung als Maschine.«²¹² Lincke bemerkt auch bereits, dass bei dem von ihm beschriebenen Regulationstyp eine perfekte Konstanz der Regelgröße unmöglich ist, weil erst die erfolgte Abweichung der Regelgröße von ihrem Sollwert die Ursache für den Einsatz des Korrekturmechanismus bildet.

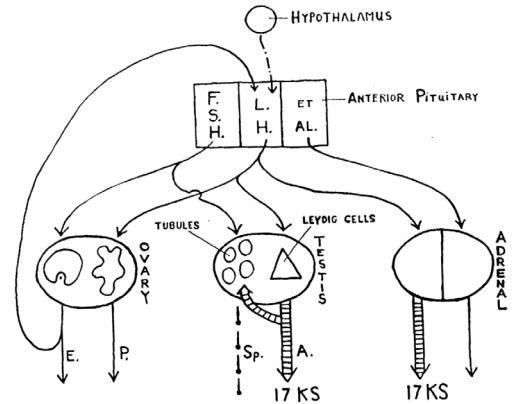


Abb. 434. Schema der Regulation der Ausschüttung von Geschlechtshormonen als eine frühe (die erste?) Darstellung eines physiologischen Regelkreises. Ein im Ovar gebildetes Östrogen (das später so genannte Östradiol, hier »E.«) übt eine Rückwirkung auf seine eigene Herstellung durch einen Einfluss auf den Hypophysenvorderlappen (»Anterior Pituitary«) und die Freisetzung des luteinisierenden Hormons (»L.H.«) aus. Die Art der Rückkopplung ist von der Phase im Menstruationszyklus abhängig: Bis zur Ovulation besteht eine positive Rückkopplung zwischen Östradiol- und LH-Freisetzung (Follikel- oder proliferative Phase), danach eine negative (Gelbkörperphase mit Rückbildung des Gelbkörpers bei fehlender Einnistung) (aus Albright, F., Forbes, A.P., Fraser, R., Miller, R.B. & Reifenstein, E.C. Jr. (1941). *A classification of the causes of hypopituitarism*. *Trans. Assoc. Amer. Physic.* 56, 43-54: 44).

Unter weitgehender Vernachlässigung der älteren Einsichten wird die Parallele zwischen technischer und biologischer Regelung im 20. Jahrhundert wiederholt gezogen, u.a. 1932 von R. Wagner²¹³, 1941 von Schmidt²¹⁴ und – programmatisch und mit viel öffentlicher Aufmerksamkeit « 1948 von N. Wiener (mit dem Ziel, »das Gebiet [der Kybernetik] zu vereinheitlichen und die verschiedenen Fäden der Forschung miteinander zu verknüpfen«)²¹⁵.

Rückkopplung

Der Begriff der Rückkopplung entstammt ursprünglich der Elektrotechnik. Der Nachrichtentechniker A. Meißner entwickelt 1913 die erste elektronische Rückkopplungsschaltung.²¹⁶ Zum Ausgleich des unvermeidlichen Verlusts elektromagnetischer Energie bei der Schwingung von Strom und Spannung in einem Schwingkreis wird ein Teil der Schwingungsenergie zum Eingang rückgeführt, so dass ungedämpfte Schwingungen entstehen. Neben Meißner erheben auch noch andere Techniker den Anspruch, eine solche Einrichtung erfunden zu haben, u.a. L.

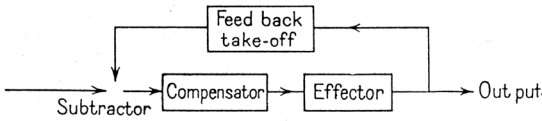


Abb. 435. Blockschaltbild eines Regelkreises (aus Wiener, N. (1948). *Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine* (New York 1957): 132).

DeForest, I. Langmuir und E.H. Armstrong. K. Küpfmüller beschreibt die Wirkungsweise von Reglern 1928 im Rahmen eines systemtheoretischen Ansatzes als ein »Regelsystem« mit mehreren »Systemgrößen«²¹⁷ oder als ein »rückgekoppeltes System«, das über einen »Rückkopplungsweg« verfügt.²¹⁸

Im biologischen Zusammenhang ist es zuerst R. Wagner, der 1925 von »Rückkopplung« spricht. Wagner untersuchte die Vorgänge beim Zusammenwirken antagonistischer Muskeln, die über das Rückenmark erviert werden. Als »Rückkoppelung«²¹⁹ bezeichnet er dabei die Wirkung der motorischen Rückenmarksnerven, der sogenannten Vorderhornzellen, auf den Spannungszustand eines Muskels, weil diese Nervenzellen selbst durch einen sensiblen Endkörper, der den Spannungszustand des Muskels misst, erregt wurden. Wird der Muskel durch eine äußere Kraft gedehnt, dann führt die gleichzeitige Dehnung des sensiblen Endkörpers und deren Verarbeitung in den Vorderhornzellen zu einer Reizung des Muskels, so dass die ursprüngliche Dehnung durch eine kompensatorische Kontraktion des Muskels ausgeglichen wird. Wagner versteht die »weitgehende Autonomie«²²⁰ dieses Mechanismus als Anpassung des Organismus an die Trägheitskräfte, die aufgrund seiner eigenen Masse auf der Erde beständig auf ihn wirken: Trotz der Dehnung der Muskeln durch die Schwerkraft des Körpers wird der Körper durch den nervös regulierten Kompensationsmechanismus aufrecht gehalten.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts gilt der Mechanismus der Rückkopplung als ein zentrales und charakteristisches Merkmal aller Lebewesen; sie wird als »Urprinzip der Lebensvorgänge« (Gradmann 1963)²²¹ oder als »Technik des Lebendigen« (von Cube 1968)²²² bezeichnet und als etwas gesehen, das in der Natur exklusiv den Organismen zukommt (s.o.). Gradmann sieht in der Zunahme von Regelungsmechanismen in den Organismen einen Maßstab für die Höherentwicklung in der Evolution: »Je höher die Organismen entwickelt sind, desto mehr stehen sie unter dem Zeichen der Regelung durch Rückkoppelung.«²²³

Allgemein charakterisieren lassen sich Rückkopplungen durch das Vorliegen von Wirkungen in einem System, die einen Einfluss auf die Strukturen aus-

üben, von denen sie ausgelöst wurden. Eine Regulation ergibt sich, wenn Änderungen eines Vorgangs solche Wirkungen auslösen, die diesen Änderungen entgegen gerichtet sind; wenn also eine negative Rückkopplung vorliegt. Grundlegend für die Rückkopplung ist also die Zirkularität eines Prozesses, bei denen sich eine Struktur über ihre Wirkungen auf sich selbst bezieht. Es wird begrifflich etwas voneinander getrennt, die Struktur von ihren Wirkungen, das aber kausal doch doppelt zusammenhängt: Die Wirkungen sind Wirkungen der Struktur, die gleichzeitig auch bestimmte Veränderungen der Struktur verursachen.

Von einigen Autoren werden nicht allein Regulationsprozesse als »Rückkopplung« bezeichnet, sondern allgemein jede Rückwirkung innerhalb eines zyklisch geschlossenen Systems. P. McLaughlin verwendet den Begriff der Rückkopplung (»feedback«) im Jahr 2001 z.B. auch, um den biologischen Funktionsbegriff zu explizieren: In sich-selbstreproduzierenden Systemen wie Organismen werden die Teile beständig ausgetauscht und jede Regeneration oder Inkorporation eines neuen Teils übt einen positiven Einfluss auf den Fortbestand des Systems aus (»nonhereditary feedback«²²⁴ oder »intragenerational feedback«²²⁵ im Gegensatz zu der über Selektion vermittelten generationenübergreifenden Rückkopplung einer Struktur in einem Organismus auf die gleiche Struktur in seinen Nachkommen; ↑Funktion). Die Rede von »Rückkopplung« ist also nicht immer an das Konzept der Regulation gebunden, sondern kann auch zur Charakterisierung des Verhältnisses zwischen den Teilen innerhalb eines organisierten Systems dienen, z.B. in Eigens Hyperzyklusmodell (↑Kreislauf).²²⁶

Die Geschlossenheit des Wirkungsweges in einer Rückkopplung als Teil eines Regulationssystems ist etwas anderes als die Geschlossenheit der kausalen Prozesse, die zusammen einen Organismus ausmachen und der Abgrenzung gegenüber seiner Umwelt zugrunde liegen (↑Organisation). Im Fall der Rückkopplung beinhaltet die geschlossene Kausalfolge ein Element der Umwelt des Systems, auf das ein Element des Systems reagiert; im Fall der Organisation sind in die geschlossene Kausalfolge dagegen allein Elemente des Systems einbezogen. Zur Trennung der sachlich unterschiedlichen Situationen erscheint es daher auch sinnvoll, den Begriff der Rückkopplung allein im regulationstheoretischen Sinn zu verwenden, also in Bezug auf das Verhältnis eines Systems zu seiner Umwelt.

Hingewiesen wird auf den Unterschied in der Art der Zirkularität in Systemen der Organisation und Regulation bereits seit den 1960er Jahren. Für den Begründer der allgemeinen Systemtheorie (↑Ganz-

heit), L. von Bertalanffy, stellt das Rückkopplungsschema ein Modell von sehr besonderer Natur dar (»rather special nature«).²²⁷ Das Modell der Rückkopplung sei nicht hinreichend allgemein, um das Wesen eines organisierten Systems zu beschreiben. Nach von Bertalanffy werden die Organismen in der Systemtheorie als Systeme aus interagierenden Elementen (»systems of dynamically interacting elements«) beschrieben²²⁸; die Rückkopplung betreffe dagegen allein den besonderen Aspekt der Homöostase des Organismus, der auf feststehenden strukturellen Anordnungen (»pre-established structural arrangements«) beruhe.²²⁹ An anderer Stelle macht von Bertalanffy den Unterschied daran fest, dass der Organismus in systemtheoretischer Perspektive in seinen internen Verhältnissen beschrieben wird, in der Kybernetik dagegen in seinen externen; hier wird er als *black box* betrachtet, d.h. aufgrund eines Musters von Input und Output analysiert.²³⁰ In eine ähnliche Richtung weist die Unterscheidung von organisatorischer Geschlossenheit und Rückkopplung, die F.J. Varela 1979 betont: »organizational closure is close to, but distinct from, feedback, to the extent that the latter requires and implies an external source of reference, which is completely absent in organizational closure. A network of feedback loops mutually interconnected is organizationally closed.«²³¹

Nicht nur vom Konzept der für Organismen fundamentalen ↑Wechselseitigkeit, auch vom allgemeinen Begriff der *Wechselwirkung* kann die Rückkopplung unterschieden werden: Bei Systemen mit einer Einrichtung zur Rückkopplung ist ein »Aufschneiden« des Wirkungszusammenhangs möglich, ohne dass das System damit notwendig zerstört wird; bei diesen Systemen kann also die Beeinflussung der Regelgröße durch die regelnde Größe unterbunden werden, ohne dabei das zu regelnde System selbst aufzuheben.²³² Bei der Rückkopplung in der Temperaturregulation eines Raums ist dies z.B. durch die Isolierung des Messfühlers möglich. Als »Wechselwirkung« können dagegen solche Zusammenhänge bezeichnet werden, bei denen diese Operation des Aufschneidens nicht möglich ist, bei denen also die Interaktion eine systemkonstituierende Rolle spielt. Im einfachsten Fall gilt dies für die naturgesetzliche Verbindung von Größen wie Druck und Temperatur eines Gases oder Auslenkung und rückstellende Kraft eines Pendels (s.o.).

Feed-back

Das englische »feed-back« erscheint im elektrotechnischen Zusammenhang zuerst 1916 (»feed-back cir-

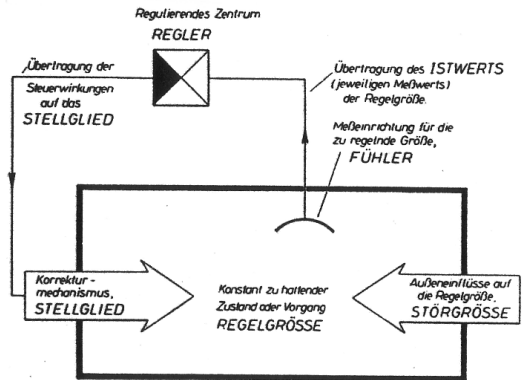


Abb. 436. Schema des Wirkungskreislaufs eines Regelkreises (aus Hassenstein, B. (1960)). Die bisherige Rolle der Kybernetik in der biologischen Forschung. *Naturwiss. Rundsch.* 13, 349-355; 373-382; 419-424: 352).

cuit«).²³³ Erst durch einen berühmten Aufsatz, in dem A. Rosenblueth, N. Wiener und J. Bigelow 1943 den Zusammenhang zwischen Verhalten und Teleologie aus kybernetischer Sicht klären, erlangt es weitere Bedeutung und einen Bezug zur Biologie. Für die Autoren besteht ein direkter Zusammenhang zwischen einer Struktur mit einer *feed-back*-Einrichtung und dem Vorliegen eines zielgerichteten Verhaltens (↑Zweckmäßigkeit; Funktion): »All purposeful behavior may be considered to require negative feedback.«²³⁴

Regelkreis

Der Begriff des Regelkreises wird 1941 von H. Schmidt in die Regelungstechnik eingeführt.²³⁵ Nach der Darstellung bei Schmidt wirken in einem Regelkreis drei Größen aufeinander ein, die jeweils den Zustand drei physischer Einheiten charakterisieren: (1) die Stellung eines »Regelglieds«, die die zu regelnde Größe darstellt (die »Regelgröße«), (2) der »Regelunterschied«, der den Zustand des regulierenden Elements charakterisiert, und (3) der »Ausschlag des Kraftschalters«, der das Fühlelement betrifft. Der Regelkreis umfasst das zu regelnde System und den Regler. In einer anderen, später verbreiteten Terminologie umfasst ein Regelkreis folgende drei Komponenten: (1) das zu regelnde Glied oder *Regelglied* (mit der relevanten Eigenschaft, die als *Regelgröße* gemessen wird); (2) das den Zustand des Regelgliedes messende *Fühlglied* (mit der *Fühlgröße*) und (3) das das Regelglied verändernde *Steuerglied* (oder *Stellglied* mit der *Stellgröße*). Grafische Darstellungen von Regelkreisen, in denen sich diese Kompo-

nenen identifizieren lassen, gibt es in der Biologie und Biochemie seit Beginn der 1940er Jahre (vgl. Abb. 434).²³⁶

Genauere Untersuchungen dazu, wie ein Regelkreis identifiziert werden kann, schließen einfache Prozesse der Konstanzhaltung als Regelungsphänomene aus. Zwei Merkmale bilden das besondere Charakteristikum einer Rückkopplungsschleife (vgl. Abb. 437)²³⁷: Erstens lassen sich die drei einen Regelkreis konstituierenden Einheiten physisch voneinander trennen: Die Kontrolleinheit, die Regeleinheit und die Reglereinheit sind physisch voneinander unabhängig; insbesondere die physische Unabhängigkeit der Regeleinrichtung von dem geregelten System ist entscheidend.²³⁸ Denn mit dieser Bedingung werden einfache Konstanzphänomene und naturgesetzliche Zusammenhänge (wie z.B. das Verhalten von Gasen unter idealen Bedingungen) aus dem Bereich der Regelkreise ausgeschlossen. In einem Regelkreis kann also das regulierende Subsystem vom Rest des Systems so entfernt werden, dass ein integriertes, kontrollierbares System übrig bleibt. Die Regulationseinheit bildet, anders gesagt, einen physisch isolierbaren Zusatz zu dem regulierten System. Außerdem liegen in der Verknüpfung der Größen in einem Regelkreis nicht-symmetrische Kausalverbindungen vor: Die Kontrolleinheit wirkt auf die Regelgröße des Systems, die wiederum von der Sensor-Komponente des Reglers gefühlt wird. In umgekehrter Reihenfolge beeinflussen sich diese Größen aber nicht in signifikanter Weise, so dass die Rückkopplungsschleife nur in einer Richtung durchlaufen wird.²³⁹

R. Faber liefert Mitte der 1980er Jahre die detaillierteste Untersuchung zum Mechanismus des Regelkreises. Als wichtigstes Merkmal von Regulationssystemen, die über eine Rückkopplungsschleife verfügen, betont auch Faber die *physische Unabhängigkeit* dieser Schleife vom Rest des Systems: Das System kann von seiner Rückkopplungseinrichtung getrennt werden, ohne seinen Charakter als das System zu verlieren, als das es identifiziert wird; die Rückkopplungseinrichtung stellt also eine physisch kontingente Hinzufügung zum System dar.²⁴⁰ Ein Thermostat kann z.B. vollständig entfernt werden, ohne damit das zu kontrollierende System, also den Raum mit seiner Heizung, in seiner Identität zu tangieren. Die Raumtemperatur wird weiterhin durch die Heizung und den Wärmeverlust über die Wände bestimmt. Neben der physischen Trennung der Regelungseinheit vom Rest des Systems lassen sich auch die Teile der Regeleinheit voneinander trennen. In der klassischen Beschreibung besteht die Regeleinheit aus zwei Untereinheiten: einer Fühlereinheit

und einer Kontrolleinheit (s.o.). Die Stellgröße ist in dem Mechanismus verkörpert, der die zu regelnde Größe beeinflusst; über die Fühlgröße wird diese Größe gemessen und in Abhängigkeit von ihr wird die Stellgröße verändert. In dem einfachen Fall der Temperaturregelung durch einen Bimetallstreifen ist die physische Unabhängigkeit von Fühlereinheit und Kontrolleinheit durch die Möglichkeit der Unterbrechung der Verbindung des Bimetalls zum Stellmechanismus, der die Heizintensität kontrolliert, gegeben. Ist dies geschehen, funktioniert die Fühlerseite des Reglers durch die Biegung des Bimetalls bei Temperaturänderungen weiterhin, ohne dass die Steuerseite aktiviert ist. Das Kriterium der physischen Unabhängigkeit garantiert eine Abgrenzung der Struktur eines Regelkreises von anderen Mechanismen, die die Stabilisierung eines Werts ermöglichen, z.B. dem einfachen Fall eines Pendels oder Systemen, die durch die allgemeinen Gasgesetze beschrieben werden.²⁴¹

Neben der physischen Unabhängigkeit der Regeleinheit von dem regulierten System und der Komponenten der Regeleinheit voneinander besteht eine weitere Bedingung für das Vorliegen eines Regelkreises in der Relation der *kausalen Unabhängigkeit* zwischen einigen seiner Größen. Diese Bedingung garantiert, dass die Rückkopplungsschleife nur in einer Richtung durchlaufen wird, dass also eine sinnvolle Determinationsrichtung von der Fühlgröße über die Stellgröße auf die Regelgröße und nicht umgekehrt vorliegt. Dies ist dann gewährleistet, wenn die Regelgröße von zwei Größen bestimmt wird, die kausal voneinander unabhängig sind, nämlich einer von der Umwelt des Systems abhängigen *Störgröße* und der *Stellgröße* (vgl. Abb. 437). Denn in diesem Fall wirkt sich eine Umweltänderung direkt auf die Regelgröße und weiter auf die Fühl- und Stellgröße aus, eine Rückwirkung der Regelgröße auf die Störgröße liegt jedoch nicht vor. Die Rückkopplungsschleife wird also nur in einer Richtung durchlaufen.

Faber beurteilt Regelkreise als ein bestimmtes *Muster* kausaler Prozesse, das über Verfahren der Mustererkennung (»pattern recognition«)²⁴² erschlossen wird. Diese Verfahren seien aber nicht eigentlich Bestandteil der Physik, so dass auch das Konzept des Regelkreises nicht eigentlich ein physikalisches sei: »the concept of feedback [...] does not have a natural place in the conceptual armory of physics.«²⁴³ Trotz ihrer Eigenständigkeit und nicht vollständigen Integrierbarkeit in die Physik hält Faber das Schematisieren von Prozessen nach dem Muster des Regelkreises aber für naturwissenschaftlich wertvoll, weil es über die rein kausale Beschreibung hinaus zusätzliche Erklärungen liefere: »Physical-chemical explanation is

incomplete; not because it misses some of the causes operating in cybernetic systems, but because there is more to explaining than merely tracing causes and effects«. ²⁴⁴ Nicht die Annahme zusätzlicher vitaler Kräfte erfordert eine *biologische* Beschreibung von Systemen, sondern die reflektierende Beurteilung der Einheit und Geschlossenheit eines bestimmten Systemtyps (\uparrow Zweckmäßigkeit).

Jenseits der rein physikalischen Betrachtung steht die Identifizierung eines Regelkreises auch insofern, als Masse- und Energiebilanz für seine Analyse irrelevant sind. Die Signale und Informationseinheiten, die entlang des Regelkreises transportiert werden, können sehr unterschiedlich physikalisch realisiert werden und unterliegen in ihren Umwandlungen nicht den physikalischen Erhaltungssätzen. ²⁴⁵ Es gibt also in der physikalischen Betrachtung kein konstantes Korrelat für das Signal eines Regulationsprozesses; es handelt sich dabei vielmehr um eine \uparrow Information. Im Laufe ihrer physikalischen Umwandlung im Regulationsgeschehen wird die gleiche Information in unterschiedlicher Weise realisiert; allein insofern sie in einem abstrakten Modell, z.B. dem des Regelkreises beschrieben wird, bleibt sie über alle physikalischen Umwandlungen hinweg als identische erhalten.

Inneres Milieu

Der Ausdruck »inneres Milieu« ist eng mit dem Denken des bedeutenden Physiologen C. Bernard in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts verbunden. Seine Ursprünge reichen aber vor Bernard zurück.

Vorläufer Bernards

Einen Ausgangspunkt bildet das Interesse für das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt, das seit Lamarck und Cuvier die Biologen theoretisch beschäftigt und von ihnen experimentell analysiert wird. ²⁴⁶ Lamarck macht in seinem Hauptwerk von 1809 einen Unterschied zwischen einfach gebauten »perfekten« und höher organisierten »imperfekten« Organismen im Hinblick auf die Rolle der Umwelt in der Auslösung des Verhaltens: Während bei den »imperfekten« Organismen die Verhaltensauslösung (»la puissance excitatrice des mouvements vitaux et des actions des animaux imparfaits«) durch die Umwelt (»milieux environnans«) erfolge, gehe diese bei den komplexer gebauten in das Innere des Organismus selbst über (»transporter cette puissance dans l'intérieur meme de ces êtres«). ²⁴⁷ Der Umwelt wird hier also eine steuernde Funktion zugeschrieben, die bei höheren Organismen in das Innere des Organismus wandert.

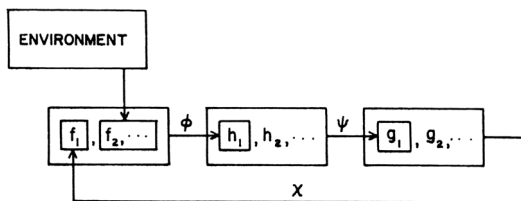


Abb. 437. Blockschaltbild eines Regelkreises. Das System wird durch die Größen f , h und g beschrieben. Die Variable h_1 ist die Regelgröße des Systems, d.h. diejenige Größe, deren Wert im Regelkreis kontrolliert wird. Der Wert von h_1 wird einerseits durch den umweltsensitiven Anteil des Systems, repräsentiert durch die Größen f_1, f_2, \dots , andererseits durch die Stellgröße, repräsentiert durch die Größe f_1 , bestimmt. Abweichungen der Größe h_1 vom Sollwert wirken auf die Größe g_1 des Fühlers, die wiederum auf die Stellgröße f_1 wirkt. Der Effekt dieser Art der Kopplung von Variablen ist es also, dass eine Größe des Systems, die Regelgröße h_1 , innerhalb eines Schwankungsbereichs unabhängig von Umweltänderungen und damit konstant gehalten werden kann.

Damit die Relationen zwischen den Größen f , h und g als Rückkopplungsschleife gelten können, müssen zwei Bedingungen erfüllt sein: Die erste Bedingung lautet, dass die Rückkopplungsschleife nur in einer Richtung durchlaufen wird, die Größen also einseitig voneinander abhängen müssen, d.h. es muss eine einseitige Determinationsrichtung von der Umwelt zu f_2 über h zu g und weiter über f_1 zurück zu h vorliegen. Dies ist dann gewährleistet, wenn die Größen f_1 und f_2 kausal unabhängig voneinander sind. Denn dann wirkt sich eine Umweltänderung direkt über f_2 auf h aus, nicht jedoch über f_1 auf g . Die Rückkopplungsschleife wird also nur in einer Richtung durchlaufen. Formal wird diese Bedingung über das Konzept der kausalen Unabhängigkeit eingeführt. Die zweite Bedingung lautet, dass die drei Komponenten des Systems, mit den traditionellen Begriffen »Stellglied«, »Regelglied« und »Fühlglied« genannt, physisch voneinander getrennt werden können. Diese Bedingung wird mit dem Konzept der physischen Unabhängigkeit eingeführt und verlangt eine Mindestkomplexität in der Struktur eines Systems, damit es als Rückkopplungssystem gelten kann (aus Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. Bost. Stud. Philos. Sci. 84, 43-135: 63).

Mitte des 19. Jahrhunderts wird der Begriff der Umwelt auch auf Komponenten eines Organismus selbst bezogen. So macht der Histologe C. Robin, der ebenso wie Bernard einer der Gründungsmitglieder der 1849 ins Leben gerufenen französischen »Gesellschaft für Biologie« ist, weiten Gebrauch von dem Konzept der Umwelt (»milieu«) und entwirft den Organismus mit seiner Umwelt als eine untrennbare funktionale Einheit. Er teilt den Organismus in zwei Komponenten: auf der einen Seite die festen Teile, die aktiv sind, und auf der anderen Seite die flüssi-

gen Komponenten, die die festen Teile im Zustand der Aktivität erhalten. Für Robin haben die Flüssigkeiten, die die Aktivitätsbedingungen der festen Teile bilden, das gleiche Verhältnis zu diesen wie der gesamte Körper zu seiner externen Umwelt (im Original hier irrtümlich »milieu intérieur«).²⁴⁸ Die Flüssigkeiten des Körpers bezeichnet Robin als *Umwelt des Inneren* (»milieu« de l'intérieur») und betrachtet sie als eine notwendige Bedingung für die Aktivität der festen Teile. Bei Robin bleibt das Konzept des inneren Milieus weitgehend in dem Kontext seiner ursprünglichen Einführung: der Unterscheidung von festen und flüssigen Teilen des Organismus und der alten Diskussion, welche der beiden Komponenten der eigentliche Träger der Lebensaktivität sei (»Humoralismus« versus »Solidismus«).

Bernard: Das »Innere Milieu« als Prinzip

Für Bernard dagegen bildet diese Unterscheidung lediglich den Ausgangspunkt seiner Analysen und seiner Interpretation des Konzepts als eines zentralen physiologischen Prinzips. Die Ausweitung der Bedeutung vollzieht sich dabei in zwei Schritten: Zunächst entwirft er die Umwelt der organischen Moleküle nicht allein als Speicher für ihre Versorgung mit Nährstoffen, sondern auch als Schutzschild gegen Störungen, die von außerhalb des Körpers kommen; danach, gegen Ende seines Lebens, interpretiert er die innere Umwelt als einen allgemeinen Mechanismus der Regulation durch Kompensation.²⁴⁹

Den ersten Schritt vollzieht Bernard in seinen Vorlesungen vom Dezember 1857 mit der Verwendung des Ausdrucks »innere Umwelt« (»milieu intérieur«) und der Beschreibung des Körperinneren als weitgehend unabhängig von den Bedingungen der Umwelt: »Cette sorte d'indépendance que possède l'organisme dans le milieu extérieur vient de ce que, chez l'être vivant, les tissus sont en réalité soustraits aux influences extérieures directes et qu'ils sont protégés par un véritable milieu intérieur qui est surtout constitué par les liquides qui circulent dans le corps. Cette indépendance devient d'ailleurs d'autant plus grande que l'être est plus élevé dans l'échelle de l'organisation, c'est-à-dire qu'il possède un milieu intérieur plus complètement protecteur.«²⁵⁰

Physiologischer Ausgangspunkt dieser Überlegungen Bernards ist die Entdeckung der weitgehenden Unabhängigkeit der Konzentration einiger Stoffe im Blut von der Menge der aufgenommenen Nahrung. So kann Bernard Zucker im Blut der Pfortader nachweisen, selbst wenn das untersuchte Tier keinen Zucker mit der Nahrung aufgenommen hat. Die Prozesse der Ernährung begriff Bernard vor diesem Hintergrund

zunehmend nicht allein als Vorgänge der Verdauung und des Transports, sondern auch der *Synthese* von Substanzen. Experimentell kann Bernard nachweisen, dass es die Leber ist, die das Blut mit Zucker versorgt. In anderen Experimenten gelingt Bernard der Nachweis der nur geringen Variation der Körpertemperatur, indem er lange Thermometer in die Venen und Arterien von Tieren einführt.²⁵¹

Diese Experimente führen Bernard zur Deutung des Blutes als einer Art Umwelt für die festen Bestandteile des Tierkörpers. Über die genaue Natur dieser festen Bestandteile oder »organischen Moleküle« ist sich Bernard nicht im Klaren; es kann sich dabei um Zellen, Fasern oder andere elementare organische Körper handeln. Entscheidend ist für Bernard allein ihr Bedarf nach Nährstoffen, die von außen zugeführt werden müssen. Die innere Umwelt ist also notwendig, um die Nährstoffversorgung der organischen Teile im Körperinneren sicherzustellen.²⁵²

In dieser Phase seines Denkens bildet das innere Milieu für Bernard im Wesentlichen ein passives Reservoir für Nähr- und Abfallstoffe und ein Schutzsystem, das die empfindlichen Prozesse im Körperinneren von den störenden Einflüssen der Körperumwelt abschirmt. Aufgrund dieses Verständnisses sieht sich Bernard allerdings mit der Schwierigkeit konfrontiert, die beiden Funktionen, die er dem inneren Milieu zuschreibt, Ernährung und Schutz, miteinander zu vereinen. Denn diese beiden Funktionen stehen in einer gewissen Spannung zueinander, insofern die Belange der Ernährung ein gegenüber der Umwelt durchlässiges Medium verlangen, die Bedürfnisse des Schutzes aber eine Isolation erfordern.²⁵³ Zu einer Lösung dieses Problems gelangt Bernard erst später mit seinen Einsichten in mögliche Mechanismen der Regulation. Vorher betont er stets die entscheidende Rolle des inneren Milieus für beide Funktionen. Mitte der 1850er Jahre lehnt Bernard sogar ausdrücklich die Vorstellung einer Kompensation auf der Ebene der Organe ab, denn diese Vorstellung setze die Annahme einer »Intelligenz« der Organe voraus und beinhalte außerdem die illegitime Annahme von finalen Ursachen. Zu dieser Zeit nimmt Bernard an, die Leber produziere eine konstante Menge von Zucker, ohne die Produktion dem Gehalt an Zucker im Blut anzupassen.²⁵⁴

Nach der Konzeption Bernards sind die Funktionen des inneren Milieus in das vollständig deterministische Geschehen eines Organismus integriert. Er gibt zwar zu, dass die Spontaneität organischer Aktivitäten und ihre Unabhängigkeit von externen Einflüssen die Annahme einer Lebenskraft attraktiv mache. Gerade seine Unterscheidung einer inneren und äußeren

Umwelt könne aber dazu dienen, das Postulat einer Lebenskraft unnötig zu machen, weil mit dem Konzept der inneren Umwelt deutlich werde, dass Reize nicht nur aus der Umwelt des Organismus stammen, sondern sich auch aus der Interaktion der Teile oder der inneren Umwelt ergeben könnten: »Les divers elements vivants jouent ainsi le rôle d'excitants les uns par rapport aux autres.«²⁵⁵

Das innere Milieu ist für Bernard sowohl ein Produkt eines Organismus als auch eine Bedingung seiner Existenz. Es bietet einen Schutz vor schädigenden Einflüssen und erzeugt Reize für die physiologischen Prozesse. Das innere Milieu ist damit nicht nur der Vermittler von äußeren Reizen ins Körperinnere, sondern auch das Medium der Interaktion der Organe. In diesem Zusammenhang bezeichnet Bernard das innere Milieu auch als *inneren Mechanismus* (»mécanisme interne«), der Verluste und Schäden durch den Verschleiß der Organe reparieren kann.²⁵⁶ In seiner Unabhängigkeit von den äußeren Bedingungen sei das innere Milieu vergleichbar der Arbeit einer Dampfmaschine.

Regulation als Kompensation

Gegen Ende seines Lebens vollzieht sich in Bernards Konzeption des inneren Milieus eine Veränderung: Er postuliert mit dem Verständnis der Regulation als Kompensation genau den Mechanismus, den er zwanzig Jahre zuvor abgelehnt hat. Diese Veränderung steht in Zusammenhang mit Bernards Untersuchungen der neuronalen Kontrolle von Organaktivitäten. In einer Serie von Experimenten, die bereits in den 1840er Jahren beginnt, zeigt Bernard den Einfluss des Zentralnervensystems auf die Aktivität verschiedener Organe, z.B. auf die Intensität der Glykogenese in der Leber. Von besonderer Bedeutung ist die Entdeckung der vasomotorischen Nerven für die Temperaturregulation, weil hier deutlich wird, wie ein physiologisches Gleichgewicht durch ein Paar antagonistisch wirksamer Nerven eingestellt werden kann.²⁵⁷ Diese Einsicht bezieht Bernard auf die verschiedenen Funktionen des inneren Milieus, die er zuvor unterschieden hat. Für die Versorgung des Bluts mit Zucker durch die Leber postuliert Bernard einen Mechanismus, der die Zuckerproduktion an den Bedarf anpasst: Bei niedrigem Blutzuckerspiegel wandelt die Leber Glykogen in Glukose um, im umgekehrten Fall wird dem Blut Zucker entzogen und in der Leber zu Glykogen umgewandelt.

In der Verallgemeinerung dieser Ergebnisse behauptet Bernard in seiner berühmten Formulierung die Konstanz des inneren Milieus als die wesentliche Bedingung des unabhängigen Lebens eines Organis-

mus: »La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre, indépendant; 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.«²⁵⁸ Die »Elemente« des Körpers werden von Bernard hier als die aktiven Teile (oder sogar als die einzigen wirklich lebendigen Teile: »la seule partie réellement vivante«²⁵⁹) bezeichnet, die in ihrer Interaktion den Mechanismus der Regulation bewirken. Mit diesem Verständnis ist es Bernard möglich, vitalistische Behauptungen und die Annahme einer zentralen Lebenskraft zurückzuweisen – einem Anliegen, das allen Untersuchungen Bernards zugrunde liegt. Die innere Umwelt kann einfach als ein Medium interpretiert werden, in dem die kausalen Interaktionen physiologischer Prozesse stattfindet. In seinen letzten Publikationen kann Bernard die Konstanz des inneren Milieus daher als das Ergebnis elementarer mechanistischer Prozesse beschreiben, die dem Muster der *Kompensation* folgen: »La fixité du milieu suppose un perfectionnement de l'organisme tel que les variations externes soient à chaque instant compensées et équilibrées.«²⁶⁰ Die Kompensation stellt nach Bernard einen Mechanismus innerhalb eines Organismus dar, der auf der Interaktion und wechselseitigen Anpassung der Organe an den Zustand der jeweils anderen erfolgt, der also auf wechselseitiger Abhängigkeit und *Solidarität* beruht. Bernard spricht in diesem Zusammenhang auch von einer *Rückwirkung* (»contre-coup«) der Prozesse aufeinander: »C'est par l'intermédiaire des liquides interstitiels, formant ce que j'ai appelé le milieu intérieur, que s'établit la solidarité des parties élémentaires et que chacune reçoit le contre-coup des phénomènes qui s'accomplissent dans les autres.«²⁶¹ Vor dem Hintergrund der Ergebnisse seiner physiologischen Untersuchungen zögert Bernard auch nicht mehr, die Erhaltung des inneren Milieus in teleologischen Begriffen zu beschreiben: »tous les mécanismes vitaux, quelque variés qu'ils soient, n'ont toujours qu'un but, celui de maintenir l'unité des conditions de la vie dans le milieu intérieur.«²⁶²

Inneres Milieu und Selbsterhaltung

Das Konzept des inneren Milieus wird von Bernard zunächst als räumliche Bezeichnung eingeführt, um den Raum, der im Inneren eines Organismus die festen Körperteile, wie die Zellen und Organe, umgibt (»enveloppe«²⁶³), zu kennzeichnen. Die innere Umwelt liegt damit zwar im Körperinnern – und ist unterschieden von der äußeren Umwelt des Organismus; Bernard nennt diese die *kosmische Umwelt* (»milieu cosmique«) –, für die eigentlich lebendi-

gen Einheiten des Körpers, die festen Teile, ist das innere Milieu aber äußerlich, so wie die kosmische Umwelt für den Organismus: »ce milieu, quoique profondément situé, est encore extérieur à la partie élémentaire organisée, qui est la seule partie réellement vivante.«²⁶⁴ Regulationstheoretisch verstanden ist das innere Milieu aber mehr als nur die Umwelt der festen Körperteile. In dieser Hinsicht stellt es einen funktionalen Teil des Organismus dar, gleichsam eines seiner Organe, das für die Erhaltung des Körpers von entscheidender Bedeutung ist.

In diesem Sinne versteht Bernard das innere Milieu als ein universales Prinzip, über das in funktionaler Hinsicht alle organischen Phänomene erklärt werden können; alle Lebensprozesse sind nach Bernard auf das eine Ziel (»but«) gerichtet, die Einheit der Lebensbedingungen in einem Organismus aufrechtzuerhalten.²⁶⁵ Er vernachlässigt dabei allerdings, dass viele organische Prozesse – in erster Linie die mit der Fortpflanzung zusammenhängenden – funktional über das einzelne Individuum hinausweisen und ihr biologischer Zweck damit nicht die Stabilisierung des inneren Milieus des einen Organismus ist.

Hormon

Der Ausdruck »Hormon« (abgeleitet von griech. ὄρμη) »Antrieb, Anstoß«) wird von dem Physiologen E.H. Starling 1905 geprägt.²⁶⁶ Hormone sind nach Starling besondere chemische Stoffe im Körper, die für die Steuerung und Koordination der Prozesse des Stoffwechsels, des Wachstum und der Fortpflanzung verantwortlich sind. Starling spricht von »chemischen Boten« (»chemical messengers«).

Bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden von Physiologen Untersuchungen zur inneren Sekretion von Stoffen durchgeführt, u.a. von A. Berthold anhand von Kastrationsexperimenten mit Hähnen²⁶⁷ und von C.E. Brown-Séquard durch Selbstversuche mit injiziertem Hodensaft²⁶⁸. Es kommt dabei zur Identifizierung eines Kontrollsystems, das unabhängig vom Nervensystem arbeitet. Zusammengefasst werden diese Phänomene als *innere Sekretion* (zunächst bei Bernard 1855 nur als »sécrétion«²⁶⁹) und später unter dem Titel *Endokrinologie* (franz. Lévi & Rothschild 1911: »endocrinologie«²⁷⁰; engl. Dorland 1913: »endocrinology«²⁷¹). Außerhalb eines regulationstheoretischen Zusammenhangs erscheint der Ausdruck *innere Sekretion* bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts (Makittrick 1772: »nutrition to be an internal secretion«²⁷²; Kessler 1807: »innere Secretion [...], die] den innern Gebilden Nahrungsstoff ansetzt«²⁷³; Configliachi 1809: »interna secrezione«²⁷⁴; dt. Übers.

1811: »innere Sekretion [von Luftbestandteilen in die Schwimmblase bei Fischen]«²⁷⁵). C. Bernard, der den Ausdruck »innere Sekretion« (»sécrétion interne«) offenbar seit 1857 verwendet²⁷⁶, ist auch der erste, der einen direkten Beleg für den Vorgang der inneren Sekretion liefert, indem er den Eintritt von Zucker, der in der Leber gebildet wurde, ins Blut nachweist.²⁷⁷ Bei Bernard und seinen Nachfolgern im 19. Jahrhundert bezieht sich das Konzept der inneren Sekretion noch nicht auf eine hormonale Kontrolle, sondern auf jede regulatorische oder auch nur der Ernährung dienende Abgabe von Stoffen aus Organen in das »innere Milieu« des Körpers, d.h. im Wesentlichen in das Blut.

Das erste Hormon, das 1901/02 isoliert wird, ist das Nebennierenhormon *Adrenalin*.²⁷⁸ Es folgt 1922 die Beschreibung des *Insulins*²⁷⁹ und seit Ende der 20er Jahre die Isolierung der Sexualhormone, die in den Keimdrüsen produziert werden (*Stereoidhormone*)^{280, 281} Das erste bei Insekten nachgewiesene Hormon ist das 1954 isolierte Häutungshormon *Ecdyson*.²⁸²

Für die Regulation von physiologischen Prozessen bei Pflanzen postuliert J. Sachs bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts chemische Signalstoffe. Die Auslösung von Knollenbildung, Blühinduktion, korrelativer Wachstumshemmung (»Apikaldominanz«) sowie Spross- und Wurzelbildung sind nach seinen Vorstellungen auf diese Weise zu erklären.²⁸³ H. Fitting weist 1909 für die durch Pollen induzierten Veränderungen ein »wirksames Prinzip« von »chemischer Natur« nach, das auch von »getötetem Pollen« abgegeben wird.²⁸⁴ Die ersten chemisch bekannten Pflanzenhormone sind die das Längenwachstum fördernden *Gibbereline*, die 1926 von japanischen Physiologen nachgewiesen und 1938 isoliert werden.²⁸⁵ Das wichtigste natürliche Pflanzenhormon, der Stoff β -Indolylessigsäure, wird zunächst als *Heteroauxin* bezeichnet, und von der zuvor als *Auxin* beschriebenen Substanz²⁸⁶ unterschieden.²⁸⁷ Weil sich die erste Beschreibung des Auxins aber als falsch erwies, wird das Heteroauxin später in *Auxin* umbenannt.²⁸⁸

A. Bethe definiert 1932: »Hormone sind solche im Stoffwechsel eines Organismus gebildete Substanzen, welche für den Bestand des Individuums oder der Art wichtige Reizwirkungen im produzierenden Organismus selbst oder an anderen Lebewesen hervorzurufen imstande sind.«²⁸⁹ Nach dem Ort der Wirkung unterscheidet Bethe zwischen *Endohormonen*, die in dem produzierenden Organismus selbst wirksam werden, und *Ektohormonen*, die »nach außen abgegeben auf andere Lebewesen einen für den Produzenten oder die Art nützlichen Einfluß ausüben.«²⁹⁰ Den Aus-

druck ›Endohormone‹ schlägt K. Walz bereits 1921 für innerhalb einer Zelle wirksame Botenstoffe vor, genauer für solche Hormone, »die auf die einzelnen Teile der [sie produzierenden] Zelle selbst wirken, die Korrelationen zwischen Zellwand, Plasma, Kern und Granula vermitteln«. ²⁹¹ Walz hat ein klares regulationstheoretisches Verständnis der Endohormone: Sie dienen dazu, »die gegenseitigen Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Körpers herbeizuführen«. ²⁹² Eine Differenzierung zwischen Endo- und Ektohormonen findet sich vor Bethe auch bereits 1928 bei L. Randoin und H. Simmonet – allerdings legen diese Autoren ihrer Differenzierung nicht den Ort der Wirkung, sondern die Herkunft des Hormons zugrunde: *Endohormone* (»endhormones«) sind nach den Autoren alle in einem Organismus produzierten Botenstoffe, *Exohormone* (»exhormones«) dagegen stoffwechselfysiologisch wichtige Substanzen, die aus der Umwelt aufgenommen werden, also die Vitamine. ²⁹³ Bethe unterscheidet für die Ektohormone (in seinem Sinne) weiter zwischen *Homoiohormonen*, die auf Individuen der gleichen Art wirken (z.B. Art-, Familien- und Individualgerüche), und *Alloiohormonen*, die für Individuen anderer Arten wirksam werden (z.B. die Blütendüfte). Bethes Terminologie kann sich in der Folge allerdings nicht durchsetzen. Statt seines Ausdrucks ›Homoiohormon‹ verbreitete sich zur Bezeichnung der innerartliche Kommunikation mittels chemischer Substanzen der Terminus *Pheromon*, den P. Karlson und M. Lüscher 1959 einführen. Pheromone sind nach ihrer Definition Substanzen, die bei Artgenossen definierte Verhaltensweisen oder Entwicklungsprozesse auslösen: »substances which are secreted to the outside by an individual and received by a second individual of the same species, in which they release a specific reaction, for example, a definite behaviour or a developmental process«. ²⁹⁴ Durch ihre Wirkung auf andere Artgenossen grenzen die Autoren die Pheromone von anderen Stoffen ab, die zwischen Organismen verschiedener Arten wirksam sind.

Homöostase

Der Ausdruck ›Homöostase‹ wird 1926 von dem Physiologen W.B. Cannon eingeführt. ²⁹⁵ Er versteht darunter die Stabilität des physiologischen Zustandes eines Körpers in einem Fließgleichgewicht (»steady state«), die durch »koordinierte physiologische Reaktionen« erreicht wird. ²⁹⁶ Cannons Ausgangspunkt für die Einführung des Begriffs bilden seine Untersuchungen zum autonomen Nervensystem und zur Adrenalinsekretion. Er bezieht den Ausdruck später

auf viele verschiedene Regulationseinrichtungen, die von der Konstanzhaltung des Zucker- und Sauerstoffgehalts im Blut bis zum Temperatur- und Ionenhaushalt des Körpers reichen. In seinem späteren populären Buch bezieht Cannon den Begriff auch auf soziale Phänomene und spricht von der *sozialen Homöostase*. ²⁹⁷

Vor Einführung des neuen Begriffs arbeitet Cannon zu einem breiten Spektrum physiologischer Fragen, z.B. zum Stoffwechsel und seiner hormonalen Kontrolle, zur Thermoregulation und zur neuronalen Regulation des Blutdrucks und Herzschlags. Seine wesentlichen Beiträge beziehen sich auf die Wirkungsweise des autonomen Nervensystems. Er untersucht dabei die Abhängigkeit der Verdauungsvorgänge bei Tieren von ihrem emotionalen Zustand und allgemein den Zusammenhang von Emotionen und physiologischen Vorgängen. ²⁹⁸ Der unmittelbare Auslöser zur Einführung des neuen Begriffs sind für Cannon seine Studien zu den neuronalen Mechanismen der Mobilisierung von Zucker im Fall eines niedrigen Blutzuckerspiegels, die er 1924 zusammen mit M.A. McIver und S.W. Bliss veröffentlicht. Die Autoren weisen dabei eine Zunahme der Adrenalinsekretion bei fallendem Blutzuckergehalt nach der Injektion von Insulin nach. Sie schreiben diese Reaktion einer Aktivität des sympathischen Nervensystems zu und interpretieren sie als eine funktionale Gegenreaktion, die auf die Mobilisierung von Zucker aus der Leber gerichtet ist. In ihrer Zusammenfassung sprechen die Autoren von der Identifikation eines komplexen Mechanismus, der der Stabilisierung des Blutzuckers dient (»a set of mechanisms, having the function of maintaining the physiological percentage of blood sugar when there is danger of sufficiency«). ²⁹⁹ Im folgenden Jahr verallgemeinert Cannon die Ergebnisse und bezeichnet den Zustand eines lebendigen Körpers als ein *Fließgleichgewicht* (»steady state«; ↑Gleichgewicht), das von physiologischen Agenten aufrechterhalten wird (»agencies maintaining them«). ³⁰⁰ Cannon führt dabei außerdem das Konzept der *Gleichgewichtsfaktoren* (»equilibrating factors«) ein, deren wissenschaftlicher Wert in der Vereinheitlichung heterogener Beobachtungsergebnisse liege (»unifying some apparently diverse and separate observations«). ³⁰¹

›Homöostase‹ bezeichnet für Cannon die Stabilität des inneren Milieus eines Organismus und die Mechanismen, die diese erzeugen (»coordinated physiological reactions which maintain most of the steady states in the body«). ³⁰² Den Begriff der Homöostase will Cannon ausdrücklich allein für *offene Systeme* (↑Bedürfnis) verwenden; er sei unterschieden von

dem Konzept des \uparrow Gleichgewichts, das sich auf einfache Zustände in physikalisch-chemischen Systemen beziehe.³⁰³

In seiner systematischen Darstellung homöostatischer Mechanismen unterscheidet Cannon zwei grundsätzliche Typen: (1) die materielle Versorgung der Zellen mit z.B. Stoffen für Wachstum und Reparaturprozesse (Wasser, Salze, Sauerstoff, Glukose, Proteine, Fette etc.) und (2) Umweltfaktoren, die die zellulären Aktivitäten beeinflussen, z.B. der osmotische Druck, die Temperatur, der pH-Wert etc. Im Hinblick auf die »Agenten« der Homöostase differenziert Cannon zwischen »Versorgungen« (»supplies«) und »Prozessen« (»processes«). Die Versorgungen beziehen sich im Wesentlichen auf die Speicherung von Stoffen, für die Cannon wiederum zwischen zwei Typen unterscheidet: »Speicherung durch Überflutung« (»storage by inundation«) und »Speicherung durch Einschlüsse« (»storage by segregation«).³⁰⁴ In der wichtigen Kategorie der »Homöostase durch Regulationsprozesse« (»homeostasis by regulating processes«) behandelt Cannon die Erhaltung eines konstanten pH-Werts im Blut und die Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur.³⁰⁵ Der gemeinsame Mechanismus dieser Prozesse bestehe in der Veränderung der Geschwindigkeit eines kontinuierlichen Prozesses. Eine nähere Charakterisierung des kausalen Musters, das diesen Regulationen zugrunde liegt, liefert Cannon allerdings nicht – dies erfolgt erst in den 1940er Jahren mit der Begründung der Kybernetik und der Beschreibung des Regelkreises als eines allgemeinen kausalen Schemas der Regulation in natürlichen und künstlichen Systemen.

In seinem populären Buch von 1932 fungiert die Homöostase für Cannon als ein vereinheitlichendes Prinzip, das für die verschiedenen Bereiche der Physiologie eine durchgehende Interpretationsgrundlage bildet. Cannon diskutiert u.a. die Homöostase von Zucker, Proteinen, Fetten und Kalzium. Wiederholt verweist Cannon auf C. Bernard als einen seiner wesentlichen Vorgänger in der Erforschung von Regulationsmechanismen bei Tieren.³⁰⁶

Parallel zur physiologischen Homöostase wird Mitte der 1950er Jahre das Konzept der *genetischen Homöostase* entwickelt.³⁰⁷ B. Wallace und T. Dobzhansky, die den Ausdruck 1953 verwenden, stellen in *Drosophila*-Populationen fest, dass die Zahlen der homozygoten Fliegen sehr viel stärker bei Änderungen der Umweltbedingungen schwanken als die der heterozygoten. Die relativ große Konstanz der Überlebenswahrscheinlichkeit der heterozygoten Tiere wird von den Autoren »genetische Homöostase« genannt. I.M. Lerner versteht unter dem Begriff 1954

allgemein die Stabilität der Frequenzen von Genen in einer Population im Gleichgewicht, die dadurch bewirkt wird, dass Störungen des Gleichgewichts aufgrund von Mutation oder Migration durch andere Faktoren, insbesondere die Selektion, wieder ausgeglichen werden.³⁰⁸

Später wird das Konzept der Homöostase allgemein auf jedes durch Regulationsmechanismen aufrechterhaltene System, und damit z.B. auch auf Ökosysteme bezogen.³⁰⁹ In der Theorie der Ökologie ist die Homöostase mit der Vorstellung eines ökologischen \uparrow Gleichgewichts verbunden. In vielen Theorien seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird eine zunehmende Stabilität in der »Sukzession« von Gemeinschaften eines Ökosystems postuliert (\uparrow Entwicklung, ökologische). Der Zustand der maximalen Homöostase soll in der Schlussgemeinschaft der Entwicklung, dem »Klimax«, verwirklicht sein.

Äquifinalität und Äquipotenzialität

Verwandt mit dem Konzept der Homöostase ist der Begriff der »Äquifinalität«, den H. Driesch zu Beginn des 20. Jahrhunderts einführt. Ausgehend von seinen entwicklungsbiologischen Untersuchungen prägt Driesch 1908 die Formulierung »Äquifinalität von Restitutionen« (zuerst auf Englisch: »Equifinality of Restitutions«³¹⁰) und versteht darunter die Fähigkeit von Organismen, die gleichen Strukturen auf verschiedenem Wege zu bilden. Nach Drieschs Worten sind die äquifinalen Restitutionen diejenigen, »welche von ein und demselben Ausgang ihren Ursprung nehmen, und welche zu ein und demselben Ende führen, welche sich aber verschiedener Mittel bedienen, welche verschiedene Bahnen einschlagen in den verschiedenen Individuen ein und derselben Spezies«.³¹¹ Formelhaft charakterisiert Driesch die Äquifinalität als »ein Ausgangspunkt, ein Ende, aber [...] verschiedene Wege und Mittel«.³¹² Das Adjektiv »äquifinal« verwendet Driesch bereits seit 1902. Er berichtet in diesem Jahr von mehreren Fällen »äquifinaler Restitutionsregulationen« und definiert: »Als äquifinal will ich solche Regulationsvorgänge bezeichnen, welche sich, von gleichem Anfangsstadium ausgehend und zu gleichem Endstadium führend, nur durch die Wege, auf denen dieses Endstadium erreicht wird, von einander unterscheiden«.³¹³ In Anlehnung an Driesch verwendet auch J. von Uexküll seit 1907 die Formulierung *äquifinale Regulation*³¹⁴; später erscheint der Ausdruck auch bei vielen anderen theoretischen Biologen³¹⁵.

Aufgegriffen wird der Ausdruck in den 1930er Jahren durch L. von Bertalanffy. Er versteht unter

›Äquifinalität‹ 1937 die Fähigkeit, »dass das System aus beliebiger Anfangslage auf verschiedenen Wegen zu einem stets gleichen Endzustand überzugehen vermag.«³¹⁶ Das mit dem Konzept bezeichnete Vermögen sei geeignet, die Differenz zwischen Organismen und Maschinen auf den Begriff zu bringen: Bei Organismen könne im Gegensatz zu Maschinen das Ziel eines Prozesses (z.B. in der Embryonalentwicklung) über verschiedene Wege erreicht werden.³¹⁷ Diametral verschieden sind nur die Absichten, die Driesch und von Bertalanffy mit dem Begriff verfolgen. Während Driesch in dem so beschriebenen Phänomen einen Beweis des Vitalismus sieht, will von Bertalanffy mit dem Begriff gerade ein physikalisch bestimmtes Merkmal offener Systeme bezeichnen: »Die Äquifinalität ist nicht begründet in einer vitalistischen ›Voraussicht‹, sondern wurzelt in der dynamischen Ordnung, die für das organische Geschehen als primär aufzufassen ist.«³¹⁸ Gemeinsam ist beiden Autoren aber das Vorhaben, einen Begriff zu geben, der die allgemeine Zielgerichtetheit organischer Prozesse darstellt.

Eine ähnliche Bedeutung wie ›äquifinal‹ hat bei Driesch der Ausdruck *äquipotenziell*. ›Äquipotentiel‹ nennt Driesch seit 1899 die Eigenschaft der Teile eines sich entwickelnden Organismus, zu einem ähnlichen Entwicklungsergebnis gelangen zu können, z.B. den ganzen Organismus bilden zu können. Weil die Schädigungen von Teilen eines sich entwickelnden Organismus von anderen Teilen ausgeglichen werden können, so dass wieder der ganze Organismus gebildet wird, weil also die Ganzheit eines Organismus dadurch ausgezeichnet ist, »daß jedes ihrer Elemente jede einzelne Rolle in der Gesamtheit dessen spielen kann, was im ganzen System geschieht«, bezeichnet Driesch den Organismus als ein *harmonisch-äquipotenzielles System*.³¹⁹ Äquipotenzielle Teile enthalten also die Fähigkeit zur Herstellung des gleichen Endprodukts, sie verfügen über die gleiche »prospektive Potenz«, wie es bei Driesch heißt. Auch das Substantiv *Äquipotenzialität* findet sich seit 1899 bei Driesch.³²⁰

Homöorhese

Nicht nur statische Zustände, sondern auch dynamische Prozesse können über Regulationseinrichtungen stabilisiert werden. Der Entwicklungsbiologe C.H. Waddington bezeichnet 1957 die stabilisierten Transformationsschritte in der individuellen Entwicklung eines Organismus als ›Homöorhese‹ (›homeorhesis‹). Er beschreibt sie als Veränderungspfade, auf die das System nach Störungen zurückzukehren

strebt (›pathway of change which is equilibrated in the sense that the system tends to return to it after disturbance‹).³²¹ Die (grafische) Repräsentation der regulierten Sukzession von Zuständen eines Systems nennt Waddington auch eine *Creode* (zusammengesetzt aus griech. ἄχρη‹ »notwendig« und ὁδός‹ »Weg«).

Ein analoger Begriff wird vereinzelt in der soziologischen Systemtheorie verwendet. Klassisch ist für soziologische Analysen die Angabe eines *Bezugspunkts*, hinsichtlich dessen eine soziale Struktur als funktional beurteilt werden kann.³²² Handelt es sich allerdings um ein dynamisches System, dann kann sich der Bezugspunkt in der Zeit wandeln, und die funktionale Methode ist damit nicht an die Voraussetzung des Bestandserhalts gekoppelt. Für sich wandelnde Systeme wird der konstante Bezugspunkt zu einem *Bezugsweg* (Ridder 1972).³²³ Unter Aufgabe des Bezugs auf den Bestandserhalt und die Stabilisierung eines Systems kann die funktionale Methode mit diesem Begriff zu einem Instrument der Analyse dynamischer Systeme werden.

Kybernetik

Das Wort ›Kybernetik‹ geht auf griech. κυβερνήτης‹ »Steuermann« zurück und verweist insofern allein auf die Tätigkeit des Steuerns, nicht aber auf den Prozess einer Zielantizipation, die das Handeln eines Lotsen kennzeichnet.³²⁴ Die Wortgeschichte kann »bis zu einem nicht näher bekannten Mittelmeervolk der Steinzeit« zurückverfolgt werden (Lang 1968).³²⁵ Auch in sachlicher Hinsicht ist die Kybernetik zumindest in ihrer Anwendung sehr alt, insofern bereits seit der Antike technische Regulationseinrichtungen eingesetzt werden.³²⁶

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird von zwei Seiten vorgeschlagen, den Begriff der Kybernetik für eine allgemeine Lehre der Verwaltung und Regierung von menschlichen Gemeinschaften zu verwenden. Diese Vorschläge stammen von A.-M. Ampère (1834)³²⁷ und B. Trentowski (1843)³²⁸. Bei Ampère fällt die Kybernetik (›cybernétique‹) in seiner Klassifikation der Wissenschaften unter die eigentliche Politik (›politique proprement dite‹); ihre Aufgabe bestehe in der Sicherung des Friedens.

Mit diesen älteren Ansätzen hat die von N. Wiener 1948 so genannte Kybernetik nur den Namen gemeinsam. Wiener entwickelt sein Verständnis der Kybernetik ausgehend von der Informations- und Nachrichtentechnik. Steuerung (›control‹) und Regulation bilden für Wiener die beiden grundlegenden Konzepte der Kybernetik.³²⁹ Im Anschluss an Wie-

»Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine« (Wiener 1948).

»[T]he study of systems that are open to energy but closed to information and control« (Ashby 1956, 4).

»[D]ie Wissenschaft von den Steuermechanismen« (Wieser 1959, 17).

»[D]ie Theorie des Zusammenhangs möglicher dynamischer selbstregulierender Systeme mit ihren Teilsystemen« (Klaus 1961/65, 41).

»Ich vermute, daß die Kybernetik die zukünftige Universalwissenschaft sein wird« (Steinbuch 1961, 599).

»Kybernetik ist die allgemeine, formale Wissenschaft von der Struktur, den Relationen und dem Verhalten dynamischer Systeme« (Flechtner 1966, 10).

»Wissenschaft vom Wirkungsgefüge« (Mittelstaedt 1968, 18).

»Wissenschaft vom Modell« (Zemanek 1968, 22).

»Theorie der Organisation« (Mirow 1969).

»The principal objective of cybernetical studies lies in an analysis of the relation between the performance of systems and their structure. It is important that no further assumptions are made about the origin and the nature of systems and therefore biological as well as technical systems can be the objects of investigation« (Marko, Hauske & Struppler 1988, V).

Wissenschaft ist dabei so groß, dass größere Einigkeit darüber besteht, *dass* die Kybernetik die neue Einheitswissenschaft bildet, als darüber, *worin* denn diese neue Einheit besteht und auf welchen Begriffen sie zentral aufbaut.

Die umfassendste Festlegung erfährt die Kybernetik in der Bestimmung als Wissenschaft der dynamischen Abläufe. Ihr Gegenstand seien die Gegenstände, sofern sie veränderlich sind. Als diese Wissenschaft des Dynamischen, des »Heraklitischen Typs«, wird sie den klassischen, an statischen Modellen orientierten Wissenschaften des »Parmenideschen Typs« entgegengestellt und so zum Leitbild einer modernen Wissenschaft überhaupt. Ein Plädoyer dafür hält S. Maser 1968: »Die Welt besteht nicht aus Seiendem, aus Abgeschlossenem, aus Fertigem, sondern aus Werdendem, aus sich Veränderndem, aus Offenem, aus Prozessen. Nicht wie die Welt ist, sondern wie sie funktioniert, und wie sie als Funktionierendes beherrschbar ist, das ist in den heutigen Wissenschaften von Interesse. Die kybernetischen oder dynamischen Wissenschaften versuchen eine adäquate Beschreibung einer funktionalen, prozessualen, werdenden Welt zu geben, um diese dadurch zu verstehen, nachzuahmen und zu beherrschen.«³³¹

Zahlreiche Studien widmen sich in den 1960er und 70er Jahren dem wissenschaftstheoretischen Status der Kybernetik. H. Zemanek versteht sie 1968 als »Metawissenschaft« oder allgemein als »Wissenschaft vom Modell«.³³² Wegen ihrer nicht eindeutigen Zuordnung zu den klassischen wissenschaftlichen Disziplinen und der damit gerechtfertigten Analyse von Sachverhalten verschiedener Wissensgebiete durch »Kybernetiker« deutet sie H. Lenk 1971 als »intellektuelles Niemandsland, in dem nur freies Vagabundieren möglich« sei: »Der Kybernetiker scheint ein letztes Reservat intellektueller Narrenfreiheit zugestanden zu bekommen.«³³³

Nach dem rasanten Aufstieg der Kybernetik seit den 1940er Jahren kann seit dem Ende des 20. Jahrhunderts auch wieder von ihrem »Fall« gesprochen werden. Vor allem hinsichtlich des ambitionierten Projekts, die Entgegensetzung der »zwei Kulturen« zu überwinden und eine gemeinsame theoretische Grundlage sowie gemeinsame Begriffe für die Natur- und Geisteswissenschaften zu finden – z.B. »System«, »Information«, »Kommunikation«, »Regelung« –, wird das Scheitern der Kybernetik konstatiert: »die Kybernetik als Universalwissenschaft verschwand sang- und klanglos in den Kellerräumen der Wissenschaftsgeschichte. Die Kybernetik war als marginale Kriegswissenschaft entstanden, erlebte ihren Aufstieg als Nachkriegswissenschaft und verabschiedete

Tab. 238. Definitionen der Kybernetik.

ner werden in den 1950er und 60er Jahren zahlreiche Definitionen der Kybernetik gegeben, die meist sehr allgemein sind und sie als die Wissenschaft der dynamischen Systeme, der Wirkungsgefüge, der Modelle, der Organisation oder gar als »Universalwissenschaft« (Steinbuch 1961) bestimmen (vgl. Tab. 238).³³⁰

Der entscheidende Anstoß für die Begründung der Kybernetik ist die Annahme, dass sich eine übergreifende Systemwissenschaft formulieren lässt, die die Prinzipien von Systemen unabhängig von ihrer jeweiligen Verkörperung bestimmen kann. Nicht nur Mechanismen der Regulation, sondern auch Vorgänge der Kommunikation und Informationsverarbeitung werden dabei zur Kybernetik gerechnet. Mit diesem Gegenstand sollte die Kybernetik in den Augen vieler ihrer frühen Protagonisten eine neue Integrationswissenschaft darstellen, die eine neue Einheit der Wissenschaften begründet und insbesondere die Spaltung in die »zwei Kulturen« der Natur- und Geisteswissenschaften zu überwinden hilft. Der Innovationsenthusiasmus der neugegründeten

sich ungefähr zu dem Zeitpunkt, da die Nachkriegszeit vorbei war« (Hagner 2008).³³⁴

Selbstregulation

Der Ausdruck ›Selbstregulation‹ ist seit Ende des 17. Jahrhunderts im Englischen nachweisbar, zunächst in einer lebenspraktisch-moralphilosophischen Bedeutung, seit den 1820er Jahren auch im physiologischen Kontext.

Frühe Wortgeschichte

Anfangs, bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts, wird das Konzept vorwiegend auf die individuell kontrollierte (moralische) Lebensführung des Menschen bezogen³³⁵ (Norris 1698: »[It] is a very Considerable degree of Self-regulation for a Man to proceed thus far, not to Enjoy, but only to Use the World«³³⁶; Trotter 1808: »The nervous frame must [...] trust to self-regulation, in a great measure, for exemption from many painful affections, over which the powers of medicine have no controul«³³⁷). Das Konzept ist also anfangs an die Vorstellung der Steuerung durch ein mentales System gebunden (H. More 1811: »self-regulation of mind«³³⁸; Rooke 1838: »the earth, which contains no mental system of self-regulation within, and therefore no means of self-organisation«³³⁹; Thompson 1869: »the conscious self-regulation of the individual«³⁴⁰).

In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts wird der Begriff aber allmählich aus dem mentalistischen Kontext gelöst und auf Prozesse übertragen, die ohne zentrale Steuerung aufgrund eines internen Kompensationsmechanismus einen Gleichgewichtszustand einhalten. Zuerst erfolgt diese Übertragung offenbar im Kontext der Ökonomie (Anonymus 1820: »the existence of a principle of self-regulation by which they [i.e. the profits in different employments] are restored to an equality«³⁴¹). Aber auch im Bereich der Technik erscheint das Substantiv ›Selbstregulation‹ seit den 1820er Jahren im Englischen (Pasley 1825: »Under the present system of working steam engines by fire, I would propose, whether a species of self-regulation might not be introduced, so as conduct electric matter to and from the water in the boiler, or to and from the steam in the dome of the boiler, so as to maintain the power always equable«³⁴²).

Auch im Kontext der Physiologie wird der Ausdruck vereinzelt in den 1820er Jahren verwendet. So gebraucht ihn R.T. Gore 1827 als Übersetzung des Wortes ›Selbstbestimmung‹ in C.G. Carus' Handbuch der vergleichenden Anatomie (»the interposition of an intermediate central Nervous System [...]

will be accompanied by a greater degree of power of volition and self-regulation«³⁴³). Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts gibt es aber nur wenige Nachweise des Ausdrucks in der Physiologie. Über den engeren physiologischen Kontext hinaus wird die Selbstregulation seit der Mitte des Jahrhunderts auch als die Fähigkeit von Individuen zur Erhaltung ihrer eigenen körperlichen Integrität angesichts von störenden Einflüssen der Umwelt verstanden (Morell 1853: »the one culminating purpose to which all the lower spheres of organization perpetually tend; – that, namely, of producing an independent individual, containing in it the power of self-regulation, and capable of reacting in opposition to the outward impulses of nature«³⁴⁴).

Häufiger als das Substantiv wird zu Beginn des 19. Jahrhunderts das Adjektiv ›selbst-reguliert‹ verwendet. Es wird zunächst in übertragener Bedeutung gebraucht (Anonymus 1801: »self-regulated harmony«³⁴⁵), seit den 1820er Jahren aber auch im technischen Zusammenhang im Sinne von *selbstregulierten Maschinen* wie dem Thermostat oder dem Fliehkraftregler (Anonymus 1825: »self-regulated stream of hydrogen gas«³⁴⁶; Tredgold 1827: »a self regulated machine«³⁴⁷; Anonymus 1837: »self-regulating thermostat or heat governor«³⁴⁸). In einem frühen ökologisch-selektionstheoretischen Sinn verwendet der Botaniker T.P. Matthew 1831 den Ausdruck: »The self-regulating adaptive disposition of organized life may, in part, be traced to the extreme fecundity of Nature, who [...] has, in all the varieties of her offspring a prolific power much beyond [...] what is necessary to fill up the vacancies caused by senile death«³⁴⁹ (↑Selektion).

Im Deutschen taucht in den 1830er Jahren ebenfalls in sehr in verschiedenen Kontexten der Ausdruck *Selbstregulierung* auf. Zunächst erscheint er in einem medizinischen Handbuch der Geburtshilfe (Löwenstein 1831: »Selbstregulierung der Wehentätigkeit«³⁵⁰), dann in Abhandlungen zur Technik als direkte Übersetzung aus dem Englischen (Schmidt 1834: »Brunton's Ofen mit Selbstregulierung«³⁵¹; Lardner & Kater 1836: »Bei den Dampfmaschinen ist die Selbstregulierung bis zu einer erstaunlichen Vollkommenheit gebracht«³⁵²), später in der Physiologie (Meissner 1858: »Selbstregulierung des Blutes hinsichtlich der Verhältnisse seiner Bestandtheile [insbesondere seines Eiweißgehaltes]«³⁵³), außerdem in der Bevölkerungswissenschaft im Sinne der Steuerung der Bevölkerungsgröße (A.S. 1844: »In gleichem Verhältnisse, wie die Bewegung der Maschine, befindet sich die Bewegung der Völker. Nur dort, wo die Naturgesetze sich ungehinderte Geltung

verschaffen können, und wo der natürlichen Entwicklung nicht entgegengetreten wird, geht die Selbstregulierung vor sich³⁵⁴, und schließlich auch in abstrakter Bedeutung bezogen auf politisch-soziale Prozesse (Hillebrand 1842: »Der Staat, als der Organismus der objektiven Totalität der Freiheitsexistenz, fordert [...] die Selbstregulierung seiner inhaltlichen Momente in ihrem Unterschiede«³⁵⁵).

18. Jh.: Alberti (1721): »sich regulirendes Wesen«

Vor der Verwendung des Substantivs wird in grundlegenden Schriften zur Biologie aber auf verwandte, meist zusammengesetzte Formen zurückgegriffen, um der Implikation der Fremdsteuerung in der Beschreibung der Regulation zu einem organischen Prozess entgegenzuwirken. Die Rede von einer sich selbst regulierenden Einheit macht deutlich, dass die Regulation nicht von außen auferlegt ist, sondern die regelnde Instanz selbst Teil des geregelten Systems ist. Eine der historischen Ursprünge des Selbstregulationskonzepts in diesem Sinne liegt in den vitalistischen Theorien zu Beginn des 18. Jahrhunderts. In diesen Theorien wird die besondere Kraft der Organisation und Steuerung der Lebensvorgänge in die Organismen selbst verlegt, und diese Ansätze distanzieren sich damit von Theorien der Fremdorganisation der Lebewesen (z.B. durch einen beständig eingreifenden Gott).

So bezeichnet der Arzt M. Alberti jedes Lebewesen, sei es Pflanze oder Tier, als ein »sich regulirendes Wesen«: Er behauptet, »daß, gleichwie in den menschlichen Körper ein vernünftiges, ohncörperliches (ich meyne aber nicht schlechthin *immateriale* sondern *incorporeum*) Wesen ist, welches darinnen so wol die vernünftigen Schliessungen und Folgerungen aber *actus rationis & ratiocinationes*, als auch die übrigen Bewegungen, welche zur Erhaltung dieses Körpers nöthig sind, oder *actus vitales* einzig und allein ohne Zuthuung eines andern Wesens, verrichtet; also auch in denen Thieren und Pflantzen, ein solches vernünftiges, ohncörperliches doch nach der Nothwendigkeit ihrer Verrichtung auch in ihrer Vernunft sich regulirendes Wesen, welches ich mit einem Wort die vernünftige Seele *animam rationalem* nenne, die da theils vernünftig schliesset, als auch vernünftig zu schliessen vermögend ist«.³⁵⁶ Alberti wendet sich damit gegen rein mechanistische Deutungen des Lebensprozesses und postuliert – wie sein Lehrer G.E. Stahl – eine Seele als eine jedem Lebewesen innewohnende vernünftige Kraft, die seine Vorgänge disponiert, regiert und erhält (↑*Vitalismus*). Ironischerweise liegen also die historischen Ursprünge des Konzepts der Selbstregulation gerade

in den vitalistischen Strömungen zu Beginn des 18. Jahrhunderts, die sich als Alternative zur mechanistischen Deutung der Lebensprozesse positionieren. Überraschend ist dies, weil »Regulator« und »Regulation« im frühen 18. Jahrhundert vielfach in technischen Zusammenhängen verwendete Ausdrücke sind und auf diese Tradition auch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts in der mechanistisch orientierten Physiologie zurückgegriffen wird. Es kann damit auch als ein Einfluss mechanistischen Denkens verstanden werden, wenn Alberti die Wirkungsweise der Seele nach dem Modell einer technischen Regulation erklärt.

Im 18. Jahrhundert werden Organismen nicht regelmäßig als sich selbst regulierende Systeme beschrieben. Statt »Regulation« tritt vielmehr ↑»Organisation« ins Zentrum der biologischen Begriffsbildung. Auch I. Kants Philosophie der Biologie ist vielmehr um den Begriff der Organisation zentriert als um den der Regulation (und auch wenn Bommersheim es 1919 nahe legt³⁵⁷, verwendet Kant den Ausdruck »Selbstregulation« überhaupt nicht). Für Kant sind organisierte Wesen der Natur funktionale Einheiten, nicht weil sie über Mechanismen der Regulation verfügen, sondern weil sie Organisationen aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen bilden.

Spätes 19. Jh.: Physiologischer Terminus

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts findet das Wortfeld um »Selbstregulation« Eingang in die Sprache der physiologischen Forschung. R. Heidenhain bezieht es 1864 auf die Kontrolle der Aktivität des Herzens nach einem kausalen Mechanismus. Es bezeichnet damit einen rein physiologisch bestimmten Vorgang, und nicht mehr eine über mentale oder bewusste Prozesse vermittelte Selbstkontrolle. Einzelne Organe werden selbst zu den Orten der Selbstregulation. Heidenhain kann daher explizit den Vergleich zu mechanischen Regulationseinrichtungen ziehen: »Es findet in dem Muskel eine Selbstregulation statt, wie in einer Dampfmaschine, die eine Vorrichtung besäße, in jedem Augenblicke die Kohlenverbrennung nach der zu verrichtenden Arbeit zu reguliren«.³⁵⁸ Auch das abstrakte Prinzip dieser Regulation wird von Heidenhain formuliert: »Alle [Muskeln] besitzen jene Selbstregulation, die nach dem Gesetze wirkt, dass die Summe der in lebendige Kräfte umgewandelten Spannkraft Function der Spannung ist, in welcher sich der Muskel im Momente der Reizung befindet«.³⁵⁹

Auch in nervenphysiologischen Studien findet das Konzept in den 1860er Jahren Anwendung: Als Ergebnis seiner Untersuchungen zur Nervenphysiolo-

gie des Frosches erklärt F. Goltz 1869 »centrale Anpassungserscheinungen«, die vom Rückenmark eines geköpften Frosches geleistet werden, als »Summe von Selbstregulirungen«. ³⁶⁰ Das Konzept der Selbstregulierung tritt bei Goltz an die Stelle von älteren Begriffen der Seelenlehre, z.B. dem ↑ Bewusstsein oder der ↑ Intelligenz. Vor Goltz war aber auch der Ausdruck ›Selbstregulierung‹ in den Kontext von mentalen Funktionen integriert (von Feuchtersleben 1845: »Selbstregulierung seiner Denkfunktionen« ³⁶¹). Nach Goltz findet sich die Selbstregulierung allein bei Lebewesen, und sie liegt bei keiner Maschine vor. Im Anschluss an Goltz spricht auch W. Wundt 1874 von einem Prinzip der »Selbstregulierung«, das er im Zusammenhang mit der vom Gehirn unabhängigen nervösen Steuerung von Bewegungen diskutiert, und er versteht darunter die Regulation, die sich aus der Wechselwirkung mehrerer Reflexe ergibt. ³⁶² Sehr allgemein erläutert H. Spencer ›Selbstregulation‹ 1866/71 als Koordination von Aktionen (»a better co-ordination of actions«). ³⁶³

Für den Entwicklungsbiologen W. Roux ist die »Selbstregulation« 1881 eine der »Grundeigenschaften« ³⁶⁴ des Lebens oder sogar die »erste wesentliche Eigenschaft des Organischen«. ³⁶⁵ Er bezeichnet damit die »Dauerfähigkeit« der Organismen, d.h. die Fähigkeit sich zu erhalten. Für Roux wird die Rede von Selbstregulation bedeutsam in der Abgrenzung zu dem Regulationskonzept, das H. Driesch zur Begründung seines Vitalismus besetzt. So bildet die Selbstregulation für Roux ausdrücklich ein »nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen«. ³⁶⁶ Für Driesch, der sich seit den 1890er Jahren des Ausdrucks ›Regulation‹ bedient (s.o.), liefert die Fähigkeit zur Regulation der Lebewesen dagegen eines der zentralen Argumente gegen mechanistische Deutungen vitaler Vorgänge. ³⁶⁷

Mit W. Pfeffer findet das Konzept der Selbstregulation seit Ende des 19. Jahrhunderts auch in der Pflanzenphysiologie Anwendung. ³⁶⁸ Im Anschluss an Roux wird zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Selbstregulation als ein allgemeines Kennzeichen der Lebewesen verstanden. So kann J. Huxley 1912 auch bereits dem Protoplasma die Fähigkeit zur Selbstregulation zuschreiben. ³⁶⁹

›Selbstregulation‹ in der Ökologie

In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird die Selbstregulation der Größe von Populationen in Gemeinschaften von Organismen verschiedener Arten (den ↑ Biozönosen) vielfach als ein Merkmal dieser Gemeinschaften herausgestellt. Der Limnologe A. Thienemann spricht 1918 von einer Parallele

der »Selbstregulation« beim Einzelorganismus und in einer Lebensgemeinschaft: »Wie es im Einzelorganismus eine ›Selbstregulation‹ gibt, so auch in der Lebensgemeinschaft; sie ist es, die sich in der Erhaltung des biologischen Gleichgewichts ausdrückt« ³⁷⁰ In den frühen 1920er Jahren schließen sich E. Schmid ³⁷¹ und R. Hesse dieser Auffassung an. So kennzeichnet Hesse die Lebensgemeinschaft über ihre Leistung der Regulation: »Die Glieder der Biozönose sind voneinander abhängig und werden durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält und um einen Mittelzustand schwankt«. ³⁷² Die für die erste Hälfte des Jahrhunderts prägenden Gestalten der deutschsprachigen Ökologie, Thienemann und K. Friederichs, halten bis in die 1950er Jahre daran fest, die Biozönose über das Merkmal der Selbstregulation zu bestimmen. Für Thienemann ist die »Selbstregulation« 1956 »ebenso eine Grundeigenschaft der Lebensgemeinschaft wie des Einzelorganismus« ³⁷³; Friederichs ist ein Jahr später der Ansicht, es sei »die Selbstregelung eine Grundeigenschaft der Biozönose wie auch der Art« ³⁷⁴.

Das ›Selbst‹ der Selbstregulation

Worin genau das ›Selbst‹ besteht, das in einer Selbstregulation reguliert wird, ist häufig nicht klar. Der Begriff des Selbst ist in der Biologie insgesamt ein notorisch unklares Konzept (↑ Selbstorganisation/Selbst). In Bezug auf die Selbstregulation können zwei Bedeutungen unterschieden werden: Eine Selbstregulation kann einerseits darin bestehen, dass die regulierende Einheit Teil des regulierten Systems ist, und sie kann andererseits vorliegen, insofern das Selbst dieses Systems die eigentlich regulierte Größe darstellt. In vielen physiologisch-mechanistischen Analysen ist allein die erste Bedeutung gemeint, insofern z.B. ein Rückkopplungsmechanismus identifiziert wird. Naturphilosophisch ambitionierter ist die zweite Bedeutung. Sie erscheint explizit in Überlegungen einiger Autoren zur grundsätzlichen Struktur von Organismen. Ende des 16. Jahrhunderts streicht der spanische Spätscholastiker F. Suárez heraus, die Lebewesen, selbst Pflanzen, seien durch ein Selbstverhältnis ausgezeichnet, er bezeichnet sie als selbstkonstituierend und selbstoperierend (»constituti per seipsa, seu operari circa se«). ³⁷⁵

R. Hönigswald versteht unter der »Selbstregulation« des Organischen die »›reflexive‹ Bestimmtheit des Organismus«, das Verhältnis des Sich-Selbst-Gegebenseins. ³⁷⁶ Für Hönigswald liegt in der Regulation seiner selbst eine den Gegenstand begründende

Reflexivbeziehung des Organismus. Insofern der Organismus sich selbst erhalte, sei er ein »reflexives« Naturobjekt³⁷⁷; er sei dadurch bestimmt, »sich auf sich selbst abzubilden«³⁷⁸.

Nach der Etablierung der Kybernetik kann dieses Selbstverhältnis der Organismen in einem technischen Vokabular ausgedrückt werden. R. Faber beschreibt Organismen 1984 als System von Regelkreisen, bei dem die Randbedingungen eines Regelkreises eine Regelgröße eines anderen Regelkreises darstellen. Mehrere hintereinandergeschaltete Regelkreise können damit ein sich selbst erhaltendes System bilden.³⁷⁹ Faber ist der Auffassung, erst von solchen sich selbst erhaltenden Systemen, die aus regulierten Regelkreisen bestehen, könne gesagt werden, sie *überleben*: »survival is feedback ›fed back‹, feedback multiplied and involuted«.³⁸⁰

›Selbstregulation eines Organismus‹ heißt danach also: Ein Organismus ist ein Regulationssystem, bei dem der Erhalt dieses Regulationssystems die Regulationsgröße abgibt. Ein Organismus besteht also gerade in dem geregelten Erhalt der Strukturkomponenten eines Regulationssystems. In der Selbstregulation wird also nicht der Wert eines physiologischen Teilsystems des Organismus, sondern der Organismus selbst in seiner Organisation stabilisiert. Diese Konstanzleistung eines Organismus begründet erst die fortbestehende Identität des Organismus.

Ashby: Ultrastabilität

Verwandt ist der Begriff der Selbstregulation mit dem Konzept der *Ultrastabilität*, das der Kybernetiker R. Ashby in den 1950er Jahren einführt. Ashby geht von der Beobachtung aus, dass in organischen Systemen oft nicht nur eine starre Kompensationsfähigkeit einer Störung vorliegt, sondern das System selbst bei bestimmten Änderungen seiner Verschaltungen noch zu einer Regulationsleistung in der Lage ist. Diese Stabilität betrifft also nicht die Konstanz einer einzelnen Regulationsgröße, sondern die Abstimmung der Komponenten, die an der Regulation beteiligt sind. Diese Stabilität nennt Ashby ›Ultrastabilität‹. Gegenüber der einfachen Stabilität bezeichne sie eine Stabilität höherer Ordnung (›of an order higher‹)³⁸¹, weil sie die Koordination der Organe des Organismus betrifft und nicht nur die Reaktion auf eine äußere Störung. Ultrastabilität bezeichnet also die Leistung der Selbst-Reorganisation nach Störungen der Organisation, oder kurz: der Selbstregulation der Organisation. In einem Organismus wird damit nicht nur der Wert einer Größe durch Rückkopplungen kontrolliert, sondern auch die eigene Organisation, die diesen Wert kontrolliert, wird überwacht.

Augenfällige Beispiele für Ultrastabilität geben physiologische Experimente, in denen paarweise Nervenstränge (z.B. solche, die Strecker und Beuger der Armmuskulatur innervieren) miteinander vertauscht werden, so dass die Bewegungskoordination in einem starren System ohne Ultrastabilität außer Kraft gesetzt wäre. In einem ultrastabilen System erfolgt aber eine solche interne Umorganisation, dass die Koordination nach einer gewissen Zeit wieder gewonnen wird.

Zur Illustration seines Konzeptes der Ultrastabilität entwickelt Ashby ein technisches Modell: den von ihm so genannten *Homöostat*.³⁸² Dabei handelt es sich um ein elektrisches Regulationssystem, zusammengesetzt aus vier Teilsystemen, die aus je einem um eine Achse beweglichen Elektromagneten bestehen. Die Stabilität des Gesamtsystems wird durch die Position der vier Magneten determiniert. Ausgehend von einem Gleichgewichtszustand kann jedes Teilsystem kleinere Störungen (Veränderungen der Positionen) für sich ausgleichen; bei größeren Störungen wechselwirken die Teilsysteme miteinander, und es stellt sich eine neue stabile Kombination der Positionen der Magneten ein. Die globale Stabilität des Systems kann damit durch ein variables Arrangement der Komponenten erreicht werden.

Autonomie

Bis in die Neuzeit ist der Begriff der Autonomie (griech. *αὐτονομία*) im Wesentlichen eine politische und rechtliche Kategorie.³⁸³ Sie bezeichnet die Gestaltung des Daseins einer Gemeinschaft oder eines Individuums nach eigenen (›freien‹) Vorstellungen und Gesetzen ohne äußeren Zwang. Für die spätere Entwicklung und das biologische Konzept ist der Autonomiebegriff I. Kants entscheidend. Für Kant und in seiner Nachfolge bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts steht der Autonomiebegriff im Wesentlichen im Kontext einer Philosophie der freien, handelnden Person. ›Autonomie‹ versteht Kant als »oberstes Princip der Sittlichkeit«³⁸⁴; sie bildet in seinen Worten »die Beschaffenheit des Willens, dadurch derselbe ihm selbst (unabhängig von aller Beschaffenheit der Gegenstände des Wollens) ein Gesetz ist. Das Princip der Autonomie ist also: nicht anders zu wählen als so, daß die Maximen seiner Wahl in demselben Wollen zugleich als allgemeines Gesetz mit begriffen seien«.³⁸⁵ Die Autonomie des Willens verweist bei Kant also auf den kategorischen Imperativ der Ethik und die Forderung der Bestimmung des Handelns nach selbstgegebenen, verallgemeinerbaren Gesetzen. Diese Autonomie des Willens steht bei Kant im Gegensatz

zu seiner *Heteronomie*, die ihm durch fremde Interessen oder reine Naturdetermination auferlegt wird. Weil sie Ausdruck des höchsten Prinzips der Sittlichkeit ist, ist die Autonomie für Kant gleichzeitig »der Grund der Würde der menschlichen und jeder vernünftigen Natur.«³⁸⁶ Auch den Ausdruck *Selbstbestimmung* verwendet Kant (wenn auch selten) im Sinne einer zentralen Fähigkeit des »Willens«: »Der Wille wird als ein Vermögen gedacht, der Vorstellung gewisser Gesetze gemäß sich selbst zum Handeln zu bestimmen.«³⁸⁷ Dieses Vermögen ist nach Kant allein »in vernünftigen Wesen anzutreffen« – mehr noch: die Vernünftigkeit von Lebewesen ist wesentlich durch dieses Vermögen definiert.

Auch bei den unmittelbaren Nachfolgern Kants in der Philosophie des Deutschen Idealismus bleibt ›Autonomie‹ im Wesentlichen ein auf die Vermögen vernünftiger Wesen beschränkter Begriff. Er wird nicht in die Philosophie des Organischen integriert. Diese Integration erfolgt erst Mitte des 19. Jahrhunderts.

Biologisches Konzept seit Mitte des 19. Jh.

In der Mitte des 19. Jahrhunderts wird im biologischen Kontext unter der Autonomie der Lebewesen ihre Eigenschaft verstanden, sich nach eigenen Gesetzen zu verhalten und sich damit weitgehend unabhängig von den Bedingungen der Umwelt machen zu können (↑Selbstorganisation/Selbst). Auch Teile eines Organismus können als autonom gelten, wenn sie unabhängig von anderen Teilen gedeihen oder ihre Wirkung entfalten. R. Virchow bezieht 1856 die »Autonomie« der morphologischen Untereinheiten eines Organismus, also seiner Gewebe und Zellen, auf ihre Selbständigkeit gegenüber anderen Teilen.³⁸⁸ So wird auch das selbständige Wachstum und die selbständige Reproduktion von Trieben einer Pflanze als deren ›Autonomie‹ bezeichnet. Der Pflanzenphysiologe W. Pfeffer spricht 1875 auch von den »autonomen Bewegungen« bei Blattorganen.³⁸⁹ H. Macmillan begründet 1871 seine Rede von der Autonomie der Teile einer Pflanze im Anschluss an die Vorstellung einer Pflanze als eines Aggregats von ↑Individuen: »each branch is a little plant in itself [...] having its own autonomy, – feeding, growing, and propagating as an individual.«³⁹⁰ Auch der Physiologe C. Bernard spricht vor dem Hintergrund der Selbständigkeit der Teile 1878 von der Autonomie der anatomischen »Elemente«, die jeweils ein eigenes Leben führen würden (›le principe d'autonomie des éléments anatomiques«).³⁹¹ Schließlich wird das unabhängig von Bewusstseinsprozessen arbeitende vegetative Nervensystem des Menschen seit Ende

des 19. Jahrhunderts auch »autonomes Nervensystem« genannt (Langley 1898-99; ↑Empfindung).

»Selbst-« und »Eigengesetzlichkeit« des Lebens

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird die Besonderheit biologische Phänomene dadurch zum Ausdruck gebracht, dass jedem Organismus eigene Gesetze zugeschrieben werden. Verwendet werden dafür die Ausdrücke *Selbstgesetzlichkeit* (Bayrthoffer 1838: »Es kommt [...] darauf an, das selbstbewußte Ich in dem Organismus seines ursprünglichen Thuns, ja Selbsterzeugens, Fürsichselbsterwerdens, also in seiner ursprünglichen Selbstgesetzlichkeit, zu erfassen«³⁹²) und *Eigengesetzlichkeit* (Richter 1845: »die lebendige Eigengesetzlichkeit des Organismus«³⁹³; ders. 1850: »Eigengesetzlichkeit gewisser Krankheitsprozesse«³⁹⁴).

Eine besondere methodologische und wissenschaftssystematische Bedeutung erhalten diese Begriffe zu Beginn des 20. Jahrhunderts in der Philosophie des Organischen H. Drieschs. Driesch bindet die Selbständigkeit der Biologie als Wissenschaft an Phänomene *vitalistischer Eigengesetzlichkeit*³⁹⁵, *Selbstgesetzlichkeit der Lebensgeschehnisse*³⁹⁶ und *Autonomie der Lebensvorgänge*³⁹⁷ gegenüber rein physikalisch bestimmten Prozessen. Im Anschluss an Driesch spricht 1905 auch J. Reinke von der *Eigengesetzlichkeit des Lebens*.³⁹⁸ Es besteht nach Driesch insbesondere eine »Autonomie der Formbildung«, insofern die Organismen »eigenen Gesetzen unterworfen« seien. Als Grund für die Autonomie des Lebens nimmt Driesch einen speziellen Naturfaktor an, den er *Entelechie* nennt (↑Entwicklung; Vitalismus).³⁹⁹ Bei Driesch ist der regulationstheoretische Begriff der Autonomie eng mit dem wissenschaftstheoretischen verbunden, dem zufolge die Biologie insgesamt eine von der Physik methodologisch unterschiedene Wissenschaft ist.⁴⁰⁰ – Vor Driesch wird der Ausdruck ›Selbstgesetzlichkeit‹ zwar bereits verwendet, er ist aber fest in einem moralphilosophischen Kontext verankert (Schwarz 1901: »die Autonomie (Selbstgesetzlichkeit) des sittlichen Willens«⁴⁰¹). Nach Driesch ist er dagegen zu einem viel diskutierten naturphilosophischen Konzept geworden (Cysarz 1921: »Selbstgesetzlichkeit der lebendigen Materie«⁴⁰²).

Autonomie als Innendetermination

Ein in der Theorie der Biologie verbreitetes Verständnis von Autonomie interpretiert sie als Determination der Aktivitäten eines Systems durch innere Faktoren. Aufgrund einer solchen Determination werden Organismen vielfach auch als *Akteure* verstanden. Für

R. Harré (1977) kann ein Wesen umso eher als ein Akteur gelten, je mehr in der Erklärung seines Verhaltens auf »intrinsische Bedingungen« als Initiatoren des Verhaltens verwiesen wird; je stärker im Rahmen von Erklärungen dagegen die extrinsischen Bedingungen eine Rolle spielen, desto eher sei es ein passives, bloß reagierendes Ding.⁴⁰³

In den 1970er Jahren verbreitet sich die Rede von der »Autonomie« der Organismen insbesondere im Anschluss an die Theorien der Autopoiese (↑Selbstorganisation) und F. Varelas theoretisches Werk über die Prinzipien biologischer Autonomie (»Principles of Biological Autonomy«, 1979). In diesem Kontext hängt die »Autonomie« der Organismen unmittelbar mit ihrer Selbstorganisation zusammen: Ihre Eigenschaften und Aktivitäten ergeben sich aus der wechselseitigen Bezogenheit ihrer Komponenten, sie determinieren sich gegenseitig und sind nicht ein Produkt der Einwirkung äußerer Kräfte.

Als wesentliches Element der Autonomie der Organismen kann also ihre relative Unabhängigkeit von der Umwelt gelten, die über Regulationssysteme erzielt wird.⁴⁰⁴ Ein Organismus ist insofern autonom, als seine internen Prozesse nicht von Ereignissen der Umwelt, sondern durch körpereigene Kontrollmechanismen gesteuert werden. Daneben kann auch die Selbsterzeugung des Organismus durch Selbstorganisation als eine Form der Autonomie beschrieben werden. Neben der konstruktiven Seite der Autonomie (in der Selbsterzeugung) und der regulatorischen Seite (in der Selbsterhaltung) gilt schließlich die energetisch-thermodynamische Seite in der Fähigkeit, Arbeit zu leisten, als dritter Aspekt der organischen Autonomie.⁴⁰⁵

Autonomie und Freiheit

Neben seiner Anwendung in der Analyse oder sogar Definition des Lebensbegriffs⁴⁰⁶ (↑Leben) spielt das Konzept der Autonomie weiterhin eine wichtige Rolle in den Diskussionen der Philosophie des Geistes. Neben der biologischen Autonomie besteht also auch noch eine andere, die mentale (die der Tradition gemäß eigentliche). Sie zeigt sich in der Freiheit des Geistes von den Gesetzen des Biologischen: in den unabhängig von den funktionalen Bezügen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehenden, in kultureller Eigendynamik gesetzten Ziele, und in der Freiheit des Geistes von den Zwängen der Materie: in den Produkten der Imagination und Phantasie.

Eine intensiv geführte Debatte dreht sich um die Begründung der Willensfreiheit des Menschen und anderer Wesen unter dem Vorzeichen der Autonomie. Als geeignet erscheint der Begriff der Autonomie für

diese Aufgabe, weil über ihn die zwei Seiten der Freiheit einer Handlung zum Ausdruck gebracht werden können: auf der einen Seite die weitgehende Unabhängigkeit der Handlung von äußeren Determinationen (Autonomie als Befreiung von externem Zwang) und auf der anderen Seite die Selbstbestimmung der Handlung, d.h. die Urheberschaft der Handlung und ihre Zurechenbarkeit zu dem handelnden Wesen (Autonomie als Selbstgesetzgebung). Die Freiheit drückt sich also nicht in einer Ursachelosigkeit oder Indeterminiertheit aus, sondern in einer Determiniertheit durch interne Eigenschaften eines Systems. Willens- und Handlungsfreiheit und Determination gelten im Rahmen dieser Standpunkte als miteinander vereinbar (*Kompatibilismus*). Freiheit ist danach die Fähigkeit zur Selbstbestimmung aufgrund personaler Eigenschaften. Die Form der Freiheit, die auf zentralen Persönlichkeitsmerkmalen beruht und die damit den authentischen Charakter von Wahlentscheidungen ermöglicht, ist auf verschiedene Begriffe gebracht worden: H. Walter spricht 1999 von der *natürlichen Autonomie*⁴⁰⁷ und M. Pauen führt 2001 das Konzept der *personalen Freiheit*⁴⁰⁸ ein.

In der Linie dieser Argumentation liegt eine weitgehende Trennung der Konzepte von Autonomie und Freiheit auf der einen Seite und von Willen und ↑Bewusstsein auf der anderen Seite: Frei und autonom ist jeder Organismus, insofern er sich durch Mechanismen der Regulation von der Determination durch die Umwelt emanzipiert hat – damit verfügt er aber noch nicht notwendig über einen Willen oder ein Bewusstsein. Daher sind auch die auf den Neurophysiologen B. Libet zurückgehenden Experimente, die auf neuronaler Ebene die Determination einer Handlung nachweisen, bevor sich die handelnde Person dessen bewusst ist (↑Bewusstsein), keine Widerlegung der Freiheit im Sinne der Selbstbestimmung der Handlung. Denn die Handlung bleibt weiterhin durch interne Prozesse des neuronalen Systems determiniert: Es kann danach also eine unbewusste Freiheit geben. Neuronale Prozesse können einer Person auch dann zugeschrieben werden, wenn diese nicht ins Bewusstsein gelangen; in den Libet-Experimenten ist also auch das Vorliegen des Bereitschaftspotenzials als Teil eines persönlichen Entscheidungsprozesses zu werten, für den die Unterscheidung von Gehirn und Person keinen Sinn macht.⁴⁰⁹

Auch Tieren könnte in der Folge solcher Überlegungen »Freiheit« zugeschrieben werden, insofern ihr Verhalten Ausdruck individueller Eigenart ist und nicht durch die äußeren Bedingungen einer Situation determiniert wird, sondern einem »eigenen Gesetz« folgt, wie es manchmal heißt. Diskutiert wird die

Freiheit im Sinne einer »initialen Aktivität«, über die Informationen über die Umwelt und die Relation des Organismus zur Umwelt eingeholt werden, bereits bei der Fruchtfliege *Drosophila*.⁴¹⁰ V. Gerhardt konstatiert 2007 darüber hinaus eine »Freiheit der Natur« in der Entstehung der großen Vielfalt biologischer Arten, weil sich hier zeige, wie die Natur »in der Korrespondenz zu spezifischen Umweltbedingungen ganz unterschiedlich reagieren konnte«.⁴¹¹

Kritisch kann gegen ein solches Verständnis allerdings eingewandt werden, dass es zu einem unangemessen weiten Begriff von Freiheit führen würde, wenn jede Form der internen Determination als Freiheit interpretiert würde. Vielfach wird daher dafür argumentiert, die Verbindung zwischen Freiheit und Bewusstsein zu verteidigen (gemäß B. Waldes Maxime »Determinierung durch unbewusste Faktoren [...] schließt Freiheit aus«⁴¹²). Frei ist eine Handlung danach erst, wenn sie vor dem Hintergrund von Gründen und alternativen Möglichkeiten beurteilt und abgewogen wurde, wenn also eine kritische Distanz und normative Bewertung gegenüber den eigenen Handlungsimpulsen vorliegt.⁴¹³ Die so verstandene besondere Freiheit eines rationalen Agenten schließt ein solches Vermögen zur Reflexion ein; er beurteilt und bewertet die gesetzten Ziele in einem sprachlich organisierten »Raum von Gründen« (W. Sellars; ↑Bewusstsein).

Das Kernkonzept der Autonomie oder Freiheit ist also weiterhin in der Regel auf Bewusstsein und sprachliche Rechtfertigung bezogen. Als »frei« können nach A. Beckermann diejenigen neuronalen Prozesse bestimmt werden, die »zugleich Prozesse des Überlegens sind, die für Gründe und Argumente sensitiv sind«.⁴¹⁴ Dass aber auch die Komponente der Sprache in diesem Zusammenhang problematisch ist, zeigen Versuche mit Personen, deren beiden Hirnhemisphären getrennt sind (»split brain-Patienten«): Wenn einer solchen Person ein Befehl an die nicht sprachdominante Hirnhälfte (in der Regel die rechte) gegeben wird, indem der Befehl für die Versuchsperson nur über das mit dieser Hemisphäre verbundene (linke) Gesichtsfeld einsichtig ist und die Person nach Ausführung des Befehls nach den Gründen dazu befragt wird, liefert sie eine sprachliche Rationalisierung, die nicht auf den Befehl, sondern andere Gründe verweist (»Konfabulation«).⁴¹⁵ Der über die bewusste sprachliche Rechtfertigung gegebene Grund für das Handeln stimmt also nicht mit der neuronal in dem Gehirn des Patienten vorliegenden primären Ursache (der Verarbeitung des Befehls) überein: Die sprachliche Rechtfertigung suggeriert in diesem Fall eine Autonomie, wo eigentlich eine

Heteronomie (durch den Befehl) vorliegt (»verbales Überschatten«). Sprachliche Rechtfertigung einer Handlung und das Bewusstsein von Freiheit ist also nicht in allen Fällen ein korrekter Hinweis auf die Autonomie dieser Handlung.

E. Jünger: das Verschwinden der Freiheit

Insofern in der Freiheit ein Spielraum für Optionen des Handelns gegeben ist, damit auch für Fehler und Irrtümer, kann sie vor dem Hintergrund einer perfekt geordneten, funktionalen Welt verstanden werden als Ausdruck einer Unvollkommenheit und als bloße Zwischenstation in einer umfassenden Entwicklung der Perfektionierung, die darauf gerichtet ist, die Freiheit in der Entwicklung der Kultur ebenso zu minimieren wie in der Entwicklung der Natur. Bei E. Jünger heißt es in diesem Sinne 1960: »Die Eigenart des Menschen liegt in der Willensfreiheit, das heißt: im Unvollkommenen. Sie liegt in der Möglichkeit, schuldig zu werden, Irrtümer zu begehen. Die Perfektion dagegen macht die Freiheit überflüssig; die rationale Ordnung gewinnt die Schärfe des Instinkts. Auf solche Vereinfachung strebt offensichtlich eine der großen Tendenzen des Weltplans zu. Wir können das aus der Natur wie aus einem Bilderbuch ablesen.«⁴¹⁶ Für Jünger manifestiert sich darin das allgemeine Prinzip der Ablösung der Freiheit des *Organismus* durch die Herrschaft der *Organisation*.⁴¹⁷

Nachweise

- 1 Earl of Essex (1672). Essex Papers (ed. O. Airy 1890): I, 27 (nach OED).
- 2 Towerson, G. (1676). An Explanation of the Decalogue or Ten Commandments: 501 (nach OED).
- 3 Hooke, R. (1665). Micrographia: 173.
- 4 Schmidt, G. (1803). Einige Worte über den Seelenreiz und eine neue Behandlungsart des Wahnsinns: 17.
- 5 Osthoff, H.C.A. (1806). Rhapsodien aus der Lehre von der assimilativen Funktion des Organischen: 248.
- 6 Abercrombie, J. (1828). Pathological and Practical Researches on Diseases of the Stomach, the Intestinal Canal, the Liver and other Viscera of the Abdomen (dt. Pathologische und praktische Untersuchungen ueber die Krankheiten des Magens, des Darmkanals, der Leber und anderer Organe des Unterleibes, übers. v. G. von dem Busch, Bremen 1830): 410.
- 7 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. I, Leipzig 1885, 139-220): 204.
- 8 Harvey, W. (1649). Exercitatio altera ad J. Riolanum (Opera omnia, London 1766, 109-141): 137; vgl. Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens: 88.
- 9 Harvey, W. (1651). Exercitationes de generatione ani-

- malium (Opera omnia, London 1766, 159-540): 391; vgl. Fuchs (1992): 88.
- 10** 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: 215; vgl. Cheung, T. (2008). *Res vivens*. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 28.
- 11** Glisson, F. (1677). *Tractatus de ventriculo et intestinis*: 147 (VII, 1); vgl. Singer, A. (1937). Der Begriff der Irritabilität bei Glisson und Haller: 12; vgl. auch Boyle, R. (1685). *A Free Inquiry into the Vulgarly Receiv'd Notion of Nature* (Works, vol. 2, London 1725): 146.
- 12** Gardiner, R. (1655). *Englands Grievance Discovered: To Rdr. Aiv* (nach OED).
- 13** Cudworth, R. (1678). *The True Intellectual System of the Universe*: 383 (nach OED).
- 14** Savery, T. (1702). *The Miner's Friend or, an Engine to Raise Water by Fire*: 15 (nach OED).
- 15** Harris, J. (1704). *Regulator*. In: *Lexicon technicum*.
- 16** Harvey (1651; in *Opera*, Leyden 1737): 201; nach Fuchs (1992): 88.
- 17** Hooke, R. (1665). *Micrographia*: 122.
- 18** Wilson, A. (1780). *Rational Advice to the Military when Exposed to the Inclemency of Hot Climates and Seasons*: 22.
- 19** Jefferson, T. (1787). *Notes on the State of Virginia*: 231.
- 20** Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). *Premier mémoire sur la respiration des animaux* (Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, Paris 1862, 688-703): 700; dies. (1790). *Premier mémoire sur la transpiration des animaux* (Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, Paris 1862, 704-714): 713.
- 21** Seguin & Lavoisier (1789): 700; vgl. Pauley, G. & Grüner, A. (1992). *Regulation*. *Hist. Wb. Philos.* 8, 490-495: 491.
- 22** Krünitz, J.G. (1812). *Regulator*. In: *Ökonomisch-technische Encyclopädie*, Bd. 121, 654-655.
- 23** Borgnis, J.-A. (1823). *Régulateur*. In: *Dictionnaire de Mécanique*, Bd. 11.
- 24** Vgl. Mayr, O. (1969). *Zur Frühgeschichte technischer Regelungen*.
- 25** Hippokrates, *Regime*: 1. Buch (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 462-525): 486; vgl. Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*: 17.
- 26** Hippokrates, *Epidemien*: 6. Buch, Abschn. 5 (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. V): 315; vgl. Adolph, E.F. (1961). *Early concepts of physiological regulations*. *Physiol. Rev.* 41, 737-770: 740.
- 27** Aristoteles, *De an.* 416a.
- 28** a.a.O.: 408a30-33.
- 29** Vgl. Tracy, T. (1979). *The soul as boatsman of the body: Presocratics to Descartes*. *Diotima* 7, 195-199; ders. (1982). *The soul/boatsman analogy in Aristotle's De anima*. *Class. Philol.* 77, 97-112.
- 30** Aristoteles, *De an.* 413a8-9.
- 31** Vgl. Bos, A.P. (2003). *The Soul and its Instrumental Body. A Reinterpretation of Aristotle's Philosophy of Living Nature*: 123f.
- 32** Plotin, *Enneaden IV*, 3, 21.
- 33** Ficino, M. (1482). *Theologia platonica de immortalitate animarum* (Paris 1559): 162 (Buch XV, Kap. V); vgl. Bonenke, M. (2005). *Körper, Spiritus, Geist. Psychologie vor Descartes*: 39; Cheung, T. (2008). *Res vivens*: 45f.
- 34** Descartes, R. (1641). *Meditationes de prima philosophia* (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 81 (6. Meditation); vgl. Bonenke (2005): 237.
- 35** Vgl. Adolph (1961): 744; Guérout, M. (1965). *Animaux-machines et cybernétique* (In: *Etudes sur Descartes, Spinoza, Malebranche et Leibniz*, Hildesheim 1970, 33-40); Hammacher, K. (1984/96). *Einleitung*. In: ders. (Hg.). *René Descartes, Die Leidenschaften der Seele*, XV-XCVIII.
- 36** Hammacher (1984/96): XXXVI.
- 37** Vgl. z.B. Descartes, R. (1637). *Discours de la méthode* (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 56.
- 38** Descartes (1641): 88 (VI, 22).
- 39** Descartes, R. (1632). *Traité de l'homme* (Œuvres, Bd. XI, 119-202): 134f.; Fig. 3.
- 40** Vgl. Des Chene, D. (2001). *Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes*: 24f.
- 41** Harvey, W. (1628). *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus* (London 1660): 59.
- 42** a.a.O.: 116.
- 43** a.a.O.: 117.
- 44** Harvey, W. (1628). *De motu locali animalium* (Cambridge 1959): 108; vgl. Fuchs, T. (1992). *Die Mechanisierung des Herzens*: 82.
- 45** Helmont, J.B. van (1648). *Pylorus rector*: §22, in: *Ortus medicinae*; vgl. Pagel, W. (1944). *The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont's Science and Medicine*: 36ff.
- 46** Helmont, J.B. van (1683). *Aufgang der Arzney-Kunst* (Übers. v. *Ortus medicinae*): 40ff.; vgl. Ballauff, T. (1954). *Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie*, Bd. I: 195.
- 47** Vgl. Cheung, T. (2005). *Das Problem organischer »Regulation« in Kosmologien der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts*: Henry More, Ralph Cudworth, John Ray und Nehemiah Grew. *Manuskript* (Dez. 2005).
- 48** More, H. (1659). *The Immortality of the Soul* (Dordrecht 1987): 254 (Buch III, Kap. XII, 1); 134f. (Buch II, Kap. X, 2); vgl. Hüttemann, A. (2001). *Über den Zusammenhang zwischen plastic nature, spirit of nature and dem Naturgesetzbegriff bei Cudworth und More*. In: ders. (Hg.). *Kausalität und Naturgesetz in der Frühen Neuzeit*, 139-153.
- 49** Cudworth, R. (1678). *The True Intellectual System of the Universe*, 3 vols. (1845, Bristol 1995): I, 235; vgl. Cheung (2005).
- 50** Cudworth (1678): I, 252f.
- 51** a.a.O.: 219, 226, 252.
- 52** Ray, J. (1691). *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*: 76.
- 53** Glisson, F. (1677). *Tractatus de ventriculo et intestinis*: 147 (VII, 1); vgl. Singer, A. (1937). *Der Begriff der Irritabilität bei Glisson und Haller*: 12.
- 54** Moss, L. [2010]. *Is the philosophy of mechanism philosophy enough?* [Manuskript]
- 55** Rothschild, K.E. (1972). *Historische Wurzeln der Vorstellung einer selbständigen informationsgesteuerten biologischen Regelung*. *Nova Acta Leopold.* 37, 91-106.

- 56 a.a.O.: 93.
- 57 Vgl. Lambrecht, M. (1985). Georg Ernst Stahl als Vorläufer des biologischen Regulierungsprinzips. In: Kaiser, W. & Völker, A. (Hg.). *Georg Ernst Stahl (1659-1734). Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, 193-195.
- 58 Scaliger, J.C. (1557). *Exotericae exercitationes*; vgl. Ceglia, F.P. de (2006). Soul power: Georg Ernst Stahl and the debate on generation. In: Smith, J.E.H. (ed.). *The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy*, 262-284: 266f.
- 59 Bordeu, T. (1775). *Recherches sur les maladies chroniques* (in: *Œuvres complètes*, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 802; vgl. 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: 506.
- 60 Bordeu (1775): 805.
- 61 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (*Œuvres de Lavoisier*, Bd. 2, Paris 1862, 688-703): 700; dies. (1790). Premier mémoire sur la transpiration des animaux (*Œuvres de Lavoisier*, Bd. 2, Paris 1862, 704-714): 713.
- 62 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 93.
- 63 Tetens, J.N. (1777). *Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwicklung*, Bd. 1: 256.
- 64 ebd.
- 65 Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertze*, Bd. 1: 83.
- 66 a.a.O.: 64
- 67 a.a.O.: 75.
- 68 Vgl. Mace, C.A. (1935). Mechanical and teleological causation (in: Feigl, H. & Sellars, W. (eds.) (1949). *Readings in Philosophical Analysis*, 534-539): 538.
- 69 Bichat, X. (1800). *Recherches physiologiques sur la vie et la mort* (Genf 1962): 43.
- 70 Lamarck (1809): I, 91f.; vgl. Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*: 600f.
- 71 Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 201.
- 72 Herbart, J.F. (1813). *Lehrbuch zur Einleitung in die Philosophie* (in: Kehrbach, K. & Flügel, O. (Hg.) (1891). *Sämtliche Werke*, Bd. 4, Aalen 1964, 1-294): 215.
- 73 Lotze, H. (1842). *Leben. Lebenskraft* (Kleine Schriften, Bd. I, Leipzig 1885, 139-220): 204.
- 74 a.a.O.: 205.
- 75 Lotze, H. (1853). *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen* von Eduard Pflüger. *Götting. gelehr. Anz.* 1853 (174.-177. St.), 1737-1776: 1743.
- 76 a.a.O.: 1751f.
- 77 a.a.O.: 1753.
- 78 Klaus, G. & Liebscher, H. (1979). *Wörterbuch der Kybernetik*, 2 Bde.: II, 663.
- 79 Paula Gruithuisen, F. v. (1812). *Beyträge zur Physiognosie und Eautognosie*: 270; vgl. ders. (1810). *Anthropologie oder von der Natur des menschlichen Lebens und Denkens*: 235; Anonymus (1805). *Vorwort*. In: J.J. Engel's *Schriften*, Bd. 9, i-x: viii; Engel, J.J. (1800). *Versuch über das Licht*: 13.
- 80 Sherrington, C.S. (1906). *The Integrative Action of the Nervous System*: 130; 349.
- 81 Flourens, M.J.P. (1823). *Recherches sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés*. *Arch. gen. Med.* 2, 321-370: 348.
- 82 Cuvier, G. (1805). *Leçons d'anatomie comparée*, Bd. 1: 60.
- 83 a.a.O.: 15; ders. (1828). *Histoire des progrès des sciences naturelles depuis 1789 jusqu'à ce jour*, Bd. 3: 480.
- 84 Bernard, C. (1855). *Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine*, 2 Bde.: I, 233.
- 85 Hering, E. (1868). *Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus*. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl.* 57, II, 672-677; Breuer, H. (1868). *Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus*. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl.* 58, II, 909-954.
- 86 Cyon, E. & Ludwig, C. (1867). *Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen der Blutgefäße*. *Arb. Physiol. Anst. Leipzig*, 128-149.
- 87 Fredericq, L. (1885). *Influence du milieu ambiant sur la composition du sang des animaux aquatiques*. *Arch. zool. expér. gén.* 3, XXXIV-XXXVIII.
- 88 Pflüger, F.F. (1877). *Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur*: 76.
- 89 Sommerhoff, G. (1950). *Analytical Biology*: 54f.
- 90 Schmidt, H. (1941). *Regelungstechnik. Die technische Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung* (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 3-34): 10.
- 91 Smith, S. (1914). *Regulation in behavior*. *Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods* 11, 320-326: 320.
- 92 Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 113.
- 93 Bernard, C. (1867). *Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France*: 48; vgl. Grmek, M.D. (1967). *Évolution des conceptions de Claude Bernard sur le milieu intérieur*. In: Wolff, E. et al., *Philosophie et méthodologie scientifique de Claude Bernard*, 117-150: 138.
- 94 Virchow, R. (1856). *Alter und neuer Vitalismus*. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 9, 3-55: 49.
- 95 Fredericq (1885); zit. u. übers. nach Langley, L.L. (ed.) (1973). *Homeostasis. Origins of the Concept*: 166.
- 96 Roux, W. (1881). *Der Kampf der Theile im Organismus*: 226.
- 97 a.a.O.: 228.
- 98 Roux, W. (1914). *Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen* (=Nova Acta Leopoldina 100).
- 99 Richet, C. (1900). *Dictionnaire de physiologie*, Bd. 4: 121; Übers. in: Langley (ed.) (1973): 171.
- 100 ebd.

- 101** Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 305.
- 102** Lincke, F. (1879). Das mechanische Relais. Zeitschrift des VDI 23, 510-523; 578-615: 589; Penzlin, H. (1998). Die vergleichende Tierphysiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 461-498: 497.
- 103** Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 114.
- 104** Perry, R.B. (1926). General Theory of Value. Its Meaning and Basic Principles Construed in Terms of Interest (Cambridge, Mass. 1967): 169.
- 105** Schmidt, H. (1941). Denkschrift zur Gründung eines Instituts für Regelungstechnik (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 2, 1961, Beiheft, 3-14): 7.
- 106** Schmidt, H. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 60.
- 107** a.a.O.: 61.
- 108** Vgl. die Beiträge auf der Tagung »Regulation. Historical and Current Themes in Theoretical Biology. Part I« vom 10.-12.6.2004 in Berlin (organisiert von P. Hammerstein, H.-J. Rheinberger & M. Laubichler).
- 109** Nachweise für Tab. 236: Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen: 92; Reinke, J. (1911). Einleitung in die theoretische Biologie: 114f. [noch nicht in der 1. Aufl. 1901!]; Schmidt, H. (1912). Wörterbuch der Biologie: 440; Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 19; Krebs, H. (1959). Rate-limiting factors in cell respiration. In: Wolstenholme, G.E.W. & O'Connor, C.M. (eds.). Regulation of Cell Metabolism, 1-10: 2; Anonymus (1967). Regulation. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.) (1967). Brockhaus ABC Biologie, 690-691: 690; Murdoch, W.W. (1970). Population regulation and population inertia. Ecology 51, 497-502: 498; Wilson, E.O. (1975). Sociobiology. The New Synthesis: 11; Brockhaus. Enzyklopädie in 30 Bänden, 21. Aufl. 2006, Bd. 22: 707.
- 110** Sombart, W. (1925/27). Die Ordnung des Wirtschaftslebens: 2.
- 111** Weber, M. (1922). Wirtschaft und Gesellschaft. Grundriss der verstehenden Soziologie (Tübingen 1972): 28.
- 112** Powers, W.T. (1973). Behavior: The Control of Perception.
- 113** Slobodkin, L.B. (1961). Growth and Regulation of Animal Populations; Slobodkin, L.B., Smith, F.E. & Hairston, N.G. (1967). Regulation in terrestrial ecosystems, and the implicit balance of nature. Amer. Nat. 101, 109-124.
- 114** Elton, C. (1930). Animal Ecology and Evolution.
- 115** Gause, G.F. (1936). The principles of bioecology. Quart. Rev. Biol. 11, 320-336: 321; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 710.
- 116** Nicholson, A.J. (1937). The role of competition in determining animal populations. Journal of the Council of Scientific and Industrial Research (Australia) 10, 101-106; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 119.
- 117** Bergmann, C. (1847). Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien 1, 595-708: 613; vgl. Coleman, W. (1979). Bergmann's rule. Animal heat as a biological phenomenon. Stud. Hist. Biol. 3, 67-88.
- 118** Höber, R. (1902). Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe: 26.
- 119** Stocker, O. (1956). Einführung. Pflanze und Wasser. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3, 1-9.
- 120** Walter, H. (1931). Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung: 9.
- 121** Stocker, O. & Holdheide, W. (1937). Die Assimilation Helgoländer Gezeitalgen während der Ebbezeit. Z. Bot. 32, 1-59: 46.
- 122** Lillie, F.R. (1927). The gene and the ontogenetic process. Science 66, 361-368: 365.
- 123** Vgl. Jacob, F. & Monod, J. (1961). On the regulation of gene activity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 193-211: 193; dies. (1961). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. J. Mol. Biol. 3, 318-356.
- 124** Perrault, C. (1680). Essais de physique ou recueil de plusieurs traités touchant les choses naturelles, Bd. 3: 80; vgl. Grmek, M.D. (1970). La notion de fibre vivante chez les médecins de l'école iatrophysique. Clio Medica 5, 297-318: 310; vgl. ders. (1990). La première révolution biologique. Réflexions sur la physiologie: 181.
- 125** Sečenov, I.M. (1863). Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks im Gehirn des Frosches (Selected Works, Moskau 1935, 153-176): 153; vgl. ders. (1868). Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches (Selected Works, Moskau 1935, 177-211).
- 126** Brunton, L. (1883). On the nature of inhibition, and the action of drugs upon it. Nature 27, 415-422; 436-439; 467-468; 485-487: 419.
- 127** Monod, J. & Jacob, F. (1961). Teleonomic mechanism in cellular metabolism, growth, and differentiation. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 389-401: 391; vgl. Monod, J., Changeux, J.-P. & Jacob, F. (1963). Allosteric proteins and cellular control systems. J. Mol. Biol. 6, 306-329.
- 128** 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: 1284.
- 129** Jacob, F., Ullman, A. & Monod, J. (1964). Le promoteur, élément génétique nécessaire à l'expression d'un opéron. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 258, 3125-3128: 3128.
- 130** Jacob, F., Perrin, D., Sanchez, C. & Monod, J. (1960). L'opéron: groupe de gènes à expression coordonné par un opérateur. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 250, 1727-1729: 1729.
- 131** Vogel, H.J. (1957). Repression and induction as control mechanisms of enzyme biogenesis: the "adaptive" formation of acetyl ornithinase. In: McElroy, W.D. & Glass, B. (eds.). A Symposium on the Chemical Basis of Heredity, 276-289: 286.
- 132** Schmidt, H. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 61.

- 133** Wagner, R. (1961). Rückkoppelung und Regelung: ein Urprinzip des Lebenden. *Naturwiss.* 48, 235-246: 242; vgl. auch Richter, F. (1965). Einige Bemerkungen zu den Kategorien Teil und Ganzes. *Deutsch. Z. Philos.* 13, 1213-1225: 1217.
- 134** Cube, F. von (1968). Kybernetik als Technik des Lebendigen. *Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft* 9, 89-91: 89
- 135** Cube, F. von (1970). Technik des Lebendigen. *Sinn und Zukunft der Kybernetik*: 24.
- 136** von Cube (1968): 90.
- 137** ebd.
- 138** Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. *Grundlagen der Ethologie*: 178.
- 139** Wandschneider, D. (1988). Kants Problem der Realisierungsbedingungen organischer Zweckmäßigkeit und seine systemtheoretische Auflösung. *Z. allg. Wissenschaftstheor.* 19, 86-102.
- 140** Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie (Phil. Diss., Univ. Tübingen): 193.
- 141** Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 144ff.
- 142** Prigogine, I. (1947). Étude thermodynamique des phénomènes irréversibles; vgl. Nicolis, G. & Prigogine, I. (1987). Die Erforschung des Komplexen. Auf dem Weg zu einem neuen Verständnis der Naturwissenschaften: 56.
- 143** Ortoleva, P., Merino, E., Moore, C. & Chadam, J. (1987). Geochemical self-organization, I: reaction-transport feedbacks and modeling approach. *Amer. J. Sci.* 287, 979-1007: 991.
- 144** Vgl. Kuroda, P.K. (1983). The Oklo phenomenon. *Naturwiss.* 70, 536-539; Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). *The Major Transitions in Evolution* (dt. *Evolution. Prozesse, Mechanismen, Modelle*, Heidelberg 1996): 17f.
- 145** Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 68.
- 146** Niemeyer, G. (1977). Kybernetische System- und Modelltheorie: 32.
- 147** Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. *Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation*: 99.
- 148** Vgl. Faber, R.J. (1986). *Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things*: 72f.
- 149** Brockhaus. *Enzyklopädie in 30 Bänden*, 21. Aufl. 2006, Bd. 22: 707.
- 150** Ashby, W.R. (1956). *An Introduction to Cybernetics*: 197.
- 151** a.a.O.: 207.
- 152** Wißt, H.-J. (1981). Darstellung und Beurteilung der Systemtheorie im Rahmen der Wissenschaftslehre: 234.
- 153** Sommerhoff, G. (1950). *Analytical Biology*: 86.
- 154** Woodfield, A. (1976). Teleology: 72; vgl. auch Collins, A.W. (1978). Teleological reasoning. *J. Philos.* 75, 540-550: 54,
- 155** MacKay, D.M. (1962). The use of behavioural language to refer to mechanical processes. *Brit. J. Philos. Sci.* 13, 89-103: 93.
- 156** Churchman, C.W. & Ackoff, R.L. (1950). Purposive behavior and cybernetics. *Social Forces* 29, 32-39 (in: Buckley, W. (ed.). *Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook*, Chicago 1968, 243-249): 245; vgl. auch Wimsatt, W.C. (1971). Some problems with the concept of "feedback". *Bost. Stud. Philos. Sci.* 8, 241-256: 252.
- 157** Keil, G. (1993). Kritik des Naturalismus: 158; vgl. 321; vgl. auch Spaemann, R. (1978). *Naturteleologie und Handlung*. *Z. philos. Forsch.* 32, 481-493: 489.
- 158** Vgl. Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 151.
- 159** Faber, R.J. (1986). *Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things*: 75.
- 160** Helm, E. (1970). Ganzheit als naturphilosophisches Problem. *Philos. Nat.* 12, 297-344: 310f.; Düll, R. (1994). Zur Regulation der „Harmonia“. Der Regelkreis als Modell ganzheitlicher Organisation unter dem Aspekt des Bewußtseins: 91.
- 161** Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. *Regelungstechnik* 2, 177-181: 180.
- 162** Litt, T. (1919/24). Individuum und Gemeinschaft: 68; vgl. 61.
- 163** Kiehn, L. (1932). Goethes Begriff der Bildung: 204.
- 164** Stüffert, F. (1922). [Rez. Knoll, F. (1921). *Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren*]. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 29, 202-207: 205.
- 165** Weiss, P.A. (1930). *Entwicklungsphysiologie der Tiere*: 130.
- 166** Holst, E. von & Saint-Paul, U. von (1960). Vom Wirkungsgefüge der Triebe. *Naturwiss.* 47, 409-422; Baerends, G.P. (1972). *Moderne Methoden und Ergebnisse der Verhaltensforschung bei Tieren* (= *Rheinisch-Westfälische Akad. Wiss., Vorträge*, Bd. 218): 8.
- 167** Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. *Regelungstech.* 2, 177-181: 180.
- 168** Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 4.
- 169** Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. *Bost. Stud. Philos. Sci.* 84, 43-135: 110.
- 170** a.a.O.: 110f.
- 171** Lotze, H. (1842). *Leben. Lebenskraft* (Kleine Schriften Bd. I, Leipzig 1885, 139-220): 204.
- 172** a.a.O.: 204f.
- 173** O'Neill, R.V. (1976). Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. *Ecology* 57, 1244-1253.
- 174** Häberlin, P. (1957). *Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie*: 24ff.
- 175** Rose, S. (1997). *Lifelines. Biology beyond Determinism* (dt. *Darwins gefährliche Erben*, München 2000): 324; vgl. 184.
- 176** Sommerhoff, G. (1950). *Analytical Biology*; Nagel, E. (1951/61). *Mechanistic explanation and organismic biology* (in: *The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation*, New York 1961, 398-446).
- 177** Schmidt, H. (1941). *Regelungstechnik. Die technische*

- Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 3-34): 9f.; Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. Regelungstechnik 2, 177-181: 180; Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: Kap. 11; 12; Flechtner, H.-J. (1966). Grundbegriffe der Kybernetik: 27ff.; Hassenstein, B. (1966). Kybernetik und biologische Forschung. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 2. Allgemeine Biologie, 629-719: 636f.
- 178** Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. Philos. Sci. 10, 18-24.
- 179** Vgl. Woodfield, A. (1976). Teleology: 186.
- 180** Vgl. Wimsatt, W.C. (1971). Some problems with the concept of "feedback". Bost. Stud. Philos. Sci. 8, 241-256: 245.
- 181** Vgl. DWB X, 2 (1905).
- 182** Herre, O. (1929). Steuerungen. In: Luegers Lexikon der gesamten Technik, Bd. 6, 396-399: 396.
- 183** Vgl. z.B. Francé, R.H. (1926). Harmonie in der Natur: 47.
- 184** Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 150.
- 185** a.a.O.: 152.
- 186** Schmidt (1941): 10.
- 187** Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. Regelungstechnik 2, 177-181: 180.
- 188** Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: Kap. 11-12.
- 189** Perry, R.B. (1917). Purpose as tendency and adaptation. Philos. Rev. 26, 477-495: 491.
- 190** a.a.O.: 484.
- 191** DIN 19226 (Entwurf März 1984); gleichlautend: Deutsches Institut für Normung e.V. (Hg.). (1992). DIN 19226 Teil 1. Regelungs- und Steuerungstechnik. In: DIN Taschenbuch 241. Genormte Begriffe Maschinenbau, 139-146: 144f.
- 192** Flechtner, H.-J. (1966). Grundbegriffe der Kybernetik: 33.
- 193** Vgl. zu diesem Beispiel schon Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 589-610: 602f.
- 194** Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 54f.
- 195** Flechtner (1966): 34.
- 196** Vgl. z.B. Marx, K. & Engels, F. (1845-46). Die Deutsche Ideologie (MEW, Bd. 3): 35; Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20): 261; Dilthey, W. (1883). Einleitung in die Geisteswissenschaften (Gesammelte Schriften, Bd.1, Stuttgart 1979): 62; Simmel, G. (1900/07). Philosophie des Geldes (Frankfurt/M. 1989): 89.
- 197** Schmidt, H. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 61.
- 198** Schweizerischer Elektrotechnischer Verein (1956). Leitsätze »Nomenklatur der Regelungstechnik«. Bull. Schweizer. Elektrotechn. Ver. 47, 372-388: 374.
- 199** Zitiert nach Mayr, O. (1969). Zur Frühgeschichte technischer Regelungen: 13.
- 200** Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 219ff.
- 201** Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. Philos. Sci. 10, 18-24: 24.
- 202** Möller, H.G. (1920). Die Elektronenröhren und ihre technischen Anwendungen: 96 (2. Aufl. 1992: 112); Geißler, E. (1922). Die Kühnsche Schaltung zur Erzeugung hochfrequenter Schwingungen mit Glühkathodenlampen. Jahrbuch der drahtlosen Telegraphie und Telephonie 19, 383-406: 403.
- 203** Vgl. Mayr (1969): 18ff.
- 204** a.a.O.: 57ff.
- 205** Vgl. Henn, V. (1969). Materialien zur Vorgeschichte der Kybernetik. Stud. Gen. 22, 164-190: 167f.
- 206** Maxwell, J.C. (1868). On Governors (Scientific Papers, Vol. II, Cambridge 1890, 105-120).
- 207** Cyon, E. & Ludwig, C. (1867). Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen der Blutgefäße. Arb. Physiol. Anst. Leipzig, 128-149.
- 208** Vgl. Wagner, R. (1961). Zur geschichtlichen Entwicklung der Erkenntnis der biologischen Regelung. Naturwiss. Rundsch. 14, 65-68.
- 209** Köster, G. & Tschermak, A. (1903). Über den Nervus depressor als Reflexnerv der Aorta. Pflügers Archiv 93, 24-38; vgl. Wagner, R. (1961). Rückkoppelung und Regelung: ein Urprinzip des Lebenden. Naturwiss. 48, 235-246.
- 210** Hering, E. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 57, II, 672-677; Breuer, H. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 58, II, 909-954.
- 211** Lincke, F. (1879). Das mechanische Relais Zeitschrift des VDI 23, 510-523; 578-615: 589; vgl. Henn (1969): 180ff.
- 212** Lincke (1879): 603ff.
- 213** Wagner, R. (1932). Arbeitslosigkeit und Deflation im Wirtschaftskörper unter dem Gesichtspunkt biologischer Gesetzmäßigkeit: 19.
- 214** Schmidt, H. (1941). Regelungstechnik. Die technische Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 3-34): 6.
- 215** Wiener, N. (1948). Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine (dt. Kybernetik. Regelung und Nachrichtenübertragung in Lebewesen und Maschine, Reinbek 1968): 46.
- 216** DRP Patent Nr. 291.604 für die »Rückkopplung zur Schwingungserzeugung« vom 23.6.1919; vgl. Meißner, A. (1919). Über Röhrensender. Elektrotechn. Z. 40, H. 7/8, 1-11: 1.
- 217** Küpfmüller, K. (1928). Über die Dynamik der selbsttätigen Verstärkungsregler. Elektr. Nachrichtentechn. 5, 459-467: 460.
- 218** a.a.O.: 462.
- 219** Wagner, R. (1925). Ueber die Zusammenarbeit der

- Antagonisten bei der Willkürbewegung. *Z. Biol.* 83, 59-93; 120-144: 87.
- 220** a.a.O.: 92.
- 221** Gradmann, H. (1963). Die Rückkoppelung als Urprinzip der Lebensvorgänge.
- 222** Cube, F. von (1968). Kybernetik als Technik des Lebendigen. *Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft* 9, 89-91.
- 223** Gradmann (1963): 115.
- 224** Vgl. z.B. McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 164.
- 225** a.a.O.: 208.
- 226** Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwiss.* 58, 465-528: 504.
- 227** Bertalanffy, L. von (1968). *General System Theory*: 44.
- 228** Bertalanffy, L. von (1951). Towards a physical theory of organic teleology. *Human Biology* 23, 346-361: 352.
- 229** a.a.O.: 353.
- 230** Bertalanffy, L. von (1972). Vorläufer und Begründer der Systemtheorie. In: Kurzrock, R. (Hg.). *Systemtheorie*, 17-28: 26.
- 231** Varela, F.J. (1979). *Principles of Biological Autonomy*: 56.
- 232** Vgl. Bischof, N. (1995/98). *Struktur und Bedeutung*: 89.
- 233** Anonymus (1916). Patent 1,198,700 Control Device for Wireless Signaling. In: *Official Gazette of the United States Patent Office* 230, 769; vgl. Mills, J. (1917). *Radio Communication. Theory and Methods*: 140; *Circular of the Bureau of Standards* 74-75 (1918). *Radio Instruments and Measurements*: 210; für »feed-back« vgl. auch *Wireless Age* 8 (1920), 27/1 (nach OED 1989); Anonymus (1926). The radio-telegraphy of the Hamilton Rice Expedition, 1924-25. *Geograph. J.* 67, 536-552: 550; Anonymus (1928). The National Academy of Sciences. *Science* 68, 596-602: 602.
- 234** Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. *Philos. Sci.* 10, 18-24: 19.
- 235** Schmidt, H. (1941). *Regelungstechnik. Die technische Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft* 6, 1965, Beiheft, 3-34): 8; vgl. ders. (1941). *Denkschrift zur Gründung eines Instituts für Regelungstechnik (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft* 2, 1961 Beiheft, 3-14): 8.
- 236** Albright, F., Forbes, A.P., Fraser, R., Miller, R.B. & Reifenstein, E.C. Jr. (1941). A classification of the causes of hypopituitarism. *Transactions of the Association of American Physicians* 56, 43-54.
- 237** Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. *Bost. Stud. Philos. Sci.* 84, 43-135: 51; vgl. ders. (1986). *Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things*.
- 238** Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought* (Berkeley 1968): 134; Mayr, O. (1969). Zur Frühgeschichte technischer Regelungen: 14f.; Manier, E. (1971). Functionalism and the negative feedback model in biology. *Bost. Stud. Philos. Sci.* 8, 225-240: 229; Wimsatt, W.C. (1971). Some problems with the concept of "feedback". *Bost. Stud. Philos. Sci.* 8, 241-256: 251.
- 239** Faber (1984): 67.
- 240** Faber (1984): 70ff.; ders. (1986): 95.
- 241** Vgl. Faber (1984): 75; ders. (1986): 70f.
- 242** Faber (1984): 115.
- 243** a.a.O.: 51.
- 244** a.a.O.: 113.
- 245** Krohs, U. (2004). *Eine Theorie biologischer Theorien*: 149f.; 176.
- 246** Edwards, W.F. (1824). *De l'influence des agens physiques sur la vie*.
- 247** Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, XVII.
- 248** Robin, C. & Verdeil, F. (1853). *Traité de chimie anatomique et physiologique*, 3 Bde.: I, 13f.; vgl. Holmes, F.L. (1967). Origins of the concept of the *milieu intérieur*. In: Grande, F. & Visscher, M.B. (eds.). *Claude Bernard and Experimental Medicine*, 179-191: 181; Langley, L.L. (ed.) (1973). *Homeostasis. Origins of the Concept*: 78.
- 249** Vgl. Holmes, F.L. (1963). Claude Bernard and the milieu intérieur. *Arch. Intern. Hist. Sci.* 16, 369-376; ders. (1967); ders. (1986). Claude Bernard, the milieu intérieur and regulatory physiology. *Hist. Philos. Life Sci.* 8, 3-25; Grmek, M.D. (1967). Évolution des conceptions de Claude Bernard sur le milieu intérieur. In: Wolff, E. et al., *Philosophie et méthodologie scientifique de Claude Bernard*, 117-150.
- 250** Bernard, C. (1859). *Leçons sur les propriétés physiologiques et les alterations pathologiques des liquides de l'organisme*, 2 Bde.: I, 9f.; engl. Übers. in: Langley (ed.) (1973): 87.
- 251** Vgl. Holmes (1967).
- 252** Bernard, C. (1854). *Cours de physiologie générale de la Faculté des Sciences*, ed. P. Lorrain. *Le Moniteur des Hôpitaux* 2, 409-412, 449-451, 473-474, 505-507, 572-573, 601-602, 626-626, 1089-1090, 1105-1107, 1210-1211: 450; vgl. Holmes (1967): 184.
- 253** Vgl. Holmes (1967).
- 254** Bernard, C. (1855-56). *Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine*, 2 Bde.: I, 155-156; vgl. Holmes (1963): 372.
- 255** Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*: 135.
- 256** a.a.O.: 137.
- 257** Bernard, C. (1858). De l'influence de deux ordres de nerfs qui déterminent les variations de couleur du sang veineux dans les organes glandulaires. *Comp. Rend. Hebdom. Acad. Sci.* 47, 245-253.
- 258** Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 113.
- 259** a.a.O.: I, 26.
- 260** a.a.O.: I, 113.
- 261** a.a.O.: I, 359
- 262** a.a.O.: I, 121.
- 263** a.a.O.: I, 112.
- 264** a.a.O.: I, 26.

- 265** a.a.O.: I, 121.
- 266** Starling, E.H. (1905). The Croonian lectures: On the chemical correlations of the functions of the body. Lecture I. *Lancet* 1905, 339-341: 340; vgl. Hill, A.V. (1969). Bayliss and Starling and the happy fellowship of physiologists. *J. Physiol.* 204, 1-13; Brooks, C.M. (1962). Humors, Hormones, and Neurosecretions. The Origins and Development of Man's Present Knowledge of the Humoral Control of Body Functions; Böttcher, H.M. (1963). Hormone. Die Geschichte der Hormonforschung; Beach, F.A. (1981). Historical origins of modern research on hormones and behavior. *Hormones Behav.* 15, 325-376; Medvei, V.C. (1982). A History of Endocrinology.
- 267** Berthold, A.A. (1849). Transplantation der Hoden. *Arch. Anat. physiol. wiss. Med.* 42-46.
- 268** Brown-Séquard, C.E. (1889). Des effectes produits chez l'homme par des injections souscutanées d'un liquide retiré des testicules frais de cobaye et de chien. *Compt. Rend. Soc. Biol. op.* 415; 420; 430; 451.
- 269** Bernard, C. (1855-56). *Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine*, 2 Bde.: I, 96; vgl. Gley, E. (1914). Les sécrétions internes: 13.
- 270** Lévi, L. & Rothschild, H. de (1911). *Endocrinologie. Nouvelles études sur la physio-pathologie du corps thyroïde et des autres glandes endocrines*; Naamé (1913). *Études d'endocrinologie*.
- 271** Dorland, W.A.N. (1913). *Medical Dictionary* (nach OED).
- 272** Makittrick, J. (1772). *Commentaries on the Principles and Practice of Physic*: 238.
- 273** Kessler, A.E. (1807). *Grundzüge zu einem System der Physiologie des Organismus*: 277; vgl. auch Lucae, S.C. (1811). *Anatomische Untersuchungen der Thymus in Menschen und Thieren*: 13.
- 274** Configliachi, P. (1809). *Memoria sull' analisi dell' aria contenuta nella vescica natatoria dei pesci*. *Giornale di fisica, chimica e storia naturale* 2, 477, 347-376; 381-409: 477-497: 397.
- 275** Configliachi, P. (1811). Ueber die Analyse der Luft aus der Schwimmblase der Fische [Übers. R.L. Ruhland]. *Beiträge zur Chemie und Physik* 1, 137-163: 153.
- 276** Bernard, C. [1857]. *Manuskript Fasc. 24c*, f. 61; vgl. Grmek, M.D. (1967). Évolution des conceptions de Claude Bernard sur le milieu intérieur. In: Wolff, E. et al., *Philosophie et méthodologie scientifique de Claude Bernard*, 117-150: 123.
- 277** Vgl. Gley (1914): 16.
- 278** Takamine, J. (1901). The blood-pressure raising principle of the suprarenal gland. *Amer. J. Pharmac.* 73, 523-531; Aldrich, I.B. (1901). A preliminary report on the principle of the suprarenal gland. *Amer. J. Physiol.* 5, 457-461.
- 279** Banting, F.G. & Best, C.H. (1922). The internal secretion of the pancreas. *J. Labor. Clin. Med.* 7, 465-480.
- 280** Doisy, E.A., Thayer, S. & Veler, C.D. (1929). The preparation of the crystalline ovarian hormone from the urine of pregnant women. *J. Physiol.* 86, 329-330.
- 281** Vgl. Penzlin, H. (1998). Die vergleichende Tierphysiologie. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 461-498: 470ff.
- 282** Butenandt, A. & Karlson, P. (1954). Über die Isolierung eines Metamorphose-Hormones der Insekten in kristallisierter Form. *Z. Naturforsch.* 9b, 389-391.
- 283** Vgl. Hartung, W. (1984). Der Beitrag von Julius Sachs zur Entdeckung der Phytohormone. In: Gimmler, H. (Hg.). *Julius Sachs und die Pflanzenphysiologie heute*, 167-180; Höxtermann, E. (1998). Physiologie und Biochemie der Pflanzen. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 499-536: 524.
- 284** Fitting, H. (1909). Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Z. Bot.* 1, 1-86: 33.
- 285** Vgl. Stowe, B.B. & Yamaki, T. (1957). The history and physiological action of the gibberelins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8, 181-216; Höxtermann, E. (1994). Zur Geschichte des Hormonbegriffes in der Botanik und zur Entdeckungsgeschichte der »Wuchsstoffe«. *Hist. Philos. Life Sci.* 16, 311-337.
- 286** Kögl, F. & Haagen-Smit, A.J. (1931). Über die Chemie des Wuchsstoffs. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 34, 1411-1416; Kögl, F. (1933). Die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen- und Tierreich. *Naturwiss.* 21, 17-21.
- 287** Kögl, F., Haagen-Smit, A.J. & Erxleben, H. (1934). Über ein neues Auxin („Hetero-auxin“) aus Harn. *Hoppe-Seylers Z. Physiol. Chem.* 228, 90-103.
- 288** Terpstra, W. (1953). Extraction and Identification of Growth Substances; vgl. Karlson, P. (1982). Ectohormones and phytohormones. *Trends Biochem. Sci.* 7, 382-383.
- 289** Bethe, A. (1932). Vernachlässigte Hormone. *Naturwiss.* 20, 177-181: 178.
- 290** ebd.
- 291** Walz, K. (1921). Ueber die Bedingungen der pathologischen Gewebsbildung. *Münchener medizinische Wochenschrift* 68 (17), 505-507: 505.
- 292** ebd.
- 293** Randoim, L. & Simmonet, H. (1928). Hormones et vitamines. A propos d'une nouvelle denomination des vitamines. *Bull. de la Soc. de Chim. Biol.* 10(6), 745-756: 755f.
- 294** Karlson, P. & Lüscher, M. (1959). 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183, 55-56: 55.
- 295** Cannon, W.B. (1926). Physiological regulation of normal states. Some tentative postulates concerning biological homeostasis. In: À Charles Richet, ses amis, ses collègues, ses élèves, 91-93 (Reprint in: Langley, L.L. (ed.) (1973). *Homeostasis. Origins of the Concept*, 246-249): 246; ders. (1929). Organization for physiological homeostasis. *Physiol. Rev.* 9, 399-431; ders. (1932). The Wisdom of the Body.
- 296** Cannon (1929): 400; vgl. ders. (1926): 246.
- 297** Vgl. Tanner, J. (1998). »Weisheit des Körpers« und soziale Homöostase. Physiologie und das Konzept der Selbstregulation. In: Sarasin, P. & Tanner, J. (Hg.). *Physiologie und industrielle Gesellschaft*, 129-169.
- 298** Cannon, W.B. (1915). Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear and Rage.
- 299** Cannon, W.B., McIver, M.A. & Bliss, S.W. (1924). Studies on the conditions of activity in endocrine glands.

- Amer. J. Physiol. 69, 44-66: 62.
- 300** Cannon, W.B. (1925). Some general features of endocrine influence on metabolism. Transactions of the Congress of American Physicians and Surgeons 13, 31-53: 31.
- 301** a.a.O.: 33.
- 302** Cannon (1929): 400.
- 303** ebd.
- 304** a.a.O.: 403.
- 305** a.a.O.: 418.
- 306** a.a.O.: 399; Cannon, W.B. (1939). La sagesse du corps: Vorwort.
- 307** Wallace, B. & Dobzhansky, T. (1953). The genetics of homeostasis in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 39, 162-175.
- 308** Lerner, I.M. (1954). Genetic Homeostasis.
- 309** 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.
- 310** Driesch, H. (1908). The Science and Philosophy of the Organism, 2 vols.: I, 159.
- 311** Driesch, H. (1909). Philosophie des Organischen, 2 Bde.: I, 160f.; vgl. auch die 3. Aufl. 1921: 154f.
- 312** a.a.O.: 162.
- 313** Driesch, H. (1902). Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Arch. Entwicklungsmech. Org. 14, 247-287: 278.
- 314** Uexküll, J. von (1907). Das Problem der tierischen Formbildung. Die neue Rundschau 18, 629-632: 631.
- 315** Schultz, E. (1910). Prinzipien der rationalen vergleichenden Embryologie: 21; 143; 178; Wolff, G. (1927). Ganzheit und Zweckmäßigkeit. In: Schneider, H. & Schingnitz, W. (Hg.). Festschrift Hans Driesch zum 60. Geburtstag. Erster Teil. Wissen und Leben, 61-76: 73.
- 316** Bertalanffy, L. von (1937). Das Gefüge des Lebens: 14; vgl. ders. (1940). Der Organismus als physikalisches System betrachtet. Naturwiss. 28, 521-531: 527f.
- 317** von Bertalanffy (1937): 180.
- 318** ebd.
- 319** Driesch, H. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. Entwicklungsmech. 8, 35-111: 74; ders. (1904). Naturbegriffe und Naturteile: 206; ders. (1905): 205; ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 98f.
- 320** Driesch (1899): 75; 81; ders. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens: 52.
- 321** Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes: 32.
- 322** Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 92ff.
- 323** Ridder, P. (1972). Historischer Funktionalismus. Z. Soziol. 1, 333-352: 342.
- 324** Vgl. Heyde, J.E. (1965). Kybernetes = „Lotse“? Sprache im technischen Zeitalter 15, 1274-1286.
- 325** Lang, E. (1968). Zur Geschichte des Wortes Kybernetik. Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 9, Beiheft, 1-60: 43.
- 326** Vgl. Ducrocq, A. (1955). Découverte de la cybernetique (dt. Die Entdeckung der Kybernetik, Frankfurt/M. 1959); Hassenstein, B. (1960). Die bisherige Rolle der Kybernetik in der biologischen Forschung. Naturwiss. Rundsch. 13, 349-355; 373-382; 419-424; Lang (1968); Henn, V. (1969). Materialien zur Vorgeschichte der Kybernetik. Stud. Gen. 22, 164-190; Mayr, O. (1969). Zur Frühgeschichte technischer Regelungen.
- 327** Ampère, A.-M. (1834/38). Essai sur la philosophie des sciences, Bd. 1: 276 (Tafel).
- 328** Trentowski, B. (1843). Stosunek Filozofii do Cybernetyki Czyli Sztuki Rządzenia Narodem; vgl. Zeleny, M. (1979). Cybernetics and general systems – a unitary science? Kybernetes 8, 17-23.
- 329** Wiener, N. (1948). Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine.
- 330** Nachweise für Tab. 238: Wiener (1948): Titel; Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 4; Wieser, W. (1959). Organismen, Strukturen, Maschinen. Zu einer Lehre vom Organismus: 17; Klaus, G. (1961/65). Kybernetik in philosophischer Sicht: 41; Steinbuch, K. (1961). Zwölf Fragen zur Kybernetik. Stud. Gen. 14, 592-599: 599; vgl. ders. (1961/65). Automat und Mensch: 359; Flechtner, H.-J. (1966). Grundbegriffe der Kybernetik: 10; Mittelstaedt, H. (1968). Über den Gegenstand der Kybernetik. In: Marko, H. & Färber, G. (Hg.). Kybernetik 1968, 15-19: 18; Zemanek, H. (1968). Auffassungen der Kybernetik. In: Moser, S. (Hg.). Information und Kommunikation, 21-28: 22; Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation; Marko, H., Hauske, G. & Struppeler, A. (Hg.) (1988). Processing Structures for Perception and Action. Final Report of the Sonderforschungsbereich „Kybernetik“ 1969-1983: v.
- 331** Maser, S. (1968). Wissenschaftstheoretische Grundlagen der Kybernetik. IBM-Nachrichten 188, 101-111: 109.
- 332** Zemanek, H. (1968). Auffassungen der Kybernetik. In: Moser, S. (Hg.). Information und Kommunikation, 21-28: 21f.
- 333** Lenk, H. (1971). Philosophie im technologischen Zeitalter: 72.
- 334** Hagner, M. (2008). Vom Aufstieg und Fall der Kybernetik. In: ders. & Hörl, E. (Hg.). Die Transformation des Humanen. Beiträge zur Kulturgeschichte der Kybernetik, 38-71: 71.
- 335** Norris, J. (1693). Practical Discourses upon Several Divine Subjects (London 1707, vol. 4): 196; [Spencer, H.] (1852). A theory of population deduced from the general law of animal fertility. Westminster Review N.S. 1, 468-501: 500; ders. (1867). The Principles of Biology, vol. 2: 496f.; 501.
- 336** Norris, J. (1698). Practical Discourses upon Several Divine Subjects, vol. IV: 330 (Concerning the Right Use of the World).
- 337** Trotter, T. (1808). A View of the Nervous Temperament: 295.
- 338** More, H. (1811). Practical Piety: 83.
- 339** Rooke, J. (1838). Geology as a Science: 12.

- 340** Thompson, G.W. (1869). *Deus semper*: 842.
- 341** Anonymus (1820). M. Simonde De Sismondi's New Principles of Political Economy (Concluded). *The Monthly Review* 91, 465-476: 467.
- 342** Pasley, T.H. (1825). On heat and steam. *Mechanics' Magazine* 3, 76-77: 77; vgl. ders. (1836). *A Theory of Natural Philosophy on Mechanical Principles*: 13.
- 343** Carus, C.G. (1827). *An Introduction to the Comparative Anatomy of Animals*, vol. 1 (transl. by R.T. Gore): 45; vgl. Carus, C.G. (1818). *Lehrbuch der Zootomie*, Bd. 1: 33.
- 344** Morell, J.D. (1853). *Elements of Psychology*, part 1: 51.
- 345** G.B. (1801). *Essays after the manner of Goldsmith*, Essay IV. *The European Magazine* 39, 86-88: 86.
- 346** Anonymus (1825). [Correspondence]. *Mechanics Magazine* 4, 368.
- 347** Tredgold, T. (1827). *The Steam Engine*. Comprising an Account of its Invention and Progressive Improvement: 11.
- 348** Anonymus (1837). *Distillation*. *The Penny Cyclopædia* 9, 22-27: 26.
- 349** 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): 157.
- 350** Löwenstein, A.S. (1831). *Der theoretische und praktische Geburtshelfer*: 324.
- 351** Schmidt, C.H. (1834). *Das gewerbsame Deutschland*. *Die Dampfmaschinen*: 168.
- 352** Lardner, D. & Kater, H. (1830). *A Treatise on Mechanics* (dt. *Lehrbuch der Mechanik*, übers. v. H. Koßmann, Stuttgart 1836): 20.
- 353** Meissner, G. (1858). *Bericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie im Jahre 1857*: 342.
- 354** A.S. (1844). *Ueber die Zunahme der Bevölkerung in dem mittleren Europa und die Besorgnisse vor einer Uebervölkerung*. *Deutsche-Vierteljahrs Schrift* 3, 98-141: 115; vgl. 125.
- 355** Hillebrand, J. (1835/42). *Philosophie des Geistes oder Encyclopädie der gesammten Geisteslehre*: 160 (nicht in der 1. Aufl.).
- 356** Alberti, M. (1721). *Abhandlung von der Seele des Menschen, der Thiere und der Pflanzen*. In: ders., *Medicinische und philosophische Schrifften*, 1-272: 16; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). *Geschichte der Pflanzenseele*. *Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart*: 244ff.
- 357** Bommersheim, P. (1919). *Der Begriff der organischen Selbstregulation in Kants Kritik der Urteilskraft*. *Kant Studien* 23, 209-220.
- 358** Heidenhain, R. (1864). *Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit*: 173.
- 359** a.a.O.: 174.
- 360** Goltz, F. (1869). *Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches*: 87; vgl. 68.
- 361** Feuchtersleben, E. von (1845). *Lehrbuch der ärztlichen Seelenkunde*: 34.
- 362** Wundt, W. (1874). *Grundzüge der physiologischen Psychologie*: 825; 830; 836.
- 363** Spencer, H. (1866/71). *Principles of Biology*, vol. 2: 500.
- 364** Roux, W. (1881). *Der Kampf der Theile im Organismus*: 226.
- 365** a.a.O.: 228.
- 366** Roux, W. (1914). *Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen (= Nova Acta Leopoldina, Bd. 100)*.
- 367** Driesch, H. (1894). *Analytische Theorie der organischen Entwicklung*: 150.
- 368** Pfeffer, W. (1881/97-1904). *Pflanzenphysiologie*. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 25.
- 369** Huxley, J.S. (1912). *The Individual in the Animal Kingdom*: 18.
- 370** Thienemann, A. (1918). *Lebensgemeinschaft und Lebensraum*. *Naturwiss. Wochenschr. N.F.* 17, 281-290; 297-303: 287.
- 371** Schmid, E. (1922). *Bioökologie und Soziologie*. *Naturwiss. Wochenschr. N.F.* 21, 518-523: 519.
- 372** Hesse, R. (1924). *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*: 143.
- 373** Thienemann, A. (1956). *Leben und Umwelt*. *Vom Gesamthaushalt der Natur*: 49.
- 374** Friederichs, K. (1957). *Der Gegenstand der Ökologie*. *Stud. Gen.* 10, 112-144: 128.
- 375** Suárez, F. [1571-74]. *De anima (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78)*: III, 498 (II, 4; Nr. 21); vgl. Des Chene, D. (2000). *Life's Form*. *Late Aristotelian Conceptions of the Soul*: 64.
- 376** Hönigswald, R. (ca. 1940). *Die Grundlagen der allgemeinen Methodenlehre, II. Teil (Bonn 1970)*: 14f.
- 377** Hönigswald, R. [ca. 1943]. *Die Systematik der Philosophie, II. Teil (Bonn 1977)*: 335.
- 378** ebd.
- 379** Faber, R.J. (1984). *Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation*. *Bost. Stud. Philos. Sci.* 84, 43-135: 99f.
- 380** a.a.O.: 103.
- 381** Ashby, W.R. (1952/60). *Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour*: 108.
- 382** a.a.O.: 100ff.
- 383** Vgl. Pohlmann, R. (1971). *Autonomie*. *Hist. Wb. Philos.* 1, 701-719.
- 384** Kant, I. (1785). *Grundlegung zur Metaphysik der Sitten (AA, Bd. IV, 385-463)*: 440.
- 385** ebd.
- 386** a.a.O.: 436.
- 387** a.a.O.: 427.
- 388** Virchow, R. (1856). *Alter und neuer Vitalismus*. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 9, 3-55: 53.
- 389** Pfeffer, W. (1875). *Die periodischen Bewegungen der Blattorgane*: 153.
- 390** Macmillan, H. (1871). *True Vine*: 79.
- 391** Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 359.

- 392** Bayrhammer, K.T. (1838). Die Idee und Geschichte der Philosophie: 359.
- 393** Richter, H.E. (1845). Über Ansteckung. Vierteljahrsschrift für die praktische Heilkunde 5, 125-127: 126.
- 394** Richter, H.E. (1850). Organon der physiologischen Therapie: 66.
- 395** Driesch, H. (1905). Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre: 72; vgl. auch Mische, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. Grundprobleme der modernen Biologie: 2; Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Scientia (Riv. di Sci.) 4, Anno II, N. VII, 72-86: 83; Tschermak, A. von (1916). Allgemeine Physiologie, Bd. 1, Teil 1: 36.
- 396** Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen, Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens: 220; vgl. ders. (1905): 132; Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie: 189.
- 397** Driesch (1901): 164.
- 398** Reinke, J. (1905). Philosophie der Botanik: 82; vgl. 81.
- 399** Driesch, H. (1905). Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre: 6; ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 125; vgl. von Tschermak (1916): 3f.; Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 70.
- 400** Driesch, H. (1893/1911). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie.
- 401** Schwarz, H. (1901). Das sittliche Leben: 44.
- 402** Cysarz, H. (1921). Erfahrung und Idee. Probleme und Lebensformen in der deutschen Literatur: 43.
- 403** Harré, R. (1977). Powers. In: Tuomela, R. (ed.). Dispositions, 211-233: 217; vgl. Scharck, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 418-435: 433; vgl. auch Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 84f.
- 404** Ruiz-Mirazo, K., Etxeberria, A., Moreno, A. & Ibáñez, J. (2000). Organisms and their place in biology. Theor. Biosci. 119, 209-233.
- 405** Vgl. Ruiz-Mirazo, K. & Moreno, A. (2004). Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life. Artificial Life 10, 235-259.
- 406** Vgl. z.B. Ruiz-Mirazo, K., Pereto, J., & Moreno, A. (2004). A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. Origins of Life and Evolution of Biospheres 34, 323-346.
- 407** Walter, H. (1999). Neurophilosophie der Willensfreiheit. Von libertarischen Illusionen zum Konzept natürlicher Autonomie: 352.
- 408** Pauen, M. (2001). Freiheit und Verantwortung. Wille, Determinismus und der Begriff der Person. Allg. Z. Philos. 26, 23-44; ders. (2001). Grundprobleme der Philosophie des Geistes: 288.
- 409** Beckermann, A. (2005). Neuronale Determiniertheit und Freiheit. In: Köchy, K. & Stederth, D. (Hg.). Willensfreiheit als interdisziplinäres Problem, 289-304: 290f.
- 410** Heisenberg, M. (1983). Initiale Aktivität und Willkürverhalten bei Tieren. Naturwiss. 70, 70-78: 72; vgl. auch Brembs, B. (2011). Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. Proc. Roy. Soc. B 278, 930-939.
- 411** Gerhardt, V. (2007). Leben ist das größere Problem. Philosophische Annäherungen an eine Naturgeschichte der Freiheit. In: Heilinger, J. (Hg.). Naturgeschichte der Freiheit, 457-479: 473.
- 412** Walde, B. (2006). Was ist Willensfreiheit? Freiheitskonzepte zwischen Determinismus und Indeterminismus. In: Fink, H. & Rosenzweig, R. (Hg.). Freier Wille – frommer Wunsch? Gehirn und Willensfreiheit, 91-115: 103.
- 413** Vgl. Keil, G. (2007). Willensfreiheit: 177; Brandt, R. (2009). Können Tiere denken? Ein Beitrag zur Tierphilosophie: 128ff.
- 414** Beckermann, A. (2005). Biologie und Freiheit. In: Schmidinger, H. & Sedmak, C. (Hg.). Der Mensch – ein freies Wesen?, 111-124: 123.
- 415** Gazzaniga, M. (1989). Organization of the human brain. Science 245, 947-956; ders. (2000). Cerebral specialization and interhemispheric communication: Does the corpus callosum enable the human condition? Brain 123, 1293-1326; vgl. ders. & Sperry, R.W. (1967). Language after section of the cerebral commissures. Brain 90, 131-148.
- 416** Jünger, E. (1960). Der Weltstaat. Organismus und Organisation (Sämtliche Werke, Bd. 7, Stuttgart 1980, 481-526): 515 (Nr. 23).
- 417** a.a.O.: 522 (Nr. 28).

Literatur

- Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770.
- Wagner, R. (1961). Zur geschichtlichen Entwicklung der Erkenntnis der biologischen Regelung. Naturwiss. Rundsch. 14, 65-68.
- Henn, V. (1969). Materialien zur Vorgeschichte der Kybernetik. Stud. Gen. 22, 164-190.
- Rothschuh, K.E. (1972). Historische Wurzeln der Vorstellung einer selbsttätigen informationsgesteuerten biologischen Regelung. Nova Acta Leopold. 37, 91-106.
- Langley, L.L. (ed.) (1973). Homeostasis. Origins of the Concept.
- Canguilhem, G. (1974). La formation du concept de régulation biologique aux XVIII^e et XIX^e siècle (dt. in: Wissenschaftsgeschichte und Epistemologie. Gesammelte Aufsätze, Frankfurt/M. 1979, 89-109).

Rekombination

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird unter ›Rekombination‹ die (Wieder-)Vereinigung von Merkmalen in einem Organismus verstanden, die in anderen Organismen (wie den Eltern) getrennt vorkommen. Die häufigste Form der Rekombination besteht in der Neukombination von Merkmalen durch sexuelle Fortpflanzung.

Bateson (1903): Einführung des Ausdrucks

W. Bateson, der den Ausdruck 1903 einführt (›recombination‹), versteht darunter die Zusammenführung (›synthesis‹) von Merkmalen, die auf getrennten Gameten vorkommen, durch die Verschmelzung der Gameten bei der Befruchtung, so dass ein zusammengesetztes Merkmal (›compound character‹), das in den entfernteren Vorfahren bereits bestanden hatte, wieder entsteht.¹ 1909 spricht Bateson von Neuigkeiten, die sich aus der Rekombination der Faktoren aus den reinen Typen ergeben (›novelties resulting through re-combination of the factors brought in by the original pure types‹).² Später verwendet Bateson das Wort in einem spezielleren Sinn, indem er damit die Neukombination von Merkmalen durch den Vorgang des *Crossing-over* bezeichnet (s.u.).

Weismann (1886): »neue Kombinationen«

Mit dem Begriff der ›Kombination‹ beschreibt bereits A. Weismann 1886 den Prozess der Verschmelzung des genetischen Materials, der in der sexuellen Fortpflanzung erfolgt. Ziel der sexuellen Fortpflanzung ist nach Weismann die ›Vermischung‹ der Elternformen: »Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selection neue Arten hervorbringt.«³ Das Mittel der sexuellen Fortpflanzung zu diesem Zweck sei die Erzeugung »immer neuer Kombinationen der individuellen Charaktere.«⁴ Später nennt Weismann den Prozess der Vermischung der Keimplasmen von zwei Organismen *Amphimixis*⁵ (↑Fortpflanzung). Diese Vermischung ist für Weismann allerdings nicht der letzte Grund der Variation selbst, weil sie keine Erzeugung, sondern nur den Austausch von bereits bestehenden Anlagen nach sich zieht. Trotzdem bestehe das Ergebnis in einer »steten Neuerzeugung der Individualität.«⁶

H.R. Schinz beurteilt die »Kombinationen« 1910 als dritte Ursache für die Variabilität von Organis-

Rekombination (Bateson 1903) 200
 Introgression (Anderson & Hubricht 1938) 201
 horizontaler Gentransfer (Broda 1975) 201
 transgen (Gordon & Ruddle 1981) 201

men, die neben den Mutationen und Modifikationen steht.⁷

Bridges & Morgan (1923): Kopplungsbruch

Ein engerer Begriff der Rekombination, der bis in die Gegenwart dominant wird, bildet sich ausgehend von den genetischen Untersuchungen T.H. Morgans und seiner Schule. Danach wird unter Rekombination die Kombinierung von Eigenschaften in einem Organismus verstanden, die normalerweise (bei den Vorfahren des Organismus) nicht zusammen auftreten, weil sie von Genen beeinflusst werden, die auf verschiedenen homologen Chromosomen liegen. Durch das *Crossing-over*⁸ (↑Zelle) während der Paarung der homologen Chromosomen in der Meiose können die Kopplungen der Gene auf einem Chromosomen aufgehoben werden, so dass danach neue Kombinationen von Genen (Allelen) die Merkmale der Organismen mit diesen neuentstandenen Chromosomen beeinflussen. Morgan selbst versteht die Rekombination in diesem Sinne als eine Kurzform für eine Rekombination gekoppelter Merkmale (›recombination of linked characters‹).⁹

Haldane (1932): zentraler Faktor der Evolution

Die Bedeutung der Rekombination als Evolutionsfaktor wird bis in die 1930er Jahre allgemein eher gering eingeschätzt. Dies ändert sich erst durch die Arbeiten C.D. Darlingtons und G.L. Stebbins' und die Betrachtung von Mutationen und Neukombinationen im Rahmen von »genetischen Systemen« (Darlington).¹⁰

Einer der Mitbegründer der Synthetischen Theorie der ↑Evolution, J.B.S. Haldane, beurteilt die Rekombination 1932 als eine der zentralen Ursachen der Evolution (›Causes of Evolution‹) (›new combinations of the characters of the species or groups which hybridise‹).¹¹ Die Rekombination oder Variation durch Hybridisierung kann nach Haldane zur Entstehung von wirklich Neuem führen (›produce something entirely fresh‹) und steht neben anderen Arten der Variation: der zufälligen erblichen Variation (Mutation), der erblichen Variation durch Umwelteinflüsse (Vererbung erworbener Eigenschaften) und der nicht-zufälligen Variation aufgrund innerer Ursachen (z.B. L.S. Bergs Nomogenesis; ↑Fortschritt).

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden Mutation und Rekombination meist als zwei voneinander un-

Die Rekombination ist der Prozess der Neukombination von genetischem Material, der bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen durch die Verschmelzung von Ei- und Samenzelle bei der Befruchtung erfolgt.

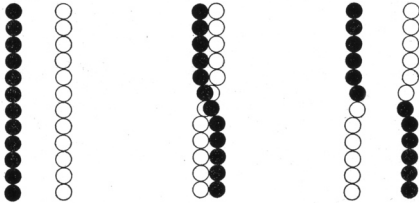


Abb. 438. Das Crossing-over der Chromosomen als ein Mechanismus der Rekombination. Die homologen Chromosomen der beiden Eltern lagern sich aneinander, brechen an entsprechenden Stellen auseinander und verwachsen mit dem jeweils anderen Teilstück. Die aneinandergereihten Kreise entsprechen den auf den Chromosomen liegenden Merkmalsträgern (Genen) (aus Morgan, T.H. (1915). Localization of the hereditary material in the germ cells. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1, 420-429: 426).

abhängige Wege der Veränderung der Erbsubstanz und damit als zwei unabhängige Faktoren der ↑Evolution behandelt.¹²

»Horizontaler Gentransfer«

Die Eingliederung von Genen von Organismen einer Art in das Genpool einer anderen Art nennen E. Anderson und L. Hubricht 1938 **Introgression**.¹³ Später wird diese Übertragung meist unter dem Stichwort **horizontaler Gentransfer** (Broda 1975: »horizontal gene transfer«)¹⁴ oder **lateraler Gentransfer** (Smith 1979: »lateral gene transfer«)¹⁵ beschrieben. Insbesondere bei Bakterien findet ein Gentransfer zwischen verschiedenen »Arten« offenbar regelmäßig statt. Nachgewiesen wird ein horizontaler Austausch von Genen zwischen Organismen seit Ende der 1950er Jahre, zuerst durch japanische Forscher anhand der Übertragung von Antibiotikaresistenz.¹⁶ Auch bei Eukaryoten kommen diese Formen der Rekombination vor.¹⁷

Mit dem zunehmenden Nachweis von Genen ursprünglich artfremder Organismen auch in dem Genom von Eukaryoten wächst die Skepsis, den einen »universalen Stammbaum des Lebens« konstruieren zu können, denn die Hybridisierung von Organismen verschiedener Stammeslinien kann in dem Schema eines Stammbaums nicht mehr adäquat dargestellt werden.¹⁸

Durch Gentechnologie künstlich hergestellte Rekombinanten werden seit den frühen 1980er Jahren »**transgene** Organismen« genannt (Gordon & Ruddle 1981: »genetically transformed mice«: »transgenic« mice).¹⁹ Die **Transgenese** (Doy et al. 1973: »Transgenosis«) bildet dementsprechend den erfolgreichen künstlichen Transfer von Genen eines Organismus zu einem nicht verwandten anderen.²⁰

Nachweise

- 1 Bateson, W. (1903). Note on the resolution of compound characters by cross-breeding. Proc. Camb. Philos. Soc. 12, 50-54: 53.
- 2 Bateson, W. (1909). Mendel's Principles of Heredity: 71.
- 3 Weismann, A. (1886). Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selections-Theorie: 29.
- 4 a.a.O.: 34.
- 5 Weismann, A. (1891). Amphimixis oder: die Vermischung der Individuen: 112; ders. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: II, 173.
- 6 Weismann (1902/13): II, 175.
- 7 Schinz, H.R. (1910). [Bespreehung von Lang, Arnold. Ueber Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1909]. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 19, 23-28: 26.
- 8 Morgan, T.H. & Cattell, E. (1912). Data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. J. Exp. Zool. 13, 79-101: 83.
- 9 Bridges, C.B. & Morgan, T.H. (1923). The third-chromosome group of mutant characters of *Drosophila melanogaster*. Publ. Carnegie Inst. Wash. 327: 9.
- 10 Darlington, C.D. (1932). Recent Advances in Cytology; ders. (1939). The Evolution of Genetic Systems; Stebbins, G.L. (1950). Variation and Evolution in Plants: Kap. 5.
- 11 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 13.
- 12 Winkler, U. & Kaplan, R.W. (1962). Genetik der Mikroorganismen. Phänogenetik. Fortschr. Bot. 25, 341-363: 341.
- 13 Anderson, E. & Hubricht, L. (1938). Hybridization in *Tradescantia*, III. The evidence for introgressive hybridization. Amer. J. Bot. 25, 396-402: 399; Anderson, E. (1949). Introgressive Hybridization.
- 14 Broda, E. (1975). The Evolution of the Bioenergetic Processes: 11; 12; 15; Graham, J. & Istock, C. (1981). Parasexuality and microevolution in experimental populations of *Bacillus subtilis*. Evolution 35, 954-963: 962.
- 15 Smith, A.J. (1979). Sun shines on photosynthetic prokaryotes. Nature 281, 254-255: 255; Dickerson, R.E. (1980). Evolution and gene transfer in purple photosynthetic bacteria. Nature 283, 210-212: 211.
- 16 Ochiai, K. et al. (1959). [Inheritance of drug resistance (and its transfer) between *Shigella* strains and between *Shigella* and *E. coli* strains]. (auf Japanisch). Hihon Iji Shimpor 1861, 34; Akiba, T. (1960). On the mechanism of the development of multiple-drug-resistant clones of *Shigella*. Jpn. J. Microbiol. 4, 219-227; vgl. Anderson, E.S. (1966). Possible importance of transfer factors in bacterial evolution. Nature 209, 637-638; Ochman, H., Lawrence, J.G. & Groisman, E.A. (2000). Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. Nature 405, 299-304; Koonin, E.V., Makarova, K.S. & Aravind, L. (2001). Horizontal gene transfer in prokaryotes: quantification and classification. Annu. Rev. Microbiol. 55, 709-742.
- 17 Vgl. Keeling, P.J. & Palmer, J.D. (2008). Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution. Nature Rev. Genetics 9, 605-618.
- 18 Doolittle, W.F. (1999). Phylogenetic classification and

the universal tree. *Science* 284, 2124-2128.

19 Gordon, J.W. & Ruddle, F.H. (1981). Integration and stable germ line transmission of genes injected into mouse pronuclei. *Science* 214, 1244-1246: 1244.

20 Doy, C.H., Gresshoff, P.M. & Rolfe, B.G. (1973). Biological and molecular evidence for the transgenesis of genes from bacteria to plant cells. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 70, 723-726: 723.

Rolle, ökologische

›Rolle‹ (mhd. ›rolle‹) ist ein im 14. Jahrhundert aus dem französischen ›rôle‹ »kleines Rad« (von lat. ›rotula‹) entlehntes Wort, das später die Bedeutung »zusammengerolltes Schriftstück« erhält. Seine übertragene Bedeutung »Leistung des einzelnen in einem größeren Rahmen« gewinnt das Wort seit dem 16. Jahrhundert vermittelt über den Gebrauch von Schriftrollen am Theater, bei denen allein der jeweils einem Schauspieler zugewiesene Text entrollt und damit sichtbar ist. Die Schauspielerrolle als Theatermetapher für den festgelegten Beitrag des einzelnen im sozialen Gefüge ist ein seit der Antike verbreiteter Topos.¹

Innerhalb der Biologie ist das Wort ›Rolle‹ v.a. in der Ökologie verbreitet. Der ökologische Rollenbegriff entspricht dem physiologischen Organbegriff. Ökologische Rollen sind funktional bestimmte Erfordernisse innerhalb eines Ökosystems, die von Organismen wahrgenommen werden. Verbreitet ist die Zuschreibung von Rollen zu Organismen in ökologischen Systemen in Bezug auf die Ernährungsverhältnisse.

18. und 19. Jh.: ›Rollen‹ im ökologischen Kontext

C. von Linné, der in seiner ›Oeconomia naturae‹ von 1749 bereits frühe Vorstellungen einer ökologischen ↑Entwicklung im Sinne einer Sukzession darstellt, arbeitet auch mit der angedeuteten Unterscheidung von funktionalen Gruppen und vergleicht die von den Organismen wahrgenommenen Funktionen mit den Berufen in der menschlichen Gesellschaft (↑Nische).² C. de Bonnet verwendet in diesem Zusammenhang 1765 ausdrücklich das Wort ›Rolle‹.³ Bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts etabliert sich dieser Terminus zunehmend. Der Botaniker A.P. Decandolle ist 1819 der Auffassung, die allgemeine Rolle der Pflanzen in der Natur sei die Verarbeitung der anorganischen Stoffe, so dass diese eine geeignete Nahrung für die Tiere lieferten: »Le rôle général des végétaux dans la nature, est d'élaborer des matières inorganiques, de telle sorte qu'elles deviennent propres à la nourriture des animaux.«⁴

20. Jh.: Energietransformation und andere Rollen

Angelehnt ist die ökologische Begriffsbildung zum Begriff der Rolle in Ökosystemen an ökonomischen Modellen. Unterschieden werden seit Ende des 19. Jahrhunderts *Produzenten*, *Konsumenten* und *Redu-*

Rolle [ökologische] (Bonnet 1765) 203
 Konsument (Anonymus 1798) 207
 Produktion (Voigt 1823) 205
 Produzent (Dumas 1841) 208
 Produktionsbiologie (Anonymus 1914) 206
 Primärproduktion (Allen 1922) 207
 Destruktoren (Alsterberg 1924) 208
 Reduzenten (Thienemann 1925) 208
 Biomasse (Demoll 1927) 206
 Destruenten (Thienemann 1954) 208
 ökologische Redundanz (DeAngelis et al. 1989) 205

zenten (s.u.). H. Rheinheimer formuliert 1910 allgemein, jeder Organismus sei ein »Händler« und eine »ökonomische Person« und müsse seinen Dienst für andere verrichten, durch die Produktion von Nahrung oder andere Aufgaben.⁵

Im Wesentlichen produktionsbiologisch ist das Verständnis der ökologischen Rollen bei den frühen Ökologen der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts. A. Lotka verwendet für produktionsbiologische Rollen 1925 den Terminus *Transformer* (›transformer‹).⁶ ›Transformer‹ sind für Lotka sowohl die organischen Komponenten, die eine bestimmte produktionsökologische Funktion ausüben, (wie die grünen Pflanzen als Produzenten oder die herbivoren und karnivoren Tiere als Konsumenten) als auch das große ökologische Gefüge, das aus deren Interaktion entsteht (›a great world engine or energy transformer composed of a multitude of subsidiary units, each separately, and all together as a whole, working in a cycle«⁷) (vgl. Abb. 439).

Verwandt mit Lotkas Verständnis ist die Interpretation einer Pflanze als ein »Sonnenlichttransformator«, die sich 1924 bei H. André findet. Für André ist eine Pflanze damit ein »viel geschickterer Chemiker als das Tier.«⁸

Ökologische Rollen lassen sich nicht nur in produktionsbiologischer Hinsicht formulieren. Im Prinzip kann jedes auf die Umwelt gerichtete Bedürfnis eines Organismus sich so entwickeln, dass es nur durch die Hilfe anderer Organismen erfüllt werden kann. Im Hinblick auf alle Grundfunktionen wie ↑Ernährung, ↑Schutz, Transport und ↑Fortpflanzung können daher Organismen eine unterstützende oder ermöglichende Rolle für andere ausüben (↑Ökosystem: Tab. 211).

Darüber hinaus ist die Verwendung des Rollenbegriffs selbstverständlich nicht auf die Ökologie beschränkt. In jedem System auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie können vielmehr Rollen identifiziert werden. Einen ausgearbeiteten systemtheoretischen Rollenbegriff entwickelt die Soziologie Mitte des 20. Jahrhunderts. Für den Soziologen

Die ökologische Rolle ist die funktionale Stelle, die ein Organismus in einem Ökosystem einnimmt (z.B. als Produzent, Konsument oder Reduzent).

T. Parsons besteht eine Rolle 1951 allgemein in der funktionalen Signifikanz eines Akteurs im Hinblick auf andere, es sei dasjenige, was ein Akteur in Bezug auf andere und die Funktion des sozialen Systems tue (»what the actor does in his relation with others seen in the context of its functional significance for the social system«).⁹

Einen ähnlich allgemeinen Rollenbegriff schlagen W. Bock und G. von Wahlert 1965 für die Biologie vor: Jedem Vermögen eines Organismus ordnen die Autoren eine Rolle zu. Im Gegensatz zu ↑Funktionen seien die Rollen aber auf die Umwelt eines Organismus bezogen: »In any sentence describing a feature of an organism, the biological roles would be that class of predicates which includes all actions or uses of the faculties (the form-function complexes) of the feature by the organism in the course of its life history, provided that these predicates include reference to the environment of the organism«.¹⁰ Biologische Rollen stellen nach Bock und von Wahlert das verbindende Glied zwischen Organismen und ihrer Umwelt dar.

Einen weiten Begriff der Rolle führen auch M. Mahner und M. Bunge 1997 ein. Demnach besteht eine biologische Rolle in einer Menge von Bindungsrelationen, die eine Einheit zu einem übergeordneten System aufweist. Es ist z.B. die Rolle des Herzens, den Blutkreislauf aufrechtzuerhalten. Diese Aufgabe ist nach Mahners und Bunes Definitionen aber nicht dessen *Funktion*, weil eine Funktion in der *Aktivität* eines Subsystems oder eines *Prozesses*, dem ein Subsystem unterliegt, besteht (die Funktion des Herzens besteht damit also allein in der Ausführung rhythmischer Kontraktionen).¹¹ Meist wird dieses Verständnis des Rollenbegriffs zur Bezeichnung einer externen Relation aber auch auf den Funktionsbegriff bezogen (↑Funktion).

Funktionelle Gruppe

Äquivalent zum Begriff der ökologischen Rolle wird das Konzept der *funktionellen Gruppe* verwendet. Wie die ökologische Rolle wird die funktionelle Gruppe definiert über die Wirkungen, die die Organismen einer Art innerhalb eines Ökosystems ausüben.¹² Die Anzahl der funktionellen Gruppen in einem System kann als die *funktionale Diversität* des Systems bezeichnet werden (↑Diversität).¹³

Schlüsselrollen

Für die Aufrechterhaltung eines ökologischen Systems sind die Organismen verschiedener Arten von unterschiedlicher Bedeutung. Die essenziellen Arten, ohne die das System nicht bestehen kann, werden

Schlüsselarten oder *Schlusssteinarten* (»keystone species«) genannt (↑Biozönose). Angelehnt ist diese Begriffsbildung am Modell eines architektonischen Bogens oder eines Gewölbes. So wie ein architektonischer Bogen auf den Schlussstein für seinen Bestand angewiesen ist, kann auch ein ökologisches System vom Vorhandensein einer Art abhängen. Dabei spielen in einigen Systemen auch indirekte Effekte eine wichtige Rolle. So kann eine Räuberart die Existenz einer anderen Art in einem System dadurch ermöglichen, dass sie eine dritte, zur Dominanz neigende Art dezimiert. Ohne dass die Organismen der Räuberart also in direkter Interaktion mit denen der konkurrenzschwachen Art stehen – sondern allein mit deren Konkurrenten – haben sie doch einen entscheidenden Einfluss auf diese (»Räuber-vermittelte Koexistenz von Konkurrenten«; ↑Räuber). Eine Gemeinschaft wird also nicht allein dadurch strukturiert, dass die Organismen einer Art eine Nahrungsressource für solche anderer Arten darstellen.

Eine Schlüsselrolle spielen in allen Ökosystemen selbstverständlich die Produzenten und Destruenten, weil allein durch ihre Aktivitäten der ökologische Kreislauf konstituiert und aufrechterhalten wird. Aber auch den Konsumenten kann eine Schlüsselrolle zukommen. So haben z.B. die pflanzenfressenden Insekten in einem Wald zwar einen nur geringen Anteil an der vorhandenen Biomasse und konsumieren daher auch nur wenig von dieser; dennoch können sie – aufgrund der Dichteabhängigkeit ihres Einflusses – die entscheidenden Regulationsfaktoren für die Menge der Pflanzenbiomasse sein.¹⁴ Weil sie den Kreislauf von Produktion und Destruktion organischer Substanz nicht schließen, sondern lediglich vergrößern, können die Herbivoren damit einerseits für das Vorliegen dieses Kreislaufs zu den »nicht notwendigen« Komponenten (Ellenberg 1973)¹⁵ gerechnet werden – für die Stabilität dieses Kreislaufs können sie aber andererseits doch von entscheidender Bedeutung sein.

Ökologische Redundanz

Schlüsselarten bilden das eine Extrem in einer Klassifikation der Bedeutung von Arten für das Funktionieren eines Ökosystems. Das andere Extrem bilden die redundanten Arten, also Arten, deren Funktion von anderen Arten des Systems vollständig ersetzt werden kann. Die Möglichkeit einer solchen Redundanz ist bereits im Begriff der ökologischen Rolle implizit enthalten. Denn dieser Begriff beinhaltet bereits die Vorstellung der Differenzierung zwischen einer funktionalen und einer substanziellen Perspektive: Rollen sind funktionale Systemstellen in

einem Abhängigkeitsgefüge, die unabhängig von der jeweiligen Besetzung dieser Rolle definiert werden können. Vor dem Hintergrund einer funktional definierten Rolle kann es also eine funktionale Äquivalenz oder Substituierbarkeit der Organismen einer Art durch solche einer anderen geben. Der Begriff der *ökologischen Redundanz* wird in diesem Sinne einer »funktionalen Redundanz« 1989 in die Ökologie eingeführt (DeAngelis, Bartell & Brenkert 1989: »ecological redundancy«).¹⁶ (Neben der allgemeinen ökologischen Bedeutung des Ausdrucks in Bezug auf Typen von Organismen eines ökologischen Systems besteht eine andere, die sich auf die Ausnutzung von Umweltressourcen durch den Menschen bezieht.¹⁷) Als ökologisch redundant werden solche Organismen oder Arten in einem ökologischen System beschrieben, die die gleiche Rolle ausüben und deren Ausfall daher von anderen Elementen des Systems kompensiert werden kann.¹⁸ Kontrovers diskutiert wird der Begriff der ökologischen Redundanz ausgehend von J.H. Lawtons und V.K. Browns These von 1993, dass der Artenreichtum in einem Ökosystem insgesamt weitgehend irrelevant für das Funktionieren des Systems ist; die für das System wichtigen Prozesse würden durch einige wenige Arten getragen.¹⁹

Problematisch ist die Kennzeichnung von redundanten Arten als überflüssig allerdings, weil damit eine geringere Schutzwürdigkeit impliziert sein könnte. Theoretische und praktische Untersuchungen zeigen aber, dass die Redundanz eine langfristige »Versicherung« des Systems gegen Störungen sein kann. Eine Art, die kurzfristig redundant erscheint, muss dies nicht auch in einem größeren Zeitmaßstab sein. Sie kann beim Ausfall einer Art diese ersetzen.²⁰ Für ein Ökosystem zu einem bestimmten Zeitpunkt macht es andererseits aber durchaus Sinn, zwischen den für das System wichtigen Arten, den *Fahrern* (»drivers«), und den für das Funktionieren des Systems weitgehend irrelevanten Profiteuren, den *Mitfahrern* (»passengers«), zu unterscheiden, wie dies B.H. Walker 1992 vorschlägt.²¹

Produktion

Ein Grundbegriff für die Analyse ökologischer Rollen ist der der Produktion und der davon abgeleitete der Produktivität. Diese Konzepte sind aus der ökonomischen Nutzung von Land- und Wasserressourcen entlehnt. Untersuchungen zur Produktivität in der Natur finden sich 1721 bei dem englischen Botaniker und Gartenbauer R. Bradley. Mit den Untersuchungen Bradleys wird der Beginn der wissenschaftlichen Produktivitätsbiologie angesetzt.²² Bis zum Ende des

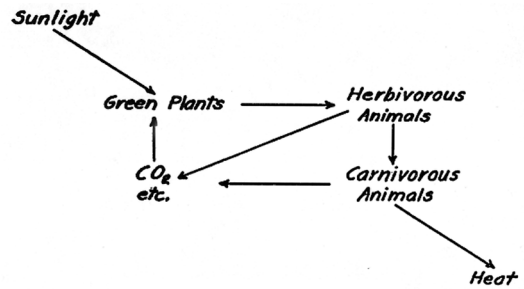


Abb. 439. Das »Mühlrad des Lebens« (aus Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology* (New York 1956): 334).

19. Jahrhunderts werden die Ausdrücke »Produktion« und »Produktivität« vornehmlich auf die Verwertbarkeit des im Meer und in Wäldern und auf Feldern hergestellten organischen Materials für den Menschen bezogen.²³ Ohne Bezug zur menschlichen Nutzung erscheinen die französischen Ausdrücke »natürliche« oder »pflanzliche Produktion« aber bereits im 17. Jahrhundert (Monconys 1665: »les generations & productions vegetales & minerales«²⁴).

In dieser Bedeutung, die nicht auf die Nutzung durch den Menschen verweist, etabliert sich der Begriff der Produktion als ein spezifischer ökologischer Terminus allmählich im 19. Jahrhundert. F.S. Voigt schreibt 1823: »Die Sonne und ihr Licht ist es, die sich als den unmittelbaren physikalischen Erreger des organischen Processes erkennen lässt. Überall, wo sich Erde, Luft und Wasser in gehörigem Verhältnisse zusammen befinden, entsteht, durch Anregung des Lichtes, organische Production«.²⁵ Stärker in ein empirisches Forschungsprogramm eingebunden ist der Gebrauch des Ausdrucks bei dem französischen Stoffwechselphysiologen J.-B. Dumas. Er verwendet ihn 1841 in seiner Vorlesung zur »chemischen Statik« der Organismen (»Leçon sur la statique chimique des êtres organisés«): »des corps réduits, carbone ou ammonium, et de l'eau suffisent à former les matières qui nous occupent, et leur production rentre tout naturellement dans le cercle des réactions que la nature végétale semble surtout propre à produire«.²⁶ Dumas führt in diesem Zusammenhang auch die Termini »Produzenten« und »Konsumenten« ein (s.u.).

Systematische quantitative Untersuchungen der Produktion natürlicher Systeme setzen am Ende des 19. Jahrhunderts sein. Ein Pionier dieser Entwicklung ist der Meeresbiologe V. Hensen, der mittels spezieller Methoden quantitative Studien zur Erzeugung organischer Substanz im Meer durchführt (und in diesem Zusammenhang auch den Ausdruck

›Plankton‹ prägt; ↑Biotop). Hensen definiert den Begriff der Produktion nicht ausdrücklich; er bezeichnet bei ihm einfach den Prozess der Bildung organischer Substanz in einer Region und einem Zeitabschnitt. Bei Hensen erscheint der Ausdruck in verschiedenen Varianten, so 1885 als »jährliche Production«²⁷ und 1887 als »Planktonproduction«²⁸, »Meeresproduction«²⁹ oder einfach »Production«³⁰.

K. Brandt bezeichnet 1889 die Summe der Nahrungsproduzenten und -konsumenten (s.u.) als die »Gesamtproduction« eines Meeres.³¹ Auch allein von der ›Produktion‹ ist bei Brandt die Rede; er verwendet den Ausdruck äquivalent zu ›Ertrag‹.³² Aber auch die Unterscheidung zwischen »Nahrungskonsumenten (Tieren)« und »Nahrungsproduzenten (Urnahrung)« findet sich bei Brandt (s.u.).³³

C. Apstein, der den Begriff der Produktion wohl als erster in die Limnologie einführt, spricht 1892 davon, dass ein See Plankton »produziert«³⁴; vereinzelt verwendet er in diesem Jahr auch bereits das Substantiv in diesem Zusammenhang (›Produktion an Diatomeen«³⁵). Zu einem Terminus wird der Ausdruck erst in Apsteins späteren Publikationen (1894: »Planktonproduction«³⁶; engl. Kofoid 1903: »Plankton Production«³⁷).

In diesen anfänglichen Verwendungen bilden die pflanzlichen Organismen nicht das Subjekt, sondern das Objekt der Produktion; sie sind nicht das (organische Substanz) Produzierende, sondern das (von einem See) Produzierte. Apstein verweist zwar 1894 bereits, im Anschluss an F.A. Forel, auf die Algen als Elemente eines Nahrungskreislaufs (›Circulation der organischen Materie«)³⁸; die Algen erscheinen in diesem Kreislauf aber noch nicht als die Produzenten, sondern als Produkte oder Konsumenten ebenso wie alle anderen Glieder des Kreislaufs. Bis ins 20. Jahrhundert bestehen zwei Produktionsbegriffe nebeneinander: einerseits ein umfassender Begriff, nach dem jeder Aufbau organischer Materie eine Produktion darstellt, andererseits ein spezifischer Begriff, der von der Unterscheidung verschiedener Rollen innerhalb eines Ökosystems ausgeht, wobei die *Produzenten* (meist die Pflanzen) den *Konsumenten* (Tieren und anderen Lebewesen) gegenübergestellt werden.

Gegen die Vorstellung einer Produktion in natürlichen Ökosystemen wendet A. Thienemann 1925 ein: »Für die theoretische Hydrobiologie gibt es keine Endproduktion« im Sinne der Fischereiwirtschaft.³⁹ Wie Thienemann anhand des Modells des *Nahrungskreislaufs* erläutert (und dies in einer Grafik darstellt: ↑Ernährung: Abb. 118), wird jede Produktion von organischem Material in einem Ökosystem dem System selbst wieder zugeführt. So gelangen z.B. die

Nährstoffe der »Endproduktion« der Fischereiwirtschaft, die in den Fischen gebunden sind, durch ihre Zersetzung wieder in das System und dienen anderen Organismen als Nahrung. Thienemann analysiert allerdings noch nicht genau die trophischen Umsätze in einem Ökosystem; dieser Ansatz ist mit dem Namen R. Lindeman verbunden (s.u.).⁴⁰

Die Untersuchungen zur Produktion innerhalb natürlicher Ökosysteme laufen seit Ende des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts unter der Bezeichnung *Produktionsbiologie* (Anonymus 1913: »Bei der Süßwasserbiologischen Station [in Aneboda, Südschweden] werden hauptsächlich Fragen teichbiologischen Interesses (Nutritions- und allgemeine Produktionsbiologie; Bedeutung des Nannoplanktons im Stoffhaushalt der Teichgewässer usw.) sowie betreffs der Bodenbiologie der Seen untersucht«⁴¹; Naumann 1918: »Produktionsbiologie«⁴²). R. Demoll versteht unter der »Produktion« 1927 den »Ertrag, der dem Acker bzw. dem Teiche alljährlich entnommen werden kann«, d.h. »die Höchst-Entnahme, mit der alljährlich – gleiche Bedingungen vorausgesetzt – gerechnet werden kann.«⁴³ Für Demoll ist der Begriff der Produktion auf einen bestimmten Zeitraum bezogen; für die zu einem Zeitpunkt an einem Ort vorhandene Masse an organischer Substanz, d.h. die »lebende Masse [...] in einem bestimmten Augenblick« prägt er den Ausdruck *Biomasse*.⁴⁴ Demoll weist darauf hin, dass die Biomasse mit der Produktion häufig in keinem festen Verhältnis steht, der Quotient aus beiden also nicht konstant ist. Demoll interpretiert den Produktionsbegriff als ein im Wesentlichen ökonomisches Konzept, das allein den Ertrag eines von Menschen bewirtschafteten Ökosystems bezeichnen soll. Eine natürliche Produktion kann es danach also nicht geben. Um auch für natürliche Systeme, bei denen keine Stoffe entnommen werden, den Produktionsbegriff anwendbar zu machen, schlägt Thienemann 1931 folgende Definition vor: »Produktion eines Biotops an organischer Substanz innerhalb einer gegebenen Zeit ist die Gesamtmenge der während dieser Zeit innerhalb des Biotops gebildeten Organismen und ihrer Exkrete.«⁴⁵ Eine angemessene biologische Produktionsdefinition muss nach Thienemann berücksichtigen, dass »der gleiche Stoff« in immer neuen, zeitlich sich ablösenden »Inkarnationen« erscheinen kann.⁴⁶ Weil also aus dem gleichen Stoff innerhalb eines Zeitraums verschiedene Organismen gebildet werden können (über Zyklen der Erzeugung und Zersetzung), kann die Produktion die Biomasse überschreiten.

Ebenso wie die frühen Verwendungen von ›Produktion‹ wird auch der Terminus *Produktivität* an-

fangs allein auf die menschliche Verwertung von natürlichen Ressourcen bezogen. Dies gilt z.B. für A. Lotkas Ausdruck der auf eine Art bezogenen *spezifischen Produktivität* (»specific productivity«⁴⁷, z.B. »productivity of carp«). Seit Ende der 1920er Jahre wird die Produktivität aber auch als eine Messgröße innerhalb natürlicher Ökosysteme formuliert. Für G.E. Hutchinson und seinen Schüler R. Lindeman ist die Produktivität ein Maß für die Rate der Produktion (»rate of production«⁴⁸) auf einer *trophischen Ebene* innerhalb eines Systems (Lindeman 1942: »trophic level«⁴⁹; Hutchinson 1942: »food-cycle level«⁵⁰; ↑Ernährung). Das Verhältnis der Produktivität einer trophischen Ebene zur Produktivität der nächst unteren Ebene bezeichnen Hutchinson und Lindeman als *Effizienz* (»efficiency«⁵¹) der Produktivität der höheren Ebene.

Die auf der ersten organischen Ebene, der der Pflanzen, erfolgende Produktion von organischer Substanz wird seit den 1920er Jahren **Primärproduktion** genannt (Allen 1922: »primary production of organic substance by the utilization of the energy of sunlight«).⁵² Der Ausdruck stammt ursprünglich aus der Wirtschaftswissenschaft und bezieht sich – im Gegensatz zur industriellen Produktion – auf den Anteil der ökonomischen Produktion, der mit der Landwirtschaft zu tun hat.⁵³ Im biologischen Kontext definieren G.G. Windberg und L.I. Iarovitzina die Primärproduktion 1939 als Gesamtheit der in der Photosynthese erzeugten organischen Materie (»the total quantity of organic matter newly formed in the process of photosynthesis«).⁵⁴

Ausgehend von Schätzungen zur Primärproduktion werden in den 1940er Jahren Produktivitätsberechnungen für die Erde insgesamt erstellt.⁵⁵ Während in den meisten frühen Studien die Produktivität in Einheiten der *Energie* pro Zeiteinheiten bestimmt wird, plädiert A. MacFadyen 1948 dafür, allein die pro Zeiteinheit akkumulierte *Masse* organischer Substanz als die Produktivität eines Systems anzusehen, weil jede Menge von Energie ein System nur einmal durchläuft, die Stoffe aber innerhalb eines Systems zirkulieren können.⁵⁶ Die gesamte Menge der Energie, die pro Zeiteinheit durch ein System fließt, nennt MacFadyen die *Aktivität* des Systems. In den 1960er Jahren findet die Ausrichtung der Ökologie auf das Studium der Produktion und Effizienz in Ökosystem ihren Ausdruck in zahlreichen detaillierten Untersuchungen und der Aufstellung von Flussdiagrammen.⁵⁷ Eine dominante Figur dieser ökologischen Richtung ist E. Odum (↑Ökologie).⁵⁸

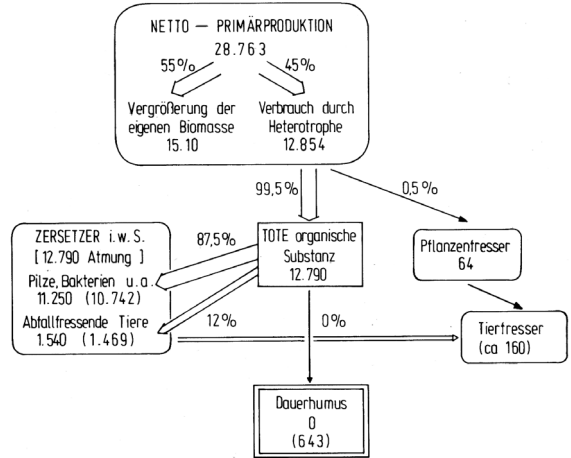


Abb. 440. Der Energiefluss durch ein mitteleuropäisches Buchenwaldökosystem. Die absoluten Zahlenangaben sind in der Einheit $\text{KJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ und sind teilweise aufgrund der Atmung berechnet. Die Nettoprimärproduktion der Buche nutzt knapp 1% der eingestrahelten Energie, davon wird gut die Hälfte zur Vergrößerung der eigenen Biomasse verwendet. Von dem Rest werden 99,5% von Pilzen und Bakterien als tote organische Substanz zersetzt; nur 0,5% wird direkt von Pflanzentressern verwertet. Die Tätigkeit der Lebendfresser fällt damit energetisch gesehen kaum ins Gewicht. Der Anteil der Zoophagen am Energieumsatz ist größer als der der Phytophagen, weil sie sich überwiegend von saprophagen Organismen ernähren. Die Angaben in Klammern gehen von der Annahme aus, dass 5% der organischen Substanz in Dauerhumus übergeht, also gespeichert wird. Von den Tierfressern wird angenommen, dass sie etwa 10% der saprophagen und phytophagen Tiere fressen (aus Ellenberg, H. (1986). *Energiebilanz des Buchenwald-Ökosystems*. In: Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J. (Hg.). *Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986*, 354-355: 354).

Produzenten, Konsumenten und Reduzenten

Die Unterscheidung von »Produzenten« und »Konsumenten« entstammt ursprünglich der Ökonomie und findet sich in diesem Kontext u.a. 1692 bei J. Locke⁵⁹, 1784 bei A. Smith (»The interest of the consumer is almost constantly sacrificed to that of the producer«⁶⁰) und 1864 bei H. Spencer in seinen »Principles of Biology«⁶¹.

Tiere werden im Englischen seit Ende des 18. Jahrhunderts als »Konsumenten« bezeichnet (Anonymus 1798: »the adjustment of the quantity of food, in proportion to the consumers«⁶²; in den älteren Auflagen des gleichen Werks von 1714 bis 1786: »the adjustment of the quantity of Food in proportion to the Eaters«⁶³; Hunter 1804: »the quantity of food in a state of nature is kept equal to the number of the consumers«⁶⁴).

Im Französischen erscheint der Ausdruck ›animal consommateur‹ bereits 1782, allerdings im Sinne eines vom Menschen konsumierten Tieres.⁶⁵ Die Gegenüberstellung von Produzenten und Konsumenten im biologischen Kontext geht aber andererseits vom Französischen aus und erfolgt seit den 1840er Jahren. Sie findet sich 1841 bei J.-B. Dumas (›le végétal est [...] un producteur incessant; mais si par momens, si pour satisfaire à certains besoins, le végétal se fait consommateur, il réalise exactement les mêmes phénomènes que l'animal‹⁶⁶; engl. Übers. 1841: ›the vegetable is an unceasing producer; but if at times, if to satisfy certain wants, the vegetable becomes a consumer, it realises exactly the same phenomena [as] the animal‹⁶⁷). In sachlicher Anlehnung daran heißt es 1846 bei M. Perty: ›Beim Keimen, Knospen, Befruchten ändert die Pflanze ihre Thätigkeit: nun verbrennt sie den Kohlenstoff und Wasserstoff und entbindet Wärmestoff (gleich den Thieren) [...]. In gewissen Fällen wird also die Pflanze aus einer Produzentin, zur Consumentin‹.⁶⁸ In den 1870er Jahren erscheint die Unterscheidung auch bei T.H. Huxley (1878: ›Like all other animals, the pigeon is a consumer, not a producer. [...] The animal is in fact a machine fed by the materials it derives from the vegetable world, as a steam-engine is fed with fuel‹⁶⁹).

Zu einem systematisch verwendeten Begriffspaar der Ökologie wird die Differenzierung allerdings erst Ende des Jahrhunderts. Aufgegriffen wird sie 1889 im Rahmen einer Darstellung der Ergebnisse der großen deutschen ›Plankton-Expedition‹ im Atlantik unter Leitung V. Hensens. K. Brandt differenziert dabei zwischen ›Nahrungskonsumenten (Tieren)‹ und ›Nahrungsproduzenten (Urnahrung)‹.⁷⁰ Als ›Urnahrung‹ des Meeres können nach Brandt ›alle diejenigen chlorophyllführenden Wesen bezeichnet werden, welche ebenso wie die Pflanzen des Landes in sich selbst vermöge ihrer Chlorophyllkörper die zum Aufbau ihres Leibes nötigen organischen Stoffe zu bilden vermögen‹.⁷¹ C. Apstein übernimmt das Begriffspaar 1891 für die Limnologie.⁷² In diesem Zusammenhang erscheint es 1899 auch bei K. Lampert. Lampert zählt zu den ›Nahrungsproduzenten‹ sämtliche Pflanzen, ›welche assimilieren und hierdurch [...] aus anorganischer Materie organische Verbindungen aufbauen‹.⁷³ Demgegenüber stehen die ›Nahrungskonsumenten‹, zu denen Lampert die nicht zur Assimilation anorganischer Materie fähigen Pflanzen und alle Pilze und Tiere rechnet. Die Unterscheidung wird später von Thienemann aufgegriffen und verbreitet.

Für die Organismen eines Binnengewässers unterscheidet Thienemann 1925 zwischen den drei Rollen

der *Produzenten*, *Konsumenten* und *Reduzenten*.⁷⁴ Die Reduzenten, deren Leistung in der Mineralisierung der organischen Substanzen besteht, werden zuvor von G. Alsterberg als *Destruktoren* (›Sedimentdestruktoren‹ der Binnenseen) bezeichnet.⁷⁵ (Der Ausdruck erscheint Mitte des 19. Jahrhunderts zur Bezeichnung blätterfressender Insekten⁷⁶; er ist gebildet in Anlehnung an den von G.A. Olivier 1795 eingeführten Artnamen *Scolytus destructor* für einen Borkenkäfer⁷⁷.) Lindeman führt für die gleiche Rolle 1942 den Terminus *Dekomponierer* (›decomposer‹) ein.⁷⁸ Den in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts am weitesten verbreitete Ausdruck *Destruenten* verwendet als erster wohl A. Thienemann seit 1954.⁷⁹

Trotz ihrer weiten Verbreitung ist die Unterscheidung zwischen Konsumenten und Reduzenten bzw. Destruenten nicht unproblematisch. Die Probleme rühren daher, dass ›Konsument‹ kein Rollenbegriff ist, der ausgehend von Funktionen eines Systems definiert ist. Es wäre also korrekter, der ökologischen Rolle der Produzenten von organischer Substanz diejenige der *Konvertenten* (oder mit Lotka der *Transformenten*: ›energy transformers‹⁸⁰) gegenüberzustellen. Darunter fielen dann sowohl die Reduzenten als auch die Konsumenten. Wenig sinnvoll ist eine scharf Abgrenzung, weil jeder Konsument auch ein Destruent ist, insofern er organische Substanz zu anorganischer abbaut, und jeder Destruent auch ein Konsument ist, insofern er auf den Konsum organischer Substanz angewiesen ist. Ökologisch sind diese beiden Typen nur graduell unterschieden, nämlich dadurch, inwieweit sie die von ihnen aufgenommene organische Substanz in solche anorganische Stoffe umwandeln, die von den Produzenten wieder direkt verwertbar sind. Daneben ist es verbreitet, Konsumenten und Reduzenten danach zu unterscheiden, ob sie bevorzugt lebende oder tote organische Materie konsumieren. Für den ökologischen Stofffluss handelt es sich dabei aber um eine unerhebliche Unterscheidung.

Korruptenten, Sustinenten und Intercalaren

Neben den klassischen drei ökologischen Rollen der Produzenten, Konsumenten und Destruenten werden weitere Kategorien zu identifizieren versucht. So schlägt G. Szélényi 1955 vier Untergruppen der Konsumenten vor: (1) ›Korruptenten: pflanzliche und tierische Lebewesen, die sich von Produzenten ernähren und hierdurch die Existenzbasis der gesamten Biozönose angreifen‹; (2) ›Obstanten: pflanzliche und tierische Lebewesen, die Vertreter der vorigen Gruppe oder die der nachstehenden Gruppe angreifen‹; (3) ›Sustinenten: pflanzliche oder tierische

Lebewesen, die als Symbionten oder als Vermittler in der Befruchtung höherer Pflanzen zur Erhaltung einer Biozönose bzw. deren Artenspektrum beitragen« und (4) »Intercalares: pflanzliche und tierische Lebewesen (höhere Pilze, Aasfresser, Verarbeiter der Bodenstreu usw.) welche organische Substanzen im toten Zustande übernehmen«. ⁸¹

Nachweise

- 1 Vgl. Konersmann, R. (1986-87). Die Metapher der Rolle und die Rolle der Metapher. Arch. Begriffsgesch. 30, 84-137.
- 2 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (in: *Amoenitates academicae*, Bd. 2, 1-52); vgl. Limoges, C. (1972). Introduction. In: Linné, C. von, *L'équilibre de la nature*, 7-25: 13.
- 3 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la Nature* (*Œuvres*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): III, 228 (XII, 16).
- 4 Candolle, A.-P. de (1813/19). *Théorie élémentaire de la botanique*: 19.
- 5 Rheinheimer, H. (1910). *Evolution and Cooperation. A Study in Bio-Economics*.
- 6 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 334.
- 7 a.a.O.: 335.
- 8 André, H. (1924). *Der Wesensunterschied von Pflanze, Tier und Mensch*: 31.
- 9 Parsons, T. (1951). *The Social System*: 25.
- 10 Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). *Adaptation and the form-function complex. Evolution* 19, 269-299: 278.
- 11 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 156f.
- 12 Vitousek, P.M. & Hooper, D.U. (1993). *Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry*. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*, 3-13.
- 13 Collins, S.L. & Benning, T.L. (1996). *Spatial and temporal patterns in functional diversity*. In: Gaston, K.J. (ed.). *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*, 253-280: 254.
- 14 Vgl. 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.
- 15 Ellenberg, H. (1973). *Ziele und Stand der Ökosystemforschung*. In: ders. (Hg.). *Ökosystemforschung*, 1-31: 4.
- 16 DeAngelis, D.L., Bartell, S.M. & Brenkert, A.L. (1989). *Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. Amer. Nat.* 134, 778-805: 800.
- 17 Abruzzi, W.S. (1989). *Ecology, resource redistribution, and Mormon settlement in Northeastern Arizona. Amer. Anthropol.* 91, 642-655: 653.
- 18 Walker, B.H. (1992). *Biodiversity and ecological redundancy. Conserv. Biol.* 6, 18-23; vgl. auch schon Smith, T. & Huston, M. (1989). *A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. Vegetatio* 83, 49-69: 55.
- 19 Lawton, J.H. & Brown, V.K. (1993). *Redundancy in ecosystems*. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*, 255-270.
- 20 Vgl. Gindele, M. (1999). *Die Funktion der Biodiversität: Zur Problematik der Redundanz von Arten in Ökologie und Naturschutz. Landschaftsentw. Umweltforsch.* 112, 101-170.
- 21 Walker (1992): 20.
- 22 Bradley, R. (1721). *A Philosophical Account of the Works of Nature*; vgl. Egerton, F.N. (1969). *Richard Bradley's understanding of biological productivity: a study of eighteenth-century ecological ideas. J. Hist. Biol.* 2, 391-410.
- 23 Roberts, I.P. (1897). *The Fertility of the Land. A Summary Sketch of the Relationship of Farm-Practice to the Maintaining and Increasing of the Productivity of the Soil*; Johnstone, J. (1908). *Conditions of Life in the Sea*: 179; Carter, E.E. (1909). *Methods of Increasing Forest Productivity*.
- 24 Monconys, B. de (1665). *Journal des voyages*: Bd. 1: 34.
- 25 Voigt, F.S. (1823). *System der Natur und ihre Geschichte*: 812.
- 26 Dumas, J.-B. (1841). *Leçon sur la statique chimique des êtres organisés. Annales des sciences naturelles, Zoologie et biologie animale* 16, 33-61: 51; vgl. ders. (1842). *Essai de statique chimique des êtres organisés*: 31; engl. Übers. ders. (1841). *On the chemical statics of organized beings (Continued). Philosophical Magazine* 19, 456-469: 461.
- 27 Hensen, V. (1885). [Über quantitative Bestimmungen des „Auftriebs“]. *Mittheilungen für den Verein schleswig-holsteinischer Aerzte* 1885 (10. Heft), 141-143: 142.
- 28 Hensen, V. (1887). *Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. Fünfter Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere zu Kiel*, 1-108: 94.
- 29 a.a.O.: 96.
- 30 a.a.O.: 94.
- 31 Brandt, K. (1889). *Über die biologischen Untersuchungen der Plankton-Expedition. Verhandlungen der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin* 16 (10), 515-525: 516.
- 32 a.a.O.: 518.
- 33 a.a.O.: 516.
- 34 Apstein, C. (1892). *Quantitative Planktonstudien im Süßwasser. Biolog. Centralbl.* 12, 484-512: 492.
- 35 a.a.O.: 502.
- 36 Apstein, C. (1894). *Vergleich der Planktonproduction in verschiedenen holsteinischen Seen. Ber. naturfor. Ges. Freiburg i. Br.* 8, 70-88.
- 37 Kofoid, C. (1903). *The Plankton of the Illinois River, 1894-1899 (New York 1977)*: 291; Birge, E.A. & Juday, C. (1922). *The Inland Lakes of Wisconsin, the Plankton, I. Its Quantity and Chemical Composition*.
- 38 Apstein (1894): 73.
- 39 Thienemann, A. (1925). *Der See als Lebensinheit. Naturwiss.* 13, 589-600: 591.
- 40 Vgl. Kingsland, S.E. (1991). *Defining ecology as a sci-*

- ence. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.). *Foundations of Ecology*, 1-13: 11.
- 41 Anonymus (1914). Bekanntmachung der Biologischen Station Aneboda, Südschweden. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 6, 491 [Assistent für Hydrobiologie der Station: E. Naumann].
- 42 Naumann, E. (1918). Sötvattnets produktionsbiologi; ders. (1922). Über einige produktionsbiologische Fragestellungen der limnologischen Forschung. *Fischerei-Zeitung* 25, 357-360; 368-371: 358; Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 31, 29-79: 34.
- 43 Demoll, R. (1927). Betrachtungen über Produktionsberechnungen. *Arch. Hydrobiol.* 18, 460-463: 460.
- 44 a.a.O.: 462.
- 45 Thienemann, A. (1931). Der Produktionsbegriff in der Biologie. *Ach. Hydrobiol.* 22, 616-622: 619.
- 46 a.a.O.: 621.
- 47 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 347.
- 48 Hutchinson, G.E. [1942]. [Recent Advances in Limnology] (Manuscript, zit. n. Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-417): 403; Lindeman (1942): 402.
- 49 Lindeman (1942): 407.
- 50 Hutchinson [1942]: 407; Lindeman (1942): 406.
- 51 Hutchinson [1942]: 407; Lindeman (1942): 407.
- 52 Allen, E.J. (1922). The progression of life in the sea. *Amer. Nat.* 56, 481-503: 500.
- 53 Anonymus (1876). *Hungarian statistics*. *J. Statist. Soc. London* 39, 734-739: 735.
- 54 Windberg, G.G. & Iarovitzina, L.I. (1939). [Daily changes in the quantity of dissolved oxygen as a method of measuring the primary production]. *Proc. Kossino Limnol. Sta.* 22, 128-143 (russ. mit engl. Zusammenfassung).
- 55 Hutchinson, G.E. & Riley, G.A. (1944). The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the earth as a whole. *Amer. Sci.* 32, 129-132; Hutchinson, G.E. (1944). Nitrogen in the biogeochemistry of the atmosphere. *Amer. Sci.* 32, 178-195.
- 56 MacFadyen, A. (1948). The meaning of productivity in biological systems. *J. Anim. Ecol.* 17, 75-80: 78f.
- 57 Westlake, D.F. (1963). Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.* 38, 385-425; Engelmann, M. (1966). Energetics, terrestrial field studies, and animal productivity. *Adv. Ecol. Res.* 3, 73-116.
- 58 Odum, E. (1953). *Fundamentals of Ecology*; Gates, D. (1962). *Energy Exchange in the Biosphere*; Phillipson, J. (1966). *Ecological Energetics*.
- 59 Locke, J. (1692). *Some Considerations of the Consequences of Lowering the Interest, and Raising the Value of Money*: 120.
- 60 Smith, A. (1776/84). *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations*: 515.
- 61 Spencer, H. (1864-67). *The Principles of Biology*, 2 vols.: I, 373.
- 62 Anonymus (1798). *Derham, W., Physico-Theology*, 2 vols. (A New Edition): II, 3.
- 63 *Derham, W. (1713/14). Physico-Theology*: 180; abgesehen von der Groß- und Kleinschreibung ebenso in der 5. Aufl. (1720): 181, der 12. Aufl. (1754): 181 und der Neuausgabe von 1786: 257.
- 64 Hunter, A. (1804). *Georgical Essays*, vol. 6: 483; ebenso in Goldsmith, O. (1806). *Animated Nature*, vol. 1 (Works, vol. V): 349.
- 65 Anonymus (1782). *Dronte*. In: *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des animaux*, Bd. 1, 671-672: 672.
- 66 Dumas, J.-B. (1841). *Leçon sur la statique chimique des êtres organisés*. *Annales des sciences naturelles, Zoologie et biologie animale* 16, 33-61: 54; vgl. ders. (1842). *Essai de statique chimique des êtres organisés*: 35.
- 67 Dumas, J.-B. (1841). On the chemical statics of organized beings (Continued). *Philosophical Magazine* 19, 456-469: 463.
- 68 Perty, M. (1846). *Allgemeine Naturgeschichte als philosophische und Humanitätswissenschaft*, Bd. 4: 225.
- 69 Huxley, T.H. (1878). *Physiography. An Introduction to the Study of Nature*: 227.
- 70 Brandt, K. (1889). Über die biologischen Untersuchungen der Plankton-Expedition. *Verhandlungen der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin* 16 (10), 515-525: 516.
- 71 a.a.O.: 516f.
- 72 Apstein, C. (1891). Über die quantitative Bestimmung des Plankton im Süßwasser. In: *Zacharias, O. (Hg.). Das Thier- und Pflanzenlebens des Süßwassers*, 2 Bde.: II, 255-294: 258.
- 73 Lampert, K. (1899). *Das Leben der Binnengewässer*: 541; vgl. Schramm, E. (Hg.) (1984). *Ökologie-Lesebuch. Ausgewählte Texte zur Entwicklung ökologischen Denkens*: 207.
- 74 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebensinheit. *Naturwiss.* 13, 589-600: 590; ebenso ders. (1935). *Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Unterrichtsblätter für Mathematik und Naturwissenschaften* 41, 337-350: 339; ders. (1941). Vom Wesen der Ökologie. *Biologia Generalis* 15, 312-331: 318.
- 75 Alsterberg, G. (1924-25). Die Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen. *Arch. Hydrobiol.* 15, 291-338: 331.
- 76 Kolenati, F.A. (1857). Beiträge zur Naturgeschichte der europäischen Chiroptern. *Allgemeine deutsche naturhistorische Zeitung* 3, 1-24; 41-68: 65.
- 77 Olivier, G.A. (1795). *Entomologie ou Histoire naturelle des insectes, Coléoptères*, Bd. 4, Nr. 78. *Scolyte. Scolytus*: 5.
- 78 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-417: 401.
- 79 Thienemann, A. (1954). *Lebensgemeinschaften. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen* 33, 303-326: 308; 311; ebenso ders. (1956). *Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur*: 12; 42; 118; 139; vgl. auch Strenzke, K. (1963). *Ökologie der Wassertiere*. In: *Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie*, Bd. III/I. *Allgemeine Biologie*, 115-192: 187.
- 80 Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*: 325.
- 81 Szelényi, G. (1955). Versuch einer Kategorisierung der Zoozönosen. *Beitr. Entomol.* 6, 18-35: 20.

Schlaf

Das deutsche Wort ›Schlaf‹ (mhd., ahd. ›slāf‹) geht, ähnlich wie die entsprechenden Wörter anderer indogermanischer Sprachen, auf die Wurzel *slāb- ›schlapp, schwach werden‹ zurück und verweist damit auf die dem Schlaf vorhergehende Erschöpfung und das Erschlaffen der Gliedmaßen.

Antike: Schlaf als Erholung

Eine physiologische Theorie des Schlafes findet sich bei Aristoteles. Aristoteles bezeichnet den Schlaf als »einen Zustand des wahrnehmenden Teils der Seele«, der in einer »Fesselung« und Aufhebung der Funktion dieses Organs bestehe.¹ Nur Lebewesen, die auch über Sinneswahrnehmungen verfügen, also nur die Tiere und nicht die Pflanzen, fallen nach Aristoteles in den Schlaf. Im Vergleich zum Leben der Tiere stellt sich das Leben der Pflanzen für Aristoteles als ein dauernder Schlaf dar: »der Zustand der Pflanzen ist dem Schlaf ähnlich ohne ein Erwachen.«² Der Schlaf stellt sich in der aristotelischen Theorie als Folge der natürlichen Erschöpfung eines Organs ein; wenn ein Organ über seine natürliche Zeitgrenze hinaus beansprucht werde, dann bedürfe es zu seiner Erholung des Schlafes.³ Im Vergleich zu dem mit der Fähigkeit zur Sinneswahrnehmung verbundenen Wachzustand, der als das höchste Ziel der Lebewesen angesehen wird, nimmt der Schlaf eine untergeordnete Funktion ein. Er wird von Aristoteles als Mittel und Bedingung für den Wachzustand entworfen. Die Finalursache des Schlafes ist insgesamt die Erhaltung (»σωτηρία«) des Tieres.⁴ In dieser funktionalen Rolle ist der Schlaf in die Leistungen des Organismus insgesamt integriert und wird nicht nur negativ über die Abwesenheit des Wachzustandes bestimmt.

Schlaf bei Pflanzen

Die alte, auf Aristoteles zurückgehende Meinung, dass die ↑Pflanzen sich im Vergleich zu den Tieren in einem Zustand des dauernden Schlafes befinden, hat auch in der Neuzeit manchen Anhänger, Mitte des 18. Jahrhunderts z.B. G.L.L. Buffon.⁵

Zu Buffons Zeiten werden aber auch bereits ausführliche Beschreibungen des Schlafes bei Pflanzen gegeben.⁶ C. von Linné beschreibt den Pflanzenschlaf 1755 in erster Linie als Veränderung der Blattstellung bei Anbruch der Dunkelheit und klassifiziert die Pflanzen nach diesem Kriterium in verschiedene Gruppen.

Schlaf (ahd.) 211

Winterschlaf (Rollenhagen 1605) 214

minimales Leben (Hollier 1708) 214

Hibernation (Duncan 1790) 214

latentes Leben (Hufeland 1790) 213

Dormanz (Carlisle 1804) 215

Hypnose (Harless 1824) 216

Anabiose (Preyer 1873) 212

Abiosis (von Grassi 1832) 213

Diapause (Wheeler 1893) 215

Anhydrobiose (Giard 1894) 216

nyktinastisch (Pfeffer 1904) 211

Hypobiose (Monterosio 1934) 216

Anoxybiose (Keilin 1959) 216

Kryobiose (Keilin 1959) 216

Kryptobiose (Keilin 1959) 213

Osmobiose (Keilin 1959) 216

Weil die Pflanzen nach Linné über keine Nerven und Empfindungen verfügen, bezeichnet er ihren Schlaf als einen bloß analogischen Schlaf (»somnus analogon«).⁷ Das Zusammenfallen von Blüten und Blättern zu einer »Nachtstellung« wird u.a. von H. Dutrochet 1837 beschrieben.⁸ Die Bewegungen der Blätter in der Dämmerung werden anfangs als *Schlafbewegungen* oder *nyctitropische Bewegungen*⁹ oder *Nyctitropismus*¹⁰ bezeichnet (C. Darwin & F. Darwin 1880: »Nyctitropism and nyctitropic«¹¹). Später lautet der verbreitete Terminus *nyktinastische Bewegung* oder *Nyktinastie* (Pfeffer 1904: »nyctinastisch«¹²; Francé 1907: »Nyctinastie«¹³) (↑Selbstbewegung).

Physiologische Untersuchungen

Bis zur modernen elektrophysiologischen Erforschung des Schlafes wird das Phänomen in erster Linie psychologisch charakterisiert als der periodische Zustand der Abwesenheit von Bewusstsein und der weitgehenden Absperrung gegen äußere Erregung. Funktional wird er gedeutet als »innere Notwendigkeit des Zellenstaates, Ruhepausen in die animalen Leistungen einzuschalten« (Fleisch 1933).¹⁴ In physiologischer Hinsicht stehen sich im 19. Jahrhundert zwei Erklärungsansätze gegenüber: Der eine deutet den Schlaf als Mangel, der andere als Überfluss von Blut im Gehirn. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts entstehen Theorien von Schlaftoxinen, denen eine auflösende Funktion für den Schlaf zugeschrieben werden. H. Piéron zeigt 1913, dass die Injektion von Liquor aus dem Rückenmark eines übermüdeten Hundes in einen wachen Hund bei letztem Müdigkeit auslöst.¹⁵ C. von Economo schlägt daraufhin vor, dass der Schlaf-Rhythmus aufgrund der periodischen Akkumulation und des Abbaus eines Hypnotoxins stamme und über ein Schlafzentrum reguliert werde.¹⁶

Der Schlaf ist die meist periodisch dem Tag-Nacht-Rhythmus folgende Phase veränderter physiologischer Aktivität (bei Pflanzen) bzw. herabgesenkter sensorischer und lokomotorischer Aktivität (bei Tieren).

Moderne Schlafforschung: EEG und REM

Die moderne Erforschung des Schlafes setzt mit der genaueren Beschreibung und Messung des EEG (»Elektroenzephalogramm«) durch H. Berger 1929 ein (»Elektrenkephalogramm«).¹⁷ Elektrophysiologisch lassen sich verschiedene Phasen des Schlafes beim Menschen und anderen Säugetieren voneinander unterscheiden. Die Phase, die mit intensivem Träumen verbunden ist, ist gleichzeitig durch schnelle Augenbewegungen und erhöhte Aktivität des vegetativen Nervensystems gekennzeichnet. Sie wird seit Mitte der 1950er Jahre als *REM-Phase* (»rapid eye movement«) bezeichnet.¹⁸ Moderne Untersuchungen zum Schlaf-Wach-Rhythmus haben einen endogenen Schrittmacher für den zirkadianen Rhythmus gefunden, der durch den Tag-Nacht-Rhythmus auf der Erde trainiert wird und der über das Epiphysen-Hormon Melatonin seine Wirkung entfaltet.¹⁹

Gemeinsamkeiten des Schlafes bei Tieren

Eine vergleichende Sicht zeigt, dass das Schlafen bei allen Organismen durch gewisse Gemeinsamkeiten gekennzeichnet ist. Diese sind: (1) Es stellt eine längere Phase geringer körperlicher Aktivität dar; (2) es zeigt einen mit Umweltfaktoren einhergehenden Rhythmus (z.B. Tag-Nacht-Rhythmus); (3) im Schlafen liegt eine verminderte Reaktionsbereitschaft auf äußere Reize vor; (4) der Schlaf erfolgt an sicheren, immer wieder aufgesuchten Plätzen und ist gekennzeichnet durch eine arttypische Körperhaltung (vgl. Abb. 441).²⁰ Die Vögel und höheren Säugetiere zeigen darüber hinaus auch noch Symptome eines »aktiven Schlafes«, der sich elektrophysiologisch als Gehirnaktivität nachweisen lässt. Spezifische Reizungen von Hirnarealen können den Schlaf auslösen.²¹ Wegen seiner spezifischen Erregbarkeit und weil er auch als Übersprungsverhalten auftreten kann, wird der Schlaf von N. Tinbergen 1951 als ein echter Instinkt interpretiert.²²

Funktionen des Schlafens und Träumens

Zur funktionalen Deutung des Schlafes stehen sich v.a. zwei Theorien gegenüber.²³ Auf Aristoteles geht die *Erholungstheorie* (»recuperation theory«) zurück, nach der es die wesentliche Funktion des Schlafes ist, eine Regeneration der in den Wachzuständen belasteten physiologischen Systeme zu ermöglichen. Nach der neueren *Schutztheorie* besteht die wesentliche Funktion des Schlafes dagegen darin, einen Organismus zu immobilisieren, um ihn vor Räubern zu schützen: »sleep serves the function of maintaining immobility in animals at times when immobility is an optimum behavioural survival strategem« (Meddis 1975).²⁴

Auch zur Interpretation der Funktion des Träumens werden biologische Theorien entwickelt. Diese setzen sich meist von den älteren psychoanalytischen Theorien ab, denen zufolge die Träume Ausdruck unterbewusster Wünsche sind, die unter dem Einfluss einer psychischen Zensur verändert wurden.²⁵ Die biologischen Theorien werden in der Regel nicht ausgehend von den Inhalten der Träume entwickelt, sondern versuchen vielmehr in erster Linie die Verteilung des Träumens im Laufe des Lebens zu deuten, so z.B. die Tatsache, dass v.a. Kleinkinder (auch bereits im Mutterleib) intensiv träumen. Eine Theorie geht davon aus, dass das Träumen ein bloßes Nebenprodukt eines autoaktiven Gehirns ist und die erinerte Verarbeitung der Versuch einer nachträglichen Sinngebung darstellt; das Träumen wird demnach initiiert durch ein Areal des Hinterhirns, nämlich die Brücke (Pons), und nicht durch solche Hirnareale, die für höhere kognitive Prozesse verantwortlich sind (den zerebralen Kortex).²⁶

Eine andere (spekulative) Theorie sieht die wesentliche Funktion des Schlafes darin zu vergessen: »in REM sleep we unlearn our unconscious dreams. ›We dream in order to forget« (Crick & Mitchison 1983).²⁷ Das »negative« oder »reverse Lernen« (auch »unlearning«) bildet nach dieser Theorie einen Mechanismus, der das Nervensystem vor schädlichen Vorstellungen schützt. Diese Theorie ist besonders geeignet, die große Verbreitung des Träumens in Phasen der Entwicklung des Gehirns zu erklären, denn besonders in diesen plastischen Phasen ist es sinnvoll, dass verschiedene Vorstellungen durchgespielt werden und sich allein solche gedanklichen Verknüpfungen verfestigen, die sich als erfolgreich erweisen.

Anabiose

Das Wort ἀναβίωσις bedeutet im klassischen Griechisch »Wiederaufleben, neues Leben«. ²⁸ Im Anschluss daran wird bis in die Neuzeit unter einer Anabiose eine Wiederauferstehung verstanden, und zwar besonders im christlichen Kontext unter Bezug auf das neutestamentliche Motiv der Erweckung des Lazarus.²⁹ Neben seiner speziellen biologischen Bedeutung wird das Wort »Anabiose« auch zur Bezeichnung für die nahen Todeserfahrungen des Menschen verwendet.³⁰

Im Rahmen eines biologisch-medizinischen Kontexts verwendet C.H. Schultz (von Schultzenstein) den Ausdruck seit Mitte der 1840er Jahre (1844: »Anabiosis«³¹; 1845: »Anabiose«³²). Er versteht darunter den Prozess der »Genesung als Verjüngung aus

der Krankheit: »Die Anabiosis ist ein Wiederaufleben aus dem Todesprozess der Krankheit.«³³ In dieser Bedeutung etabliert sich der Ausdruck aber nicht.

Erfolgreicher ist die Verwendung dieses Ausdrucks durch den Biologen W. Preyer, der ihn seit 1873 gebraucht für »das Wiederaufleben trockener oder erfrorener Organismen«.³⁴ Das Adjektiv »anabiotisch«, das Preyer bereits ein Jahr zuvor verwendet³⁵, verbindet er mit der Bedeutung »lebenslos aber lebensfähig« und versteht es als kontradiktorischen Gegensatz von »lebend«; den konträren Gegensatz von »lebend« bildet dagegen »tot«³⁶. Preyer versteht ausgehend von der Wortgeschichte unter einer Anabiose zunächst allein den Vorgang der »Wiederbelebung« eines Organismus, in dem jede Lebenserscheinung vorübergehend zum Stillstand gekommen ist. Die Anabiose besteht nach Preyer in der »Wiederbelebung vollkommen lebloser Organismen und ihrer Teile« und stelle insofern eine »totale Unterbrechung sämtlicher Lebensvorgänge«³⁷ dar. Die Bedeutung des Ausdrucks ist also nicht ganz eindeutig, weil er sowohl den Prozess der Wiederbelebung als auch den Zustand der vorübergehenden Leblosgkeit eines Organismus bezeichnet. Preyer definiert 1891: »1) Leblos und lebensfähig = anabiotisch. 2) Leblos und lebensunfähig = tot«³⁸.

Abiosis und Kryptobiosis

Weil die Anabiose aber weiterhin häufig allein mit dem Vorgang der Wiederbelebung verbunden wird, schlägt P.J. Smidt 1948 für den Zustand der vorübergehenden Leblosgkeit den Terminus *Abiosis* vor.³⁹ Dieses Wort erscheint bereits im 19. Jahrhundert in verschiedenen Bedeutungen. Einen ähnlichen Sinn wie Smidt verbindet der Arzt E. von Grossi mit dem Wort in einer kurz nach seinem Tod 1832 veröffentlichten Schrift. Darin wird die Abiosis unter dem Titel »scheinbarer Tod« (»Mors apparens«) und neben der *vita minima* als eine Form der unvollständigen Manifestation des Lebens (»vitae manifestatio infracta«) beschrieben.⁴⁰ In englischsprachigen medizinischen Wörterbüchern wird das Wort seit Mitte des 19. Jahrhunderts einfach mit »Tod« (»Death«) übersetzt.⁴¹ In einer deutschen Enzyklopädie von 1885 werden die beiden Bedeutungen »Leblosgkeit« und »dem Tode nahe« für das Wort unterschieden.⁴² Der Braunschweiger Arzt Frank bestimmt die Abiosis 1877 als »Scheintod« oder ausführlicher als »einen Mangel der äussern Lebenserscheinungen, während der Organismus die Fähigkeit zum Leben noch besitzt und letzteres unter günstigen Umständen wieder zur vollen Thätigkeit gelangen kann.«⁴³ Insgesamt kann sich der Ausdruck allerdings genauso wenig

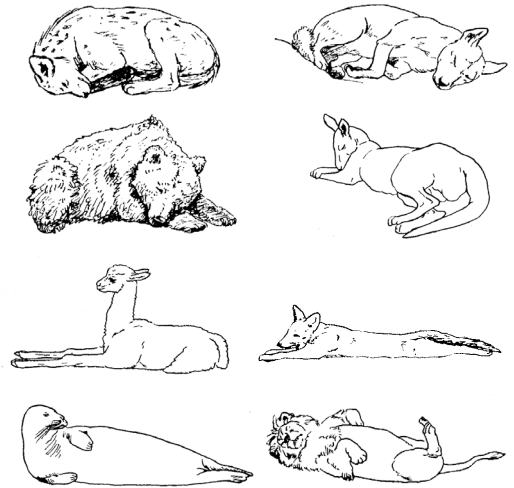


Abb. 441. Schlafstellungen bei Säugetieren. Von links oben nach rechts unten: Bilchlage; Seitenlage, eingerollt; Bauchlage, eingerollt; Bauch-Seitenlage; Kauerlage; Bauchlage, gestreckt; Seitenlage, gestreckt; Rückenlage (aus Haßenberg, L. (1965). *Ruhe und Schlaf bei Säugetieren*).

etablieren wie der 1959 von D. Keilin gemachte Vorschlag, an Stelle von »Anabiose« den seiner Meinung nach klareren Begriff *Kryptobiose* (»cryptobiosis«) zu verwenden.⁴⁴

Latentes Leben

Zur Benennung der Sache ist neben »Anabiose« weiterhin allein die alte, auf C.W. Hufeland zurückgehende Bezeichnung *latentes Leben* verbreitet. Hufeland verwendet 1790 im Deutschen die Formulierungen *verborgenes Leben*⁴⁵ oder *gebundenes Leben*⁴⁶, diese wird im folgenden Jahr in einer Übersetzung seines Aufsatzes ins Französische als »latentes Leben« (»vie latent«) wiedergegeben⁴⁷. Hufeland versteht darunter einen Zustand eines Organismus, bei dem das sensible Leben vollständig verschwunden ist, also keine Sinneswahrnehmungen und Bewegungen mehr erfolgen, die vegetativen Körperfunktionen aber weiterhin intakt sind. In einem Bild beschreibt Hufeland das verborgene Leben als einen Zustand, in dem die »Lebensflamme« nicht mehr vorhanden ist, der »Lebensstoff« aber noch existiert.⁴⁸ Dieser Zustand sei ein »Mittelzustand zwischen Leben und Tod«, in den sehr viele Lebewesen geraten könnten, z.B. die mehrjährigen Pflanzen im Winter oder die Bären und andere Tiere, die einen Winterschlaf oder eine Winterruhe halten⁴⁹: »Sie sterben, um ihr Leben in ihr Innerstes zu verschließen, um es auch ohne Nahrung, ohne Element erhalten zu können.«⁵⁰

Hufeland verwendet hierfür auch den Ausdruck *Scheintod*⁵¹, der in französischer Übersetzung mit *Asphyxie* (»asphyxie«) wiedergegeben wird.⁵² Mit dem Konzept des latenten Lebens plädiert Hufeland dafür, sich den Übergang vom Leben zum Tod als ein Kontinuum vorzustellen: »Der Tod des Menschen ist keine plötzliche Verwandlung, kein Werk des Augenblicks, sondern ein stufenweiser Uebergang aus dem Zustand des wirksamen Lebens in den des gebundenen oder Scheintods, und durch diesen erst in den vollkommenen Tod, oder den totalen Verlust aller Lebenskraft«.⁵³

Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck »latentes Leben« auch von deutschsprachigen Biologen übernommen; vermehrt seit den 1820er Jahren.⁵⁴ K.F. Burdach schreibt 1826 einem Keimkörper, den er den »ungleichförmigen Keim« nennt und in dem »organische Masse und Lebendigkeit sich concentrirt, dadurch aber zu einer späteren, höheren Entfaltung sich vorbereitet« ein »latentes Leben« zu; die Bedeutung dieses latenten Lebens der Keime liege darin, »daß ihre Lebensfähigkeit unter Verhältnissen, welche keine Entwicklung gestatten, bestehen kann, oder daß ihnen ein latentes Leben als Mittel zu ihrer Erhaltung unter ungünstigen Umständen zukommt«.⁵⁵ C.G. Carus versteht unter dem latenten Leben 1834 Zustände im Pflanzen- und Tierleben, »wo alle besonderen Lebensphänomene aufgehoben und verschwunden sind, nur noch eine oft auch verkümmerte somatische Form trotz innerster Zurückgezogenheit aller Lebensregung, sich, in ihrer Integrität ruhend, auf unbestimmte Zeiträume hinaus erhält«.⁵⁶ Carus schreibt sowohl den Organismen, die in einen Sommer- oder Winterschlaf verfallen als auch den Eiern in den Ovarien der Säugetiere, die »ohne Bewegung und Stoff- und Formwechsel, ziemlich unbestimmte Zeiträume nur eben ihr Daseyn erhalten«⁵⁷, ein latentes Leben zu.

Minimales Leben

Auch als ein *minimales Leben* (»vita minima«) ist der Zustand der verminderten physiologischen und ethologischen Aktivität seit dem frühen 18. Jahrhundert bekannt (Hollier 1708).⁵⁸ G.R. Treviranus schreibt 1802 dem Embryo ein Leben nahe dem minimalen Leben zu; jeder »lebende Organismus« durchläuft nach Treviranus einen ↑»Kreislauf« zwischen einem Zustand des minimalen Lebens (»vita minima«) und des maximalen Lebens (»vita maxima«).⁵⁹ Die Vorstellung eines minimalen Lebens verbindet Treviranus mit der Lehre Buffons und Needhams von bestimmten organischen Körpern (»gewisse Formen des Lebens«), die selbst nach dem Tod eines Indivi-

duums fortbestehen und die Keime eines neuen Lebens bilden.

Winterschlaf

Der *Winterschlaf* bei Tieren ist bereits seit der Antike bekannt. Aristoteles berichtet von dem Winterschlaf der Bären⁶⁰ und (fälschlich) einiger Vögel⁶¹. Plinius der Ältere beschreibt in seiner Naturgeschichte für das Eichhörnchen eine Vorratshaltung für den Winter bei einigen Tieren, einen Winterschlaf bei anderen (»in hiemes aliis provisum pabulum, aliis pro cibo somnus«).⁶² Plinius gibt außerdem die Auffassung von Nigidius wieder, nach der die Eulen einen Winterschlaf von sechzig Tagen halten (»noctuas sexagenis diebus hiemis cubare«⁶³; dt. Übers. Denso 1764: »daß die Eulen einen Winterschlaf von sechzig Tagen halten«⁶⁴). Der deutsche Ausdruck »Winterschlaf« ist seit Beginn des 17. Jahrhunderts nachweisbar (Rollenhagen 1603: »der Behr, wann er von seinem Winterschlaff erwacht«⁶⁵). C. von Linné nennt 1745 die Winterruhe der Bäume einen »Winterschlaf« (oder genauer einen »Halbschlaf« oder ein »Dösen«: »Lind, Ek och Asp stodo ännu sofwande i sin winter-dwala«⁶⁶; dt. Übers. 1764: »die Linde, Eiche und Espe noch in ihrem Winterschlaf ruheten«⁶⁷). Seit den 1750er Jahren wird der Ausdruck im Deutschen häufiger (Halle 1757 in Bezug auf die »Schlafratte«, d.h. den Siebenschläfer⁶⁸; H. 1757 in Bezug auf die »Gartenzikade«⁶⁹).

Der spätere Terminus *Hibernation* wird in der biologischen Bedeutung erst seit Ende des 18. Jahrhundert verwendet (Duncan 1790: »During the Winter, from the absence of heat, and in a great measure light also, plants remain in a state of torpidity, analogous to the hibernation of animals«⁷⁰; Fabricius 1791: »ces animaux [les hirondelles] ne respirent point pendant l'hibernation«⁷¹; Darwin 1800: »the animal during its state of hibernation«⁷²; Draparnaud 1805: »L'hibernation est cet état de torpeur dans lequel se trouvent pendant l'hiver plusieurs espèces de corps organisés, et qui est manifestement le effet du frois«⁷³; Kirby & Spence 1818: »On the hibernation and torpidity of insects«⁷⁴; Buffon gebraucht weder »hibernation« noch »sommel hibernal«). Viel diskutiert ist am Ende des 18. Jahrhunderts die Frage der Überwinterung der Schwalben. C. von Linné und sein Schüler J.C. Fabricius (s.o.) sind der Meinung, sie würden unter Wasser in Sümpfen und Seen überwintern (Linné 1757: »aquis submersæ hibernant«⁷⁵). Linné bezieht das Verb »hibernare« auch auf das Überwintern von Zugvögeln ohne Winterschlaf an anderen Orten (»Grues in Ægypto hibernare, & in Europam vere remigrantes«).⁷⁶

Dormanz

Im 20. Jahrhundert wird von einer ›Anabiose‹ v.a. dann gesprochen, wenn ein Organismus seinen Stoffwechsel mit der Umgebung vollständig einstellt (›Ametabolismus‹⁷⁷). Sie ist damit unterschieden von Überdauerungsstadien, in denen der Stoffwechsel allein vermindert ist (›Hypometabolismus‹ oder **Dormanz**). Das Adjektiv ›dormant‹ wird seit Ende des 17. Jahrhunderts auf (im Boden) überdauernde Krankheitserreger oder Samen von Pflanzen und Tieren bezogen (Willis 1685: »the Seeds of it [the contagion of an infectious disease] have lain dormant for many Years in a Garment or Bed-Cloaths«⁷⁸; Witty 1705: »might not the Seed [of mustard] have laid there dormant more than a Man's Age?«⁷⁹). Von einer ›Dormanz‹ ist seit Mitte des 18. Jahrhunderts die Rede, zunächst in Bezug auf das latente Vorkommen von Krankheitserregern in einem Wirtsorganismus (Kirckpatrick 1754).⁸⁰ Seit Beginn des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck insbesondere für den verringerten Aktivitätszustand von Tieren bei niedrigen Temperaturen und für den Zustand der Entwicklungsruhe von Pflanzensamen, die sich von der Mutterpflanze gelöst, aber noch nicht zu keimen begonnen haben (Carlisle 1804: »During [...] dormancy, the animal may be frozen, without the destruction of the muscular irritability«⁸¹; Inglis 1818: »These seeds [of certain plants] must owe their incorruptibility to some self-preserving principle, and their dormancy to the debarred approach of the solar streams of light«⁸²; Weaver & Clements 1929: »When a seed does not germinate immediately upon leaving the parent plant, it is said to be in a state of dormancy. Dormancy is not confined to seeds, however, but is also characteristic of many offshoots such as rhizomes, bulbs, tubers, etc.«⁸³). Als Formen der Dormanz gelten daneben der Schlaf, der Winterschlaf (›Hibernation), der Sommerschlaf (›Aestivation‹) und die **Diapause** (Wheeler 1893)⁸⁴, d.h. ein (äußerliches) Ruhestadium innerhalb einer Metamorphose.

Wissenschaftsgeschichte

Die Fähigkeit zur Eintrocknung und Wiederbelebung bei Bärtierchen (Tardigrada) und Rädertierchen (Rotatoria) beschreibt A. van Leeuwenhoek bereits 1702.⁸⁵ Die Beobachtungen von Leeuwenhoeks finden aber nur wenig Beachtung. Resistente Dauerformen anderer Organismen werden im 18. Jahrhundert wiederholt beschrieben. Am bekanntesten sind die Untersuchungen J.T. Needhams⁸⁶ und H. Bakers⁸⁷ Mitte des Jahrhunderts zu den Ruhezuständen des Weizenälchens (*Anguina tritici*), eines parasitischen Fadenwurms, der in Weizenähren lebt. Unter dem

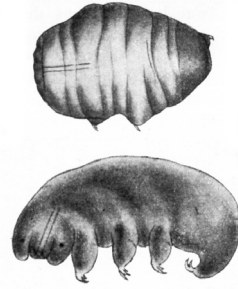


Abb. 442. Bärtierchen (*Macrobiotus hufelandi*) im Trockenstadium (›Tönnchen‹; oben) und im aktiven Zustand nach der Wiederbelebung (unten). Der Sauerstoffverbrauch im eingetrockneten Zustand vermindert sich gegenüber der aktiven Form um den Faktor 3000; der Wassergehalt beträgt 2%; eine Wiederbelebung aus dem Trockenstadium kann nach bis zu sechs Jahren erfolgen (aus Baumann, H. (1922). Die Anabiose der Tardigraden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Tiere 45, 501-556: 515; 522).

Einfluss L. Spallanzanis gibt Needham allerdings seine ursprüngliche Ansicht, es handle sich bei den eingetrockneten Körperchen im Weizen um Tiere, später auf. Erst nachdem M. Roffredi⁸⁸ und F. Fontana⁸⁹ in den 1770er Jahren die Lebensgeschichte der Weizenälchen aufdecken, gilt ihre organismische Natur als unzweifelhaft erwiesen.

Obwohl P.L.N. Doyère 1842 zeigt, dass die Dauerstadien von Bärtierchen selbst extreme Austrocknung und Erhitzung bis 125°C überleben⁹⁰, wird noch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, so insbesondere von F. Pouchet, bezweifelt, dass die Fortsetzung des Lebens möglich ist, nachdem alle Lebensprozesse (z.B. durch Austrocknung) angehalten wurden⁹¹. Zur Klärung der Kontroverse beruft die biologische Gesellschaft Frankreichs 1859 eine »Kommission« ein, die in ihrem Bericht die experimentelle Befunde Droyères weitgehend stützt, ihm aber nicht darin folgt, das Leben eines Organismus sei durch die Erhitzung und Eintrocknung tatsächlich zu einem (vorübergehenden) Ende gekommen.⁹²

Während Preyer und später M. Verworn⁹³ vermuten, dass in den Trockenstadien während der Anabiose überhaupt kein Stoffwechsel mehr stattfindet und somit ein vollkommener »Stillstand des Lebens« eingetreten sei, hält W. Kochs 1890 diese Auffassung aus theoretischen Gründen für unwahrscheinlich, weil sich die komplexe Struktur eines Organismus in ihrem labilen Gleichgewicht bei wechselnder Temperatur nicht über lange Zeit erhalten könne, ohne dass ein Stoffwechsel stattfindet⁹⁴. Experimentell wird im 20. Jahrhundert gezeigt, dass Bärtierchen in ihrem

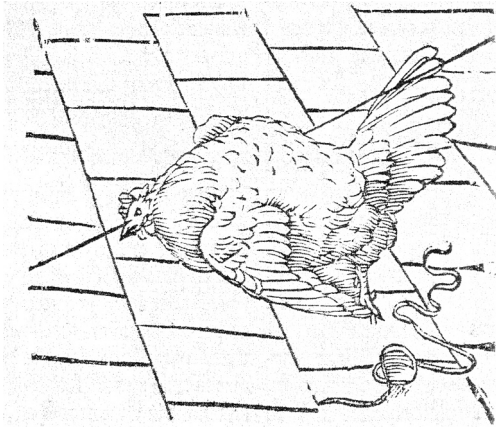


Abb. 443. Schreckstarre (Thanatose) eines Huhns: »Wilt Du eine wunderliche Kurtzweil anfangen, so nimb eine Hänne, sie sey beschaffen wie sie wolle, setze sie auf einen Tisch, halt jhr den Schnabel auff den Tisch, fahr jhr mit einer Kreyden über den Schnabel, hernach der läng hinaus, daß die Kreyde von dem Schnabel an einen starcken langen Strich auff den Tisch mache, laß die Henne also ledig, so wird sie ganz erschrocken still sitzen, den Strich mit unveränderten Augen ansehen, und wann nur die Umstehenden sich still halten, nicht leichtlich von dannen fliegen« (Abb. aus Kircher, A. (1671). *Ars magna lucis et umbrae*: 112; Zitat aus Schwenter, D. (1636). *Deliciae physico-mathematicae oder Mathematische und philosophische Erquickstunden*: 562).

Trockenstadium tatsächlich noch Wasser enthalten und einen, wenn auch stark verminderten, Stoffwechsel aufweisen. Auch die zytologischen Umstrukturierungen, die während der Anabiose stattfinden, werden im 20. Jahrhundert näher untersucht.⁹⁵

Umstrittene Extremfälle

Zu den am längsten überdauernden Lebensformen gehören aber nicht mehrzellige Organismen, sondern Bakterien (↑Tod). In Salzstöcken und Kohlelagerstätten können diese in Form ihrer Sporen offenbar Hunderte von Jahrtausenden überleben. Hinweise dazu finden sich bereits seit den 1920er Jahren, insbesondere durch die Untersuchungen von tiefliegenden Kohleschichten durch C.B. Lipman.⁹⁶ In Salzlagerstätten aus dem Zechstein (Oberperm) findet H.J. Dombrowski seit den frühen 1960er Jahren ebenfalls Bakterien, die sich teilweise reaktivieren ließen.⁹⁷ In späteren Untersuchungen können die Ergebnisse Dombrowskis reproduziert werden.⁹⁸ Besonderes Aufsehen erregt im Jahr 2000 die Beschreibung von angeblich 250 Millionen Jahre alten Bakterien aus einer Salzlagerstätte in New Mexico, die im Labor wieder zu normalen Lebensfunktionen erweckt werden konnten.⁹⁹ Die Ergebnisse sind allerdings umstritten,

weil das Alter der Bakterien immer nur indirekt aus der Datierung der Gesteinsschicht, aus der die Funde stammen, erfolgen kann, und weil eine Kontamination der Proben nie ganz ausgeschlossen ist.

Ontologie des Latenten Lebens

In ontologischer Hinsicht wirft das vorübergehende Aussetzen der Lebensfunktionen bei Organismen in den Ruhestadien einige Probleme auf: Weil (fast) alle Aktivitäten in diesen Stadien an ein Ende kommen, sind die Entitäten in dieser Phase weder am Leben, noch handelt es sich aber bei ihnen um Leichen. Weil es sich aber nicht um Leichen handelt, kann auch die Redeweise von einer »Wiederbelebung« kritisiert werden. Ein Organismus persistiert vielmehr über die vorübergehende Ruhe seiner Lebensaktivitäten; er verbleibt in diesen Phasen in einem lebensfähigen Zustand, auch wenn er aktuell *nicht am Leben* ist.¹⁰⁰

Hypobiose

Die Anabiose und die Formen eines bloß verminderten Stoffwechsels werden als »Hypobiose« zusammengefasst.¹⁰¹ Je nachdem, welcher äußere Faktor die (ultimate) Ursache für den Eintritt in das Ruhestadium darstellt, unterscheidet D. Keilin 1959 zwischen *Anhydrobiose*¹⁰² (Wasser als Mangelfaktor), *Kryobiose* (Kälte), *Anoxybiose* (Sauerstoffmangel) und *Osmobiose* (hohe Salzkonzentration).¹⁰³ Ergänzt werden kann diese Aufzählung durch die Absenkung der Lebensaktivität bei Dunkelheit, wie sie für die meisten Organismen auf der Erde kennzeichnend ist (Schlaf) und die allgemein *Skotobiose* genannt werden kann. Funktional ist die Hypobiose in der Regel als ein präventives Schutzverhalten gegenüber abiotischen Umweltereignissen einzuordnen.

Hypnose

Das Wort »Hypnose« ist abgeleitet von dem griechischen Ausdruck ὕπνος »Schlaf«. Es wird seit den 1820er Jahren für künstlich induzierte Schlafzustände verwendet (Harless 1824: »der von selbst entstehende Lebensmagnetismus (*Hypnosis biomagnetica*)«¹⁰⁴; Kraus 1826: »Hypnosis, [...] das Einschläfern, das Schlafmachen«¹⁰⁵; vgl. auch Hénin de Curvillers 1821: »hypnotie« und »hypnotisme«¹⁰⁶). Beschrieben und dargestellt werden hypnotische Zustände beim Menschen bereits in den alten Kulturen Babylons, Ägyptens und Indiens. In den 1840er Jahren liefert J. Baird eine nervenphysiologische Interpretation der Hypnose als *Nervenschlaf* (»neuryp-

nology«), die als Begründung der wissenschaftlichen Hypnoseforschung gilt.¹⁰⁷

Einflussreich ist die Deutung des Phänomens der Hypnose als Ausdruck einer »gravitas animalis« und später eines »tierischen Magnetismus« durch F.A. Mesmer am Ende des 18. Jahrhunderts.¹⁰⁸ Mesmer setzt die induzierten Trancezustände zur Therapie von Krankheiten ein und postuliert dabei eine dem Magnetismus ähnliche kosmische Energie als Heilmittel. Von diesen stark spekulativen Momenten befreit J. Braid die Hypnosetherapie; er bemüht sich um eine wissenschaftliche Fundierung der Hypnoseforschung und ihre Abgrenzung vom »Mesmerismus«, indem er die Hypnose als innerpsychisches Phänomen und nicht als Übertragung einer besonderen Energie von einer Person auf eine andere beschreibt.¹⁰⁹

Dass auch Tiere durch äußere Eindrücke in einen schlafähnlichen Zustand versetzt werden können, wird seit dem 17. Jahrhundert beschrieben – und zwar anfangs v.a. in Bezug auf Haushühner (vgl. Abb. 443).¹¹⁰ Genauere physiologische Theorien über die induzierte Immobilisierung von Tieren werden Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt. C. Darwin interpretiert sie als Schutzreflex (↑Schutz).¹¹¹ Bis in die Gegenwart dominierend ist ihr Verständnis als Schreckstarre (Kataplexie), das auf J.N. Czermak, W. Preyer und M. Verworn zurückgeht.¹¹² Bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts wird die induzierte Immobilisierung bei einer Vielzahl von Tieren beschrieben, u.a. bei Pferden, Affen, Kaninchen, Schlangen, Fröschen und auch wirbellosen Tieren wie Krebsen, Spinnen, Käfern und Stabheuschrecken.¹¹³ E. Mangold definiert in einer Monografie von 1914: »Die tierische Hypnose besteht in einer, durch eine gewisse Summe affe-renter Erregungen hervorgerufenen, tonischen Hemmung der Ortsbewegung und Lagekorrektur, und ist ein schlafähnlicher Zustand, in dem charakteristische Veränderungen des Muskeltonus (Erschlaffung und Katalapsie) und der Sinnestätigkeit (Anästhesie, Analgesie) auftreten können.«¹¹⁴ Neben der experimentellen Hypnose durch mechanische Einwirkungen beschreibt Mangold auch eine »natürliche Hypnose durch biologische Reize«, zu der er das Sich-Totstellen angesichts eines Feindes rechnet (»Thanatose«; ↑Schutz). Physiologische Untersuchungen im 20. Jahrhundert vertiefen die Erkenntnisse über die Mechanismen der »tierischen Hypnose«.¹¹⁵ Es kann aber bezweifelt werden, dass das Phänomen bei Tieren Wesentliches mit der psychisch induzierten Hypnose des Menschen zu tun hat und der Begriff der »tierischen Hypnose« insofern berechtigt ist.¹¹⁶

Nachweise

- 1 Aristoteles, De somno et vigilia 454b.
- 2 Aristoteles, De gen. anim. 779a.
- 3 Aristoteles, De somno et vigilia 454a.
- 4 a.a.O.: 458a.
- 5 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4, in: Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318; vgl. auch Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 192.
- 6 Hill, J. (1752). The Sleep of Plants and Cause of Motion in the Sensitive Plant; Linné, C. von (1755). Somnus plantarum; Vogel, A. (1759). De statu plantarum quo noctu dormire dicuntur; Paula Schrank, F. von (1792). Vom Pflanzenschlaf.
- 7 Linné (1755).
- 8 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.: I, 469.
- 9 Fischer, A. (1890). Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Zeitung 48, 673-683; 689-701; 705-718: 697.
- 10 Stahl, E. (1897). Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitung 55, 71-109: 71.
- 11 Darwin, C. & Darwin, F. (1880). The Power of Movement in Plants: 281.
- 12 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: II, 476.
- 13 Francé, R.H. (1907). Das Leben der Pflanze, Bd. 2: 437.
- 14 Fleisch, A. (1933). Schlaf. In: Dittler, R. et al. (Hg.). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 8, 1051-1063: 1051.
- 15 Pieron, H. (1913). Le problème physiologique du sommeil.
- 16 Economo, C. von (1929). Der Schlaf. Mitteilungen und Stellungnahmen zum derzeitigen Stande des Schlafproblems; vgl. Lavie, P. (1993). The sleep theory of Constantino von Economo. J. Sleep Res. 2, 175-78.
- 17 Berger, H. (1929). Über das Elektroencephalogramm des Menschen. Arch. Psychiatr 87, 527-570; vgl. auch Pravdich-Neminsky, V.V. (1913). Ein Versuch der Registrierung der elektrischen Gehirnerscheinungen. Zentralbl. Physiol. 27, 951-960; Brazier, M.A. (1961). A History of the Electrical Activity of the Brain. The First Half-Century; Borck, C. (2005). Hirnströme. Eine Kulturgeschichte der Elektroencephalographie.
- 18 Aserinsky, E. & Kleitman, N. (1953). Regularly occurring periods of eye motility and concomitant phenomena during sleep. Science 118, 273-274; Dement, W. & Kleitman, N. (1957). The relation of eye movements during sleep to dream activity: an objective method for the study of dreaming. J. Exp. Psychol. 53, 339-346: 340.
- 19 Vgl. Lavie, P. (2001). Sleep-wake as a biological rhythm. Ann. Rev. Psychol. 52, 277-303.

- 20 Hediger, H. (1959). Wie Tiere schlafen. *Med. Clin.* 20, 938-946; Meddis, R. (1975). On the function of sleep. *Anim. Behav.* 23, 676-691.
- 21 Hess, W.R. (1944). Das Schlafsyndrom als Folge dien-zephaler Reizung. *Helv. Physiol. Acta* 2, 305-344.
- 22 Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct* (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 107.
- 23 Vgl. auch Hartmann, E.L. (1973). *The Functions of Sleep*.
- 24 Meddis (1975): 676; vgl. Burks, A.W. (1988). Teleology and logical mechanism. *Synthese* 76, 333-370: 363.
- 25 Freud, S. (1900). Die Traumdeutung; vgl. Eckes-Lapp, R. (1980). Psychoanalytische Traumtheorie und Trauminterpretation.
- 26 Hobson, J.A. & McCarley, R.W. (1977). The brain as a dream state generator. *Amer. J. Psychiatry* 134, 1335-1348.
- 27 Crick, F. & Mitchison, G. (1983). The function of dream sleep. *Nature* 304, 111-114: 112.
- 28 Vgl. 2 Makkabäer 7, 9; Plutarch, Lucullus 18, 1; Appian, Gallica: I, 3.
- 29 Vgl. z.B. Sapidus, J. (1539). Anabion, sive Lazarus Redivivus, *Comœdia Nova et Sacra*.
- 30 Anabiosis: *The Journal for Near-Death Studies* (Starrs, Conn.) 1.1981-5.1985/87.
- 31 Schultz, C.H. (1844). *Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre*, Bd. 1: 271.
- 32 Schultz, C.H. (1845). *Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre*, Bd. 2: 554.
- 33 Schultz (1844): 271f.
- 34 Preyer, W. (1873). Über die Erforschung des Lebens: 65; vgl. ders. (1880). *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*: 300.
- 35 Preyer, W. (1872). Über die allgemeinen Lebensbedingungen (Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme, Berlin 1880, 1-32): 28.
- 36 Preyer (1873): 34.
- 37 Preyer, W. (1891). Ueber die Anabiose. *Biol. Centralbl.* 11, 1-5: 1.
- 38 ebd.
- 39 Smidt, P.J. (1948). Anabioz. [russ.]
- 40 Grossi, E. von [1829]. *Semiotice* (in: *Opera medica posthuma*, Bd. 2, Stuttgart 1832, 39-473): 463 (Appendix. *De signis mortis et phaenomenis cadaveris*).
- 41 Dunglison, R. (1848). *Medical Lexicon*: 12.
- 42 Koch, A. (1885). *Encyklopädie der gesammten Thierheilkunde und Thierzucht*, Bd. 1: 16.
- 43 Frank (1879). Ueber die einfachste und sicherste Rettungsmethode in scheinotden Zuständen. Referat in: *Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medizin* 181: 182-183: 182.
- 44 Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 150, 149-191: 166.
- 45 Hufeland, C.W. (1790). Die Ungewißheit des Todes. *Der neue teutsche Merkur* 2, 11-39: 14.
- 46 a.a.O.: 15; 19.
- 47 Hufeland, C.W. (1791.1). Incertitude de la mort. *L'esprit des journaux, françois et étrangers* 375-394: 377; 378; 380; 385; ders. (1791.2). Incertitude de la mort. *Journal historique et littéraire* 182 (3), 491-493: 492.
- 48 Hufeland (1790): 13.
- 49 a.a.O.: 14.
- 50 a.a.O.: 15.
- 51 a.a.O.: 19.
- 52 Hufeland (1791.2): 492.
- 53 Hufeland (1790): 19.
- 54 Schäffer, J.U.G. von (1826). *Ansichten über die Krankheiten des irritabeln und sensibeln Lebens*: 84.
- 55 Burdach, K.F. (1826). *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft*, Bd. 1: 48 (§37); vgl. 50; Bd. 2 (1828): 702.
- 56 Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1834, 551-561: 554.
- 57 a.a.O.: 556.
- 58 Hollier, J. (1708). *Disputatio medica inauguralis de vita minima*; Stevenson, J. (1757). An essay on the cause of animal heat, and on some of the effects of heat and cold on our bodies. *Essays and Observations* (Philosophical Society of Edinburgh) 5 (2), 806-903: 857; Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte*, Bd. 1: 69; 73; Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 9, 3-55: 29.
- 59 Treviranus (1802): 98.
- 60 Aristoteles, *Hist. anim.* 600a29ff.
- 61 a.a.O.: 600a12ff.
- 62 Plinius (um 79). *Naturalis historia* VIII, lviii (138); vgl. lxxxii (223); vgl. Leitner, H. (1972). *Zoologische Terminologie beim Älteren Plinius*: 218.
- 63 Plinius (um 79): X, xix.
- 64 Denso, J.D. (Übers. (1764). *Plinius Naturgeschichte*, Bd. 1: 403 (X, xvii).
- 65 Rollenhagen, G. (1605). *Wunderbarliche biss daher unerhörte und ungleubliche indianische Reysen durch die Lufft, Wasser, Land, Helle, Paradiss und den Himmel*: 112 (nach DWB).
- 66 Linné, C. von (1745). *Öländska och Gotländska Resa*: 1.
- 67 Linné, C. von (1764). *Reisen durch Oeland und Gothland*, übers. v. J.C.D. Schreber: 3.
- 68 Halle, J.S. (1757). *Die Naturgeschichte der Thiere in systematischer Ordnung*: 423.
- 69 H. (1757). Anmerkungen von der Gartrencada und von der Bewahrung der Erdgewächse wider das Ungeziefer. *Braunschweigische anzeigen* 13, 1267-1272: 269.
- 70 Duncan, A. (1790). *Medical news: Account of Mr John Gahagan's observations on the irritability of vegetables*. *Medical and Philosophical Commentaries* 4, 375-399: 391.
- 71 Fabricius, J.C. (1791). *Sur la coutume d'hyberner propre à certains animaux. La médecine éclairée par les sciences physiques* 1, 325-327: 326; vgl. 325.
- 72 Darwin, E. (1800). *Phytology; or The Philosophy of Agriculture and Gardening*: 215.
- 73 Draparnaud, J. (1805). *Œuvres sur divers sujets d'histoire naturelle*: 63.
- 74 Kirby, W. & Spence, W. (1816/18). *An Introduction to Entomology*, vol. 2: 430.
- 75 Linné, C. von (1757). *Migrations avium* (Amoenitates

- academicae, Bd. 4, Stockholm 1759, 565-600): 598.
- 76** a.a.O.: 588.
- 77** Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. Proc. Roy. Soc. Lond. B 150, 149-191: 166.
- 78** Willis, T. (1685). The London Practice of Physick, or The Whole Practical Part of Physic: 591.
- 79** Witty, J. (1705). An Essay Towards a Vindication of the Vulgar Exposition of the Mosaic History of the Creation of the World: 124.
- 80** Kirkpatrick, J. (1754). The Analysis of Inoculation: 45.
- 81** Carlisle, A. (1804). Continuation of an account of a peculiar arrangement in the arteries distributed on the muscles of slow-moving animals, & c. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 95, 17-23: 18.
- 82** Inglis, G. (1818). On the preservation of seeds, the use of lime in agriculture, and former state of cultivation in Scotland. The Philosophical Magazine and Journal 52, 436-440: 436.
- 83** Weaver, J.E. & Clements, F.E. (1929). Plant Ecology: 113.
- 84** Wheeler, W.M. (1893). A contribution to insect embryology. J. Morphol. 8, 1-160: 68.
- 85** Leeuwenhoek, A. van [1702]. [Brief vom 9.2.1702]; vgl. Dobell, C. (1932/58). Antoni van Leeuwenhoek and his "Little Animals": 266ff.
- 86** Needham, J.T. (1743). Concerning certain chalky concretions, called malm; with some microscopical observations on the farina of Red Lilly, and worms discovered in Smuthy Corn. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 42. 634.
- 87** Baker, H. (1753). Employment for the Microscope: 250ff.
- 88** Roffredi, M. (1775). Sur l'origine des petits vers ou Anguilles du Bled rachitique. J. Phys., l'Abbé Rozier (Paris) 5, 1; 197; ders. (1776). Mémoire pour servir de supplément et d'éclaircissement aux mémoires sur les Anguilles du Bled et de la colle de farine. J. Phys., l'Abbé Rozier (Paris) 7, 369.
- 89** Fontana, F. (1776). Lettre à un de ses amis sur l'ergot et le Tremella. J. Phys., l'Abbé Rozier (Paris) 7, 42.
- 90** Doyère, P.L.N. (1842). Mémoires sur les Tardigrades. Sur la faculté que possèdent les Tardigrades, les Rotifères, les Anguillules des toits et quelques autres animalcules, de revenir à vie après avoir été complètement desséchés. Ann. Sci. Nat. (2e. Sér.) 18, 5-35.
- 91** Pouchet, F. (1859). Nouvelles expériences sur les animaux pseudo-ressuscitants. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris) 49, 492-494.
- 92** Vgl. Broca, P. (1860). Rapport sur la question soumise à la Société de Biologie au sujet de la reviviscence des animaux desséchés. Mém. Soc. Biol. (Paris) 2, 1-140.
- 93** Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 134ff.
- 94** Kochs, W. (1891). Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden? Biol. Centralbl. 10, 673-686: 678.
- 95** Hickernell, L.M. (1917). A study of desiccation in the rotifer, *Philodina roseola*, with special reference to cytological changes accompanying desiccation. Biol. Bull. (Woods Hole) 32, 343-397; May, R.M. (1949). Cytologie de la reviviscence. Proc. 6th. Int. Congr. Exp. Cytol. Supp. 1, 390.
- 96** Lipman, C.B. (1928). The discovery of living microorganisms in ancient rocks. Science 68, 272-273; vgl. Kennedy, M.J., Reader, S.L. & Swierczynski, L.M. (1994). Preservation records of micro-organisms: evidence of the tenacity of life. Microbiol. 140, 2513-2529; Binder, H. (2001). Dornröschenschlaf bei Mikroorganismen? Stud. Integr. J. 8, 51-55.
- 97** Dombrowski, H.J. (1960). Balneologische Untersuchungen der Bad Nauheimer Quellen. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene 178, 83-90; ders. (1961). *Bacillus circulans* aus Zechsteinsalzen. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene 183, 173-179; ders. (1962). Lebende Bakterien – Jahrmillionen alt. Kosmos 58, 131-132; ders. (1963). Bacteria from Paleozoic salt deposits. Ann. NY Acad. Sci. 108, 453-460; ders. (1965). Das Alter des Lebens. Bild der Wissensch. 2/1965, 654-663.
- 98** Bibo, F.-J., Söngen, R. & Fresenius, R.E. (1983). Vermehrungsfähige Mikroorganismen in Steinsalz aus primären Lagerstätten. Kali u. Steinsalz 1983, 367-373.
- 99** Vreeland, R.H., Rosenzweig, W.D. & Powers, D.W. (2000). Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal. Nature 407, 897-900; vgl. Powers, D.W., Vreeland, R.H. & Rosenzweig, W.D. (2001). How old are bacteria from the Permian age? Nature 411, 155-156.
- 100** Vgl. Scharck, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 235f.
- 101** Monterosso, B. (1934). L'anabiosi nei Cirripedi e il problema della vita latente (ipobiosi). Arch. Zool. (Napoli) 19, 17-379; vgl. Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. Proc. Roy. Soc. Lond. B 150, 149-191: 166.
- 102** Giard, A. (1894). L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux. Compt. Rend. Soc. Biol. (Paris) 46, 497.
- 103** Keilin (1959): 167.
- 104** Harless, C.F. (1824). Neues practisches System der speciellen Nosologie, Hälfte 1. Allgemeine Grundlage des Systems, die Nerven- u. Krampfkrankheiten, die Fieber u. Entzündungen; zit. nach Kritisches Repertorium für die gesammte Heilkunde 8, 323-371: 338.
- 105** Kraus, L.A. (1826). Kritisich-etymologisches medicinisches Lexikon, 2. Aufl.: 427.
- 106** Hénin de Cuvillers, É.F. (1821). Le magnétisme animal retrouvé dans l'antiquité: 33.
- 107** Braid, J. (1843). Neurypnology, or the Rationale of Nervous Sleep, Considered in Relation with Animal Magnetism; vgl. Schönpluf, U. (1974). Hypnose. Hist. Wb. Philos. 3, 1241-1251.
- 108** Mesmer, F.A. (1766). De influxu planetarum in corpus humanum; ders. (1779). Mémoire sur la découverte du magnétisme animal.
- 109** Vgl. Schott, H. (1984). Mesmer, Braid und Bernheim. Zur Entstehungsgeschichte des Hypnotismus. Gesnerus 41, 33-48.

- 110** Vgl. Schwenter, D. (1636). *Deliciae physico-mathematicae*: 592ff.; Kircher, A. (1646). *Ars magna lucis et umbrae*: lib. II, pars 1: 154f.
- 111** Darwin, C., A posthumous essay on instinct (in: Romanes, G. (1883/1900). *Mental Evolution in Animals*, 360-364).
- 112** Czermak, J.N. (1873). Beobachtungen und Versuche über „hypnotische“ Zustände bei Thieren. *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Thiere* 7, 107-121; Preyer, W. (1873). Ueber eine Wirkung der Angst bei Thieren. *Centralbl. med. Wiss.* 11, 177; ders. (1878). Die Kataplexie und der thierische Hypnotismus; ders. (1890). *Der Hypnotismus*; Verworn, M. (1898). Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems, I. Die sogenannte Hypnose der Tiere.
- 113** Vgl. Mangold, E. (1914). Hypnose und Katalepsie bei Tieren; Völgyesi, F. (1938). *Ember-és állat-hypnosis* (dt. Menschen- und Tierhypnose, Zürich 1938).
- 114** Mangold (1914): 78.
- 115** Vgl. Gilman, T.T. & Marcuse, F.L. (1949). Animal hypnosis. *Psychol. Bull.* 46, 141-165; Ratner, S.C. & Thompson, R.W. (1960). Immobility reactions (fear) of domestic fowl as a function of age and prior experiences. *Anim. Behav.* 8, 186-191.
- 116** Schönplflug (1974): 1248.

Literatur

- Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 150, 149-191.
- Kleitman, N. (1963). *Sleep and Wakefulness*.
- Lavie, P. (1996). *The Enchanted World of Sleep*.
- Tirard, S. (2003). La cryptobiose et la reviviscence chez les animaux, le vivant et la structure. In: *Mort biologique, mort cosmique (= Études sur la mort Thanatologie*, Nr. 124), 81-89.
- Tirard, S. (2010). *Histoire de la vie latente. Des animaux ressuscitants du XVIIIe siècle aux embryons congelés du XXe siècle*.

Schutz

Das Substantiv ›Schutz‹ (mhd. ›schuz‹ »(Stau-)damm, Wehr«) geht auf das mittelhochdeutsche Verb ›schützen‹ »dämmen, stauen« zurück, das sich auf das Abwehren von Wasser bezieht. Die lateinische Form *Protektion* hat ihre Ursprünge bei dem Verb ›protegere‹ »bedecken, beschützen«, die eine Bildung zu ›tegere‹ »decken, verbergen, schützen« darstellt.

Antike

Die Deutung bestimmter Einrichtungen von Organismen im Hinblick auf ihren Schutz nimmt bereits Aristoteles vor. Von den Haaren auf dem Kopf des Menschen sagt er, sie seien zum einen aus Notwendigkeit da, als Folge der Feuchtigkeit des Gehirns; andererseits seien sie aber auch zum Zwecke des Schutzes (»βοήθεια«) da, zur Abwehr der Kälte und Hitze der Umgebung.¹ Andere Organismen hätten andere Einrichtungen zum Schutz, z.B. Abwehrorgane wie Stacheln, Sporne, Hörner und Hauer.² Der Schutz ist für Aristoteles eine Zweckursache, die parallel zu den anderen Ursachen, insbesondere der effizienten Ursache steht (↑Zweckmäßigkeit). Verhaltensweisen, die auf einen Schutz hinauslaufen, erfolgen in der Sicht Aristoteles' nach einem spontanen inneren Antrieb, sie beruhen weder auf Einsicht, noch Lernen oder Ausprobieren.³

Auch besondere Verhaltensweisen, die dem Schutz dienen, werden in der Antike bereits beschrieben, so z.B. der Vogelzug⁴ (besonders anschaulich auf den Wandgemälden der ägyptischen »Weltenkammern«⁵), Fischwanderungen⁶ und der Winterschlaf der Bären⁷.

In der Stoa, in der die Idee der ↑Selbsterhaltung in den Mittelpunkt der Naturphilosophie rückt, werden die Schutzeinrichtungen der Tiere immer wieder aufgezählt. Cicero erwähnt als Verteidigungseinrichtungen der Tiere u.a. Verstecke, Felle, Dornen, Hörner, Flügel, Verteidigungsbisse und Gestank.⁸

Grundfunktion aller Lebewesen

In den mit systematischer Absicht erstellten Übersichten über das Inventar der Verhaltensweisen von Tieren, die sich seit Mitte des 18. Jahrhunderts finden, bildet ›Schutz‹ regelmäßig einen der übergeord-

Schutz (mhd.)	221
Hassen (15. Jh.)	224
Mobbing (Knapp 1829)	224
Schutzähnlichkeit (Wallace 1867)	222
Schutzfärbung (Wallace 1867)	222
Schreckbewegung (Falck 1870)	222
Phagozyten (Metschnikoff 1883)	226
Mimismus (Socin 1887)	222
Aposematismus (Poulton 1890)	225
Antikörper (Ehrlich 1897)	226
Immunkörper (Ehrlich & Morgenroth 1899)	226
Phobismus (Massart 1902)	222
Somalyse (von Lucanus 1902)	222
Antigen (Pirquet & Schick 1905)	227
Immunologie (Rosenow 1906)	227
Immunsystem (Meyer & Emmerich 1909)	227
Totstellreflex (Löhner 1914)	224
Thanatose (Mangold 1920)	224
Heteropsie (Alverdes 1927)	222
Phobese (Alverdes 1927)	223
Sympathese (Alverdes 1927)	222
Krypsis (Kettlewell 1956)	222
deimatisches Verhalten (Maldonado 1970)	223
Anachorese (Edmunds 1974)	225

neten Ordnungsbegriffe, der neben ↑Ernährung die zweite Grundfunktion der ↑Selbsterhaltung der Organismen darstellt. Neben der Ernährung bilden die auf die Funktion des Schutzes ausgerichteten Verhaltensweisen also den zweiten Komplex von Einstellungen, die jeder Organismus zu seiner Umwelt einnimmt (↑Funktion: Abb. 167). Eine ausdrückliche Einordnung dieser Art nimmt z.B. H.S. Reimarus 1760 vor, indem er den Schutz als ein »allgemeines Mittel« für »die Wohlfahrt und Erhaltung eines jeden Thieres« bestimmt und näher erläutert als die »Abwendung des äusseren und inneren Ungemaches, 1) von leblosen Dingen, 2) von andern Thieren, oder 3) von Verletzung und Krankheiten« (↑Verhalten: Tab. 297).⁹ Eine in ihren Grundzügen ähnliche Klassifikation findet sich gut hundert Jahre später bei G.H. Schneider, einem der Vorläufer der späteren ↑Ethologie. Für Schneider steht der Schutz als zweite Grundfunktion der Selbsterhaltung neben der Ernährung; der Selbsterhaltung ist die ↑Arterhaltung mit ihren beiden Grundfunktionen der Begattung und Brutfürsorge zugeordnet (↑Verhalten: Tab. 298 und 302).¹⁰ Auch in der umfangreichen Übersicht über die Lebensformen, die H.-W. Koepcke 1971-74 liefert, stehen die Funktionen des Schutzes an exponierter Stelle (↑Lebensform: Tab. 170). Koepcke versteht den Schutz – er spricht von der »Resistenz« – allgemein als »eine gegen alle existenzerschwerenden Faktoren gerichtete Leistung«.¹¹ Er unterscheidet dabei zwischen »existenzerschwerenden Eigenschaften des

Der Schutz ist die funktionale Wirkung der morphologischen und physiologischen Einrichtungen (z.B. Panzer, Immunsystem) sowie ethologischen Aktivitäten (z.B. Schutzstarre, Flucht) eines Organismus, die der Vermeidung oder Abwehr von Schädigungen aus der Umwelt oder aus Nebeneffekten körpereigener Prozesse dienen (und die für diese Funktion selektiert wurden).

Habitats«, wie Temperaturextremen, Wassermangel oder chemischen Einflüssen, und »existenzerschwerenden Strukturteilen«, in erster Linie andere räuberische oder parasitische Organismen.¹²

Formen des Sich-Schützens

Sehr unterschiedliche Verhaltensweisen und morphologisch-physiologische Einrichtungen werden seit langem in der funktional einheitlichen Klasse des Schutzes zusammengefasst. Bekannte Formen sind die Flucht, das Leben in Verstecken oder besondere morphologische Eigenschaften wie Färbungen, Panzerungen oder Stacheln. A. Seitz teilt die Schutzeinrichtungen 1888 danach ein, ob sie ein Zusammentreffen mit dem Feind vermeiden (durch Tarnung oder Flucht) oder ob sie trotz der Begegnung sich einer Schädigung entziehen können (durch Abschreckung oder Verteidigung).¹³

Flucht und Schreckbewegung

Eine der elementaren Formen des Schutzes stellt die Flucht dar. Ein damit verwandter anderer grundlegender Typ besteht in einem ruckartigen Zusammenziehen des Körpers nach der überraschenden Wahrnehmung eines potenziell schädlichen Objekts. Seit den 1870er Jahren wird diese Reaktion als **Schreckbewegung** bezeichnet (Falck 1870 in pharmakologischen Versuchen mit Hunden).¹⁴ Ausführlich analysiert G.H. Schneider 1879 dieses Verhalten bei Säugetieren als ein schnelles Zusammenkauern zu einer geduckten Stellung; auch Schneider verwendet für dieses Verhalten den Ausdruck ›Schreckbewegung‹¹⁵ (↑Selbstbewegung/phobische Reaktion). Wenig später beschreibt T.W. Engelmann unter diesem Begriff das plötzliche Zurückweichen von Bakterien bei der Begegnung mit einer unangenehmen Reizquelle.¹⁶ J. Massart führt in diesem Zusammenhang 1902 den Ausdruck **Phobismus** ein.¹⁷ Im Gegensatz zur Schreckbewegung nach Schneider sind der Phobismus nach Massart und die Schreckbewegung nach Engelmann mit einer Lokomotion und einem Ausweichen vor dem schädigenden oder bedrohlichen Einfluss verbunden.

Schutzfärbung

Ein verbreiteter Schutzfaktor von Organismen ist ihre Färbung. Die Tarnfunktion der Färbung wird seit der Antike gesehen. Aristoteles erwähnt auch bereits den Farbwechsel bei Chamäleon und Tintenfischen, der im Zusammenhang mit dem Wechsel des Hintergrundes des Aufenthaltsortes erfolgt.¹⁸ Eine derartige Fähigkeit des Farbwechsels schreibt Aristoteles auch einem ochsen großen skythischen Wesen zu – ein

in der Antike wiederholt zitiertes Tier (gemeint ist vermutlich der Elch).¹⁹ Später finden sich auch bei Plinius Beschreibungen von der Entsprechung der Färbung von Tieren, besonders Schlangen, mit dem Untergrund ihres Lebensraums.²⁰

In der Frühen Neuzeit werden diese Beobachtungen zu Schutzfärbungen auf andere Tiergruppen erweitert. Berühmt sind die Darstellungen der Schutzfärbungen bei Insekten durch M.S. von Merian Ende des 17. Jahrhunderts.²¹

Eine terminologisch verwendete Bezeichnung für die Schutzfärbungen von Tieren findet sich seit den 1860er Jahren im Englischen. A.R. Wallace spricht 1867 von den **Schutzähnlichkeiten** (»protective resemblances«²²) und der **Schutzfärbung** (»protective colouring«²³) in einer Diskussion über Erscheinungen der ↑Mimikry. Auch C. Darwin verwendet ähnliche Formulierungen (1871: »protective colours«²⁴). Ins Deutsche wird die Bezeichnung ›Schutzfärbung‹ Mitte der 1870er Jahre übertragen (Weinland 1876; Jaeger 1877; ↑Kommunikation: Tab. 140).²⁵

Vor der terminologischen Fixierung des Phänomens werden die »Tarnfarben« der Tiere, d.h. ihre farbliche Ähnlichkeit mit ihrem Lebensraum, im 19. Jahrhundert viel beschrieben und untersucht, – intensiv z.B. auch in Bezug auf Vogeleier.²⁶ In der zweiten Jahrhunderthälfte wird sie vereinzelt *sympathische Färbung* genannt (z.B. von Haeckel 1866).²⁷ Seit Beginn des 20. Jahrhunderts läuft das Phänomen teilweise unter dem Namen *sympathetische Färbung*.²⁸ F. Alverdes spricht 1927 von der **Sympathese**.²⁹ Daneben werden andere Bezeichnungen vorgeschlagen, die weitgehend äquivalent verwendet werden, so von H.B.D. Kettlewell 1956 der Ausdruck **Krypsis** (engl. »crypsis«³⁰) und 1887 von C. Socin³¹ sowie 1971 von H.-W. Koepcke³² das Wort **Mimismus**. Socin fasst mit diesem Begriff drei Formen der Farb- und Gestaltähnlichkeit von Organismen zusammen, nämlich solche mit (1) ihrem Lebensraum (»mimismo topico«), (2) anorganischen Gegenständen darin (»mimismo anorganico«) und (3) anderen Organismen (»mimismo organico«). F. Doflein ist 1908 der Auffassung, sympathetische Färbungen fänden sich v.a. bei hochentwickelten Organismen, d.h. den Arthropoden und Vertebraten.³³

Formen der Sympathese sind auch die Musterfärbungen des Körpers durch (farbige) Flecken oder Streifen, die zu einem Verwischen der Körperkontur beitragen, (*Körperauflösung* oder **Somalysie**³⁴; später meist *Somatolysie*³⁵) sowie das zeitweilige Verbergen von auffälligen Signalen (Alverdes 1927: **Heteropsie**³⁶).

Erschrecken und Abschrecken des Angreifers

Eine andere Form des Schutzes besteht in dem »Erschrecken« des Angreifers durch plötzliche Bewegungen oder das Präsentieren von abschreckenden Signalen, z.B. den Augenflecken auf den Flügeln von Schmetterlingen. Beschrieben wird dieses Verhalten angeblich bereits Mitte des 18. Jahrhunderts durch A.J. Roesel von Rosenhof.³⁷ G. Jaeger verwendet 1877 den Ausdruck *Trutzfärbung* und erläutert: »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 Vorteil ist [...] vorhanden, wenn das Thier durch eine auffällige Farbe dem betreffenden Raubthier schon von weitem ein *noli me tangere* zuruft« (↑Kommunikation: Tab. 140).³⁸ (Jaegers Wortwahl ist beeinflusst durch den politischen Begriff des ›Schutz- und Trutzbündnisses«, besonders die genau so genannten Verträge, die Preußen nach dem gewonnenen Deutschen Krieg mit den süddeutschen Staaten in den Jahren 1866-67 abschloss.)

Wallace hält 1889 allgemein fest, dass eine Vielzahl von an sich harmlosen Tieren einen Vorteil aus ihrer Ähnlichkeit mit für Angreifer gefährlichen Tieren zieht: »a considerable number of quite defenceless insects obtain protection from some of their enemies by having acquired a resemblance to dangerous animals«.³⁹ A. Seitz verwendet 1888 in diesem Zusammenhang den Ausdruck *Scheinwaffen*.⁴⁰ Zu Beginn des 20. Jahrhunderts werden eine Reihe von Ausdrücken in diesem Zusammenhang nebeneinander verwendet, z.B. »Schreck-« oder »Trutzstellungen« (Weismann 1902/13)⁴¹, »Trutz-, Warn-, Ekel-, Schreckfarben« (Jacobi 1904)⁴² oder »Schutz- und Trutzmittel der Beutetiere« (Kraepelin 1905)⁴³. Alverdes prägt für die Schreckfarben und -stellungen 1927 den Ausdruck *Phobese*.⁴⁴ Seit den 1970er Jahren setzt sich aber v.a. die Bezeichnung *deimatisches Verhalten* durch (Maldonado 1970: »deimatic reaction«)⁴⁵, knapp ist vereinzelt auch von *Deimatismus* die Rede (Ratcliffe & Fullard 2005: »deimatism«)⁴⁶ (von griech. »δέιμα« »Furcht, Schrecken«).

Die Effektivität des plötzlichen Präsentierens der Augenflecken von Schmetterlingen zur Abschreckung von Vögeln weist M.R. Standfuss in Versuchen zu Beginn des 20. Jahrhunderts nach.⁴⁷ Eine Schutzfunktion wird diesen Flecken in doppelter Hinsicht zugeschrieben: einerseits durch Abschreckung potenzieller Räuber (v.a. Vögel) vor einem Angriff und andererseits durch Vortäuschen einer falschen Morphologie und Umlenken des Angriffs auf weniger empfindliche Körperteile als den Kopf⁴⁸.

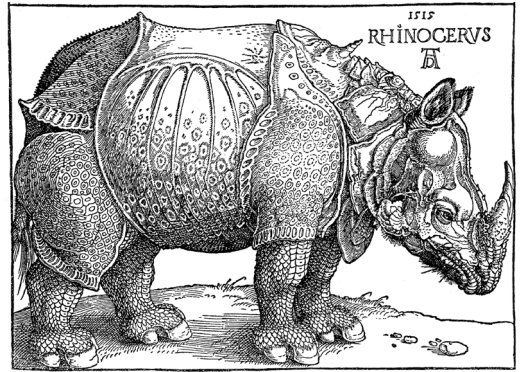


Abb. 444. Indisches Panzernashorn mit Schutzpanzerung (Holzschnitt von Albrecht Dürer (ca. 1515); aus Eisler, C. (1991). *Dürer's Animals*: 270).

Es gibt allerdings bis in die Gegenwart kaum Studien, die diese funktionalen Interpretationen eindeutig belegen. Schwierig ist insbesondere der Nachweis, dass die Feinde der Schmetterlinge die Flecken tatsächlich als Augen wahrnehmen.⁴⁹

Umlenken des Angriffs

Die Hypothese, dass auffällige Färbungen dem Umlenken eines Räuberangriffs auf weniger wichtige Teile dienen, wird auch auf eine überindividuelle Ebene bezogen. So argumentiert J. Stolzmann 1885, die auffällige Färbung der Männchen vieler Vögel könne damit erklärt werden, dass die Männchen dadurch leichter zur Beute der Fressfeinde werden und die Weibchen, die auch für ihre eigene Reproduktion von größerer Bedeutung sind (wenn sie denn ein Weibchen befruchtet haben), auf diese Weise einen relativen Schutz erfahren (»la sélection naturelle [...] a pour but non le bien du sexe, mais celui de l'espèce. Les mâles célibataires sont tout-à-fait inutiles pour l'espèce, ne prenant aucune part à sa propagation; au contraire, ils lui sont nuisibles en occupant inutilement les places limitées dans l'économie de la nature, ce qui rend évidemment plus difficile la nutrition nécessaire du sexe femelle pendant l'époque du reproduction; il faut donc considérer les mâles célibataires comme parasites de l'espèce«).⁵⁰ Die auffällige Färbung wird also durch eine Selektion auf einer anderen Ebene als der des Individuums erklärt (z.B. der der Gene, Gruppen oder Arten; ↑Selektion/Selektionsebenen). Als ein Indiz für die Richtigkeit der Hypothese wird die auf andere Weise schwer erklärlieche Tatsache gewertet, dass der Sexualdimorphismus bei solchen Vogelarten sehr ausgeprägt ist, die einem hohen Räuberdruck unterliegen.⁵¹

		Veränderter Gegenstand	
		Eigener Körper	Umwelt
Zeitverhältnis zwischen Gefahr und Abwendung	präventiv	<i>Emanzipation</i> z.B. Panzerung	<i>Devitation</i> z.B. Höhlenbau
	situativ	<i>Adaptation</i> z.B. Schutzstarre	<i>Kommutation</i> z.B. Flucht

Tab. 239. Kreuzklassifikation von Typen von Schutzstrategien.

Schutz durch Täuschung

Spätestens seit Mitte des 18. Jahrhunderts ist es in der Zoologie üblich, einige Formen des Schutzverhaltens bei Tieren als »Täuschungen« zu bezeichnen (↑Kommunikation). Der Insektenforscher A.J. Roessel von Rosenhof spricht 1746 davon, in der normalen Stellung der Vorderflügel der Abendpfaunaugen »betrügen sie unsere Augen«, weil die Flügelfärbung einem Blatt ähnelt (vgl. Abb. 446).⁵² Auch im Zuge der durch den Darwinismus geprägten Untersuchungen der Schutzfärbungen und der Mimikry in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist es verbreitet, von einer »Täuschung« zu sprechen.⁵³

Nach Alverdes gehören zu den täuschenden Schutzformen eine ganze Reihe einfacher Strategien, die sich aus der Morphologie oder einfachen Reflexen ergeben, nämlich (1) die Tarnung durch das Vorliegen einer der Umwelt ähnlichen Färbung (*Sympathese*; s.o.), (2) das *Sich-Totstellen*⁵⁴ oder der *Totstellreflex*⁵⁵, für den E. Mangold 1920 den Terminus *Thanatose* einführt⁵⁶, den auch Alverdes verwendet (Armstrong nennt dies 1949 *Thanatophanie*⁵⁷; in älterer Bedeutung 1857: »Thanatosis, das Absterben

Z	V	I	
p	d	e	Schutzpanzerung
p	d	t	Tarnung (Krypsis)
p	a	e	Giftigkeit, Bestachelung
p	a	t	Batessche Mimikry
s	d	e	Flucht
s	d	t	Schutzstarre (Thanatose)
s	a	e	Gegenangriff
s	a	t	Deimatismus (Phobese)

Tab. 240. Kreuzklassifikation von Typen von Schutzstrategien in drei Dimensionen. Die drei Dimensionen zur Gliederung der Strategien sind das Zeitverhältnis zwischen der Ausführung der Strategie und der Bedrohung (Z): präventiv (p) oder situativ (s), das Verhältnis zum Angreifer (V): defensiv (d) oder aggressiv (a) und der Informationswert der Strategie (I): ehrlich (e) oder täuschend (t).

eines Körpers«⁵⁸), (3) die Ähnlichkeit mit Einzelindigen der Umwelt, die für einen Räuber indifferent sind (*Mimese*; ↑Mimikry), (4) die Ähnlichkeit mit anderen Organismen, die von einem Räuber gemieden werden (↑*Mimikry*), und (5) die Schreckstellungen (*Phobese*; s.o.).⁵⁹

Die Thanatose, also das Phänomen des Totstellens von Tieren zum Schutz, ist zuvor bereits unter anderen Bezeichnungen bekannt. So ist für Insekten seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts der Ausdruck *Katalepsis* verbreitet (Kidd 1825: »catalepsy«)⁶⁰ – ursprünglich ist dieses Wort ein medizinischer Fachbegriff für das starre Verbleiben eines Körperteils in einer ungewöhnlichen Haltung.

Schutz durch Gegenangriff

Die Organismen von nicht wenigen Arten, die regelmäßig von Fressfeinden bedroht werden, verfügen über morphologische Einrichtungen oder Verhaltensweisen, die einem Schutz durch Gegenangriff dienen. Dazu zählen z.B. die Hufe vieler Huftiere, die Stoßzähne der Elefanten oder auch die Stacheln vieler Pflanzen.

Eine besondere Form der aggressiven Verteidigung bei Vögeln bildet das so genannte *Hassen* (mhd., ahd >haz<; verwandt mit >hetzen< »verfolgen«⁶¹). Es besteht in dem tatsächlichen oder scheinbaren Angriff von Kleinvögeln (häufig in Gruppen) auf Eulen, Raubvögel oder den Kuckuck. Bereits in volkstümlichen Liederbüchern des 15. Jahrhunderts wird der Ausdruck in diesem Sinne verwendet: »Die vogel hassen die eulen/Mir irem vil valschen duk«⁶², oder: »die Eul in ihrer Hölen steckt/vnndt schreyet: hu, hu, hu!/der guguck manchen sehr erschreckt/mit seinem gu, gu, gu./die vögel beyde hassen, lassen ihnen nie kein ruh./wann sie sich blicken lassen./fligen alle sie darzu«⁶³. Als ethologischer Terminus erscheint der deutsche Ausdruck in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts (Hempelmann 1926: »das >Hassen< der Rabenkrahe, wenn sie sich auf einen Raubvogel stürzt«).⁶⁴ Das englische Äquivalent *Mobbing* erscheint im 19. Jahrhundert und steht früh sowohl im biologischen (Knapp 1829)⁶⁵ als auch im sozialwissenschaftlichen Kontext⁶⁶. K. Lorenz spricht 1931 in diesem Zusammenhang von einem »Schutz- und Trutzbündnis zur Vertreibung von Raubtieren«.⁶⁷ Genaue Untersuchungen des Hassens werden seit Mitte der 1950er Jahre durchgeführt, z.B. von R. Hinde beim Buchfinken.⁶⁸

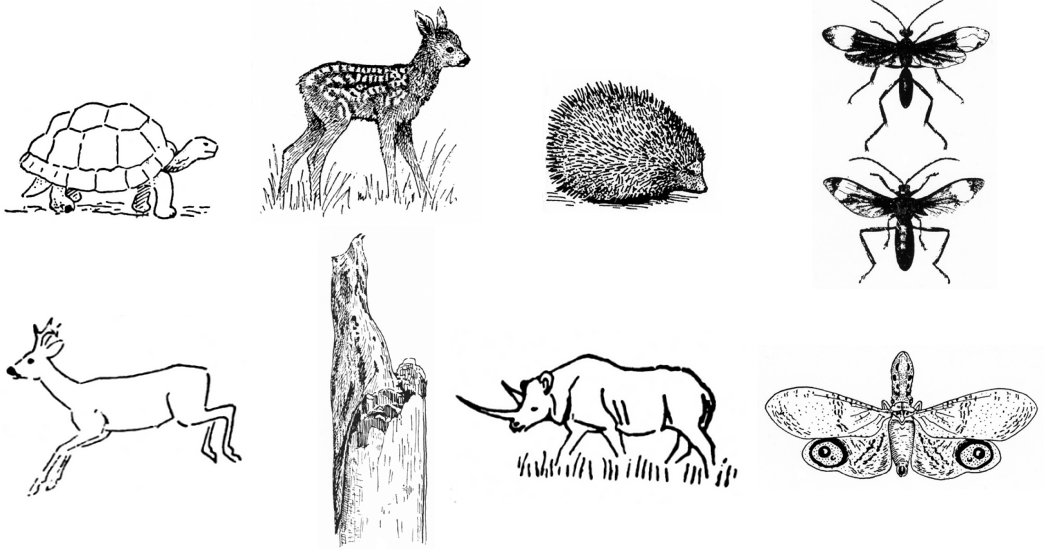


Abb. 445. Beispiele für acht verbreitete Schutzstrategien. Obere Reihe: Präventive (morphologische) Schutzstrategien: defensiv-ehrlich: Panzerung, defensiv-täuschend: Tarnung, aggressiv-ehrlich: Bestachelung, aggressiv-täuschend: Mimikry; untere Reihe: situative (ethologische) Schutzstrategien: defensiv-ehrlich: Flucht, defensiv-täuschend: Schutzstarre, aggressiv-ehrlich: Gegenangriff, aggressiv-täuschend: Deimatismus (Zeichnungen von M. Koepcke; zusammengestellt aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, Bd. 1).

Klassifikation von Schutzstrategien

Eine differenzierte Klassifikation von Schutzstrategien liefert M. Edmunds 1974.⁶⁹ Er teilt die Schutzstrategien zunächst in primäre und sekundäre, je nachdem, ob sie dauernd vorliegen (präventiv) oder nach Veranlassung durch die Begegnung mit einem Räuber auftreten (situativ). Innerhalb der primären Einrichtungen unterscheidet Edmunds das Leben in Verstecken (*Anachoresis*; ähnlich: Schutzpanzerungen), die Tarnung, z.B. durch ähnliche Färbung wie die Umgebung (*Krypsis*; oder Alverdes' *Sympatthese*), die Abschreckung durch z.B. auffällige Färbung (Poulton 1890: *Aposematismus*⁷⁰) und die Nachahmung von auffällig gefärbten Organismen, die für den Räuber schädlich sind (*Batesche Mimikry*). Die sekundären Schutzstrategien betreffen Verhaltensweisen, die durch die Wahrnehmung eines Feindes ausgelöst werden, und bestehen u.a. in Rückzug ins Versteck, Flucht, Schreck- und Warnstellungen (*deimatisches Verhalten*), Thanatosis, Abwehr eines Angriffs und aggressive Verteidigung.

In einer dreidimensionalen Kreuztabelle lassen sich die Schutzstrategien systematisch ordnen. Die drei Dimensionen der Ordnung sind: (1) das Zeitverhältnis zwischen der Ausführung der Strategie und der Bedrohung (präventiv oder situativ), (2) das Verhältnis zum Angreifer (defensiv oder aggressiv) und

1. Schutzfärbung (Tarntracht)

- 1.1. Farbanpassung an die Umwelt (Homochromatismus) (z.B. weiße Färbung der Polartiere)
- 1.2. Körperkonturen auflösende Färbung (Somatolyse) (z.B. Rehkitz, Zebra)
- 1.3. Gegenschattierung: helle Färbung der vor einem hellen Hintergrund sichtbaren Körperseite (Unterseite), dunkle Färbung der vor einem dunklen Hintergrund sichtbaren Körperseite (Oberseite) (z.B. viele Fische)

2. Schutzform (z.B. abgeplattete Körperform von Fischen)

3. Schutzverhalten, z.B. Schutzstarre, Scheinangriff
4. Mimese: Ähnlichkeit mit einem bewegungslosen Objekt der Umwelt (z.B. Stabheuschrecken)
5. Warnfärbung (Aposematismus): Auffallende Färbung als Warnung vor schädlichen Wirkungen (Giftigkeit) (z.B. Wespenmusterung)
6. Mimikry: Täuschende Nachahmung einer Warnfärbung (z.B. Hornissenschwärmer)

Tab. 241. Typen visueller Schutzanpassungen (in Anlehnung an Morin, H. (1895). Schutzfärbung und Schreckfarben in der Tierwelt; Steiniger, F. (1938). Warnen und Tarnen im Tierreich. Ein Bildbuch zur Schutzanpassungsfrage: 12f.; Bruns, H. (1952). Warn- und Tarntrachten im Tierreich; Meyer, P.K.-W. (1976/84). Taschenlexikon der Verhaltenskunde: 185ff.).

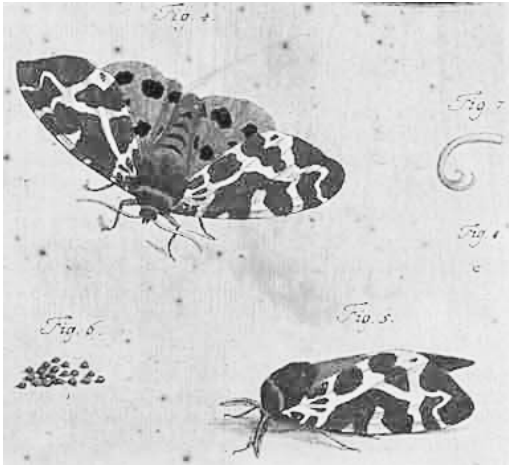


Abb. 446. Kombinierte Tarn- und Warnfärbung des Braunen Bären (*Arctia caja*). In der Ruhestellung ist nur die Tarnfärbung der Vorderflügel zu sehen (rechts unten), bei Störung dagegen auch die Warnfärbung der leuchtend orange gefärbten und schwarz gepunkteten Hinterflügel (links oben). Roesel beschreibt bei einem anderen Falter, dem Abendpfaueauge (*Smerinthus ocellatus*), der sich aus der »Einsamen, blaugeschwänzten, dicken, grünen Raupe« entwickelt (bei Roesel ein »Nacht-Vogel der ersten Classe«), die Tarnung in diesen Worten: »Durch diese Stellung betrügen sie unsere Augen dergestalt, daß man sie bey ohngefährer Erblickung, öfter vor ein verwelcketes Blatt, als vor einen Papilion, ansiehet« (S. 8). Auf die Warnfunktion der Hinterflügel färbung geht Roesel offenbar nicht ein (im Original kolorierter Druck aus Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). *Insekten-Belustigungen*, I. Teil, 4. Sammlung, Die Nacht Papilions der zweyten Classe, Tab. 1 zu »Die schwarz-haarigte Bären-Raupe mit ihren Verwandlungen bis zum Papilion«).

(3) der Informationswert der Strategie (ehrlich oder täuschend) (vgl. Tab. 240). Nicht alle Schutzstrategien ordnen sich allerdings einfach und direkt in die Tabelle ein. Der Aposematismus ist z.B. eine Strategie, die präventiv und ehrlich ist, sie ist aber einerseits

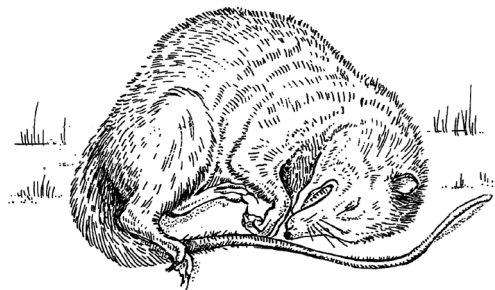


Abb. 447. Ein Opossum in der Totstellhaltung (aus Maier, R.A. (1998). *Comparative Animal Behavior*: 155).

defensiv, weil sie mit der Warnung eines Angreifers verbunden ist, andererseits aggressiv, weil von dem so geschützten Organismus doch eine schädigende Wirkung für den Angreifer ausgeht. Für die defensiven und ehrlichen Schutzstrategien gibt es neben den Schutzpanzerungen und der Flucht noch zahlreiche andere. Eine zur Flucht analoge Verhaltensweise besteht z.B. darin, dem Räuber zu signalisieren, dass er entdeckt wurde (Warnrufe der Singvögel, »Stotting«-Verhalten der Gazellen).

Innerkörperliche Feindabwehr

Mikroskopische Untersuchungen von Zellen ermöglichen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Identifizierung von Mechanismen der innerkörperlichen Feindabwehr. Besonders bekannt wird der Prozess der *Phagocytose*, der in dem Aufnehmen (»Fressen«) von Fremdkörpern im Blut durch spezialisierte Zellen besteht. Der Vorgang wird bereits seit den 1860er Jahren von W. Preyer⁷¹ und S. Stricker⁷² beschrieben, bevor die beteiligten Zellen 1883 von E. Metschnikoff als **Phagozyten** (»Fresszellen (Phagocyten)«⁷³) benannt werden.

Immunsystem

Das Adjektiv »immun« wird im 18. Jahrhundert von lat. »immunis« »frei, unberührt, rein« entlehnt und im Sinne von »unempfindlich, unempänglich gegenüber Krankheitserregern« verwendet. Im engeren Sinne ist die Immunität eine im Laufe des Lebens eines Organismus erworbene Unempfindlichkeit gegenüber spezifischen Erregern. Die systematische wissenschaftliche Erforschung des Immunsystems beginnt im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.⁷⁴ E. Behring und S. Kitasato weisen 1890 in Tierversuchen nach, dass Kaninchen, die eine Immunität gegen Tetanus entwickelt haben, über ein Blut mit »tetanuszerstörenden Eigenschaften« verfügen.⁷⁵ Diese »giftzerstörende Wirkung des Blutes« bezeichnen sie als *antitoxisch*.⁷⁶ Im Anschluss an diese Untersuchungen werden in den folgenden Jahren verschiedene Ausdrücke verwendet, um die Einheiten des Körpers, die zum Schutz gegenüber schädlichen Krankheitserregern entwickelt werden, zu bezeichnen. P. Ehrlich, der wichtige Beiträge zur Entwicklung der frühen immunologischen Theorie liefert, spricht 1899 von **Immunkörpern**⁷⁷ (engl. 1900: »immune bodies«⁷⁸), *Antitoxinen*⁷⁹ und 1897 auch bereits von dem später einschlägigen Terminus **Antikörper**⁸⁰ (engl. Hektoen & Riesman 1901: »antibodies«⁸¹). Nach Ehrlichs 1898 veröffentlichter »Theorie der Immunität« besteht die Wirkung der Antikörper in einer »Giftneutralisation« in Form ei-

ner »Vereinigung von Gift und Antikörper«. Ehrlich nimmt an, dass die »Fähigkeit, Antikörper zu binden, auf Anwesenheit einer spezifischen Atomgruppe des Giftkomplexes zurückzuführen ist, die zu einer bestimmten Atomgruppe des Antitoxinkomplexes eine maximale, spezifische Verwandtschaft zeigt und sich an sie leicht einfügt, wie Schlüssel zu Schloss«. ⁸² Ehrlich verweist für diesen Vergleich auf den Chemiker E. Fischer, der die Schlüssel-Schloss-Metapher 1894 in einer Arbeit über den »Einfluss der Configuration auf die Wirkung der Enzyme« einführt und dort die Vorstellung formuliert, »dass Enzym und Glucosid wie Schloss und Schlüssel zu einander passen müssen, um eine chemische Wirkung auf einander ausüben zu können«. ⁸³ Ehrlich stellt sich die »spezifisch bindende Atomgruppierung« als eine »Seitenkette« vor, die von dem Protoplasma einer Zelle ausgeht und bei Kontakt der Zelle mit dem »Gift« gebildet wird. ⁸⁴ Nach der *Seitenkettentheorie* Ehrlichs neutralisiert jede dieser Seitenketten jeweils einen schädlichen Giftkörper und wird damit »physiologisch ausgeschaltet« und durch eine Neubildung derselben Gruppe ersetzt. Der »Ueberschuss von Seitenketten« führe schließlich zur vollständigen Neutralisierung des Gifts im Körper (vgl. Abb. 448). Seit den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts werden die krankheitserregenden Stoffe im Blut, z.B. Bakterien, die von den Antikörpern spezifisch gebunden werden, *Antigene* genannt (dt. von Pirquet & Schick 1905⁸⁵; engl. Hektoen 1909: »antigen«⁸⁶).

Die Bezeichnung *Immunologie* wird 1906 eingeführt (Rosenow 1906: »immunology«). ⁸⁷ Im Deutschen wird bereits seit den 1870er Jahren der Ausdruck *Immunitätslehre* verwendet. ⁸⁸ Die Entdeckung eines speziellen *Immunsystems* bei Wirbeltieren erfolgt im 20. Jahrhundert. ⁸⁹ Der Begriff des Immunsystems wird vereinzelt bereits in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verwendet. So berichten E. Meyer und E. Emmerich 1909 über ihre Untersuchung von »bakteriolytischem Immunsystem«⁹⁰ und H. Schade spricht 1920 von dem »hämolytischen Immunsystem, welches aus Blutkörperchen und zugehörigem Hämolysin-Ambozeptor bestand«⁹¹. Bis in die 1950er Jahre werden mit dem Ausdruck aber in erster Linie im Labor nachgewiesene Abwehrreaktionen bezeichnet, eben das Reaktionssystem von Antigenen und Antikörper⁹², – zu einem festen Begriff im Sinne eines körpereigenen Abwehrsystems wird der Ausdruck erst Mitte der 60er Jahre, zuerst unter dem Namen *Lymphsystem* (»lymphoid system«⁹³), aber schon bald darauf als »Immunsystem« (Anonymus 1965: »the body's own natural defense mechanisms – primarily the immune system«⁹⁴).

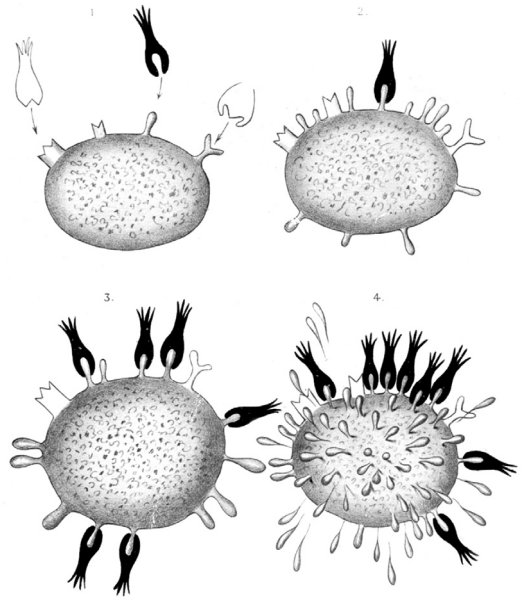


Abb. 448. Die Immunreaktion nach P. Ehrlichs »Seitenkettentheorie«. Die Giftkörper (schwarz) verfügen über spezifische Strukturen, die mit dazu komplementären spezifischen Strukturen der zelleigenen Antikörper eine Verbindung eingehen. Durch Neubildung vieler dieser Strukturen am Antikörper (»Seitenketten«) werden alle Giftkörper im Blut neutralisiert (aus Ehrlich, P. (1900). On immunity with special reference to cell-life. Proc. Roy. Soc. (London) 66, 424-448: pl. 6).

Die Theorie der Immunologie ist seit den 1940er Jahren – in der Nachfolge Ehrlichs – von der Vorstellung einer molekularen Komplementarität zwischen Antigenen und Antikörper beherrscht. ⁹⁵ Seit Mitte der 1950er Jahre werden Selektionstheorien der Immunantwort diskutiert. ⁹⁶ F.M. Burnet entwickelt 1959 eine Theorie, die auf der Selektion von Zellen beruht, die *klonale Selektionstheorie der erworbenen Immunität*. ⁹⁷ Diese Theorie wird in der Folge modifiziert, 1970 in einem ersten vollständigen Modell der Immunreaktion formuliert⁹⁸ und zu einer Theorie des autonomen, selbstregulierenden Netzwerks von Immunprozessen ausgebaut⁹⁹.

Von besonderer Relevanz für die Konzepte des Organismus und des Individuums sind die Forschungen zum Immunsystem, weil sich die Individualität eines Organismus nach der Meinung einiger Autoren über sein Immunsystem begründet. ¹⁰⁰ So wie die Unterscheidung von Selbst und Nicht-Selbst in der Immunantwort erst im Laufe des Lebens eines Organismus gelernt werde, konstituiere sich mit der Ausbildung seines Immunsystems auch die Individualität eines Organismus erst sukzessive.

Nachweise

- 1 Aristoteles, De part. anim. 658b.
- 2 a.a.O.: 661b.
- 3 Aristoteles, Physica 199a.
- 4 Aristoteles, Hist. anim. 596b20ff.
- 5 Vgl. Edel, E. (1961-63). Zu den Inschriften auf den Jahreszeitenreliefs der „Weltenkammer“ aus dem Sonnenheiligtum des Niuserre, 2 Teile. Nachr. Gött. Akad. Wiss. 1961/Nr. 8; 1963/Nr. 4 und 5.
- 6 Aristoteles, Hist. anim. 597b32ff.
- 7 a.a.O.: 600a29ff.
- 8 Cicero, De natura deorum 121 (II, xlvi); 127 (II, l).
- 9 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 102.
- 10 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille.
- 11 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zur einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 543.
- 12 a.a.O.: I, 542.
- 13 Seitz, A. (1888). Betrachtungen über die Schutzvorrichtungen der Thiere. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Thiere 3, 59-96: 62.
- 14 Falck, C.P. (1870). Beiträge zur Kenntniss der Wirkung des Codeins. Deutsche Klinik 22, 454-456: 455; vgl. 255 (Versuchsprotokoll).
- 15 Schneider, G.H. (1879). Zur Entwicklung der Willensäußerungen im Thierreich. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie 3, 176-205; 294-307: 203; ders. (1882). Der menschliche Wille: 296.
- 16 Engelmann, T.W. (1882). *Bacterium photometricum*. Pflüger's Arch. ges. Physiol. 30, 95-124.
- 17 Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reize. Biol. Centralbl. 22, 9-23; 41-52; 65-79: 49.
- 18 Aristoteles, *Mirabilibus auscultationibus* 832b8 (Nr. 30).
- 19 ebd.; ders., *Fragmenta varia* 371; Theophrast, *Fragmenta* 172 (3); Philo Judaeus, *De ebrietate* 174; Aelian, *De natura animalium* II, 16; vgl. Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena: 17; Vanotti, G. (2007). *Commento al testo*. In: Aristotele, *Racconti meravigliosi*: 150.
- 20 Plinius, *Naturalis historia*: Buch 8.
- 21 Merian, M.S. (1679). Der Raupen wunderbare Verwandlung und sonderbare Blummennahrung; dies. (1705). *Metamorphoses insectorum Surinamensium*.
- 22 Wallace, A.R. (1867). Mimicry, and other protective resemblances among animals (in: *Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays*, London 1870, 45-129).
- 23 a.a.O.: 65.
- 24 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 414; 415; II, 224.
- 25 Weinland, D.F. (1876). Zur Weichthierfauna der Schwäbischen Alb. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 32, 234-358: 295; Jaeger, G. (1877). Einiges über Farben und Farbensinn. Kosmos 1, 486-495: 486; vgl. auch Lucas, R. (1895). Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen im Gebiete der Entomologie während des Jahres 1894. Archiv für Naturgeschichte 61 (2. Bd.): 30.
- 26 Gloger, C. (1829). Ueber die Farben der Eier der Vögel. Verh. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1, 332-347.
- 27 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 241; Seidlitz, G. (1871). Die Darwin'sche Theorie.
- 28 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 50; Doflein, F. (1908). Über Schutzanpassung und Ähnlichkeit (Schutzfärbung und Mimikry). Biol. Centralbl. 28, 243-254: 244.
- 29 Alverdes, F. (1927). Täuschung und „Lüge“ im Tierreich. In: Lipmann, O. & Plaut, P. (Hg.). *Die Lüge*, 332-350: 334.
- 30 Kettlewell, H.B.D. (1956). A resume of investigations on the evolution of melanism in Lepidoptera. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 145, 297-303: 297; Edmunds, M. (1974). Defence in Animals: 7.
- 31 Socin, C. (1887). Il mimismo nel regno animale; vgl. Jülg, C. (1888). [Rez.]. Zeitschrift für die österreichischen Gymnasien 39, 776-779.
- 32 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 657.
- 33 Doflein (1908): 249.
- 34 Lucanus, F. von (1902). Schutzfärbungen und Nutztrachten. J. Ornithol. 50, 356-361: 358.
- 35 Jacobi, A. (1904). Die Bedeutung der Farben im Tierreiche: 33; ders. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 4; Puschnig, R. (1917). Schutzfärbung, Warnfärbung, Mimikry. Carinthia II. Mitt. Verein. Naturhist. Landesmus. Kärnt. 106-107, 48-57: 50.
- 36 Alverdes (1927): 337.
- 37 Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). *Insekten-Belustigungen*: 1. Teil, 3. Sammlung: 1 (beim Abendpfauenauge? dort nicht gefunden).
- 38 Jaeger, G. (1877). Einiges über Farben und Farbensinn. Kosmos 1, 486-495: 486.
- 39 Wallace, A.R. (1889). *Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection With Some of its Applications*: 209.
- 40 Seitz, A. (1888). Betrachtungen über die Schutzvorrichtungen der Thiere. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Thiere 3, 59-96: 79.
- 41 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 58; ders. (1909). Über die Trutzstellung des Abend-Pfauenauges. Naturwiss. Wochenschr. Nr. 46; Standfuss, M.R. (1906). Beispiele von Schutz- und Trutzfärbung. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 11, 155; Japha, A. (1909). Die Trutzstellung des Abendpfauenauges (*Smerinthus ocellata* L.). Zool. Jahrb. Abt. Syst. 27, 321-328.
- 42 Jacobi, A. (1904). Die Bedeutung der Farben im Tierreiche: 34.
- 43 Kraepelin, K.M.F. (1905). Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt: 54.
- 44 Alverdes (1927): 344.
- 45 Maldonado, H. (1970). The deimatic reaction in the praying mantis *Stagmatoptera bicellata*. Z. vergl. Physiol.

68, 60-71.

46 Ratcliffe, J.M. & Fullard, J.H. (2005). The adaptive function of tiger moth clicks against echolocating bats: an experimental and synthetic approach. *J. Exper. Biol.* 208, 4689-4698: 4689.

47 Standfuss (1906); vgl. Steiniger, F. (1938). Die ökologische Bedeutung der Augenflecken bei Insekten. *Verh. VII. Inter. Kongr. Entomol.* Berlin 2, 1340-1346; Blest, A.D. (1957). The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11, 209-256.

48 Poulton, E.B. (1890). *The Colours of Animals, their Meaning and Use.*

49 Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biol. Rev.* 80, 573-588.

50 Stolzmann, J. (1885). Quelques remarques sur le dimorphisme sexuel. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 421-432: 429.

51 Lange, E. (1979). *Die Farben der Tiere:* 104.

52 Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). *Insekten-Belustigungen, 1. Teil, 4. Sammlung, Die Nacht Papilionen der zweyten Classe:* 8.

53 Vgl. z.B. Weismann, A. (1902/13). *Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.:* I, 51.

54 Reisinger, L. (1915). Über das „Totstellen“ der Käfer. *Entomologische Blätter* 11, 1-23; 43-51.

55 Löhner, L. (1914). Untersuchungen über den sogenannten Totstellreflex der Arthropoden. *Z. allg. Physiol.* 16, 373-417; vgl. Baglioni, S. (1910-11). Physiologie des Nervensystems. In: Winterstein, H. (Hg.). *Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 4, 1, 1-450:* 310; Bohn, G. (1912). *Die neue Tierpsychologie:* 114.

56 Mangold, E. (1920). Die tierische Hypnose (einschliesslich tonische, tetanische und Totstell-Reflexe, Reaktions-Akinese der Protisten). *Ergebnisse der Physiologie* 18, 79-117: 101; vgl. auch Bleich, O.E. (1928). Thanatose und Hypnose bei Coleopteren. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 10, 1-61.

57 Armstrong, E.A. (1949). Diversionary display, part 1. Connotation and terminology. *Ibis* 91, 88-97: 97.

58 Anonymus (1857). *Herders Conversations-Lexikon, Bd. 5:* 446.

59 Alverdes, F. (1927). Täuschung und „Lüge“ im Tierreich. In: Lipmann, O. & Plaut, P. (Hg.). *Die Lüge,* 332-350.

60 Kidd, J. (1825). On the anatomy of the mole-cricket. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 115, 203-246: 208.

61 Vgl. Rübkeil, L. (2002). Zur Wortfamilie um germ. *hatis. In: Brogyanyi, B. (Hg.). *Germanisches Altertum und christliches Mittelalter,* 239-294.

62 *Liederbuch der Clara Hätzlerin (15. Jh.)* (Merseburger Kopie nach W. Wackernagel, *Deutsches Lesebuch, Bd. 1, Basel 1839:* 1171; zit nach Pischon, F.A. (1840). *Denkmäler der deutschen Sprache von den frühesten Zeiten bis jetzt:* 105.

63 *Dass Geistliche Vogelgesang;* nach Grieshaber, F.K. (1842). *Aeltere noch ungedruckte deutsche Sprachdenkmale religiösen Inhalts,* 79-87: 81.

64 Hempelmann, F. (1926). *Tierpsychologie vom Standpunkte des Biologen:* 378; vgl. auch Lorenz, K. (1961).

Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 301-358): 322.

65 Knapp, J.L. (1829). *The Journal of a Naturalist:* 133 (gegen Marder); Slaney, R.A. (1832/33). *An Outline of Smaller British Birds:* 59 (gegen Kuckuck); Warren, E.R. (1911). Some Colorado Horned Owl notes. *Condor* 13, 153-156: 154; Finn, F. (1919). *Bird Behaviour, Psychological and Physiological:* 275.

66 Needham, J.F. (1886). Excursions in the Abor Hills. *Proc. Roy. Geograph. Soc.* 8, 313-328: 327.

67 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 13-69): 65.

68 Hinde, R. (1954). Factors governing the changes in strength of a partially inborn response as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*), I. The nature of the response, and examination of its course. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 142, 306-331; vgl. Curio, E. (1978). The adaptive significance of avian mobbing, I. Teleonomic hypotheses and predictions. *Z. Tierpsychol.* 48, 175-183.

69 Edmunds, M. (1974). *Defence in Animals.*

70 Poulton, E.B. (1890). *The Colours of Animals, their Meaning and Use:* 237.

71 Preyer, W. (1864). Über amöboide Blutkörperchen. *Virchows Arch.* 30, 417-441.

72 Stricker, S. (1871). *Handbuch der Lehre von den Geweben der Menschen und der Tiere, Bd. 1.*

73 Metschnikoff, E. (1883). Untersuchungen über die intrazelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien* 5 (2), 1-28: 24; ders. (1883-84). Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelloser. *Biol. Centralbl.* 3, 560-565; vgl. Herrlinger, R. (1956). Die historische Entwicklung des Begriffes Phagocytose. *Erg. Anat. Entwicklungsgesch.* 35, 334-357.

74 Vgl. Mazumdar, P. (1974). The antigen-antibody reaction and the physics and chemistry of life. *Bull. Hist. Med.* 48, 1-21; Silverstein, A.M. (1989). *A History of Immunology;* Bibel, D.J. (ed.) (1989). *Milestones in Immunology. A Historical Exploration;* Mazumdar, P.M.H. (ed.) (1989). *Immunology, 1930-1980. Essays on the History of Immunology;* Corbellini, G. (1990). *L'evoluzione del pensiero immunologico;* Moulin, A.M. (1991). *Le dernier langage de la médecine. Histoire de l'immunologie de Pasteur au Sida;* Gallagher, R.B. et al. (eds.) (1995). *Immunology. The Making of a Modern Science.*

75 Behring, E. & Kitasato, S. (1890). Ueber das Zustandekommen der Diphtherie-Immunität und der Tetanus-Immunität bei Thieren. *Deutsch. Med. Wochenschr.* 16, 1113-1114: 1113.

76 a.a.O.: 1114.

77 Ehrlich, P. & Morgenroth, J. (1899). Zur Theorie der Lysinwirkung. *Berl. klin. Wochenschr.* 1899, 6-9: 7.

78 Ehrlich, P. (1900). On immunity with special reference to cell-life. *Proc. Roy. Soc. (London)* 66, 424-448: 443.

79 Ehrlich, P. (1897). Zur Kenntniss der Antitoxinwirkung. *Fortschr. Med.* 15, 41-43; ders. (1898). Die Wertbemessung des Diphtherieheilserums und deren theoretische Grundlagen. *Klin. Jahrb.* 6, 299-326: 300.

- 80** Ehrlich (1897): 41; ders. (1898): 309.
- 81** Hektoen, L. & Riesman, D. (1901). A Text-Book of Pathology: 231.
- 82** Ehrlich (1898): 309.
- 83** Fischer, E. (1894). Einfluss der Configuration auf die Wirkung der Enzyme. Ber. deutsche chem. Ges. 27, 2985-2993; 2992; vgl. Lichtenthaler, F.W. (1994). Hundert Jahre Schlüsselschloss-Prinzip. Was führte Emil Fischer zu dieser Analogie? Angewandte Chemie 106, 2456-2467.
- 84** Ehrlich (1898): 311.
- 85** Pirquet, C. von & Schick, B. (1905). Die Serumkrankheit: 115.
- 86** Hektoen, L. (1909). Opsonins and other antibodies. Science 29, 241-248: 244.
- 87** Rosenow, E.C. (1906). The rôle of phagocytosis in the pneumococcal action of pneumonic blood. J. Infectious Diseases 3, 683-700: 683.
- 88** Biermann (1874). [Rez. Lange (1874). Zur Behandlung der Lungenschwindsucht. [Deutsche] Zeitschrift für praktische Medicin 1874, Nr. 9]. Medicinisch-Chirurgische Rundschau 15, 771-772: 771; Becker, H.T. von (1879). Handbuch der Vaccinationslehre: 180; Behring, E. von (1893). Die Geschichte der Diphtherie, mit besonderer Berücksichtigung der Immunitätslehre.
- 89** Vgl. Moulin, A.M. (1989). The immune system: a key concept for the history of immunology. Hist. Philos. Life Sci. 11, 221-236.
- 90** Meyer, E. & Emmerich, E. (1909). Über paroxysmale Hämoglobinurie. Deutsches Archiv für klinische Medizin 96, 287-327: 305.
- 91** Schade, H. (1920). Die physikalische Chemie in der inneren Medizin: 135; vgl. 2. Aufl. (1923): 142.
- 92** Bier, O.G., Siqueira, M. & Osler, A.G. (1955). Studies on the mechanism of hypersensitivity phenomena 1. Internat. Arch. Allergy Appl. Immunol. 7, 1-9: 5.
- 93** Cooper, M.D., Peterson, R.D. & Good, R.A. (1965). Delineation of the thymic and lymphoid system in the chicken. Nature 205, 143; Cooper, M.D., Perey, D.Y., Peterson, R.D. & Good, R.A. (1968). The two components of the lymphoid system. In: Good, R.A. & Bergsma, D. (eds.). Immunologic Deficiency Diseases in Man, vol. 4, 7.
- 94** Anonymus (1965). New York Times 24 Oct.: IV. 8/3 (nach OED).
- 95** Pauling, L. (1940). A theory of the structure and process of formation of antibodies. J. Amer. Chem. Soc. 62, 2643-2657; vgl. ders. (1970). Fifty years of progress in structural chemistry and molecular biology. Daedalus 99, 988-1014.
- 96** Jerne, N.K. (1955). The natural selection theory of antibody formation. Proc. Acad. Sci. Paris 41, 849-857.
- 97** Burnet, F.M. (1959). The Clonal Selection Theory of Acquired Immunity.
- 98** Bell, G.I. (1970). Mathematical model of clonal selection and antibody production. Nature 228, 739-744.
- 99** Jerne, N.K. (1974). Toward a network theory of the immune system. Ann. Inst. Pasteur C125, 373-389.
- 100** Moulin, A.M. (1986). Tolérance et rejet: une étape dans la découverte du »soi« biologique. In: Barreau, H. (ed.). Le même et l'autre en biologie et en médecine: problèmes de l'individualité, 239-254; Tauber, A.I. (ed.) (1991).

Organism and the Origins of Self; ders. (1996). The Immune Self. Theory or Metaphor?

Literatur

Edmunds, M. (1974). Defence in Animals.

Selbstbewegung

Das deutsche Wort ›Selbstbewegung‹ wird seit Ende des 17. Jahrhunderts zur Bezeichnung eines allgemeinen Charakteristikums der Tiere verwendet. Es wird dabei vielfach zusammen mit ↑Empfindung als eines der definierenden Merkmale der Tiere verstanden (Anonymus 1688: »die lebendigen, eine Empfindung und selbst-Bewegung habende Thiere«¹). Im 18. Jahrhundert erscheint der Ausdruck nicht oft, meist aber in grundlegenden Passagen (Neumann 1753: »Unter dem *Regno animal* versteht man dasjenige Natur-Reich, darinnen alles vorkommet was ein würcliches Leben hat und von der Natur dergestalt eingerichtet worden, daß es eine oder andere freywilige Selbst-Bewegung nach Beschaffenheit seines Geschlechtes erweist«²). Ende des 18. Jahrhunderts gebraucht auch J.G. Herder den Ausdruck im biologischen Zusammenhang (»In lauten Pulsschlägen regt sich das Geschöpf; und tritt endlich vollkommen gebildet auf die Welt, begabt mit allen Trieben der Selbstbewegung und Empfindung, zu denen es nur in einem lebendigen Geschöpf dieser Art organisiert werden konnte«³).

Das Konzept geht zurück auf den spätantiken griechischen Begriff (»αὐτοκίνησις«⁴) und die antike Seelenlehre.

›Selbstbewegung‹ in der antiken Seelenlehre

Nach antiker Auffassung ist die Selbstbewegung eines Körpers unmittelbarer Ausdruck des Vorhandenseins einer Seele, d.h. des Prinzips, das der Lebendigkeit von Lebewesen zugrunde liegt (↑Leben). Schon Thales schreibt der Seele eine selbstbewegte Natur zu⁵ und ist der Ansicht, alle Dinge der Natur, die andere eine Bewegung verleihen, seien beseelt, so auch der Magnetstein, der Eisen bewegen kann⁶.

Auch Platon betrachtet die Seele als das Sichselbst-Bewegende.⁷ Die Selbstbewegung steht dabei an zentraler Stelle für eine Bestimmung des Lebensbegriffs. Nur die Seele verfüge über eine Bewegung

Muskel (lat.) 238

Selbstbewegung (Syrianus 5. Jh.) 231

sessil (Anonymus 1797) 238

Heliotropismus (de Candolle 1832) 239

epinastisch (Schimper 1854) 241

hyponastisch (Schimper 1854) 241

Epinastie (Radlkofer 1859) 241

Hyponastie (Radlkofer 1859) 241

Geotropismus (Frank 1868; Sachs 1868) 239

Phototropie (Jaeger 1874) 239

Phototaxis (Strasburger 1878) 240

vagil (Haeckel 1890) 238

Tropismus (Lukjanow 1891) 239

Phototropismus (Luciani 1893) 239

Zytotropismus (Roux 1894) 240

Taxis (Czapek 1896) 240

Zytotaxis (Roux 1896) 240

Kinesis (Rothert 1901) 241

anotropistisch (Massart 1902) 240

katatropistisch (Massart 1902) 240

Nastie (Pfeffer 1904) 241

Phobotaxis (Pfeffer 1904) 240

Topotaxis (Pfeffer 1904) 240

Topotropismus (Pfeffer 1904) 240

phobische Reaktion (Lidfors 1905) 242

Klinokinesis (Gunn, Kennedy & Pielou 1937) 241

aus sich heraus, alle anderen sich bewegendem Gegenstände würden von anderem bewegt. Lebend seien die Gegenstände, sofern sie von der Seele erfüllt sind; die Seele gilt als dasjenige, das den Körpern Leben gibt: »Die Seele also, wessen sie sich bemächtigt, zu dem kommt sie immer Leben mitbringen«.⁸ Das Aufhören der Bewegung ist daher gleichbedeutend mit dem Verlust der Seele und dem Ende des Lebens.⁹ Die Seele ist damit das Prinzip des Lebens, das Selbstbewegung ist. Eine Ausnahme davon bilden die Pflanzen, die nach Platon zwar »nicht von einem Lebenden verschieden, aber unbeweglich« sind.¹⁰ Es sind allerdings nicht in erster Linie die einzelnen biologischen Individuen, denen Platon Leben und damit Selbstbewegung zuspricht. Er stellt sich vielmehr den gesamten Kosmos als »das vollkommene Lebende«¹¹ ausgestattet mit einer einzigen Seele¹² vor. Paradigmatisch für belebte Körper sind die himmlischen Objekte, die Sterne und Planeten¹³, die – zumindest relativ zur Erde – sich bewegen. Die biologischen Lebewesen sind demgegenüber von abgeleiteter Art.

Aristoteles: Skepsis gegenüber dem Konzept

Im Anschluss an Platon definiert Aristoteles die Lebewesen zunächst als die sich selbst bewegendem Wesen, wenn er hinsichtlich der Selbstbewegung die Lebewesen mit den unbelebten Gegenständen kont-

Die Selbstbewegung ist die Aktivität eines Organismus, die mittels körpereigener Energiereserven (und als Ergebnis einer Selektion für Aktivitäten dieses Typs in der Vergangenheit) Teile seines Körpers räumlich verlagert oder den ganzen Körper von einem Ort zu einem anderen befördert. Die meisten Tiere und Einzeller zeigen regelmäßig solche Aktivitäten; sie fehlt dagegen bei den meisten Pflanzen und manchen Tieren in einigen Lebensphasen (z.B. Korallen). Bei den Pflanzen bestehen häufig allein morphologische oder physiologische Einrichtungen, die eine passive Ausbreitung in frühen Lebensstadien (als Samen) ermöglichen (z.B. Flügel oder die Produktion von Lockstoffen).

rastiert. Für diese gelte: »es setzt sie je ein von ihnen verschiedenes Äußeres in Bewegung; von Lebewesen dagegen sagen wir: Es bewegt sich selbst.«¹⁴ Im Unterschied zu Platon ist Aristoteles der Auffassung, dass die Seele sich selbst nicht bewegen kann, weil sie dann als Verändertes durch die Bewegung »aus ihrem Wesen heraustreten« würde¹⁵ und sie damit als unbewegter Bewegter zu entwerfen wäre. Eine Selbstbewegung im eigentlichen Sinne kann es nach Aristoteles überhaupt nicht geben, weil in jeder Bewegung die Momente des Bewegens und des Bewegtwerdens auseinanderzuhalten seien und keinesfalls zusammenfallen könnten.¹⁶ Auch die Bewegungen der Lebewesen sind nach Aristoteles damit nicht im eigentlichen Sinne Selbstbewegungen, sondern letztlich durch äußere Anstöße verursacht. Auch die Selbstbewegung bildet also einen Fall, wenn auch einen Sonderfall, der Bewegung durch ein anderes.¹⁷

Ausführlich widmet sich Aristoteles der Bewegung der Tiere in zwei kleineren Schriften: »De motu animalium« und »De incessu animalium«. Darin unterscheidet er zwischen dem bewegenden Organ (der Seele) und dem bewegten Organ.¹⁸ Zwischen beiden vermittele ein Organ, das Aristoteles als *pneuma sympathon* bezeichnet. Die offensichtliche Selbstbewegung von Lebewesen kann sich Aristoteles nur dadurch vorstellen, dass es einen definierten Anstoß erhält, denn »für sein eigenes Entstehen und Vergehen kann nichts in irgendeiner Weise selbst Ursache sein. Denn das, was bewegt, muß früher vorhanden sein als das, was bewegt wird, und das, was zeugt, früher als das, was gezeugt wird; nichts aber ist früher als es selbst.«¹⁹ In der »Physik« besteht Aristoteles' Lösung dieses Problems des Bewegungsursprungs in der Annahme eines Organs, das sich in Bewegung befindet und daher die Bewegung verursachen könne, indem es zusätzlich durch eine Veränderung von außen angestoßen werde. Die erste Ursache der Bewegung (Lokomotion) ist danach also eine Veränderung in der Umwelt des Tieres: »[W]ir können beobachten, daß es in dem Tier immer irgendein Organ gibt, welches in einem Prozeß begriffen ist. Für einen solchen Prozeß ist nicht das Tier selbst der Grund, wohl aber etwa seine Umwelt.«²⁰

Obwohl die Bewegung auf der einen Seite als ein fundamentales Charakteristikum der Lebewesen erklärt wird, erkennt Aristoteles auf der anderen Seite doch auch solchen Wesen, die über keine Fähigkeit zur Ortsbewegung verfügen, das Leben nicht ab. So verfügen für Aristoteles auch die ↑Pflanzen über ↑Leben. Und auch nicht alle Tiere sind nach Aristoteles zur Ortsbewegung fähig, manche Tiere (z.B. die Seecheiden und Seeanemonen) beschreibt er als orts-

fest.²¹ Die Fähigkeit zur Wahrnehmung wird diesen Tieren aber im Gegensatz zu den Pflanzen trotzdem zugeschrieben²².

Auch das Vermögen der Ernährung und der Fortpflanzung sowie der Tastsinn, d.h. die Nahrungswahrnehmung, sind für Aristoteles ihrer Grundstruktur nach Bewegungen (und Ausdruck eines niederen Seelenvermögens, nämlich der »Ernährungs-« bzw. »Empfindungsseele«).²³ Ausdrücklich spricht er z.B. von der »Bewegung der Ernährung«²⁴, die sich auch bei den ortsfesten Pflanzen finde. Die Übertragung der Eigenschaften der Eltern auf die Nachkommen in der ↑Vererbung ist nach Aristoteles ebenfalls ein Prozess, der über Bewegungen vermittelt ist: Der männliche Beitrag erfolgt durch die tatsächliche Bewegung des Samens, der weibliche liegt zumindest latent in dem Menstruationsblut vor.²⁵ Als Bewegungsquelle der Bewegungen des Körpers sieht Aristoteles das Herz als den Sitz der Seele²⁶, als den Ursprungsort der Emotionen und psychischer Fähigkeiten²⁷ und allgemein als Ursache des Lebens²⁸. Weil das Herz sich (scheinbar) von alleine bewegt, bezeichnet er es auch selbst als ein Lebewesen.²⁹

Aristoteles' Skepsis gegenüber dem Phänomen der Selbstbewegung wird schon von seinen Zeitgenossen nicht geteilt³⁰, und der Begriff gewinnt so an Einfluss für eine Beschreibung der Besonderheit des Organischen.

Galens Pneumalehre und Fernels Ausarbeitung

Eine wichtige Unterscheidung zur Beschreibung von Bewegungsvorgängen findet sich bei dem römischen Arzt Galen (und geht möglicherweise auf die alexandrinischen Ärzte, insbesondere Erasistratos, zurück³¹): die Differenzierung zwischen einem *lebendigen Pneuma* (»πνεῦμα ζωτικόν«) und einem *beseelten Pneuma* (»πνεῦμα ψυχικόν«) und deren Verbindung mit unwillkürlichen Bewegungen von Organen auf der einen Seite und willkürlichen Bewegungen der Gliedmaßen auf der anderen Seite.³² Das lebendige Pneuma wird nach der Lehre Galens aus einer Verbindung von Atemluft (↑Ernährung/Atmung) und Nahrung (vermittelt über das Blut) im Herzen gebildet. Das Gehirn formt daraus weiter das feinere beseelte Pneuma, das in die Nervenbahnen gelangt und darüber die bewussten Bewegungen und höheren Seelenfunktionen auslöst. Nach der Vorstellung Galens erfolgt der Transport des Pneumas in den – als röhrenförmig angenommenen – Nerven vom Gehirn zu den Muskeln auf ähnliche Weise wie das Wasser in einem Fluss strömt (↑Empfindung).³³ Ein besonderes Bewegungszentrum wird von Galen – der stoischen Lehrmeinung folgend – nicht angenommen.

Der organische Körper ist vielmehr insgesamt von natürlichen Vermögen (»δυνάμεις«) und Energien (»ἐνέργειαι«) durchwirkt, welche aktive Bewegungen (»κινήσεις δραστικά«³⁴) und Selbstbewegungen (»κινήσεις ἐξ ἑαυτοῦ«³⁵) hervorrufen. Insbesondere existiert in Galens System nicht das Konzept eines natürlichen Geistes (»πνεῦμα φυσικόν«; spiritus naturalis).

Auf dieser galenischen Grundlage entwickelt Mitte des 16. Jahrhunderts J. Fernel eine detaillierte und differenzierte Erklärung von Bewegungen durch die Annahme verschiedener Formen von Lebensgeistern (»spiritus«). An die Stelle der galenischen Unterscheidung von zwei Formen des Pneumas tritt bei Fernel eine Differenzierung in drei *spiritus*: *spiritus naturales*, *spiritus vitales* und *spiritus animales*. Erstere werden nach der Lehre Fernels aus dem Blut in der Leber hergestellt; die zweiten entstehen aus dem Blut und der Atemluft im linken Herzen; letztere schließlich werden im Gehirn gebildet.³⁶ Den verschiedenen *spiritus* entsprechen auch verschiedene Bewegungsformen: Die unbewussten Bewegungen der inneren Organe, die *motus naturales*, werden auf die *spiritus naturales* und *spiritus vitales* zurückgeführt; die willkürlichen Bewegungen, die *motus animales*, werden dagegen als Ergebnis der Aktivität der *spiritus animales* der Nerven angesehen.³⁷ Beide Bewegungen haben damit auch unterschiedliche Auslösezentren: die natürlichen Bewegungen die Leber und v.a. das Herz und die bewussten lebendigen Bewegungen das Gehirn.

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Auch im Mittelalter dient die Selbstbewegung der Lebewesen immer wieder dazu, das Wesen des Lebens zu charakterisieren (Tab. 242; ↑Leben).³⁸ So beurteilt Meister Eckhart das Leben als das, »[w]as von innen her aus sich selbst bewegt wird«³⁹ und bei Nikolaus von Kues heißt es schlicht, das Leben sei »eine Art Bewegung«⁴⁰. Explizit rückt die Selbstbewegung auch bei dem Spätscholastiker F. Suárez an die Stelle des Definiens für den Lebensbegriff: Lebendige Wesen sind für Suárez solche, die in sich und auf intrinsischer Grundlage eine Kraft der Selbstbewegung und Perfektionierung haben (vgl. Tab. 242).⁴¹

Frühneuzeitliche Theorien

Bis zur detaillierten empirischen Untersuchung der organischen Bewegungserscheinungen sind es hypothetische Vorstellungen, die zu ihrer Erklärung herangezogen werden. Die Bewegungen der Gliedmaßen werden auf Bewegungen der Seele zurückgeführt; die Bewegung des Körpers erfolge durch sich

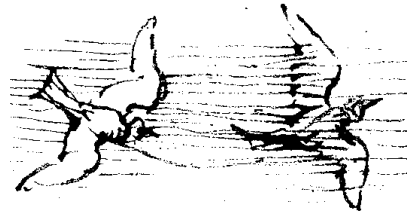


Abb. 449. Vogel in zwei Momenten seiner Flugbewegung: »Und wenn der Vogel bei Nordwind südwärts hinabfliegt, wird dieser Hinabflug über dem Wind und die Rückprallbewegung unter dem Wind geschehen« (aus Leonardo da Vinci (1505-06). *Sul volo degli uccelli*, München 2000: 43).

selbst und die den Körper bewegende Seele, wie Nikolaus von Kues schreibt.⁴² Als vermittelnde Instanz zwischen Seele und Organ werden im Anschluss an Galen und Fernel »Lebensgeister« postuliert (↑Vitalismus/Lebenskraft), die im Körper zirkulieren und zu einer Aufblähung und damit Verkürzung der Muskeln führen sollen.⁴³

Seit dem 17. Jahrhundert wird die Erklärung der Bewegung der Lebewesen verstärkt durch mechanische Analogien geleitet. Hebel, Kurbeln und Flaschenzüge dienen als Modelle zur Interpretation des Mechanismus organischer Bewegungen. Als strukturelle Grundeinheit, die die Bewegung ermöglicht, gilt dabei die *Faser* (↑Gewebe). Bereits Ende des 16. Jahrhunderts interpretiert J. Riolan die Faser in dynamischer Hinsicht als das Grundelement von Kontraktionsprozessen.⁴⁴ In Bezug auf die Bewegungen der Tiere wird dieser Ansatz in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts von N. Stensen und A. Borelli weitergeführt. Diese Forscher entwickeln auch erste Modelle zum Mechanismus der Muskelkontraktion.⁴⁵ Die Funktionsweise wird dabei aus der beobachteten Struktur abzuleiten versucht (und nicht umgekehrt).

Eine Vereinheitlichung der organischen Bewegungstheorien vollzieht W. Harvey in seinen physiologischen Schriften. Harvey löst sich von der alten Unterscheidung von *motus naturales* und *motus animales* und führt auch die unwillkürlichen Bewegungen auf die Aktivität von Muskeln zurück. Ohne Muskel kann es nach Harvey keine Bewegung geben: »nullum motum sine musculo«.⁴⁶ Die willkürlichen Bewegungen ebenso wie die Bewegungen der inneren Organe und insbesondere die des Herzens führt Harvey auf Muskelaktivitäten zurück. Den Muskeln wird im Rahmen dieser Physiologie auch eine gewisse Sensibilität und Eigenaktivität zugeschrieben. Weil die Lebensgeister (»spiritus«) bei Harvey zu einer besonderen Qualität des Blutes werden, erfolgt eine teilweise Lösung der Fähigkeit zur Muskel-

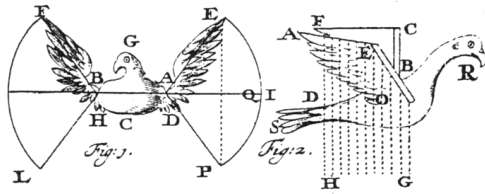


Abb. 450. Eine Analyse der Bewegungen des Vogelflugs (aus Borelli, A. (1680-81). *De motu animalium* (Berlin 1989): Tab. XIII).

kontraktion von dem Einfluss des Gehirns und der Nerven. Nicht jede Bewegung der inneren Organe, sondern nur bewusste, gezielte und gerichtete Bewegungen werden nach der Lehre Harveys von Nerven ausgelöst. Die Selbstbewegung wird damit zu einer inhärenten Eigenschaft bestimmter organischer Gewebe und erfolgt nicht allein unter dem Einfluss einer immateriellen Seele. Es ist damit die Richtung gewiesen für eine Entwicklung, in der die Seele ihren Status eines zentralen Lebensprinzips verliert und zu einem Faktor wird, der lediglich in modifizierender Weise auf die Lebensvollzüge einwirken kann, ohne diese aber selbst zu verursachen.

Noch weiter getrieben wird das mechanistische Verständnis der Bewegungen in den physiologischen Vorstellungen R. Descartes'. Während Harvey in den Organen und im Blut selbst noch belebte Teile des Körpers sieht (↑Leben), wird das Blut bei Descartes allein zu einem materiellen Substrat der Bewegung. Die Steuerung der Bewegungen kann damit aber nicht mehr in den – von Harvey weitgehend autonom vorgestellten – Organen liegen, sondern erfordert eine externe Kontrolle. Diese verlegt Descartes wieder in die Nerven und das Gehirn, das als zentrales Steuerungsorgan konzipiert wird. Das Resultat dieser Modellierung kann insgesamt als »Umdeutung des Organismus in ein physikalisches Regelkreissystem« beschrieben werden.⁴⁷

In dem frühneuzeitlichen Diskurs stellt die Annahme der Selbstbeweglichkeit der Körper ein Problem dar, weil die Materie so konzipiert ist, dass sie sich aus sich heraus nicht bewegen kann. Als Ursache jeder Bewegung muss daher etwas zum Körper Hinzukommendes angenommen werden: die Seele – sofern die Seele nicht zum Körper gehört, kann also von einer Selbstbewegung des Körpers eigentlich nicht die Rede sein. Von den Cambridger Platonikern wird die Unmöglichkeit einer Selbstbewegung der Materie als Argument gegen die Maschinenmodelle der Lebewesen, wie sie das 17. Jahrhundert dominieren, ins Feld geführt: H. More sieht sich daher gezwungen, eine besondere *plastische Kraft* (»Plastical Power«)

anzunehmen, die als Ausdruck einer Seele der Natur (»Spirit of Nature«) über einen bloßen Mechanismus hinausgeht und den Lebewesen ihre Organisation und Bewegung verleiht.⁴⁸ R. Cudworth stellt es so dar, dass eine unkörperliche *plastische Natur* (»plastic nature«) zu der bloßen Materie hinzukommen muss, damit der Körper ein Leben und eine *Selbst-Tätigkeit* (»self-activity«) zeigen, sich also selbst bewegen (»move itself«) kann.⁴⁹

Experimentelle Ansätze

Ein empirisch fundierter, experimenteller Ansatz zur Analyse der Selbstbewegung als dem spezifischen Phänomen des Lebens entwickelt sich erst im 18. Jahrhundert.⁵⁰ Diese Analysen kreisen weitgehend um die seit der Antike für ein Verständnis des Lebens zentrale Frage, wie die Bewegung im Organismus zustande kommt. Die antike Auffassung, die (immaterielle) Seele sei das einzige Bewegungsprinzip für den ganzen Körper eines Lebewesens, die – in expliziter Absetzung von den beherrschenden Maschinentheorien des Lebens – noch zu Beginn des 18. Jahrhunderts von dem Hallenser Arzt G.E. Stahl vertreten wird, wird seit der Mitte des 18. Jahrhunderts unter dem Einfluss von Vivisektionsexperimenten bezweifelt. Vor allem die Beobachtung, dass Organe wie das Herz und der Darm sich noch bewegen, selbst wenn sie vom Körper und vom Kopf als dem Sitz der vermeintlichen Seele getrennt werden, führen zur Unterscheidung mehrerer für die Bewegung notwendiger Kräfte.

Irritabilität und Sensibilität

Mitte des 18. Jahrhunderts verbreitet sich besonders die Unterscheidung zwischen *Irritabilität* und *Sensibilität*, die von dem Schweizer Arzt A. von Haller nach seinen Reizversuchen an Tieren 1752 eingeführt wird. Irritabilität und Sensibilität sind für Haller zwei nebeneinander stehende Phänomene, die an jeweils verschiedene Teile eines lebenden Körpers gebunden sind. Sie bezeichnen grundsätzlich verschiedene Reaktionsweisen dieser Teile auf äußere Reize (z.B. Berührung): Irritabel (reizbar) ist ein Körperteil nach Haller, wenn er sich nach Reizung verkürzt; sensibel (empfindlich) ist er, wenn durch seine Reizung eine komplexere Lebensäußerung, wie z.B. Schmerz oder Unruhe, hervorgerufen wird. Nur die durch Sensibilität hervorgerufene Bewegungsart von Körperteilen ist nach Haller durch die Seele vermittelt: »Denjenigen Teil des menschlichen Körpers, welcher durch ein Berühren von außen kürzer wird, nenne ich reizbar [...] Empfindlich nenne ich einen solchen Teil des Körpers, dessen Berührung sich die Seele vorstellt;

und bei den Tieren, von deren Seele wir nicht so viel erkennen können, nenne ich diejenigen Teile empfindlich, bei welchen, wenn sie gereizt werden, ein Tier offenbare Zeichen eines Schmerzes oder einer Unruhe zu erkennen gibt.«⁵¹ (Aufschlussreich für das Verständnis der Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität, und insbesondere für die Rezeption dieser Unterscheidung, ist das, was der Physiologe C. Bernard mehr als hundert Jahre nach Haller dazu zu sagen hat: Nach Bernard ist die Irritabilität eine (isolierte) *Eigenschaft* von Teilen des Organismus; die Sensibilität dagegen eine *Funktion*, die die Teile in das differenzierte System des Organismus integrieren.⁵²)

Eingeräumt ist damit also eine unabhängig von der Seele und dem Gehirn als deren Sitz sich vollziehende Bewegung, wie Haller in ausdrücklicher Abhebung von der Auffassung seines Lehrers H. Boerhaave hervorhebt. Andere Versuche Hallers zeigen, dass die Herzbewegung auch unabhängig von den Schlagadern und dem fließenden Blut sich vollzieht und auch keiner Nervenverbindung nach außen bedarf. Haller weist damit die immanente Bewegungsfähigkeit des Herzens (und anderer Organe) nach und gibt der Physiologie mit dem Begriff der Irritabilität für dieses Phänomen einen neuen begrifflichen Rahmen. Die Selbstbewegung der Lebewesen, also der sie nach traditioneller Auffassung definierende Aspekt, ist zu einem abgegrenzten, an einzelnen Teilen des Organismus nachweisbaren und so empirisch zu analysierenden Gegenstand geworden. Die Seele, die nach traditioneller Ansicht den Zusammenhalt des organischen Körpers als eines einheitlichen Gegenstandes garantiert, wird für die Erklärung des zentralen organischen Merkmals der Selbstbewegung umgangen, indem sie als überflüssig nachgewiesen wird. Das Ergebnis ist die Zergliederung des Organismus in einen Komplex von weitgehend unabhängig voneinander funktionierenden Teilsystemen. Die weitere Forschung kann an Teilproblemen ansetzen, ohne dass sie unmittelbar mit Fragen ihrer Integration konfrontiert ist.

Neben der Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität als Reiz- und Bewegungsformen von Organen, die zwei zwar räumlich eng miteinander verbunden sind, aber physiologisch, d.h. nach ihrer Aufgabe für den lebenden Körper funktional unterschiedene Systeme von Körperteilen darstellen, steht bei Haller noch ein drittes, ebenfalls funktional definiertes Organsystem. Dieses wird mit den Sehnen in Verbindung gebracht, und ihm wird die »Schnellkraft« oder »Elastizität« des Körpers zugeschrieben. Durch die Zuweisung dieser Bewegungs- und

Reaktionsweisen zu einzelnen Teilen des Körpers trifft Haller physiologisch geleitete anatomische Unterscheidungen des bisher als Einheit behandelten Komplexes von Empfindungen und Bewegungen, die in ihrer Schärfe so bis dahin nicht gemacht wurden, für alle weiteren Analysen jedoch richtungweisend sind: »Haller trennt analytisch und anatomisch, was für den Kliniker eine Einheit darstellt« (Jantzen 1994).⁵³

Am Ende des 18. Jahrhunderts beherrscht die Frage nach dem Verhältnis dieser verschiedenen Organsysteme zueinander die Debatten. So erscheint einigen Autoren die Behauptung einer Dualität von Lebenskräften, die Haller mit der Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität liefert, als ein Problem. An ihre Stelle treten einheitliche, monistische Lebenstheorien, bei denen entweder die Sensibilität auf die Irritabilität reduziert wird (C. Girtanner) oder umgekehrt (J.U.G. Schäffer).

Die mechanistischen Analysen der experimentell arbeitenden Physiologen des 18. Jahrhunderts veranlassen andere Autoren aber auch dazu, auf die Annahme einer spezifischen Lebenskraft als Ursache der organischen Bewegungen zu verzichten. So bezweifelt A. von Humboldt, angeregt durch seine eigenen Experimente zur Reizbarkeit und Kontraktion von Muskeln, 1797 ausdrücklich die Notwendigkeit der Annahme einer eigenen Lebenskraft. Er schreibt, er wage es nicht mehr, »eine *eigene* Kraft zu nennen, was vielleicht bloß durch Zusammenwirken der, im einzelnen längst bekannten, materiellen Kräfte bewirkt wird.«⁵⁴ F.W.J. Schelling schließt sich 1798 der

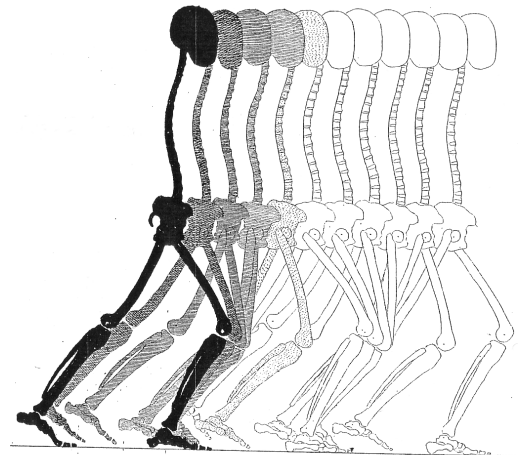


Abb. 451. Phasen im Bewegungsablauf des Menschen beim Gehen (aus Weber, W. & Weber, E. (1836). *Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge*: Taf. XV, Fig. 13a).

Sache nach daran an, wenn er feststellt, die Lebenskraft sei ein »völlig leerer Begriff« und: »Das Wesen des Lebens [...] besteht überhaupt nicht in einer Kraft, sondern in einem freyen Spiel von Kräften [...]. Organisation und Leben drücken überhaupt nichts an sich Bestehendes, sondern nur eine bestimmte Form des Seyns, ein Gemeinsames aus mehreren zusammenwirkenden Ursachen aus.«⁵⁵

Die Entwicklung ist also insgesamt darauf gerichtet, die Selbstbewegung des Organischen nicht mehr aus einem Prinzip, wie dem der antiken Seele oder einer »Lebenskraft« (↑Vitalismus), zu erklären, sondern sie als Resultierende eines Geflechts von lokalen Mechanismen zu deuten. Auch das Spezifische des Lebendigen wird seit Ende des 18. Jahrhunderts kaum noch an dem Phänomen der Selbstbewegung als solchem festgemacht, sondern auf die Ebene der Verursachung dieses Phänomens, der ↑Organisation des lebendigen Körpers, verschoben.

Ausgehend von einer Philosophie des Subjekts als eines Zentrums der Aktivität heißt 1810 bei L. Oken: »Der Bewegungsprozeß ist durch seine eigenen Organe begründet, nicht von außen bewirkt. Bewegendes und Bewegtes sind *ein* Leib oder ein und dasselbe Organ. [...] Selbstbewegungsprozeß ist mit Lebensprozeß identisch. [...] Das Wesen des Organischen beruht mithin in der Selbstbewegung. [...] Die Selbstbewegung ist der *einzig*e aber wesentliche und erschöpfende Unterschied zwischen dem Organischen und Unorganischen«⁵⁶. Allerdings hat Oken ein weites Verständnis vom Organischen und Lebendigen: Auch elektrische (»galvanische«) Prozesse rechnet er dazu.

Das Lebendige als das Sich-selbst-Bewegende

Die Versuche der Bestimmung des Lebendigen als das Sich-selbst-Bewegende kann auch in einem Zusammenhang mit der Entstehung von frühen Evolutionstheorien zu Beginn des 19. Jahrhunderts gesehen werden. So ist für J.B. de Lamarck das Wesentliche des Lebens die Bewegung.⁵⁷ Er stellt sich ein Lebewesen als einen organisierten Körper aus verschiedenen Teilen vor, die wechselseitig aufeinander einwirken und durch innere und äußere Ursachen in Bewegung gehalten werden. Aufgrund ihrer Bewegung sind die Teile nach Lamarck aber auch der Veränderung unterworfen; diese Veränderungen wirken nicht nur im Leben eines Individuums, sondern übertragen sich auch auf die Nachkommen. Die Selbstbewegung der lebendigen Körper bedingt also nicht nur die innere Dynamik eines einzelnen Organismus – die sein Leben ausmacht – sondern auch die generationenübergreifende Dynamik der Veränderung der Lebewesen in der Erdgeschichte.

Aufgenommen sind diese Verbindungen von Selbstbewegung und Lebensbegriff in der Lebensphilosophie zu Beginn des 20. Jahrhunderts (so z.B. bei Bergson) und den Lebensdefinitionen, die das Leben eben als das aus sich heraus sich Verändernde bestimmen (↑Leben). So bleibt »Selbstbewegung« bis ins 20. Jahrhundert zumindest ein Aspekt in den Bestimmungen der Lebendigkeit. J.J. Pikler bezeichnet die Fähigkeiten, sich von selbst zu bewegen und von selbst zu funktionieren 1926 als »das Wesen des subjektiven Begriffs des ›Lebens‹« (vgl. Tab. 242).⁵⁸ »Selbsttätigkeit«, »Selbstbestimmung«, »innerliche Verursachtheit«, »Automatismus« und »Autonomie« seien Momente der Selbstbewegung, die jeder Mensch an sich selbst kenne und die aufgrund der subjektiven Erfahrung als ein Kennzeichen des Lebens verstanden werden könnten. Die enge Verbindung von »Leben« mit »Selbstbewegung« hat in nicht wenigen Entwürfen eine Ausweitung des Lebensbegriffs zur Konsequenz, nach der alles Sich-selbst-Bewegende als lebendig gilt. So heißt es in P. Häberlins »Prolegomena zu einer universalen Biologie« von 1957: »Leben ist überall, wo etwas geschieht. Leben ist mit Geschehen gleichzusetzen; der Lebensbegriff ist auszudehnen auf alles Geschehen. Es gibt in der veränderlichen Welt nichts als Leben, es gibt nichts ›Totes‹.«⁵⁹ Häberlin kommt zu dieser ungewöhnlichen Auffassung durch seine Bemühung, das »gegensätzlich verschiedene Geschehen« der lebendigen und nichtlebendigen Natur einheitlich begreifen zu wollen. Als einzige Möglichkeit dazu sieht er die Ausweitung des Lebensbegriffs.

Die exponierte Stellung der Bewegung und Selbstbewegung für eine Bestimmung des Lebensbegriffs lässt sich auch in der kognitiven Entwicklung des Kindes nachzeichnen. J. Piaget unterscheidet 1926 vier Phasen in der Entwicklung des kindlichen Lebensbegriffs.⁶⁰ In ihnen werden der Reihe nach die Bedeutungen »Aktivität«, »Bewegung«, »Selbstbewegung« und »Tier oder Tier und Pflanze« dem Begriff zugrunde gelegt. Das vierte Stadium, in dem das Leben nur den Tieren oder den Tieren und Pflanzen zugeschrieben wird, wird mit elf bis zwölf Jahren von drei Vierteln der befragten Kinder erreicht. Vorher gelten ihnen auch andere sich bewegende Objekte, so die Gestirne und der Wind, als belebt. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass kein einziges Kind in den Untersuchungen Piagets den Begriff des Lebens nicht mit der Vorstellung von Aktivität und Bewegung verbunden hat.

In eine ähnliche Richtung weisen völkerkundliche Studien, die für einen vorwissenschaftlichen Lebensbegriff auf die enge Verbindung von ↑Leben« mit

Selbstbewegung hinweisen: »Der natürliche Menschenverstand begreift unter Leben das, was sich durch sich selbst bewegt« (Boette 1933).⁶¹

Selbstbewegung der Pflanzen?

Das vielfach vollständig fehlende aktive Lokomotionsvermögen der Pflanzen bildet seit der Antike einen Grund für ihre Unterscheidung von den Tieren. Seit der Antike werden aber auch aktive Bewegungserscheinungen an einzelnen Teilen von Pflanzen beschrieben. Besonders ausführliche Beschreibungen finden sich bei dem Aristoteles-Schüler Theophrast. Er gelangt durch die Alexanderfeldzüge zur Kenntnis tropischer Arten wie der Mimose und beschreibt bei ihnen die Seismonastie⁶² und bei anderen Arten die Nyktinastie⁶³.

Um an der Selbstbewegung als Lebenskriterium festzuhalten, aber auch den Pflanzen die Lebendigkeit nicht abzuspochen, unterschieden einige Autoren zwischen der »örtlichen Bewegung«, die in einer Verlagerung des Schwerpunktes des ganzen Körpers besteht und die nur den Tieren zukommt, und der »inneren Bewegung«, die die Bewegung von Teilen im Innern des lebendigen Körpers betrifft und sich auch bei Pflanzen findet. Diese Unterscheidung trifft 1737 D. Bernoulli.⁶⁴ Bernoulli kommen allerdings Zweifel, ob Selbstbewegung tatsächlich ein Kriterium des Lebens sein kann, denn er stellt fest, dass bei Würmern, die in Stücke geschnitten werden, die Teile sich noch bewegen, obwohl sie doch keine ganzen Lebewesen mehr sind.

Die fehlende Selbstbewegung im Sinne einer Lokomotion des ganzen Körpers bei den meisten Pflanzen bildet lange Zeit gerade den Grund dafür, ihnen auch eine Wahrnehmung und Empfindung abzuspochen. Zu einer näheren Beschreibung der Pflanzenbewegungen kommt es erst nach Kenntnis der »Sinnpflanze« (*Mimosa pudica*), die am Ende des 16. Jahrhunderts nach Europa eingeführt und im 17. Jahrhundert genauer studiert wird.⁶⁵ F. Bacon erklärt die Blattbewegung dieser Pflanze 1627 als mechanischen Vorgang des Anschwellens des Blattgrundes durch die Aufnahme von Feuchtigkeit aus der Luft. Die Bewegung sei damit nichts anderes als (»nothing else but«⁶⁶) ein mechanischer Prozess. Die Betrachtung der Pflanzenbewegung als hydraulischer Vorgang, der in dem geregelten Fluss eines Saftes durch Kanäle und Poren besteht, findet im 17. Jahrhundert viele Anhänger.⁶⁷ Unter dem Einfluss der Philosophie Descartes' geht die Entwicklung dahin, die Bewegung der Lebewesen insgesamt nicht mehr als Ausdruck einer besonderen Bewegungskraft (»vis motrix animalium«) oder eines Seelenvermögens zu betrachten, sondern sie aus rein

»Du behauptest doch, das Sich-selbst-Bewegen habe als Begriff dasselbe Wesen, welches als Name das hat, was wir als Seele bezeichnen«;

»Die Seele [...], wessen sie sich bemächtigt, zu dem kommt sie immer Leben mitbringend« (Platon, *Nomoi* 896a; *Phaidon* 105d).

»Manchmal vollziehe sich doch in uns [als organische Wesen] gar kein Prozeß, wir seien vielmehr in völliger Ruhe und dann mit einem Mal setzten wir uns in Bewegung, der Anfang dieser Bewegung entspringe aus uns selbst, ohne daß irgend etwas von außen her die Bewegung verursache. An den anorganischen Gebilden könnten wir dies freilich nicht in gleicher Form beobachten, hier sei immer etwas vorhanden, was von außen her die Bewegung verursache. Aber vom Tier sagen wir doch, es bewege sich selbst« (Aristoteles, *Physica* 252b18-23).

»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).

»Was ist mein Leben? Was von innen her aus sich selbst bewegt wird. Das (aber) lebt nicht, was von außen bewegt wird« (Meister Eckhart, *Predigt* 5, 176).

»Lebendig machen kommt der Seele zu. Sie ist also Bewegung. [...] Gewiß ist Leben eine Art Bewegung [vivere motus quidam est]« (Nikolaus von Kues 1463, 24).

»[V]iventia vero sunt, quæ hanc vim se movendi, ac perficiendi ab intrinseco habent« (Suárez 1571-74, III, 468).

»We have, I think, no Criterion or sensible Proof whereby to distinguish Life but Motion« (Baker 1764, 256).

»Im Allgemeinen heißt leben durch sich selbst thätig seyn, und wir erkennen das Leben aus der Aeußerung einer Thätigkeit« (Augustin 1809, 59).

»Selbstbewegungsprozeß ist mit Lebensprozeß identisch. [...] Das Wesen des Organischen beruht mithin in der Selbstbewegung. [...] Die Selbstbewegung ist der *einzig*e aber wesentliche und erschöpfende Unterschied zwischen dem Organischen und Unorganischen« (Oken 1810, 23f.).

»Das ›Leben‹ charakterisiert sich [...] *subjektiv* (praktisch und zugleich anthropomorphistisch) durch ›Selbsttätigkeit‹ (›Spontaneität, ›Autonomie‹ usw.) und ›Eigenzielstrebigkeit‹ (›das Ziel in sich tragen‹, ›Entelechie‹ usw.)« (Pikler 1926, 43).

Tab. 242. Die Verbindung von Selbstbewegung und Lebendigkeit.

mechanischen Prinzipien zu erklären, nämlich aus der Größe, Struktur, Lage und Bewegung der materiellen

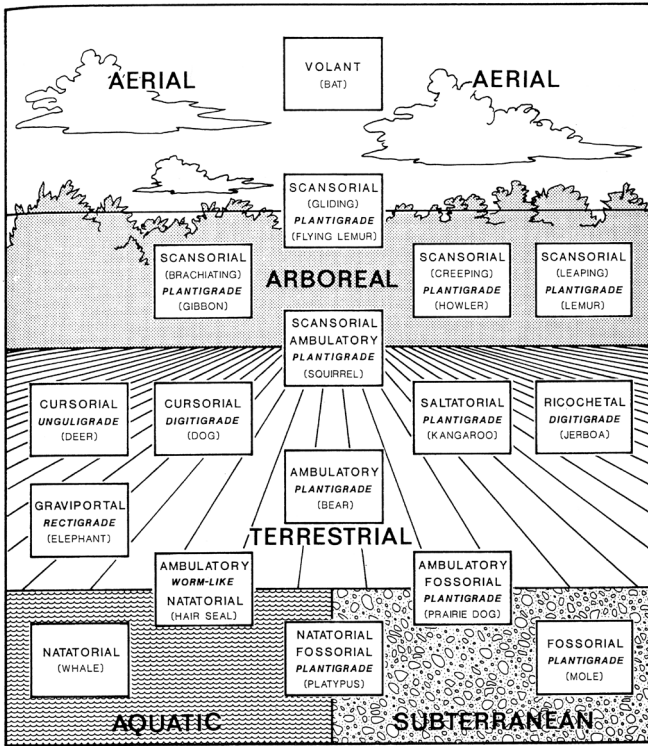


Abb. 452. Klassifikation von Fortbewegungsarten bei Säugetieren (nach T. Britt Griswold, aus Handley, C.O. Jr. (1989). *Illustrating mammals*. In: Hodges, E.R.S. (ed.). *The Guild Handbook of Scientific Illustration*, 357-376: 365).

Teile («la grandeur, figure, situation & mouvement des diverses parties de la matiere») (†Organismus/Mechanismus).⁶⁸ Weil auch die im 17. Jahrhundert beliebten künstlichen Automaten sich zumindest scheinbar »von selbst« bewegen, wird das Kriterium der Selbstbewegung insgesamt ungeeignet, um Lebewesen von leblosen Körpern zu unterscheiden: Die vermeintlich naturgegebene Gegenüberstellung von Lebendigem und Mechanischem gerät »in eine surreale Konfusion« (Sutter 1988).⁶⁹

»Radizität«, Sessilität und Vagilität

In der Gruppe der nicht aktiv zur eigenen Fortbewegung befähigten Lebewesen lassen sich zwei große Typen unterscheiden: Organismen, die wie die meisten Pflanzen fest an einem Ort im Substrat verwurzelt sind, und Organismen, bei denen eine solche Verwachsung mit dem Substrat nicht vorliegt, die also durch äußere Kräfte zu einem anderen Ort bewegt werden können, ohne in ihrer Lebendigkeit beeinträchtigt zu werden. Diese Unterscheidung findet sich der Sache nach andeutungsweise bereits

bei Aristoteles, insofern er den zur passiven Ortsbewegung fähigen Tieren, wie den Seegurken, im Gegensatz zu den Pflanzen den Status eines Lebewesens zuspricht (auch wenn er ihnen die Wahrnehmungsfähigkeit abspricht) und von ihnen sagt, sie seien wie abgelöste Pflanzen (»ἐπιγεῖοις φυτοῖς«).⁷⁰ Die moderne Biologie trifft hier keine terminologische Unterscheidung. Es könnte im Falle der pflanzenartig im Substrat verwurzelten Organismen von einer *Radizität* gesprochen werden; die passiv beweglichen Organismen hätten dagegen lediglich eine *Sessilität*.

Der Terminus *sessil* (abgeleitet von lat. »sedere«: »sitzen«) wird seit Ende des 18. Jahrhunderts auf den Zustand der festen Ortsansässigkeit eines Organismus verwendet (Anonymus 1797: »The marine conservæ are either sessile or floating«⁷¹). Meist wird der Ausdruck im 18. und 19. Jahrhundert aber für den ungestielten Sitz eines Organs am Körper verwendet; erst Mitte des 19. Jahrhunderts wird das Wort häufiger auf die fehlende Fortbewegungsfähigkeit eines Organismus bezogen (van der Hoeven 1850 in Bezug auf das Trompetentierchen *Stentor*: »liberum aut ad tempus sessile«).⁷² Als Gegenbegriff dazu führt

E. Haeckel 1890 den Ausdruck *vagil* (abgeleitet von lat. »vagare«: »umherschweifen«) für frei beweglichen Tiere ein (»Während zahlreiche Organismen ihr ganzes Leben im Meer schwebend zubringen [...], ist das bei anderen nicht der Fall; vielmehr bringen diese einen Theil ihres Lebens im Benthos [d.h. in der Bodenzone] zu, entweder vagil oder sessil«).⁷³ Seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist auch das Substantiv *Vagilität* in Gebrauch. Der Ausdruck wird dabei nicht immer auf die Fähigkeit zur *aktiven* Fortbewegung bezogen. So definiert L. Döderlein die Vagilität 1902 als »Fähigkeit des Ortswechsels«⁷⁴ und spricht davon, es gebe eine »hohe passive Vagilität gewisser Dauerzustände (Wintereier, Ehippien, Statoblasten u. dergl.)«⁷⁵.

Muskel

Das seit dem frühen 18. Jahrhundert im Deutschen nachweisbare Wort ist wahrscheinlich aus lat. »musculus« »Mäuschen, Muskel« entlehnt. Die Verbindung zu einer Maus geht vielleicht auf die huschende Bewegung der Muskeln unter der Haut zurück.⁷⁶

Aristoteles erkennt die physiologische Bedeutung der Muskeln und betrachtet sie – ähnlich wie das Fettgewebe – als Teil der Ummantelung des Körpers. Die richtige funktionale Einordnung sowie detaillierte Beschreibungen von Muskeln und ihrer Wirkung gibt der römische Arzt Galen.⁷⁷ A. Vesal identifiziert in seiner umfangreichen Darstellung der Anatomie des menschlichen Körpers von 1543 eine Vielzahl von Muskeln⁷⁸; seine wenig anschauliche Methode der Benennung der Muskeln über ein System der Nummerierung setzt sich aber nicht durch. Statt dessen etabliert sich die Bezeichnung von Muskeln ausgehend von den Körperteilen, an denen sie ansetzen (z.B. ›Brachialis‹, ›Tibialis‹) – die auf Anatomen des späteren 16. Jahrhunderts zurückgeht, u.a. Sylvius, Riolan, Winslow und Albinus.⁷⁹

Bis ins 17. Jahrhundert gelten die Bewegungen der Muskeln über eine besondere Substanz verursacht: die Lebensgeister (Pneuma, Spiritus; s.o.). Descartes ist der Auffassung (im Anschluss an spätantike Lehrmeinungen), die Lebensgeister würden aus dem Gehirn über die Nerven in die Muskeln gelangen, diese ausdehnen und so die Bewegung verursachen.⁸⁰ F. Glisson widerlegt diese Theorie 1677, indem er feststellt, dass die Anspannung der Muskeln nicht mit ihrer Ausdehnung verbunden ist (↑Wahrnehmung).⁸¹ In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird die alte Theorie, nach der die Kontraktion der Muskeln immer durch den Spiritus der Nerven vermittelt wird, aufgegeben. Die Verkürzung der Muskelfaser gilt als eine dem Muskel selbst innewohnende Eigenschaft.⁸² Haller stellt die Irritabilität der Muskelfaser der Sensibilität der Nervenfasern gegenüber.⁸³

Die Unterscheidung von *gestreiften* und *glatten* Muskeln geht auf die anatomischen Untersuchungen G. Baglivis (1700) zurück.⁸⁴ Erstere werden bereits 1675 von A. van Leeuwenhoek gezeichnet.⁸⁵ J. Henle erkennt auch in den Wänden der Blutgefäße glatte Muskulatur.⁸⁶

Ein komplexes Sinnesorgan, das Teil der Muskeln zur Stabilisierung des Körpers ist, die *Muskelspindel*, wird Ende des 19. Jahrhunderts von Weismann und Kölliker beschrieben; die Bezeichnung geht auf W. Kühne zurück, der sie 1863 einführt.⁸⁷ In den 1890er Jahren klären C.S. Sherrington und A. Ruffini die Bedeutung der Muskelspindel als Sinnesorgan auf.⁸⁸

Tropismus

Die Prägung des Wortes ›Tropismus‹ erfolgt – in einer zusammengesetzten Form – 1832 durch A.-P. de Candolle. De Candolle bezeichnet die Bewegungen von Pflanzen, die sich an der Bewegung der Sonne

orientieren, als *Heliotropismus* (›héliotropisme‹⁸⁹). Das Phänomen ist seit langem bekannt; dies zeigt sich z.B. darin, dass bereits in der Antike Pflanzen, die die Stellung ihrer Blüte oder Blätter nach der Sonne ausrichten, als *heliotrop* bezeichnet werden (›ἡλιότροπον‹⁹⁰ bzw. ›heliotropium‹⁹¹, abgeleitet von ἥλιος ›Sonne‹ und τροπος ›Wendung, Richtung‹). Neben dem Heliotropismus wird 1868 gleichzeitig von A.B. Frank und J. Sachs der Ausdruck *Geotropismus* eingeführt.⁹² Von einer *Phototropie* sprechen 1874 G. Jaeger⁹³ und 1892 F. Oltmanns⁹⁴; L. Luciani wandelt dies 1893 in *Phototropismus* um⁹⁵. Erst gegen Ende des Jahrhunderts ist von *Tropismen* alleinstehend die Rede, um das Gemeinsame der verschiedenen Formen deutlich zu machen (Lukjanow 1891: ›die Erscheinungen des Tropismus‹⁹⁶).

Detaillierte Analysen zur Richtungsbewegung bei Pflanzen werden bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts vorgenommen. S. Hales erklärt die Hinwendung der Blumen zur Sonne durch einseitige Transpiration: Auf der sonnenzugewandten Seite erfolge eine stärkere Wasserverdunstung, die eine Verkürzung und damit eine Ausrichtung auf die Sonne nach sich ziehe⁹⁷ – eine Erklärung, die in ähnlicher Weise bereits Theophrast gibt⁹⁸. H.L. Duhamel du Monceau erklärt 1758 auch das gerichtete Wachstum von Wurzel und Stängel durch einseitige Austrocknung.⁹⁹

Die ersten experimentellen Untersuchungen zum Tropismus (im weiteren Sinne) gehen auf den Beginn des 19. Jahrhunderts zurück. De Candolle gelingt es, die mit dem Tag-Nacht-Wechsel periodisch erfolgenden Schlafbewegungen der Blätter einer Pflanze umzukehren, indem er sie in der Nacht künstlichem Licht aussetzt und tagsüber abdunkelt. Daneben stellt er auch Untersuchungen über die Wachstumsrichtung des Sprosses an.¹⁰⁰ 1806 veröffentlicht T.A. Knight seine berühmten Versuche mit Pflanzenkeimlingen, die er außen an einem drehenden Rad befestigt, so dass sich die Wachstumsbewegungen nicht mehr an der Schwerkraft, sondern an der größeren Zentrifugalkraft orientieren: Die Wurzel wächst statt nach unten waagrecht nach außen.¹⁰¹ Als Ergebnis seiner Versuche konstatiert Knight, dass die Pflanze über eine Wahrnehmungsfähigkeit (›perception‹) der Schwerkraft verfügt, obwohl sie keine Empfindung (›sensation‹) und keinen Verstand (›intellect‹) hat. H. Dutrochet veröffentlicht 1824 die Ergebnisse ähnlicher Versuche mit Keimlingen und schließt aus seinen Ergebnissen, dass die Bewegungen der Pflanzen spontan und aus einem ›inneren Prinzip‹ erfolgen.¹⁰²

		Richtung in Bezug zur Reizquelle	
		gerichtet	ungerichtet
Bewegte Einheit	ganzer Körper (Tier)	<i>Taxis</i>	<i>Kinesis</i>
	Körperteile (Pflanze)	<i>Tropismus</i>	<i>Nastie</i>

Tab. 243. Kreuzklassifikation einfacher Bewegungsweisen.

Bewegungen, die von der Lichtquelle fort erfolgen, bezeichnet W. Hofmeister 1863 als *negativen Heliotropismus*.¹⁰³ C. Darwin bezeichnet Bewegungen fort von der Reizquelle später als *apheliotropisch* (»apheliotropic«¹⁰⁴) bzw. *apogeotropisch* (»apogeotropic«¹⁰⁵) (nicht aber allgemein als *apotropistisch*¹⁰⁶). Die Gegenbegriffe *prosheliotropisch* bzw. *progeotropisch* (nicht aber *prostropistisch*¹⁰⁷) werden 1896 von W. Rothert eingeführt.¹⁰⁸ J. Massart schlägt für die gleiche Unterscheidung 1902 die allgemeinen Begriffe *katatropistisch* und *anatotropistisch* vor.¹⁰⁹

Im 19. Jahrhundert werden unterschiedliche physiologische Erklärungen für die Tropismen entwickelt. Knight und de Candolle erklären die von ihnen beobachteten Tropismuserscheinungen durch eine unterschiedliche Stimulierung verschiedener Pflanzenteile über den eintreffenden Reiz. J. Sachs hält dagegen allein die Richtung, in der die linear sich ausbreitenden Reize (d.h. die Strahlen des Lichts und die Kraftlinien der Gravitation) auf die Pflanze treffen, für entscheidend: Die Rezeption des Winkels, mit dem sie durch das Gewebe laufen, soll die Ursache für die Bewegung sein.¹¹⁰ Diese Erklärung findet aber keine allgemeine Anerkennung.

J. Loeb weitet das Konzept des Tropismus seit Ende der 1880er Jahre aus und will damit nicht nur die Bewegungen der Pflanzen, sondern auch der Tiere erklären.¹¹¹ Er folgt anfangs der Theorie Sachs' zur Erklärung der Bewegungen, wendet sich später aber von ihr ab und macht die unterschiedliche Intensität des Reizes auf entgegengesetzte Körperteile für die Bewegungsrichtung verantwortlich. In einer systematischen Darstellung aus dem Jahr 1913 definiert Loeb einen Tropismus als »zwangsmäßige Orientierung gegen resp. die zwangsmäßige Progressivbewegung zu oder von einer Energiemenge«.¹¹² Loeb stellt die Tropismen als physikalisch-chemisch ausgelöste »Instinkthandlungen« den »Willenshandlungen« gegenüber, die ein Bewusstsein voraussetzen. Gemäß den Reizmodalitäten, die den Tropismus auslösen, unterscheidet Loeb 1913 zwischen Heliotropismus, Galvanotropismus, Geotropismus, Rheotropismus

und Anemotropismus, Chemotropismus, Stereotropismus, Thermotropismus und Zytotropismus.

Wie sich an dem letzten Ausdruck zeigt, wird der Begriff des Tropismus auch auf zytologische Mechanismen auf der Ebene von Zellen und Zellbestandteilen angewandt. Einer der ersten, der diese Übertragung vornimmt, ist der Entwicklungsbiologe W. Roux. 1894 bezeichnet Roux die Bewegungen von »Furchungszellen«, die eine Annäherung oder Abstoßung zu anderen Zellen bewirken, als *Zytotropismus* (»Cytotropismus«).¹¹³ Daneben verwendet Roux den Begriff *Zytotaxis* (»Cytotaxis«) in ähnlicher, etwas allgemeinerer Weise (»Selbstordnung« der Zellen).¹¹⁴ Auch die Bewegungen der Zellorganellen, u.a. der Centriolen und Chromosomen bei der Kern- und Zellteilung, werden mit diesem Ausdruck benannt.

In der Übersicht über die »Orientierung der Tiere im Raum«, die A. Kühn 1919 gibt, werden die Tropismen als Orientierungen von »festgewachsenen Tieren« den Taxien oder »taktischen Orientierungen frei beweglicher vielzelliger Organismen« gegenübergestellt.¹¹⁵

Der Begriff des Tropismus spielt bis in die 1930er Jahre eine zentrale Rolle in den Erklärungen der Bewegungen der Organismen.¹¹⁶ Seit der Etablierung der Ethologie gerät das Konzept aber in den Hintergrund. Die Tropismenlehre Loeb's wird als »unrichtige Verallgemeinerung an sich richtiger Beobachtungen auf zu enger Basis« (Tinbergen 1951)¹¹⁷ empfunden, weil nicht jede orientierte Bewegung als Reflex oder Kombination von Reflexen darstellbar sei und als Reaktion auf äußere Reize interpretiert werden könne.

Taxis

Der Ausdruck »Taxis« (von griech. τᾰξις »Anordnung, Stellung«) geht in seiner biologischen Bedeutung auf F. Czapek zurück, der ihn 1896 einführt.¹¹⁸ Zuvor ist bereits von der *Phototaxis* die Rede, die E. Strasburger 1878 bei den »Schwärmosporen« von Algen beobachtet und so benennt, weil der Lichteinfall einen »richtenden Einfluss« auf die Stellung ihres Körpers ausübt.¹¹⁹ Im Anschluss daran wird unter einer Taxis allgemein die gerichtete Reaktion eines frei beweglichen Organismus auf einen äußeren Reiz verstanden. W. Pfeffer unterscheidet 1904 zwischen einer *Phobotaxis* (»Schreckbewegung«), bei der eine ungerichtete Reaktion auf einen gerichteten Reiz erfolgt, und eine *Topotaxis* (bzw. einen *Topotropismus*), die eine »auf einen Ort abzielende Richtungs-bewegung darstellt«.¹²⁰

A. Kühn erläutert den Begriff der Taxis 1919 durch sein Konzept der »topischen Reaktion«: »Der topisch reagierende Organismus dreht sich in einem Reizfeld in eine bestimmte Orientierungsrichtung hinein, und seine Einstellung bleibt dauernd durch die räumliche Verteilung der Reize in diesem Felde bestimmt«. ¹²¹ Die Taxis ist bei Kühn als eine Orientierungsbewegung eines frei beweglichen Organismus bestimmt. Er unterscheidet vier Formen der Taxis: die *Tropotaxis* (Symmetrieeinstellung), *Menotaxis* (Gleicherhaltung einer zufälligen Raumlage), *Telotaxis* (Zieleinstellung) und *Mnemotaxis* (Einstellung einer erinnerten Orientierung). ¹²²

In der Folge werden allerdings nicht allein Orientierungsbewegungen ganzer Organismen, sondern auch bereits einiger ihrer Körperteile als »Taxien« bezeichnet. So beschreiben K. Lorenz und N. Tinbergen in einer bekannten Arbeit aus dem Jahr 1938 die Eirollbewegung der Graugans, die von deren Kopf und Hals ausgeführt wird, als »Taxis«. ¹²³ Nach diesem Verständnis ist eine Taxis also die Bewegung eines Organismus oder einer seiner Teile, die durch einen äußeren Reiz ausgelöst und von der Richtung des eintreffenden Reizes bestimmt wird.

Nastie

Der Ausdruck »Nastie« wird 1904 von dem Pflanzenphysiologen W. Pfeffer eingeführt. ¹²⁴ Der Terminus hat aber eine längere Vorgeschichte: K.F. Schimper führt 1854 die Termini *hyponastisch*, *epinastisch* und *diplonastisch* zur Bezeichnung des ungleichmäßigen Dickenwachstums von Pflanzen ein (abgeleitet von griech. »ναστός« »zusammengedrückt«). Er erläutert: »hyponastische, epinastische und diplonastische Gewächse werden darnach unterschieden, dass seitlich abgehende Aeste entweder unten, oder oben, oder oben und unten zugleich, excentrisch sich stärker ausbilden«. ¹²⁵ L. Radlkofer bildet 1858 zu diesen Wörtern die Substantive Hyponastie und Epinastie und weitet ihre Bedeutung insoweit aus, als er sie auch auf das exzentrische Längenwachstum eines Sprosses bezieht. Wächst die Oberseite stärker als die Unterseite, spricht er von *Epinastie*, im umgekehrten Fall von *Hyponastie*. ¹²⁶ 1872 schließt sich H. de Vries dieser Terminologie an. ¹²⁷ Die Konsequenz dieser beiden ungleichmäßigen Formen des Wachstums sind *Krümmungsbewegungen*.

Später werden Nastien allgemein als Bewegungen von Pflanzenorganen angesehen, die entweder ohne äußeren Reiz (»autonom«) erfolgen (»Nutationen«) oder durch einen Reiz ausgelöst werden, aber in ihrer Richtung in keinem Verhältnis zum Reiz stehen, son-

dern allein durch den Bau des reagierenden Organs bestimmt sind. F. Noll versteht die Hypo- und Epinastien 1894 als »autonome Wachstumskrümmungen«, die durch unterschiedliches Wachstum von zwei zusammenhängenden Zellschichten erzeugt werden. ¹²⁸ Als eine Form der Nutation sind die Nastien bei Noll von den durch Reizen ausgelösten »paratonischen Wachstumskrümmungen« unterschieden.

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird der Begriff der Nastie im Gegensatz dazu auf die durch Reize ausgelösten Bewegungen bezogen. Eine Nastie ist danach zwar durch einen äußeren Reiz ausgelöst, in ihrer Ausführung aber nicht von der Richtung des Reizes, sondern allein vom Bau des reagierenden Organs bestimmt. Nach Pfeffer stellt eine Nastie allgemein eine Bewegung dar, die als Reaktion eines asymmetrisch gebauten Organs auf einen ungerichteten »diffusen Reiz« erfolgt. ¹²⁹ Je nachdem, ob der auslösende Reiz von optischer, chemischer oder mechanischer Qualität ist, wird zwischen Nykti-, Chemo- und Seismonastien unterschieden. ¹³⁰

Kinesis

Als »Kinesis« wird ein einfaches Bewegungsmuster von Organismen bezeichnet, bei der allein durch die Veränderung der Bewegungsgeschwindigkeit der Aufenthalt in einem bevorzugten Medium sichergestellt wird: Bei Verlassen der günstigen Umgebungsbedingungen erfolgt eine Beschleunigung der Fortbewegung, bei Wiedereintritt eine Verlangsamung, ohne dass dabei die Bewegungsrichtung mit den Veränderungen der Umweltbedingungen in systematischer Beziehung steht. T.W. Engelmann beschreibt diese Bewegungsform zuerst bei Bakterien. Als »photokinetische Induction« bezeichnet er allerdings allgemein jede »belebende Wirkung« von Licht, die nicht momentan, sondern nach einer gewissen Latenzzeit erfolgt. ¹³¹ In der heutigen Bedeutung verwendet zuerst W. Rothert 1901 den Ausdruck »Kinesis«. ¹³² G.S. Fraenkel und D.S. Gunn übernehmen 1940 diese Bezeichnung ins Englische. ¹³³ Bekannt wird diese Bewegungsform insbesondere, nachdem sie K. Lorenz in seine Gliederung der Bewegungsweisen von Organismen aufnimmt. ¹³⁴ – In noch unspezifischer Bedeutung erscheint der Ausdruck 1891 bei C.L. Morgan, der damit jede Bewegung von Organismen bezeichnet, die nach der monistischen Hypothese als Manifestation eines mentalen Zustandes (»metakinesis«) verstanden werden kann: »every mode of kinesis has its concomitant mode of metakinesis«. ¹³⁵

Eine Variante der Kinesis stellt die *Klinokinesis* dar, bei der nicht die Geschwindigkeit der Bewe-

gung, sondern die Häufigkeit der Änderung der Bewegungsrichtung in Abhängigkeit eines Reizes verändert wird.¹³⁶

Phobische Reaktion

Als ›Phobismus‹ bezeichnet J. Massart 1902 das heftige Zurückweichen eines Organismus bei der Begegnung mit einer unangenehmen Reizquelle (↑Schutz).¹³⁷ T.W. Engelmann nennt dieses Verhalten, das er bei Bakterien nach plötzlicher Verdunkelung der Umwelt beobachtet, 1882 *Schreckbewegung*¹³⁸ (vgl. auch das von G.H. Schneider 1879 ebenso genannte Schutzverhalten des Zusammenzuckens bei Säugetieren¹³⁹; ↑Schutz). Von einer ›phobischen Reaktion‹ spricht B. Lidfors 1905 und grenzt diese von gerichteten Bewegungen ab (»[Die geradlinige Bewegung von Spermatozoiden in einem Konzentrationsgefälle spricht dafür,] daß es sich hier um eine Richtungsbewegung und nicht um eine phobische Reaktion handelt«).¹⁴⁰ Lidfors und im Anschluss daran 1919 A. Kühn unterscheiden die phobische von der *topischen Reaktion*, bei der eine Richtungsorientierung vorliegt.¹⁴¹ Bei Kühn heißt es zur Charakterisierung der phobischen Reaktion: »Bewegt sich ein phobisch reagierender Organismus in einem Reizfeld, so tritt beim Übergang von einer Reizintensität zu einer anderen eine ruckweise Änderung der Bewegungsrichtung ein, aber die neue Bewegungsrichtung ist nicht bestimmt orientiert«.¹⁴² Eine phobische Reaktion ist danach also eine durch einen Reiz aus der Umwelt ausgelöste Bewegung oder Bewegungsänderung, wobei die Richtung der Reaktion in keiner Beziehung zur Richtung des wahrgenommenen Reizes steht. Nachgewiesen und genauer untersucht ist die phobische Reaktion v.a. beim Pantoffeltierchen (*Paramecium*). Als eine Bewegung des ganzen Körpers, die ungerichtet in Bezug auf die Reizquelle ist und in einer Änderung der Bewegungsgeschwindigkeit besteht, kann die phobische Reaktion als eine Form der Kinesis angesehen werden.

Nachweise

- 1 Anonymus (1688). Kurtzer Vorbericht betreffende D. Johann-Daniel Majors, Der Medicin Professoris in Kiel wie auch Hoch-Fürstl. Schleßwig-Holsteinischen Leib-Medici, Museum Cimbricum, oder insgemein so-genennte Kunst-Kammer, mit darzu-gehörigem cimbrischen Conferenz-Saal: 28.
- 2 Neumann, C. (1753). Chymia medica dogmatico-experimentalis das ist gründliche mit Experimenten erwiesene medicinische Chymie, Bd. 3: IIIf.
- 3 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, 80.
- 4 Syrianus (5. Jh.), In metaphysica commentaria (ed. W. Kroll, Berlin 1902): 45 (Zeile 26).
- 5 Thales, Fragment 11A22a (Diels/Kranz).
- 6 Vgl. Aristoteles, De an. 405a.
- 7 Platon, Phaidros 245c; Nomoi 896a.
- 8 Platon, Phaidon 105d.
- 9 Platon, Phaidros 245c.
- 10 Platon, Timaios 77c.
- 11 a.a.O.: 32d.
- 12 a.a.O.: 34b.
- 13 a.a.O.: 41ff.
- 14 Aristoteles, Physica 252b22 (übers. v. H.G. Zekl, Hamburg 1995).
- 15 Aristoteles, De an. 406b; vgl. 408bf.
- 16 Aristoteles, Physica 258a; vgl. Hoffmann, T.S. (1995). Selbstbewegung. Hist. Wb. Philos. 9, 346-350.
- 17 Aristoteles, Physica 253a11-20; vgl. Wieland, W. (1962). Die aristotelische Physik: 251; vgl. auch Gill, M.L. (1991). Aristotle on self-motion. In: Judson, L. (ed.). Aristotle's *Physics*, 243-265; Gill, M.L. & Lennox, J.G. (eds.). Self-Motion. From Aristotle to Newton; Schaede, S. (2009). Grundlegungen I, Das Leben bei Platon und Aristoteles. In: Schaede, S. & Bahr, P. (Hg.). Das Leben, I. Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs, 3-32: 19.
- 18 Aristoteles, De motu animalium Kap. 10.
- 19 a.a.O.: 700b.
- 20 Aristoteles, Physica 253a.
- 21 Aristoteles, Hist. an. 588b16-21.
- 22 Aristoteles, De an. 432b19ff.
- 23 Aristoteles, De an. 413b; 435b.
- 24 a.a.O.: 413a24f.
- 25 Aristoteles, De gen. anim. 729a; 734b; 765b; 768a.
- 26 Aristoteles, De somno et vigilia 456a3; De part. anim. 672b16f.
- 27 Aristoteles, De part. anim. 666a1-13.
- 28 a.a.O.: 678b1-3.
- 29 Aristoteles, De part. an. 666a22; b16f.
- 30 Platon, Nomoi 895b; Theophrast, Met. 7b – 8a.
- 31 Vgl. Verbeke, G. (1945). L'évolution de la doctrine du pneuma du stoïcisme à S. Augustin: 177-191.
- 32 Galen, De placitis Hippocratis et Platonis (ed. I. Mueller, Leipzig 1874, Bd. 1): 245; vgl. Temkin, O. (1951). On Galen's pneumatology. Gesnerus 8, 180-189: 180f.
- 33 Galen, De motu musculorum (Opera, ed. C.G. Kühn,

- Leipzig 1821-33, Bd. 4): 371 (I, 1); vgl. Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens: 81.
- 34** Galen, *De usu partium* (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Leipzig 1821-33, Bd. 4): 346f. (XVII, 1).
- 35** Galen, *De placitis Hippocratis et Platonis* (ed. P. de Lacy, Berlin 1978-84, Bd. 2): 360 (VI, 1); vgl. Hartbecke, K. (2005). Natur und Selbstbewegung. Die Umdeutung des galenistischen Naturbegriffs durch den Anatomen Francis Glisson. In: Leinkauf, T. (Hg.). *Der Naturbegriff in der Frühen Neuzeit*, 283-298: 288.
- 36** Fernel, J. (1542). *Universa medicina*: 166ff. (IV, 11); nach Fuchs (1992): 36.
- 37** Vgl. Fuchs (1992): 81.
- 38** Nachweise für Tab. 242: Platon, *Nomoi* 896a; Phaidon 105d; Aristoteles, *Physica* 252b18-23 (übers. v. H. Wagner, Berlin 1967); 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); Meister Eckhart, *Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 5* (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 176; Nikolaus von Kues (1463). *De ludo globi* (hg. von G. von Bredow, Hamburg 1999): 24 (I, 22); Suárez, F. [1571-74]. *De anima* (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): III, 468 (I, 1, Nr. 3); Baker, H. (1764). *Employment for the Microscope*: 256; Augustin, F.L. (1809). *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1. *Allgemeine Physiologie und Assimilation*: 59; Oken, L. (1810). *Lehrbuch der Naturphilosophie*, 3 Bde., Bd. 2: 23f.; Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. *Zeitschrift für Konstitutionslehre* 12, 1-49: 43.
- 39** Meister Eckhart, *Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 5* (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 176.
- 40** Nikolaus von Kues (1463). *De ludo globi* (hg. v. G. von Bredow, Hamburg 1999): 24 (I, 22).
- 41** Vgl. auch Des Chene, D. (2000). *Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul*: 55.
- 42** Nikolaus von Kues (1463): 24 (I, 22f.).
- 43** Vgl. Duhem, P. (1909). *Études sur Léonard de Vinci*: II, 237; Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 151.
- 44** Riolan, J. (1611). *Anatome* (in: Riolan, J. [Vater], *Opera omnia, tam hactenus edita quam, postuma*): sect. III, cap. 2 *De musculorum natura*: 79; 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: 351.
- 45** 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.
- 46** Harvey, W. (1628). *De motu locali animalium* (Cambridge 1959): 108; vgl. Fuchs (1992): 82.
- 47** Fuchs (1992): 142.
- 48** More, H. (1659). *The Immortality of the Soul* (Dordrecht 1987): 254 (Buch III, Kap. XII, 1).
- 49** Cudworth, R. (1678). *The True Intellectual System of the Universe* (1845, Bristol 1995, 3 vols.): I, 252; 273.
- 50** Vgl. Jantzen, J. (1994). *Physiologische Theorien*. In: Schelling, *Historisch-Kritische Ausgabe*, Erg.bd. zu Bd. 5-9, 373-668.
- 51** Haller, A. von (1752). *De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus* (dt. Von den empfindlichen und reizbaren Teilen des menschlichen Körpers, hg. v. K. Sudhoff, Leipzig 1922): 14.
- 52** Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 290.
- 53** Jantzen (1994): 413f.
- 54** Humboldt, A. von (1797). *Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern*, 2 Bde.: II, 433.
- 55** Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 254.
- 56** Oken, L. (1810). *Lehrbuch der Naturphilosophie*, 3 Bde., Bd. 2: 23f.
- 57** Lamarck, J.B. de (1802). *Recherches sur l'organisation des corps vivants*: 7ff.; 141ff.; ders. (1809). *Philosophie zoologique*. 2 Bde.
- 58** Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. *Zeitschrift für Konstitutionslehre* 12, 1-49: 4.
- 59** Häberlin, P. (1957). *Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie*: 42.
- 60** Piaget, J. (1926). *La représentation du monde chez l'enfant* (dt. *Das Weltbild des Kindes*, München 1988): 178ff.
- 61** Boette, W. (1933). *Leben*. In: Bächtold-Stäubli, H. (Hg.). *Handwörterbuch des deutschen Aberglaubens*, Bd. 5, 952-956: 952.
- 62** Theophrast, *Historia plantarum* 4, 2, 11.
- 63** a.a.O.: 4, 7, 8; vgl. Herzhoff, B. (1999). Das Erwachen des biologischen Denkens bei den Griechen. In: Wöhrle, G. (Hg.). *Geschichte der Mathematik und der Naturwissenschaften in der Antike*, Bd. 1. *Biologie*, 13-49: 19.
- 64** Bernoulli, D. (1737). *De vita* (dt. Über das Leben, in: *Zwei Beiträge zur Geschichte der Naturwissenschaft*, hg. v. O. Spiess & F. Verzár, Basel 1941, 19-34): 19f.
- 65** Vgl. Layfield, J. (1619). In: Purchas, S. (ed.). *Hakluytus Posthumus or Purchas His Pilgrimes* (Glasgow 1906, vol. 16); vgl. Webster, C. (1966). The recognition of plant sensitivity by English botanists in the seventeenth century. *Isis* 57, 5-23: 8.
- 66** Bacon, F. (1627). *Sylva sylvarum* (Works, vol. II, London 1887): 496.
- 67** Regius, H. (1654). *Philosophia naturalis*; Le Grand, A. (1673). *Historia naturae*.
- 68** Descartes, R. (1644). *Les principes de la philosophie* (Œuvres de Descartes, Bd. 9.2): 309 (IV, 187); vgl. ders., *Principia philosophiae* (Œuvres de Descartes, Bd. 8.1): 314; Ingensiep, H.W. (2001). *Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart*: 220.
- 69** Sutter, A. (1988). *Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant*: 43.

- 70** Aristoteles, De part. anim. 681a21; vgl. Zierlein, S. (2010). Anatomische und physiologische Merkmale in Aristoteles' theoretischer und praktischer Bestimmung von ‚Lebewesen‘. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 137-160: 158f.
- 71** Anonymus (1797). Sea plants. Encyclopædia Britannica, vol. 17, part 1, 193-194: 194.
- 72** van der Hoeven, J. (1850). Handbuch der Zoologie, Bd. 1. Naturgeschichte der wirbellosen Thiere: 59.
- 73** Haeckel, E. (1890). Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora: 25.
- 74** Döderlein, L. (1902). Ueber die Beziehungen nahe verwandter „Thierformen“ zu einander. Z. Morphol. Anthropol. 4, 394-442: 434.
- 75** a.a.O.: 435.
- 76** Skinner, H.A. (1949/61). The Origin of Medical Terms: 284.
- 77** Galen, De usu partium corporis humani: Περὶ μῶν ἀνατομῆς.
- 78** Vesal, A. (1543). De humani corporis fabrica.
- 79** Sylvius, J. (Jacques Dubois) (1541). In Hippocratis et Galeni physiologiae partem anatomicam isagoge; vgl. Skinner (1949/61). 284.
- 80** Descartes, R. (1632). Traité de l'homme.
- 81** Glisson, F. (1677). De ventriculo et intestinis.
- 82** Hoffmann, F. (1718). Fundamenta physiologiae.
- 83** Haller, A. von (1752). De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus (dt. Leipzig 1922).
- 84** Baglivi, G. (1700). De fibra motrice, et morbosa; vgl. Skinner (1949/61): 285.
- 85** Skinner (1949/61): 285.
- 86** Henle, J. (1855). Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen.
- 87** Kühne, W. (1863). Die Muskelspindeln. Ein Beitrag zur Lehre von der Entwicklung der Muskeln und Nervenfasern. Virchows Arch. Pathol. Anat. Physiol. 28, 528-538.
- 88** Sherrington, C.S. (1894). On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles; with remarks on recurrent fibres in the ventral spinal nerve-root. J. Physiol. 17, 211-258; ders. (1900). The muscular sense. In: Schäfer, E.A. (ed.). Textbook of Physiology, vol. 3, 1003-1025; Ruffini, A. (1898). On the minute anatomy of the neuro-muscular spindle of the cat, and on their physiological significance. J. Physiol. 23, 190-208.
- 89** Candolle, A.-P. de (1832). Physiologie végétale, Bd. 2: 844.
- 90** Theophrast, Historia plantarum: 7, 3.
- 91** Plinius, Naturalis historia: 2, 109; 22, 57.
- 92** Frank, A.B. (1868). Über die Bedingungen der horizontalen Stellungen von Pflanzentheilen. Sitzungs-Berichte und Abhandlungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis zu Dresden 1868, 149-150: 149; ders. (1868). Beiträge zur Pflanzenphysiologie: 85; Sachs, J. (1868). Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft: 518.
- 93** Jaeger, G. (1874). In Sachen Darwin's, insbesondere contra Wigand. Ein Beitrag zur Rechtfertigung und Fortbildung der Umwandlungslehre: 108.
- 94** Oltmanns, F. (1892). Ueber photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora 75, 183-280: 214.
- 95** Luciani, L. (1893). Vorstufen des Lebens. Biol. Centralbl. 13, 179-189; 206-223: 209.
- 96** Lukjanow, S.M. (1891). Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zelle: 254; Sachs, J. (1893). Gesammelte Abhandlungen über Pflanzen-Physiologie: 943; Strasburger, E. et al. (1894). Lehrbuch der Botanik: 554 (Register); Czapek, F. (1898). Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. wiss. Bot. 32, 174-308: 308; Davenport, C.B. (1899). Morphology: II, 480.
- 97** Hales, S. (1727). Vegetable Statics.
- 98** Theophrast, De causis plantarum 2.19.5.
- 99** Duhamel du Monceau, H.L. (1758). La physique des arbres, 2 Bde.
- 100** Candolle, A.-P. de (1800). Expériences relatives à l'influence de la lumière sur quelques végétaux; ders. (1809). Notes sur la cause de la direction des tiges vers la lumière.
- 101** Knight, T.A. (1806). On the direction of the radicle and germin during the vegetation of the seeds. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 96, 99-108.
- 102** Dutrochet, H. (1824). Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux et sur leur motilité.
- 103** Hofmeister, W. (1863). Ueber die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen. Jahrb. wiss. Bot. 3, 77-114: 86.
- 104** Darwin, C. (1880). The Power of Movement in Plants: 419.
- 105** a.a.O.: 84.
- 106** Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 26.
- 107** a.a.O.: 323.
- 108** Rothert, W. (1896). Ueber Heliotropismus. In: Cohn, F. (Hg.). Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, 1-212: 5.
- 109** Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reize. Biol. Centralbl. 22, 9-23; 41-52; 65-79: 70.
- 110** Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie.
- 111** Loeb, J. (1888). Die Orientierung der Thiere gegen das Licht (thierischer Heliotropismus). Sitz.-ber. Würzb. physiolog. med. Ges., 1-5; ders. (1890). Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.
- 112** Loeb, J. (1913). Die Tropismen. In: Winterstein, H. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. IV, 451-519: 452.
- 113** Roux, W. (1894). Über den »Cytotropismus« der Furchungszellen des Grasfrosches (*Rana fusca*). Arch. Entwicklungsmech. Org. 1, 43-68; ders. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 86.
- 114** Roux, W. (1896). Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender“ Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zelltrennung und Zellengeleiten.

- Arch. Entwicklungsmech. 3, 381-468; ders. (1912): 84; Fulton, H.R. (1906). Chemotropism of fungi. Bot. Gaz. 41, 81-108: 100.
- 115** Kühn, A. (1919). Die Orientierung der Tiere im Raum: 60.
- 116** Vgl. Zimmermann, W. & Koehler, O. (1931). Die Orientierung von Pflanze und Tier im Raum. Biol. Zentralbl. 51, 21-58.
- 117** Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 11; vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 23.
- 118** Czapek, F. (1896). Zur Kenntnis der pflanzlichen Reizbewegungen. Sitzungsberichte des deutschen naturwissenschaftlich-medicinischen Vereines für Böhmen „Lotos“ in Prag 44, 114-115: 115; vgl. ders. (1898). Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. wiss. Bot. 32, 174-308: 308.
- 119** Strasburger, E. (1878). Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmosporen. Jenaische Z. Naturwiss. 12, 551-625: 586f.
- 120** Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: II, 755.
- 121** Kühn (1919): 8.
- 122** a.a.O.: 60f.
- 123** Lorenz, K. & Tinbergen, N. (1938). Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. Z. Tierpsychol. 2 (1938), 1-29 (auch in: Lorenz, K. (1965). Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, 343-379).
- 124** Pfeffer (1881/97-1904): II, 83.
- 125** Schimper, K.F. (1854). Schriftliche Mitteilungen. Amtl. Ber. Vers. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 31, 87-88: 87.
- 126** Radlkofer, L. (1859). Ueber das Dickenwachstum des Dykotyledonen-Stammes. Amtlicher Bericht über die vier- und dreißigste Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Carlsruhe im September 1858, 124-128: 126.
- 127** de Vries, H. (1872). Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arb. Botan. Inst. Würzburg 1, 223-277: 252.
- 128** Noll, F. (1894). Physiologie. In: Strasburger, E. et al., Lehrbuch der Botanik, 132-256: 214.
- 129** Pfeffer (1881/97-1904): II, 83.
- 130** Jost, L. (1911). Physiologie. In: Strasburger, E. et al. (1894/1911). Lehrbuch der Botanik, 152-279: 274ff.
- 131** Engelmann, T.W. (1882). *Bacterium photometricum*. Pflüger's Arch. ges. Physiol. 30, 95-124: 107f.
- 132** Rothert, W. (1901). Beobachtungen und Betrachtungen über tactische Reizerscheinungen. Flora 88, 371-421: 374.
- 133** Fraenkel, G.S. & Gunn, D.S. (1940). The Orientation of Animals: 10.
- 134** Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels: 71; ders. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 180.
- 135** Morgan, C.L. (1891). Animal Life and Intelligence: 467.
- 136** Gunn, D.L., Kennedy, J.S. & Pielou, D.P. (1937). Classification of taxes and kineses. Nature 140, 1064.
- 137** Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reize. Biol. Centralbl. 22, 9-23; 41-52; 65-79: 49.
- 138** Engelmann (1882): 110.
- 139** Schneider, G.H. (1879). Zur Entwicklung der Willensäußerungen im Thierreich. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie 3, 176-205; 294-307: 203; ders. (1882). Der menschliche Wille: 296.
- 140** Lidforss, B. (1905). Über die Reizbewegungen der Marchantia-Spermatozoiden. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 41, 65-87: 84; vgl. auch Benecke, W. (1912). Bau und Leben der Bakterien: 315; Fechner, R. (1915). Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschrift für Botanik 7, 325-364: 306; 319, 323.
- 141** Lidforss (1905): 86.
- 142** Kühn, A. (1919). Die Orientierung der Tiere im Raum: 8.

Literatur

- Bastholm, E. (1950). The History of Muscle Physiology from the Natural Philsophers to A. von Haller.
- Needham, D. (1971). Machina Carnis. The Biochemistry of Muscular Contraction in its Historical Development.
- Gill, M.L. & Lennox, J.G. (eds.) (1991). Self-Motion. From Aristotle to Newton.

Selbstdarstellung

Die reflexive Verbform ›sich selbst darstellen‹ findet sich seit dem späten 17. Jahrhundert. Die Nominalform ›Selbstdarstellung‹, die u.a. von Fichte, Schlegel und Schleiermacher verwendet wird, steht meist im Kontext einer Theorie der Kunst und gilt als spezifisch menschliches Vermögen des zweckfreien Ausdrucks.¹

Ohne von Selbstdarstellung zu sprechen, erkennt F. von Schiller 1795 in solchen Erscheinungen der organischen Natur, von denen er annimmt, sie stünden jenseits der Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung der Organismen, – z.B. dem Spiel der Tiere – eine »verschwenderische Fülle«, eine »freie Bewegung, die sich selbst Zweck und Mittel ist.«²

Weiter ausgearbeitet wird das Konzept der Selbstdarstellung am Ende des ersten Drittels des 19. Jahrhunderts von F. Schleiermacher. In seiner nachgelassenen ›Psychologie‹ stellt Schleiermacher den Begriff der Selbstdarstellung in die Nähe der ›Selbstmanifestation‹, die er für die Grundlage der Kunst hält. Schleiermacher stellt einen gewissen Antagonismus zwischen den Prinzipien der Selbstdarstellung und Selbstmanifestation auf der einen Seite und der ↑Selbsterhaltung auf der anderen Seite fest: Die Selbstmanifestation ist für Schleiermacher aus dem »Gattungsbewußtsein« abzuleiten, »weil der einzelne sich nur kundgiebt für andere, indem er sich ihnen gleich setzt« und sie daher »eine Thätigkeit ist, die von dem einzelnen ausgeht, insofern er andre einzelne als ihm gegenüberstehend annimmt.«³ Die Akte der Selbsterhaltung, z.B. das »Zu-sich-nehmen der Nahrung« als das »unmittelbarste Bedürfnis«⁴, gehen nach Schleiermacher dagegen »nur vom Einzelwesen aus und beziehen sich rein auf dieses«⁵. Dieser Antagonismus gehe so weit, dass die Ausrichtung auf Selbsterhaltung »die Tendenz, welche der Selbstmanifestation zum Grunde liegt, aufheben kann.«⁶

Biologischer Begriff seit Ende des 19. Jh.

Als biologischer Begriff erscheint das Konzept der Selbstdarstellung am Ende des 19. Jahrhunderts bei K. Groos in seiner Abhandlung über ›Die Spiele der Thiere‹ (1896). Groos spricht von der »Freude an der

Luxusbildung (Schultz-Schultzenstein 1852)	249
Hypertelie (Brunner von Wattenwyl 1873)	252
Selbstdarstellung (Groos 1896)	246
atelische Bildung (Handlirsch 1915)	252
Delophanie (Armstrong 1949)	246
Dinophanie (Armstrong 1949)	246

Selbstdarstellung, die sich in den Liebesspielen der Vögel zeigt.«⁷ Zwar sieht Groos die Spiele der Tiere nicht als eine »zwecklose Thätigkeit« an und er erkennt als eine Funktion der Spiele in der Jugend die »Vorübung und Einübung wichtiger Instincte«⁸, später betont er allerdings, die Spiele der Tiere und des Menschen seien ein Lebensausdruck, der nicht »direkt erhaltungsmäßig« sei und keinen »direkten biologischen Wert« besitze.⁹ Die unter dem Begriff der Selbstdarstellung zusammengefassten Phänomene haben danach also keinen direkten, sondern allein einen indirekten Bezug zu dem universalen biologischen Prinzip der Erhaltung. Insbesondere im Balzverhalten einiger Tiere erblickt Groos ein »von den Bewerbungszwecken losgelöstes selbständiges Vergnügen an der Selbstdarstellung.«¹⁰ Das »Vergnügen« oder die »Freude« an der Ausübung eines Verhaltens mache diese also zu einem Selbstzweck; allerdings können diese Emotionen auch als psychische Zustände interpretiert werden, die als Motivationssteigerung wirken und damit immer noch auf die »Bewerbung« oder andere biologische Funktionen zu beziehen sind.

Eine ähnliche Auffassung der Spiele wie bei Groos findet sich bei dem Verhaltensforscher C. Lloyd Morgan, der die Freude (»pleasure«), die gewisse Verhaltensweisen der Tiere begleitet, als das psychologische Äquivalent und Supplement des biologischen Ziels der Selbst- und Arterhaltung deutet: »The biological end of animal conation is racial survival; its psychological end is individual satisfaction. And the two ends are, in the main and broadly speaking, consonant.«¹¹

Neuere Terminologie

Organische Phänomene, die als Selbstdarstellung gedeutet werden, stellen meist entweder außergewöhnliche oder auffällige Merkmale dar. Nach einem terminologischen Vorschlag des Ornithologen E.A. Armstrong von 1949 können die außergewöhnlichen Erscheinungsformen von Organismen als **Dinophanie** (»dinophany«; von griech. »δεινός«: »furchtbar, außerordentlich«) und die auffallenden Erscheinungsformen als **Delophanie** (»delophany«; von griech. »δηλος«: »offenbar, deutlich«) bezeichnet werden (vgl. Tab. 244).¹² Armstrong beschreibt diese Phänomene in einem funktionalen Kontext, z.B. der

Die Selbstdarstellung ist eine Zur-Schau-Stellung des eigenen Körpers eines Organismus, die häufig im funktionalen Kontext der innerartlichen Kommunikation (Partnerwahl und Rivalenkampf) steht, von einigen Autoren aber als ein Selbstzweck beschrieben wird, der keine funktionalen Bezüge zu den biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung aufweist.

↑ Brutpflege als Strategien zur Ablenkung eines Räubers von den Nachkommen. Die Terminologie soll eine Analyse der Erscheinungen ermöglichen, ohne eine Intentionalität seitens des beschriebenen Organismus zu unterstellen.

Selbstdarstellung versus Selbsterhaltung

Seit den Ausführungen von Groos und Lloyd Morgan wird die Selbstdarstellung immer wieder als ein Konzept eingesetzt, das für die elementare Expressionsqualität vieler Lebensphänomene und im Anschluss daran für die Unmöglichkeit ihrer Unterordnung unter die Anforderungen der Lebenserhaltung einsteht. Die Selbstdarstellung wird so – der Intention von Groos und Lloyd Morgan entgegengesetzt – zu einem Gegenbegriff zu dem der Selbsterhaltung. Dies erfolgt besonders bei solchen Biologen, die der Evolutionstheorie distanziert gegenüber stehen. Zurückverfolgen lassen sich diese begrifflichen Bemühungen bis zu C. von Nägeli, der meint, neben dem »Nützlichkeitsprinzip«, das er mit Darwins Selektionstheorie verbindet, ein »Vervollkommnungsprinzip« annehmen zu müssen, das für die Erklärung der morphologischen Umgestaltungen in Ansatz zu bringen sei.¹³ In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts sind es u.a. der Botaniker K. Goebel und der Zoologe F.J.J. Buijtendijk, die in eine ähnliche Richtung argumentieren. Goebel behauptet, die Natur zeige in den Organismen eine »verschwenderische Gestaltung« und verfare »wie ein Künstler, der sich vom nur Nützlichen nicht beschränken läßt.«¹⁴ Buijtendijk schreibt 1928: »Das primär wesentlich Organische bleibt immer der rein demonstrative Seinswert«; das Organische erfülle sein Wesen »in der Demonstration seines Reichtums.«¹⁵

Auch von Seiten der vergleichenden Verhaltensforschung werden organische Erscheinungen im Sinne der Selbstdarstellung gedeutet. K. Lorenz konstatiert 1943 selbst bei niederen Organismen eine »Schönheit«, die »um ihrer selbst willen da ist« und insofern einen »Selbstzweck« darstellt.¹⁶ Er hält es für ein »Vorurteil«, dass »schlechterdings jede Einzelheit durch die Forderungen arterhaltender Zweckmäßigkeit erklärbar sein müsse« und räumt die Möglichkeit von Merkmalen ein, die »für die Arterhaltung der betreffenden Wesen sicher gleichgültig, vielleicht sogar abträglich sind«. Wie beim Menschen sieht Lorenz auch bei den anderen Lebewesen die Schönheit dann am stärksten verwirklicht, wenn sie anscheinend nicht auf einen biologischen Zweck ausgerichtet ist, z.B. bei einem Vogel, der sein Lied singt, ohne ein Revier verteidigen zu müssen, d.h. wenn er »vom Ernst des Lebens gleichsam abgerückt« ist.¹⁷

Dinophanie

außergewöhnliches Erscheinungsbild

Dinodromie

außergewöhnliches Laufen

Dinonexie

außergewöhnliches Schwimmen

Dinopetie

außergewöhnliches Fliegen

Delophanie

auffälliges Erscheinungsbild

Delotropie

auffälliges Aussehen (und Verhalten)

Delophonie

auffällige Lautäußerung

Tab. 244. Terminologie zur Beschreibung der nicht-intentionalen Selbstdarstellung von Organismen (verändert und vereinfacht nach Armstrong, E.A. (1949). Diversionary display, part 1. Connotation and terminology. Ibis 91, 88-97: 97).

Portmann und seine Kritiker

Zentrale Bedeutung gewinnt der Begriff der Selbstdarstellung in der Philosophie des Organischen A. Portmanns.¹⁸ »Selbstdarstellung muß als eine der Selbsterhaltung und der Arterhaltung gleichzusetzende Grundtatsache des Lebendigen aufgefaßt werden«, schreibt Portmann 1957.¹⁹ Die Morphologie wird für Portmann allgemein zur »Wissenschaft von der Selbstdarstellung der Organismen.«²⁰ Als ein Beispiel für die Selbstdarstellung dient Portmann ein besonderer Gesang der Grasmücken, der »Artgesang«, von dem er behauptet, er sei »funktionslos« im Hinblick auf die Erhaltung oder Fortpflanzung des Vogels. Die Bedeutung des Gesangs sieht er allein darin, dass er dem Vogel »Freude« bereite. Der Artgesang schaffe »eine Steigerung der Selbstdarstellung und zugleich der Manifestation von Innerlichkeit: der sinnlose Ablauf ›toter Zeit‹ wird in sinnvoll erlebte Zeit, in erfüllte, gestaltete, verwandelt.«²¹ Reiner Ausdruck der Selbstdarstellung des Lebendigen ist für Portmann das ↑Spiel: Das Spielen der Tiere stellt er jenseits jeder biologische Funktionalität und hält es frei vom »Erhaltungszwang«: »eine Äußerung des allem höheren Leben zukommenden Bedürfnisses nach vollem Erleben, nach gestalteter Zeit.«²² Bei Portmann ist die Selbstdarstellung der höchste Punkt auf den hin die Lebewesen organisiert sind und von dem aus ihre Gestalt und ihr Verhalten allein begriffen werden kann: »Alle Gestalten des Lebens sind in ihrer Erscheinung stets viel mehr als sich durch die elementare Notwendigkeit, durch die vom Leben geforderte Zweckmäßigkeit erklären läßt. Die Ge-

		Nutzen im Hinblick auf die Fortpflanzung (Fitnessbeitrag)	
		ja	nein
Nutzen für Überleben des Individuums (Homöostase)	ja	Übung durch Spiel, das überlebens- relevantes Verhalten trainiert	Ausdruck individueller »Funktionslust«, die aber die Fitness mindert
	nein	Fitnesssignale an die Paarungspartner oder Konkurrenten, die das Überleben gefährden	Dysfunktional, d.h. evolutionäres Rudi- ment oder außerbiolo- gisch erklärlich

Tab. 245. Kreuzklassifikation zur Unterscheidung von vier Typen der Erklärung von Phänomenen der Selbstdarstellung, d.h. auffälligen Merkmalen und Verhaltensweisen, deren unmittelbarer Fitnessbeitrag nicht erkennbar ist.

stalten übersteigen an Reichtum der Erscheinung die bloße Notdurft der Erhaltung.²³

Von Seiten der akademisch etablierten Biologie erntet Portmann für seine theoretischen Überlegungen stürnrunzelnde Skepsis bis offene Kritik. Gegen Portmanns zentrale Begriffe der »Selbstdarstellung« und »Innerlichkeit« wendet 1963 A. Remane, der damalige erste Vorsitzende der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, ein, sie würden zu einer Verwischung der notwendigen Grenze zwischen Naturwissenschaften und Metaphysik führen und eine »anthropozentrische Biologie« aufbauen, insofern sie es unternehmen, »die Natur aus der persönlichen Eigenwelt des Menschen zu erklären.«²⁴ Auch Lorenz distanziert sich später von Portmanns Begriff der Selbstdarstellung, weil dieser seiner Meinung nach die Tatsache »verschleierte«, dass die von uns als schön empfundenen Farben und Formen der Lebewesen für diese durchaus von Nutzen seien.²⁵

Aber trotz dieser quasi offiziellen Ablehnung und der Unvereinbarkeit seiner Auffassungen mit einer konsequent evolutionstheoretisch begründeten Biologie finden Portmanns Begriffe weite Beachtung. So bezieht auch H.-G. Gadamer im Anschluss an Portmann und im Hinblick auf die Spiele der Tiere den Begriff der Selbstdarstellung auf die Natur; er behauptet, sie sei ein »universaler Seinsaspekt der Natur.«²⁶ Mit dem Begriff könne treffend zum Ausdruck gebracht werden, »wie wenig biologische Zweckvorstellungen ausreichen, die Gestalt lebendiger Wesen verständlich zu machen«. Auch der Kunsthistoriker H. Bredekamp bemüht sich 2005 um eine Rehabilitierung des Prinzips der Selbstdarstellung, und zwar ausgehend von Darwins Theorie der sexuellen Selektion, in der »das auswählende Auge als zweite Komponente der Darwinschen Evolutionstheorie«

etabliert werde. Das weibliche Auge werde damit zu einem »Agenten der Evolution [...], der nicht nur Zwecke kennt, sondern auch die anarchische Kraft des Ornaments und des schöpferischen Überflusses.«²⁷ H. Schröter bemerkt 2008, Portmann liefere mit seiner Kritik an der Unzulänglichkeit des Prinzips der Selbsterhaltung und seiner Betonung der Selbstdarstellung der Organismen eine »kritische Ergänzung der darwinistischen Evolutionsbiologie.«²⁸

Und auch unter Biologen ist die Ablehnung des Konzepts der Selbstdarstellung durchaus nicht einhellig. B. Hassenstein geht 1969 sogar von Aspekten der »Freiheit« im Verhalten der Tiere aus. Nach

Hassenstein hat sich die Freiheit in der Natur in drei Stufen verwirklicht: Der erste Schritt bestehe in der Relativierung der »vollen Instinktgebundenheit« durch die Fähigkeit des *Lernens*; der zweite sei in Verhaltensweisen verwirklicht, in denen zwar keine unmittelbare, aber doch eine indirekte Beziehung zu biologischen Zielen vorliege, z.B. im *Spielen*; und der dritte Schritt manifestiere sich schließlich in einem Verhalten, das auf überhaupt keinen biologischen Sinn mehr bezogen werden kann, in dem also ein »Befreitsein von biologischen Notwendigkeiten« vorliegt, das somit *Selbstzweck* ist. Als ein Beispiel für den letzten Schritt führt Hassenstein – wie vor ihm Lorenz (s.o.) – den Gesang einer Nachtigall an, der im »entspannten Feld« am vielfältigsten und »schönsten« ist, d.h. dann, wenn gerade kein Rivale von der Nachtigall wahrgenommen wird, wenn der biologische Zweck des Gesangs also gerade nicht erfüllt wird.²⁹

Der methodische Funktionalismus der Biologie

Es stellt eine schwierig zu beantwortende Frage dar, inwiefern die Selbstdarstellung nicht-menschlicher Lebewesen im Sinne Portmanns, d.h. als ein jenseits der biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehender Manifestationsdrang, ein verbreitetes Phänomen ist. Die Frage könnte zunächst empirisch beantwortet werden, indem in detaillierten Studien untersucht wird, ob die angeführten Fälle einer Selbstdarstellung tatsächlich mit regelmäßigen Fitnessseinbußen für die betreffenden Organismen verbunden sind. Die Frage könnte aber auch methodologisch beantwortet werden, indem die Fälle einer nachgewiesenen Selbstdarstellung als Phänomene verstanden werden, die die biologische Methodologie sprengen und damit keine (rein) biologischen Gegenstände mehr sind.

Denn wenn sich ein jenseits der ultimativen biologischen Zwecke stehendes Bedürfnis der Selbstdarstellung tatsächlich nachweisen ließe, dann würde dies die funktionale Ordnung, in die das Leben seiner durch Evolution gestalteten Natur nach gestellt ist, sprengen. Der Funktionalisierung jeder Eigenschaft im Hinblick auf eine Maximierung der Reproduktion kann sich nur ein Wesen entziehen, das in seinen Verhaltensauserungen nicht mehr durchgängig der Natürlichen Selektion unterliegt. Ein solches Wesen, dessen morphologische Merkmale und Verhaltensweisen nicht mehr durch eine (allein) auf Fortpflanzung ausgerichtete funktionale Ordnung erklärt werden kann, kann nicht mehr (allein) als Gegenstand einer auf der Evolutionstheorie fundierten Biologie aufgefasst werden. Der Gegenstandsbereich der Biologie hat danach also dort seine Grenze, wo Organismen neben der Fortpflanzung andere, nicht auf diese bezogenen Ziele verfolgen.

Empirische Daten sprechen dafür, dass dies zurzeit allein auf den ↑Menschen zutrifft. Es ist daher offenbar ein spezifisch menschliches Merkmal, regelmäßig Verhaltensweisen zu zeigen, die vollkommen unabhängig von seiner Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehen, die keine Rückwirkung auf ihn als Organismus einschließen müssen. Die fehlende Rückwirkung vieler Handlungen des Menschen auf ihn selbst, die im Gegensatz zum Verhalten der Tiere steht, veranlasst G. Simmel 1918 dazu, den Menschen als das »unzweckmäßige Wesen« zu bezeichnen: »Der Mensch hat eine Existenzstufe erreicht, die über dem Zweck steht. Es ist sein eigentlicher Wert, daß er zwecklos handeln kann.«³⁰ Dass Menschen, d.h. Vertreter der biologischen Spezies *Homo sapiens*, die einzigen Organismen sind, die sich z.T. der funktionalen Ordnung der Biologie entziehen können, ist allerdings nichts als ein empirisches Faktum.

Luxusbildungen

Der Ausdruck »Luxusbildung« wird Mitte des 19. Jahrhunderts eingeführt, um organische Phänomene zu beschreiben, denen eine biologische Funktion abgesprochen wird, die aber nicht unbedingt schädlich sein müssen. Das Wort erscheint zunächst im botanischen Kontext bei K.H. Schultz-Schultzenstein (1852: »Ueberbildungen (Luxusbildungen, Hypertrophien) der Blattvegetation«).³¹ Der Mediziner R. Virchow verwendet den Ausdruck 1854 für eine Struktur, die zwar physiologisch ohne Bedeutung, aber auch nicht schädlich ist, z.B. den »guten und lobenswerten Eiter«: »Das Pus bonum et laudabile der Chirurgen ist an sich eine unnütze Production, eine reine Luxusbil-

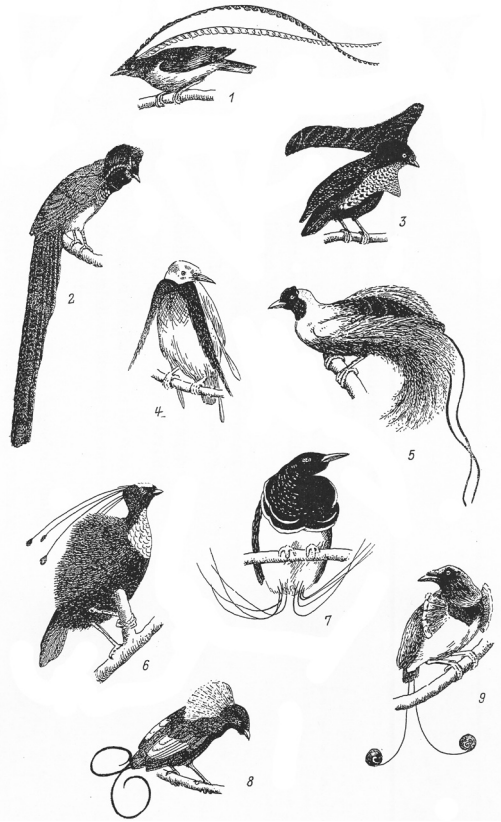


Abb. 453. Gattungen von Paradiesvögeln aus Neuguinea und benachbarten Inseln mit ausgeprägten Schmuckfedern. Die Vielfalt der Formen gilt als Beispiel »richtungloser transspezifischer Evolution« (nach Brehm, Wallace und Friedmann; aus Rensch, B. (1954). *Neue Probleme der Abstammungslehre*: 59).

dung, allein sie ist meist unschädlich.«³² Allgemein versteht Virchow unter einer »Luxusbildung« oder »Luxuration« eine Neubildung oder Wucherung im Körper, die »nutzlos und kurzlebig« ist.³³ In der Zoologie wird »Luxusbildung« auch auf solche Strukturen angewandt, deren Ausfall durch andere kompensiert werden kann. So heißt es 1864 bei M. Benedikt: »Dass im Nervensystem eine grosse Luxusbildung herrsche und daher das Vikarriieren einzelner Theile für andere, pathologisch veränderte, eintreten könne, ist eine noch nicht gehörig gewürdigte Thatsache. Die grösste Luxusbildung herrscht in den Intelligenzphären des Gehirns, da bekanntlich die eine Grosshirnhemisphäre atrophisch sein kann, ohne merkliche geistige Störungen hervorzurufen.«³⁴

Abgeleitet ist der Ausdruck von dem im 16. Jahrhundert ins Deutsche entlehnten Wort »Luxus« mit



Abb. 454. Der ausgestorbene Riesenhirsch, der vor 400.000 bis vor etwa 10.000 Jahren in weiten Teilen Europas lebte. Das Geweih erreichte eine Spannweite von bis zu vier Metern und ein Gewicht von 50 Kilogramm. Wie bei den anderen Hirschen wurde es jedes Jahr abgestoßen und neu gebildet. Die extreme Größe des Geweihs galt bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts als der wesentliche Grund für das Aussterben des Riesenhirsches; später wird v.a. die mit dem Ende der Eiszeit einsetzende Ausbreitung der Wälder und damit der Schwund der offenen Steppen- und Tundralandschaft aus dem Lebensraum des Riesenhirsches als entscheidender Grund angesehen (aus Lardner, D. (1856). *Popular Geology (= The Museum of Science and Art, vol. 12): 145; eine ausführliche Beschreibung mit Abbildung vieler Geweihe bereits in Cuvier, G. (1812). *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, Bd. 4: 66ff.**

der Bedeutung »üppiger Aufwand, Verschwendung, Prunk«. Es geht auf das lateinische »luxus« »üppige Fruchtbarkeit« zurück, das wohl die ursprüngliche Bedeutung »Verrenkung, Verbogenheit« hat (vgl. das Adjektiv »luxus« »verrenkt«). Einen »Luxus der Kräfte« macht F. Schiller in allen Verhaltensweisen eines Lebewesens aus, sofern diese nicht »zur Erhaltung seines Individuums und seiner Gattung verwendet werden«³⁵, z.B. im Spiel der Tiere und den überschüssigen Wuchsformen der Pflanzen.

Als »Luxus« kann eine Erscheinung allein vor dem Hintergrund einer als Norm gesetzten Anforderung beurteilt werden. Für den Bereich der Kultur des Menschen ist dieser Standard manchmal (aus religiöser Sicht) mit den Bedingungen der Subsistenz gesetzt worden. Als »luxuriös« können dann also alle Handlungen und Genüsse gelten, die die Anforderungen der unmittelbaren Lebenssicherung

übersteigen. Auf der anderen Seite können gerade diese über die Lebensdienlichkeit hinausgehenden Handlungen als das spezifisch Menschliche und der eigentliche Bereich der Kultur bestimmt werden. Sie sind Ausdruck der Selbstgestaltung des Menschen in persönlich-individueller und in wertorientiert-normierter Hinsicht. Weil die Maßstäbe dieser Selbstgestaltungen nicht homogen sind, ist die Beurteilung eines Phänomens als Luxus nur relativ möglich. Als Kritik an der antiken und christlichen Vorstellung eines objektiv und absolut vorliegenden Luxus kann B. Mandeville zu Beginn des 18. Jahrhunderts in diesem Sinne sagen: »what is called superfluous to some degree of People, will be thought requisite to those of higher Quality«.³⁶ Bei Mandeville steht diese Einsicht in die Relativität des Luxus im Kontext seiner Überzeugung, dass persönliche Laster (»private vices«) ökonomisch nützlich (»public benefits«) sein können.

Parallel zum Bereich der Kultur des Menschen stellt sich auch in der Biologie die Frage, vor welchem Hintergrund und nach welchem Maßstab ein Merkmal als überflüssiger Luxus beurteilt werden kann. In der Regel wird das Überleben des einzelnen Organismus als dieser Maßstab angesehen. Alle organischen Bildungen, die dem Überleben des einzelnen Organismus nicht dienlich sind, wären damit als Luxus anzusehen. Nicht dem Überleben dienliche Merkmale finden sich besonders augenfällig bei domestizierten Tieren. Schon C. Darwin bezeichnet diese Merkmale, z.B. die ungewöhnliche Größe einiger Körperteile von gezüchteten Tieren als *Luxurieren* (»luxuriance«).³⁷ Ähnliche Erscheinungen erkennt Darwin bei Hybriden, d.h. Organismen, die aus der Kreuzung sehr unterschiedlicher Eltern hervorgegangen sind (später bekannt als »Luxurieren der Bastarde«³⁸). In Bezug auf Pflanzen wird schon seit dem 18. Jahrhundert von *luxurierenden* (engl. »luxuriant«) Erscheinungen gesprochen, wenn einzelne Teile der Blüte auf Kosten anderer stark vermehrt auftreten (Linné 1760: »A flower is said to be luxuriant, when some of the Parts of Fructification are augmented in Number, and others thereby excluded«).³⁹

»Unzweckmäßige Einrichtungen in der lebenden Natur«⁴⁰ gibt es nach Meinung der meisten Biologen zu Beginn des 20. Jahrhunderts viele. F.A.F.C. Went nennt z.B. die auffällige Färbung von Blüten, die nicht von Insekten besucht werden.⁴¹ Für den Botaniker K. Goebel sind viele Erscheinungen im Bereich der Blüte, besonders ausgeprägt bei Orchideen, »vom platten Nützlichkeitsstandpunkt« des Darwinismus aus als eine »Luxusanpassung« anzusehen. In Wahrheit handele es sich dabei aber nicht um einen Luxus,

weil die Formen »zwar nicht an sich (d.h. wenn man nur auf das Rücksicht nimmt, was erreicht wird), aber für eine Orchidee zweckmäßig« seien.⁴²

Zur Erklärung von Strukturen, die offenbar keinen selektiven Vorteil verleihen und insofern als nicht zweckmäßig erscheinen, werden in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts immer wieder orthogenetische Vorstellungen bemüht (↑Fortschritt). O. Abel spricht 1928 von einem »biologischen Trägheitsgesetz«, das im »Beharren in einer einmal eingeschlagenen Spezialisierungsrichtung« besteht, auch wenn diese zur Bildung unzweckmäßiger Einrichtungen führt.⁴³ Abel will dieses Prinzip rein mechanisch verstanden wissen und vergleicht es mit dem Beharren in der Bewegung bei mechanischen Prozessen. K. Beurlen gibt 1937 als Erklärung für die »exzessive Formbildung« in einzelnen Stammesreihen – er spricht von »inadaptiven Formenreihen« (die z.B. zu den großen Eckzähnen des Säbelzahntigers führten) – eine »Überspezialisierung« an: Die Spezialisierung einer Struktur habe sich hier »hinsichtlich ihres Anpassungswertes als unproduktiv erwiesen, da sie eine durchgreifende Umbildung nicht mehr zuließ«.⁴⁴ Beurlen argumentiert hier weiter dafür, »daß unabhängig vom Anpassungswert die einmal gegebene Differenzierungsrichtung beibehalten wird, daß die Entwicklung gerichtet, orthogenetisch abläuft, wobei die Richtung nicht teleologisch durch einen Zweck oder ein Ziel bestimmt wird, sondern durch die gegebene Gestaltgesetzlichkeit, aus der die weitere Entwicklung nicht herauskam, auch wenn sie sich als unzweckmäßig oder schädlich erweist«.⁴⁵

Eine konsequente selektionstheoretische Betrachtung des Phänomens kann dieser Argumentation nicht folgen. Theoretisch plausibler ist es, wenn H. Krieg eine »Luxusbildung« 1937 deutet als »eine Eigenschaft, welche den funktionell zweckmäßigen (nicht nur den notwendigen) Ausbildungsgrad überschritten, einen schädlichen Ausbildungsgrad aber noch nicht erreicht hat«.⁴⁶ Luxusbildungen seien zwar für die Erhaltung der Arten und Individuen zwecklos, aber zumindest vorläufig »ohne Schaden tragbar«.⁴⁷ Als Erklärung für die Entstehung der Luxusbildungen gibt Krieg ein »Abreagieren von Überschüssen in der Ernährungsbilanz« an.⁴⁸

Unter der Voraussetzung der Selektion versteht auch B. Rensch die Luxusbildungen 1947 als »tragbare Sinnlosigkeiten«⁴⁹, die nicht um ihrer selbst willen entstanden sein können. Rensch interpretiert ihr Entstehen als »allometrisch bedingte Nebenerscheinungen der Körpergrößensteigerung«.⁵⁰

In gewisser Weise konsequent ist es, wenn W.K. Weyrauch die Vogelnester 1941 ganz allgemein als

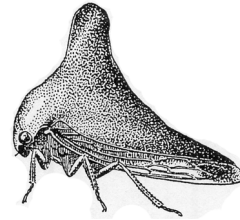


Abb. 455. Eine Buckelzirpe (*Membracidae*) der Art *Telamona declivata* mit dem für die Familie typischen Auswuchs des Halsschildes (*Pronotums*). H. Weber interpretiert diese Auswüchse 1930 als »atelische Bildungen«, d.h. funktionslose Strukturen. Ähnliche bizarre Strukturen, z.B. die langen Stiele der Augen bei den Stielaugenfliegen, gelten als Produkte einer sexuellen Selektion, weil die Weibchen die extreme Bildung dieser Strukturen bei den Männchen in der Partnerwahl bevorzugen. Auch für die *Pronotumfortsätze* der Buckelzirpen werden verschiedene Funktionen diskutiert; sie könnten zum Schutz vor Feinden oder physiologischen Zwecken dienen (vgl. Wood, T.K. (1993). *Diversity in the New World Membracidae*. *Ann. Rev. Entomol.* 38, 409-433) (Abb. nach Osborn; aus Weber, H. (1930). *Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe*: 7, Abb. 4e).

Luxusbildungen bezeichnet, weil es Vögel gibt, die auch ohne sie auskommen.⁵¹ Werden allein die Merkmale, die das Überleben des Organismus sicherstellen, als frei von Luxus bestimmt, dann sind allgemein alle mit der Fortpflanzung und Sexualität verbundenen Phänomene als Luxuserscheinungen anzusehen. Dies trifft insbesondere auf alle sekundären Geschlechtsmerkmale, wie z.B. die auffälligen Färbungen vieler Vögel oder die Geweihe und Hörner vieler Säugetiere, zu – konsequent gilt es aber auch für die Geschlechtsorgane selbst. Für viele in diesem Sinne als Luxus bestimmte Merkmale kann ein Antagonismus zwischen der auf die Fortpflanzung (einschließlich der Sexualität) und der auf die Selbsterhaltung gerichteten Selektion konstatiert werden. H.-W. Koeppke urteilt in diesem Sinne 1974: »Die Träger von Luxusbildungen zeigen, bis zu welchem Grade die Selbstbehauptung der Individuen durch die Belange der Arterhaltung beschränkt werden kann«.⁵² Seit den 1970er Jahren werden Modelle entwickelt, in denen gezeigt wird, dass es gerade die Einschränkung der Fähigkeit zur Selbsterhaltung sein kann, die der (sexuellen) Selektion eines Merkmals zugrunde liegt: Organismen, die sich trotz eines für ihr Überleben hinderlichen Merkmals (z.B. einer für Räuber auffälligen Färbung) erhalten, beweisen damit eine hohe Fitness und sind für Paarungspartner besonders attraktiv, so dass sich dieses Merkmal in der Population ausbreitet (»Handicap-Prinzip«).⁵³

Aus einer evolutionstheoretischen Warte beurteilt, ruht der Begriff der Luxusbildung auf einer insgesamt sehr fragwürdigen Basis. Weil es die Maximierung der Fitness ist, die evolutionstheoretisch als die entscheidende formende Kraft für die Organismen angesehen wird, und weil die Fitness unmittelbar mit dem Fortpflanzungserfolg zusammenhängt, macht es wenig Sinn, die auf die Fortpflanzung gerichteten Merkmale als ›Luxus‹ zu beurteilen – denn dann wäre gerade das die Organismen am meisten Prägende, nämlich ihre Ausrichtung auf die Maximierung der Fortpflanzung, als das Überflüssige im Sinne des Luxus bestimmt. Evolutionstheoretisch beurteilt, liegen die Verhältnisse eher umgekehrt: Nicht die mit der Fortpflanzung zusammenhängenden organischen Bildungen und Leistungen, sondern die (allein) für die Erhaltung des Individuums zweckmäßigen Einrichtungen sind als überflüssiger Luxus anzusehen. Solange eine Population der Natürlichen Selektion unterliegt, werden solche nur dem Individuum und nicht zumindest gleichzeitig seiner Fortpflanzung dienenden Merkmale nicht entstehen können. Sie sind daher weitgehend das Privileg des Menschen.

Hypertelie

Als ›Hypertelie‹ wird das Wachstum oder die Formung eines Körperteils über das für Organismen einer Gruppe normale Maß hinaus bezeichnet. Der Begriff wird 1873 von C. Brunner von Wattenwyl geprägt.⁵⁴ Er ist folgender Ansicht: »In der ganzen Natur finden wir ausser den Manifestationen der Nothwendigkeit zum Kampfe ums Dasein das Gepräge der luxuriösen Schönheit.«⁵⁵ Brunner zählt dazu sowohl »ästhetische Tendenzen« als auch »abstossende und unsinnige Formen«. Der Begriff bezieht sich damit auf das ganze Spektrum der extremen Entwicklung von Strukturen in Größe, Form oder Färbung, die jenseits des für den Organismus Nützlichen zu sein scheint.

G.G. Simpson hält die meisten hypertelischen Merkmale 1953 für sekundäre Geschlechtsmerkmale, sie seien also im Rahmen der sexuellen Selektion entstanden⁵⁶ (z.B. das große Geweih des Riesenhirsches; vgl. Abb. 454). Aber auch besonders extreme Spezialisierungen zum Nahrungserwerb können darunter fallen (wie z.B. die mächtig entwickelten Eckzähne mancher ausgestorbener Landraubtiere).

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden Strukturen, die offenbar keine biologische Funktion aufweisen, auch als *atelische Bildungen* bezeichnet. A. Handlirsch führt den Ausdruck 1915 ein.⁵⁷ Er versteht unter einer ›atelischen Bildung‹ oder einer *Atelie* eine biologische Struktur, die »keinen bestimmten Zweck

hat«⁵⁸, also »nicht durch Selektion im Sinne Darwins entstanden« ist⁵⁹. Insbesondere für die taxonomische Gruppen niederen Ranges (Varietäten, Aberrationen, Rassen und Spezies) gilt nach Handlirsch, dass sie sich »fast immer nur durch atelische Bildungen unterscheiden«.⁶⁰ Nach der Einführung durch Handlirsch wird der Ausdruck ›atelische Bildungen‹ seit den 1930er Jahren von anderen Autoren übernommen⁶¹; er ist aber insgesamt umstritten⁶². In einem aktuellen biologischen Lexikon werden atelische Bildungen definiert als »Strukturen, die scheinbar für einen Organismus ohne Bedeutung sind, also keinen Anpassungscharakter zu besitzen, ja sogar in manchen Fällen (hypertelische Bildungen) zweckwidrig zu sein scheinen«.⁶³ Viele physiologische Einrichtungen gelten von einem Ingenieurstandpunkt aus gesehen als »unzweckmäßig«, z.B. die unvollständige Trennung von Körper- und Lungenkreislauf des Blutes bei den Amphibien und meisten Reptilien.⁶⁴

Nachweise

- 1 Schlegel, F. (1800). Gespräch über die Poesie. Athenaeum 3, 58-128: 83; vgl. Kühne-Bertram, G. (1995). Selbstdarstellung. Hist. Wb. Philos. 9, 383-386.
- 2 Schiller, F. (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen (NA 20, 309-412): 406.
- 3 Schleiermacher, F., Psychologie (Sämtliche Werke, 3. Abth. Zur Philosophie, Bd. 6, Berlin 1862): 245.
- 4 a.a.O.: 247.
- 5 a.a.O.: 248.
- 6 ebd.
- 7 Groos, K. (1896). Die Spiele der Thiere: 161.
- 8 a.a.O.: 296; 293.
- 9 Groos, K. (1896/1907). Die Spiele der Thiere: 309.
- 10 Groos, K. (1896/1930). Die Spiele der Tiere: 130.
- 11 Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 316.
- 12 Armstrong, E.A. (1949). Diversionsary display, part 1. Connotation and terminology. Ibis 91, 88-97: 97.
- 13 Nägeli, C. (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 30.
- 14 Goebel, K. (1919/24). Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen: 35.
- 15 Buijtendijk, F.J.J. (1927-28). Anschauliche Kennzeichen des Organischen. Philosophischer Anzeiger 2, 391-402: 401f.
- 16 Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235-409: 393.
- 17 a.a.O.: 394.
- 18 Vgl. Müller, H. (1988). Philosophische Grundlagen der Anthropologie Adolf Portmanns: 70ff.; Hennen, A.M. (2000). Die Gestalt der Lebewesen: 96ff.
- 19 Portmann, A. (1957). Die Erscheinung der lebendigen

Gestalten im Lichtfelde. In: Ziegler, K. (Hg.). Wesen und Wirklichkeit des Menschen, 29-41: 40.

20 Portmann, A. (1955). Das Lebendige als vorbereitete Beziehung. *Eranos-Jahrbuch* 24, 485-506: 502.

21 Portmann, A. (1965). Aufbruch der Lebensforschung: 65; 70.

22 Portmann, A. (1975). Das Spiel als gestaltete Zeit. *Z. Pädagogik* 21, 335-340: 338.

23 Portmann, A. (1956). *Biologie und Geist* (Freiburg 1963) 140.

24 Remane, A. (1963). Begrüßungsansprache. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 1964, 35-36: 36.

25 Lorenz, K. (1983). Der Abbau des Menschlichen: 129f.

26 Gadamer, H.-G. (1960/72). *Wahrheit und Methode*: 103.

27 Bredekamp, H. (2005). Darwins Korallen. Frühe Evolutionsmodelle und die Tradition der Naturgeschichte: 77.

28 Schröter, H. (2008). Natur als Erscheinung – Zur Bedeutung der Tiergestalt. Adolf Portmanns kritische Ergänzung der darwinistischen Evolutionsbiologie. In: ders. (Hg.). *Weltentfremdung – Weltoffenheit, Alternativen der Moderne. Perspektiven aus Wissenschaft – Religion – Kunst*, 271-285; vgl. ders. (1985). *Verwindung der Wissenschaften. Portmanns phänomenologische Biologie*. In: Hesse, H. (Hg.). *Natur und Wissenschaft. Konkursbuch* 14, 29-45.

29 Hassenstein, B. (1969). Aspekte der „Freiheit“ im Verhalten der Tiere. *Universitas* 24, 1325-1330.

30 Simmel, G. (1918). *Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel* (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425: 248; vgl. ders. (1916-17). *Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik* (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 256.

31 Schultz-Schultzenstein, K.H. (1852). Die organischen Entwicklungsstufen der Anaphyten an den Pflanzen. *Flora oder allgemeine botanische Zeitung* 35, 577-585; 598-608: 579f.

32 Virchow, R. (1854). Allgemeine Störungen der Ernährung. In: ders. (Hg.). *Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie*, Bd. 1. *Allgemeine Störungen der Ernährung und des Blutes, Krankheiten des Bewegungsapparates*, 271-371: 349; vgl. auch Weber, C.O. (1858). Zur Entwicklungsgeschichte des Eiters. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie* 15, 465-530: 514.

33 Virchow (1854): 331.

34 Benedikt, M. (1864). Elektrotherapeutische und physiologische Studien über Augenmuskellähmungen. *Archiv für Ophthalmologie* 10, 97-122: 120.

35 Schiller, F. (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen (NA, Bd. 20, 309-412): 406.

36 Mandeville, B. de (1705/14). *The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits*, vols. (Oxford 1924): I, 108.

37 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 265.

38 Vgl. Wurmbach, H. (1957). *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. I: 113.

39 Vgl. Linné, C. von (1760). *An Introduction to Botany. Containing an Explanation of the Theory of that Science, and an Interpretation of its Technical Terms*. Extracted from

the works of Dr. Linnæus [by J. Lee]: 53.

40 Went, F.A.F.C. (1907). Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. *Biol. Centrbl.* 27, 257-271: 262.

41 ebd.

42 Goebel, K. (1919/24). Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. *Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen*: 34f.

43 Abel, O. (1928). Das biologische Trägheitsgesetz. *Biol. Gen.* 4, 1-102: 94.

44 Beurlen, K. (1937). Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre: 62; 69.

45 a.a.O.: 72.

46 Krieg, H. (1937). Luxusbildungen bei Tieren unter besonderer Berücksichtigung der luftlebenden Wirbeltiere. *Zool. Jahrb. (Abt. Systematik)* 69, 303-318: 313.

47 a.a.O.: 309.

48 a.a.O.: 318.

49 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 64.

50 a.a.O.: 229.

51 Weyrauch, K.W. (1941). *Fortschr. Zool.* 5: 362; vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.: II, 896.

52 Koepcke (1971-74): II, 902.

53 Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. *J. theor. Biol.* 53, 205-214.

54 Brunner von Wattenwyl, C. (1873). Ueber die Hypertelie in der Natur. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 23, 133-138.

55 a.a.O.: 135.

56 Simpson, G.G. (1953). *The Major Features of Evolution*: 287.

57 Handlirsch, A. (1915). Hypertelie und Anpassung. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 65 (Beil.), 119-135: 133.

58 a.a.O.: 124.

59 a.a.O.: 131.

60 a.a.O.: 134.

61 Weber, H. (1930). *Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe*: 12; 32; ders. (1933). *Lehrbuch der Entomologie*: 512; Osche, G. (1966). Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. In: *Handbuch der Biologie*, Bd. III/2, 817-906: 894.

62 Kritisch z.B. schon Abel, O. (1929). *Paläobiologie und Stammesgeschichte*: 171.

63 *Lexikon der Biologie* (1983/99): II, 68.

64 Vgl. Kramer, G. (1949). Macht die Natur Konstruktionsfehler? *Wilhelmsh. Vortr.* 1, 1-19: 8f.

Literatur

Kühne-Bertram, G. (1995). *Selbstdarstellung*. *Hist. Wb. Philos.* 9, 383-386.

Selbsterhaltung

Das deutsche Wort ›Selbsterhaltung‹ erscheint vereinzelt bereits im 17. und frühen 18. Jahrhundert (von Grimmelshausen 1669: »selbst-Erhaltung«¹; von Pufendorf 1711: »Zu der einem jeden Menschen so wohl von der Natur als Vernunft so hoch recommendirten Selbst-Erhaltung gehöret auch die sein selbst Beschützung oder die Abkehrung alles desjenigen Bösen so zu des Menschen Schaden oder Verletzung gereichen«²). In terminologischer Absicht und im Kontext biologischer Überlegungen wird das Wort Mitte des 18. Jahrhunderts gebraucht. J.S. Halle schreibt 1757: »Der Schmerz der Thiere ist der Stachel, der dieselben zur Selbsterhaltung anspornt, er ist der Schild, der das Leben derselben in Schutz nimt«.³ Wenig später erscheint das Wort bei H.S. Reimarus, zunächst in einer Übersetzung Ciceros, dann in terminologischer Verwendung.⁴

Im Englischen wird der entsprechende Ausdruck schon sehr viel länger im Sinne eines universalen und charakteristischen Grundprinzips der organischen Welt verwendet (Marana 1643: »Self-Preservation being common to all Animals«⁵; Ray 1714: »instinct of Self-preservation«⁶).

Die ältere Begriffsgeschichte von ›Selbsterhaltung‹ wird traditionell in drei historische Stadien gegliedert: das Konzept der Selbsterhaltung als dynamische Eigenleistung von Gegenständen und Wesen in der Stoa, die als Abhängigkeit von Gott gedachte Selbsterhaltung in der Scholastik und die frühneuzeitliche Formulierung eines allgemeinen Beharrungsprinzips.⁷ Die kybernetische Modellierung eines dynamischen Mechanismus der Selbsterhaltung, wie sie schon in den organischen Regulationsvorstellungen des 18. und 19. Jahrhunderts entworfen ist, lässt sich als eine vierte Phase anschließen.

Antike

Seit der Antike wird die Erhaltung eines Lebewesens in Abhängigkeit von bestimmten eigenen Leistungen und Bedingungen der Umwelt gedacht. Bei Hippokrates heißt es, ein Lebewesen brauche für seine Existenz Nahrung und für seine Erhaltung Kühlung. Eine besondere Funktion im Hinblick auf die Selbsterhaltung wird in den hippokratischen Texten dem Feuer oder dem Wind zugeschrieben, insofern sie

Die Selbsterhaltung ist die Gesamtheit der Strukturen, Prozesse und Aktivitäten, die der Verlängerung der Existenz eines Organismus dienen (und dafür selektiert wurden). Diese lassen sich in die beiden obersten funktionalen Referenzen der Ernährung und des Schutzes einteilen.

Selbsterhaltung (Halle 1757) 254
 Dauerfähigkeit (von Pannewitz 1841) 266
 Erhaltungsmäßigkeit (Möbius 1878) 265
 Autosustentation (Roux 1914) 266
 Sicherhaltung (Hafner 1996) 266

viele organische Funktionen regeln (»διέπον«) oder steuern (»κυβερᾶ «) (↑Regulation).⁸ Die Erhaltung des Lebens wird auf ein harmonisches Verhältnis von Stoffen und Zustandsgrößen zurückgeführt (↑Gleichgewicht). Der heilende Eingriff des Arztes beruht nach hippokratischer Lehre auf der Aktivierung der Selbstheilungskräfte des Körpers (»natura medicatrix«): Die Natur selbst heilt die Krankheiten (»νοῦσων φύσις ἰητροί«).⁹ Nach antiker Lehre werden auch bestimmte Triebe für die Selbsterhaltung verantwortlich gemacht: Von einem Schöpfergott seien die Lebewesen planvoll mit einer »Begierde nach Leben« und einem »Furcht vor dem Tod« ausgestattet, bemerkt beispielsweise Xenophon.¹⁰ Damit die Lebewesen ihre Selbsterhaltung anstreben, seien die darauf gerichteten Lebensfunktionen (wie z.B. Ernährung und Schlaf) mit einem Gefühl der Lust verbunden.¹¹

Bei Aristoteles wird die Erhaltung des Organismus wesentlich als Funktion für seine Reproduktion und die Erhaltung der Art gedeutet.¹² Aristoteles argumentiert, die Erhaltung eines Lebewesens sei nur möglich, insofern es sich ernähre.¹³ Über die Ernährung erhält ein Lebewesen nach Aristoteles sein Sein oder sein Wesen (»ὁσῶζει [...] τὴν οὐσίαν«).¹⁴ Daneben stellt er auch klar, dass Lebewesen Einrichtungen aufweisen, die ihrer Erhaltung dienen: So sei der Schlaf eine solche Einrichtung, denn seine Finalursache ist die Erhaltung (»σωτηρία«) des Tieres.¹⁵ Auch ist Aristoteles sich im Klaren darüber, dass Tiere für ihren Erhalt auf Ressourcen aus der Umwelt angewiesen sind, so z.B. auf Nahrung und auf Abkühlung.¹⁶ Schließlich kann die Seele, deren unterstes Vermögen das der Ernährung ist, insgesamt als die Aktivität der »organischen Selbsterhaltung« interpretiert werden (Hübner 1999).¹⁷

Von einer eigenen Theorie der Selbsterhaltung kann aber bei Aristoteles trotzdem kaum die Rede sein. Das Konzept der Selbsterhaltung nimmt in der Biologie des Aristoteles keine zentrale Stellung ein. Das Leben der Tiere und Pflanzen wird bei ihm nicht durch die Ausrichtung auf die Selbsterhaltung entworfen, sondern als Ausdruck einer Finalursache der Natur, die insgesamt auf das Gute abzielt und im Falle der Lebewesen die Entfaltung ihrer Potenzen bewirkt. Auch die Teleologie des Organischen bezieht Aristoteles weniger auf das Beharren als vielmehr die

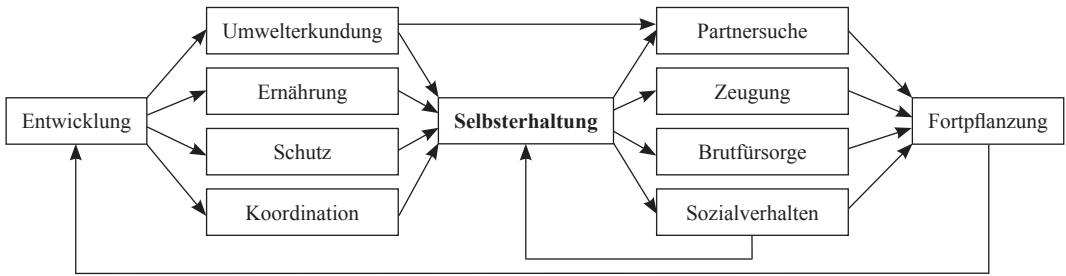


Abb. 456. Die zentrale Stellung der Selbsterhaltung im Zyklus der organischen Funktionen.

Dynamik des gerichteten Veränderns der Lebewesen. Ein Grund für dieses Fehlen einer Selbsterhaltungstheorie bei Aristoteles kann darin gesehen werden, dass er Naturforscher und Philosoph, nicht aber Arzt war – in der Antike (und später) wird der Aspekt der Selbsterhaltung des Lebendigen aber besonders von Ärzten betont.¹⁸

Im Unterschied dazu entwickelt die Stoa eine Theorie der Selbsterhaltung des individuellen Körpers. Chrysipp aus dem dritten vorchristlichen Jahrhundert wird von Diogenes Laertius mit den Worten wiedergegeben: »für jedes lebende Wesen sei seine erste ihm von selbst zugewiesene Angelegenheit sein eigenes Bestehen sowie das Bewußtsein davon«; der erste Trieb, der sich in einem lebenden Wesen regt, sei der der *Selbsterhaltung* (»οἰκεῖωσις«)¹⁹. Ähnlich heißt es bei Cicero: »Jedes Lebewesen liebt sich selbst und strebt von seiner Geburt an danach, sich zu erhalten [ut se conservet], weil ihm dies als erster Instinkt [appetitus] für sein ganzes Leben von der Natur gegeben ist, um sich zu erhalten und damit es in den besten seiner Natur gemäßen Bedingungen besteht.«²⁰ Für Cicero stellt es einen natürlichen Trieb (»appetitus«) der Tiere dar, sich gesunden Dingen anzunähern und gefährliche Dinge zu meiden (»accessum ad res salutares a pestiferis recessum«).²¹ Er stellt die Selbsterhaltung dabei als ein grundlegendes Prinzip neben die ↑Arterhaltung (»conservatio [...] generis«), die auf die Fortpflanzung und Brutpflege bezogen ist.²² Bei Seneca wird der Selbsterhaltungstrieb und die Eigenliebe zu dem Rüstzeug, das die Natur den Lebewesen mitgegeben hat; die *Sorge für mich* (»cura mei«) wird als ein erster Trieb angesehen, der allen Lebewesen nicht eingepflanzt, sondern angeboren ist (»nec inseritur, sed innascitur«).²³ Sie stelle eine natürliche Sorge um das eigene Wohl dar (»naturalis amor salutis suae«²⁴), und indem die Lebewesen das aufsuchen, was dem eigenen Wohl dient und das meiden, was ihnen schadet,²⁵ richten sie sich insgesamt auf die eigene Erhaltung (»ad permanentum«²⁶) aus.

Auffallend ist, dass die Autoren der Stoa die Selbsterhaltung vorwiegend mit dem Phänomen des Lebens (aber auch mit der Welt als Ganzes gegenüber der sie umgebenden Leere) in Verbindung bringen. Die Selbsterhaltung wird als eine aktive Tätigkeit der Lebewesen verstanden. Ein durch Selbsterhaltung charakterisiertes organisches Gebilde hat »eine nicht mehr mechanisch erklärbare Rückkopplung der Teile zum Ganzen und zu einander und existiert nur auf Grund des reflexiven, vom Organismus selbst zu leistenden Prozesses« (Brandt 2003).²⁷ Diese spezifische Bedeutung wird in der späteren Rezeption der stoischen Selbsterhaltungstheorien aber nur unzureichend bewahrt. Dies hängt möglicherweise auch mit einem Übersetzungsproblem zusammen, denn für den griechischen Kunstaussdruck οἰκεῖωσις etablieren sich keine terminologischen Übersetzungen. Auch das deutsche Wort »Selbsterhaltung« trifft den stoischen Begriff nicht genau, weil bei ihm die aktive Bedeutung weniger vorherrscht und er daher auch auf physikalische Prozesse der Erhaltung von Ruhe und Bewegung bezogen werden kann.²⁸ Neben dem aktivischen Verständnis der Selbsterhaltung in der Stoa wird das damit bezeichnete Phänomen aber auch als ein Prozess verstanden, der in dem Kreisen eines *Pneuma* besteht, das durch seinen Kreislauf den Körper zusammenhält und ihn gegenüber der Gefahr der Auflösung in die ihn umgebende Leere erhält.²⁹ Dieser Zusammenhalt garantierende Kreislauf findet sich nach stoischer Vorstellung nicht nur in Organismen, sondern auch in nicht belebten Gegenständen wie Steinen.

Auch in der Physiologie des römischen Arztes Galen spielt die Selbsterhaltung eine grundlegende funktionale Rolle. So heißt es: »Die Vermögen [δύναμις] [eines Lebewesens] sind immer auf ein Ziel ausgerichtet, nämlich seine eigene Erhaltung [ἐαυτῆς φυλακή] [...]. Daher bildet es ein erstes Ziel seiner Natur [οὐσία], die normalen Bedingungen des Stoffaustauschs zu erhalten.«³⁰ Das Leben selbst besteht für Galen im Wesentlichen in der Fä-

higkeit zur Erhaltung der organischen Kräfte (»αὐτὸ γὰρ τὸ ζῆν ἡμῖν ἐκ τῆς τούτων [δυνάμεόν] ὑπάρχει φυλακῆς«).³¹

Mittelalter

In der scholastischen Lehre des christlichen Mittelalters sind es nicht mehr die Gegenstände oder Wesen selbst, die sich durch ihre eigene Aktivität erhalten, sondern sie sind für ihre Existenz und für ihren Bestand auf die ihnen von außen zukommende und von ihnen passiv empfangende Leistung Gottes angewiesen. H. Blumenberg spricht 1969 von dem »transitiven theologischen Modell der scholastischen *conservatio*«. ³² Die Vorstellung der selbstgeleisteten, reflexiven Erhaltung der Lebewesen weicht also dem theologischen Konzept, nach dem ihre Erhaltung der Gnade Gottes verdankt ist. Innertheologisch kann es dann zu Auseinandersetzungen darüber kommen, ob die Bezogenheit der Lebewesen auf Gott als ein einmaliger Schöpfungsakt mit anschließender Autonomie, also den menschlichen Kunstwerken analog, oder als eine beständige göttliche Wirkung oder sogar eine immer wieder neu zu vollziehende Schöpfung, eine *creatio continua*, zu denken ist.

Thomas von Aquin identifiziert im Anschluss an arabische Gelehrte eine besondere Kraft in der untersten Seele der Lebewesen, der Pflanzenseele, die *Ernährungskraft* (»vis nutritiva«), deren Aufgabe in der Erhaltung des Lebewesens besteht. Sie ist also auf das Lebewesen selbst ausgerichtet, während das Ziel einer anderen Kraft dieser Seele, der *Zeugungskraft* (»vis generativa«), die Erzeugung anderer Lebewesen sei (†Vitalismus: Lebenskraft).³³ Weil der Seele in diesen Konzeptionen seit Aristoteles die Funktion der Steuerung der organischen Prozesse zugeschrieben wird, kann hier allgemein von dem »Steuermann-Modell der Seele« gesprochen werden.³⁴ Auch das natürliche Streben (»inclinatio«) des Menschen ist nach Thomas auf seine Selbsterhaltung ausgerichtet.³⁵ Thomas weitet sein Konzept der Selbsterhaltung allgemein auf alles in der Natur Seiende aus; jeder Naturgegenstand strebe nach der Erhaltung seiner selbst: »quaelibet res naturaliter conservationem sui esse appetit«. ³⁶

Frühe Neuzeit

In der Medizin des 16. Jahrhunderts spielt die Selbsterhaltung als ein Prinzip der Heilung eine wichtige Rolle. Nach Paracelsus ist es die Natur, die die eigentliche Heilung des Kranken bewirke. Die Kunst des Arztes bestehe allein darin, die im Körper sitzenden Kräfte der Natur zu unterstützen.³⁷

In der Frühen Neuzeit avanciert die Selbsterhaltung zu einem universalen Prinzip der Erklärung des Verhaltens von Gegenständen, so dass sie bei R. Descartes und I. Newton in Form von Prinzipien der Beharrung von Gegenständen und Trägheitsgesetzen der Materie erscheinen kann. Den Ursprung dieser Entwicklung sieht R. Spaemann in der politischen Philosophie der frühen Neuzeit bei B. Telesio und T. Campanella, die – entgegen der aristotelischen Tradition – nicht mehr das Gute als das Ziel des Lebens, sondern umgekehrt das das Leben Erhaltende als das Gute definieren. Spaemann spricht in diesem Zusammenhang von einer »Inversion der Teleologie«³⁸, insofern das Sein nicht mehr dynamisch als ausgerichtet auf ein Ziel vorgestellt wird, sondern die Dynamik vielmehr bezogen ist auf die »Erhaltung dessen, was ohnehin schon ist«. ³⁹ Die Selbsterhaltung wird von einem bloßen Mittel zur Erreichung von etwas anderem (z.B. des Guten oder Ewigen) selbst zum höchsten Gut, so dass selbst die Gottesliebe und das Streben nach Glück als Mittel für den Zweck der eigenen Erhaltung ausgegeben werden können. Campanella erklärt 1620 die Erhaltung insgesamt als höchstes Gut aller Dinge: »Conservatio igitur summum bonum est rerum omnium«. ⁴⁰ Während hier die Selbsterhaltung zentrales Begründungselement in einer praktischen und politischen Philosophie ist, wird sie später auch für die Naturphilosophie zentral.

Besonders prominent ist die Deutung der Selbsterhaltung als politisches (Fundierungs-)Prinzip in T. Hobbes' »Leviathan« (1651). Hobbes behandelt sie als ein natürliches Recht des Menschen⁴¹, das mit der Vernunft in Verbindung steht⁴² und als letzte Begründungsinstanz für die Legitimität des Staates herangezogen wird⁴³. Dem Staat wird nicht mehr die Aufgabe der Ermöglichung des guten Lebens zugeschrieben, sondern zunächst nur die der Lebenssicherung überhaupt. Die Furcht vor dem eigenen Untergang, und damit das Streben nach Selbsterhaltung, ist es, das an der Wurzel des Staates stehe. Ein sozial-ökonomischer Interpretationsansatz versucht das Verständnis der Selbsterhaltung als ein Konstitutionsprinzip des Sozialen aus dem »Ordnungsschwund« der damaligen Zeit (durch den Englischen Bürgerkrieg und den 30-jährigen Krieg) sowie der historischen Situation der Konsolidierung eines individualistischen und kapitalistischen Wirtschaftssystems zu erklären.⁴⁴ Wo die Selbstbezogenheit in Form der Sicherung und Akkumulation des Privateigentums als Prinzip der Wirtschaft fungiert, ist es nicht fern, die Selbsterhaltung als Prinzip des Staates zu etablieren. In einer sich säkularisierenden Gesellschaft liefert die Selbsterhaltung auf diese Weise den durchgehenden und

»[F]ür jedes lebende Wesen sei seine erste ihm von selbst zugewiesene Angelegenheit sein eigenes Bestehen sowie das Bewußtsein davon« (Chrysipp; nach Diogenes Laertius 7, 85).

»Jedes Lebewesen liebt sich selbst und strebt von seiner Geburt an danach, sich zu erhalten, weil ihm dies als erster Instinkt für sein ganzes Leben von der Natur gegeben ist, um sich zu erhalten und damit es in den besten seiner Natur gemäßen Bedingungen besteht« (Cicero, De finibus V, 24).

»Vor allem dieses Rüstzeug hat die Natur in ihnen [d.h. den Tieren] angelegt zum Überleben, den Selbsterhaltungstrieb und die Eigenliebe« (Seneca 121, 24).

»Die Vermögen [eines Lebewesens] sind immer auf ein Ziel ausgerichtet, nämlich seine eigene Erhaltung [...]. Daher bildet es ein erstes Ziel seiner Natur, die normalen Bedingungen des Stoffaustauschs zu erhalten« (Galen, De methodo medendi 642).

»Das Leben der Lebewesen ist die Erhaltung aller Vermögen und Aktionen [facultatum actionumque omnium conseruatio]. 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).

»Self-Preservation being common to all Animals« (Marana 1643, 171).

»[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).

»[T]here is nothing more sincere in any Creature than his Will, Wishes, and Endeavours to preserve himself. This is the Law of Nature, by which no Creature is endued with any Appetite or Passion but what either directly or indirectly tends to the Preservation either of himself or his Species« (Mandeville 1705/14, I, 200).

»The first, and most simple idea of life [...] is its being the principle of self-preservation, preventing matter of falling into dissolution, – for dissolution immediately takes place when matter is deprived of it; and the second is its being the principle of action« (Hunter [1786-87], 223).

»Das Leben eines Wesens besteht in der Erhaltung seiner selbst, durch Verwandlung seiner selbst und der Außen- dinge vermittelst Kräfte und Werkzeuge, und nach Gesetzen, welche in demselben liegen. Ein lebender Körper ist derjenige, welcher sich selbst erhält, indem er sich und die Außen- dinge durch Kräfte, Werkzeuge und nach Gesetzen, die in ihm selbst liegen, verwandelt« (Mayer 1817, 104).

»Das Organische ist das Wirkliche, das sich selbst erhält« (Hegel 1817/30, II, 368).

»Sie [die Lebewesen] haben die Fähigkeit einen gewissen Zustand zu behaupten, auch wenn die Einflüsse der Umgebung sich ändern. [...] In dieser Fähigkeit zur Selbsterhaltung werden wir die wesentlichste Eigenschaft der Lebewesen zu erkennen haben« (Ostwald 1902, 314).

»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).

»[N]o finite being devoid of self-preservative behavior has been called living, and [...] we are prepared to recognize as living a being, however constructed, however devoid of other purposes or natures, if only it reveal self-preservative behavior« (Singer 1914, 553).

»Biologisch nenne ich [...] jede Struktur, die nur auf Selbsterhaltung des Individuums und der Gattung angelegt ist« (Spranger 1914/21, 14).

»[T]he essential peculiarities common to living organisms, as distinguished from non-living systems, may be defined quite simply. First, there is in all organisms a specific transformation of matter and energy, taken from the surroundings, into the characteristically organized and active substance of the organism; and, second, the organism, once formed, exhibits automatic and other activities of such a kind as to conserve and perpetuate its own existence and that of the species« (Lillie 1915, 591).

»Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen« (Goette 1921, 358).

»[A] living organism is a physical system whose parts and activities are connected by a complex and ramified set of directive correlations which, over and above any proximate focal condition, are united by one ultimate focal condition embracing the service of all the main structures and activities of the organism: that of self-preservation« (Sommerhoff 1950, 136).

»[W]ir [können] angesichts der zentralen Stellung der Selbsterhaltung in der neuzeitlichen Lebenslehre sagen, daß die Angemessenheit des Systembegriffs für das Verständnis des Lebendigen genau so weit wie die des Erhaltungsbegriffs reicht und die Grenze mit ihm teilt« (Jonas 1957, 121).

Tab. 246. Die Selbsterhaltung als ein zentrales Prinzip zur Beschreibung und Erklärung von Lebewesen.

einheitlichen Gesichtspunkt zur Deutung menschlicher Handlungen.

Auch für die Analyse rein körperlicher Funktionen der Lebewesen spielt das Prinzip der Selbsterhaltung in der Frühen Neuzeit eine wichtige Rolle. Das Prinzip wird dabei in Form von sehr einfachen Regulationsmechanismen veranschaulicht (↑Regulation). R. Descartes z.B. formuliert 1641 einen allgemeinen Kompensationsmechanismus, der darin besteht, dass die Trockenheit der Kehle eine Durstempfindung auslöst, die den Körper zum Trinken bewegt und damit zu seiner Erhaltung (»conservatio«) beiträgt.⁴⁵ Bei N. Malebranche heißt es 1674 ganz allgemein, die Sinne seien uns für die Erhaltung unseres Körpers gegeben.⁴⁶

Das Erhaltungsprinzip wird aber bis zum Ende des 17. Jahrhunderts meist sehr allgemein verstanden und nicht auf die Analyse organischer Systeme beschränkt. B. Spinoza formuliert 1677 in (nicht expliziter) Anlehnung an Descartes als einen Lehrsatz, jedes Ding strebe von sich heraus danach, in seinem Sein zu beharren (»Unaquaeque res, quantum in se est, in suo esse perseverare conatur«).⁴⁷ Das Streben nach Selbsterhaltung liegt für Spinoza in dem Wesen eines Dinges; sein Begehren sei darauf ausgerichtet⁴⁸ und es bilde darüber hinaus auch die Grundlage der Tugend⁴⁹. I. Newton integriert das universale Streben nach Erhaltung in Form des Trägheitsgesetzes als eines der Fundamentalprinzipien der Mechanik in seine »Philosophiae naturalis principia mathematica« (1687). Hier erscheint die Selbsterhaltung nicht nur als eine Inversion der Teleologie, sondern als eine Befreiung von teleologischen Vorstellungen überhaupt. Als Beharrung dessen, was ist, ist die Selbsterhaltung gerade nicht auf ein Ziel ausgerichtet, sondern sie entledigt sich vielmehr der aristotelischen Tradition, die Bewegung als Ausrichtung hin zu einem »natürlichen Ort« zu interpretieren. Die Selbsterhaltung ist hier nicht ein Streben oder eine Dynamik, die bestimmte Gegenstände auszeichnet, sondern nichts als das Wesen eines Dinges selbst, wie es bei Spinoza heißt. Umstritten ist die Frage, inwiefern das in der Neuzeit formulierte reflexive Erhaltungsprinzip auf die Stoa zurückgeführt werden kann oder vielmehr einen spezifisch neuzeitlichen emanzipativen und autonomen Charakter aufweist – wie H. Blumenberg 1969 mit seiner These meint, der zufolge »intransitive Erhaltungsaussagen der Rationalität der Neuzeit zugrundeliegen«⁵⁰ oder sogar »das Prinzip der neuen Rationalität selbst« sind⁵¹.

Selbsterhaltung als Spezifikum der Organismen

Zu einer erneuten Differenzierung des Selbsterhaltungskonzepts kommt es erst wieder im Rahmen der terminologischen Einführung des Organismusbegriffs und der Unterscheidung von Organismen und Mechanismen. So stellt G.E. Stahl die Organismen den Mechanismen insofern gegenüber, als sie auf einen Endzweck ausgerichtet seien (»destinatio ad certum effectum«, »intentio finalis«)⁵² – und dieser Endzweck bestehe eben in der »Erhaltung des Leibes«⁵³ (»corporis conservatio«). Im Gegensatz zu den die ganze Natur umfassenden Erhaltungssätzen, dient hier das Selbsterhaltungskonzept gerade zur Begründung eines Unterschieds in der Natur, nämlich der Abgrenzung der Lebewesen von der unbelebten Materie. Für Stahl machen die Lebewesen ausdrücklich insofern eine eigene Klasse von Körpern aus, die von den leblosen, »gemischten Körpern« unterschieden ist, als sie von Mechanismen geschützt werden, die sie vor ihrer Zersetzung bewahren.⁵⁴ Das den Organismus begründende Prinzip, die Seelentätigkeit, besteht in der Erhaltung des Körpers vor seinem Zerfall. Stahl definiert so das Leben über die Fähigkeit des Organismus, sich selbst zu erhalten. Um den Organismus vor dem Zerfall zu retten, müsse ein »erhaltendes Prinzip hinzutreten, welches verhindert, daß jene Neigung zur Verderbnis in Wirksamkeit trete«⁵⁵ (»Necessariam itaque esse apparet peculiarem aliquam *conservationem*, quae impediat, ne illa dispositio in actum deducatur«⁵⁶). Stahl schließt daran seine bekannte Formulierung zur Bestimmung des Lebensbegriffs an: »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«⁵⁷ (»Haec ipsa conservatio rei tam corruptibilis, ne ipso actu corrumpatur, est proprie illud, quod sub usitato vitae vocabulo intellegi debet«⁵⁸).

Weil Stahl die Mechanismen der Erhaltung des zum Zerfall disponierten Organismus in Begriffen des Herrschens und Regierens charakterisiert – wie vor ihm auch schon van Helmont und Paracelsus⁵⁹ (↑Vitalismus) –, ist seine Theorie als ein »Vorläufer des biologischen Regulierungsprinzips« bezeichnet worden⁶⁰. Auch wenn Stahl den Ausdruck ↑Regulation« dabei nicht verwendet, finden sich in seinen Gedanken regulationstheoretische Vorstellungen, die dem dynamischen Modell der Regulation der späteren Kybernetik verwandt sind. Dass die Organismen sich erhalten, wird nicht als Ausdruck eines allgemeinen Beharrungsprinzips der Materie verstanden, sondern einem besonderen Mechanismus zugeschrieben,

der in den Wirkungen der Organe verwirklicht ist. Die den Organismus erhaltenden Kräfte werden also nicht in der Materie als solcher gefunden, sondern der spezifischen Organisation des Körpers der Lebewesen zugeschrieben.

Auch G.W. Leibniz thematisiert die Selbsterhaltung als ein Prinzip zur Analyse von Lebensprozessen. Von den Organismen oder »Maschinen der Natur«, wie Leibniz sie nennt, nimmt er an, dass sie »eine wahrhaft unendliche Zahl von Organen besitzen und so wohl befestigt und allen Unfällen gegenüber beständig sind, daß es nicht möglich ist, sie zu zerstören.«⁶¹ Leibniz wendet sich allerdings gegen die vitalistische Vorstellung von spezifischen organisierenden Kräften im lebendigen Körper. Er vertritt dagegen einen Standpunkt, dem zufolge die Lebewesen (und ihre Seelen) aus der Ordnung der Materie insgesamt entspringen, die Prinzipien der Bewegung der Lebewesen also nicht allein in ihren Körpern liegen, sondern in der allgemeinen Ordnung der Materie, wie sie von ihrem Schöpfer eingerichtet wurde: »la matiere arrangée par une sagesse divine doit estre essentiellement organisée partout.«⁶²

In den Theorien des 18. Jahrhunderts konsolidiert sich das Konzept eines spezifisch organischen Selbsterhaltungsprinzips. Dies leistet einen Beitrag zu der sich etablierenden Abgrenzung des Bereichs des Organischen vom Anorganischen (↑Organisation), also der Konstituierung der Biologie. Es wird zu einer oft wiederholten Bestimmung des Lebendigen im 18. Jahrhundert, dass das Leben in der Leistung der Selbsterhaltung besteht (vgl. Tab. 246).⁶³

In den physikotheologischen Systementwürfen, die in der ersten Hälfte des Jahrhunderts verbreitet sind, gilt die (Selbst-)Erhaltung als die den Lebewesen von Gott verliehene Form der Zweckmäßigkeit, die als »Mittelzweck« aber immer bezogen bleibt auf den einen »Endzweck«, der mit der Existenz Gottes gegeben ist.⁶⁴ Die »Geschöpfe« sind in diesen Systemen von zwei Seiten in einen teleologischen Kontext gestellt: Sie weisen eine interne Gliederung in Organe auf, die die Selbsterhaltung des ganzen Organismus ermöglichen, und sie haben als externe Funktion die Erhaltung Gottes, der als »Endzweck« selbst ihrer eigenen Erhaltung fungiert. C. Wolff widmet diesen beiden Themen in den 1720er Jahren jeweils eine eigene Schrift⁶⁵ – und in der säkularisierten Wissenschaft des 19. Jahrhunderts wird aus den beiden Perspektiven jeweils eine eigene biologische Subdisziplin: die Physiologie und die Ökologie.

Besonders deutlich arbeitet der Hamburger Theologe H.S. Reimarus die Beziehung der Teleologie auf die Erhaltung der Organismen in seinen »Allgemei-

nen Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe« (1760/62) heraus. Darin entwickelt er eine einflussreiche Systematik der ↑Instinkte der Tiere (↑Verhalten: Tab. 297). Nach Reimarus werden die willkürlichen Triebe von einem »allgemeinen Grundtrieb« beherrscht, den Reimarus in Anlehnung an die Stoa »Selbstliebe« nennt.⁶⁶ Alle besonderen willkürlichen Triebe haben danach ihren Grund in der »Selbstliebe« oder – wie es in der Übersetzung Ciceros heißt – dem Streben nach »Selbsterhaltung«⁶⁷, insofern sie ein Tier dazu veranlassen, »daß ein jedes sein und seines Geschlechtes Erhaltung und Wohlfahrt zu befördern bemühet ist«⁶⁸. Das Streben nach Selbsterhaltung schließt nach Reimarus dabei auch die Prozesse der Fortpflanzung ein, weil es in der Natur eines jeden Tieres liege, die Fortpflanzung und Brutfürsorge mit Lust zu betreiben.⁶⁹

Die sich in der Mitte des 18. Jahrhunderts konsolidierende Theorie der Selbsterhaltung in Bezug auf individuelle Organismen kann als eine Transformation der bis in die erste Hälfte des Jahrhunderts einflussreichen physikotheologischen Vorstellung von einer Harmonie und Ordnung der Welt insgesamt interpretiert werden: Die Erfahrung von Ungleichgewichten und Umbrüchen innerhalb der großen Systeme der organischen Natur lassen Raum für die Konzepte der Ordnung und Selbsterhaltung allein in Bezug auf die kleinen Systeme der Organismen. Dem Schwinden eines allgemeinen Ordnungsschemas für die natürliche Welt als Ganzer korrespondiert somit der Aufbau besonderer Ordnungsformen für einzelne Teile der Natur, der Organismen.

Allerdings sind es nicht immer exklusiv die Lebewesen, von denen behauptet wird, sie erhielten sich. So zählt C. von Linné 1749 die Steine zwar nicht zu den Lebewesen, er diskutiert sie aber doch unter der Überschrift der Erhaltung, weil sie durch ihre Härte einer Verwitterung und Fäulnis widerstehen.⁷⁰ Ebenso geht der französische Aufklärer P.-H.T. d'Holbach in seinem streng materialistischen und atheistischen Hauptwerk »Système de la nature« (1770) von einer Kontinuität des mechanischen Trägheitsprinzips zum Prinzip der organischen Selbsterhaltung aus: Es sei das gemeinschaftliche Ziel aller Dinge, sich selbst zu erhalten.⁷¹ D'Holbach entwickelt das Selbsterhaltungsprinzip darüber hinaus weiter zu einem Prinzip der Ethik, mit dem Argument, die aufgeklärte Selbstliebe wisse von der eigenen Abhängigkeit von den anderen, so dass die konsequente Selbsterhaltung in einen Altruismus münde.⁷² Einen umfassenden Begriff der Selbsterhaltung hat auch J.G. Herder, insofern es bei ihm 1791 heißt: »Selbsterhaltung ist das erste, wozu ein Wesen da ist: vom Staubkorn bis zur Son-

ne strebt jedes Ding, was es ist, zu bleiben.«⁷³ Trotz dieses umfassenden Begriffs stammen die von Herder diskutierten Beispiele aber meist aus dem Bereich des Organischen. Und auch explizit für diesen Bereich nimmt Herder eine fundierende Rolle des Prinzips an: »Alle Triebe eines lebendigen Wesens lassen sich auf die Erhaltung sein selbst und auf eine Theilnehmung oder Mittheilung an andre zurückführen.«⁷⁴

Obwohl also ›Selbsterhaltung‹ auch im 18. Jahrhundert nicht immer als ein auf den Bereich des Lebendigen beschränktes Erklärungsprinzip verstanden wird, läuft die Entwicklung doch darauf hinaus, ein spezifisch organisches Prinzip der Selbsterhaltung zu formulieren.

Kant und der Deutsche Idealismus

Bei I. Kant und im Deutschen Idealismus wird die Vorstellung des Lebens als des Sich-Selbst-Erhaltenden zu einer zentralen und oft wiederholten Bestimmung. Kant diskutiert die Selbsterhaltung meist im Zusammenhang mit seinen Vorstellungen von Organisation und Selbstorganisation und führt sie nicht als ein eigenes Prinzip ein. In Kants Schrift zur Grundlegung der Biologie, der ›Kritik der teleologischen Urteilkraft‹, ist nur an wenigen Stellen von Erhaltung oder Selbsterhaltung die Rede. Erstmals taucht der Begriff im Zusammenhang mit der Selbsthervorbringung eines Organismus auf. Kant stellt dar, dass in der Selbstherstellung eines Organismus, z.B. eines Baums, eine dreifache Zeugung vorliegt: als Gattung, als Individuum und im Verhältnis der Teile zueinander. Zu letzterer führt er aus: »Drittens erzeugt ein Theil dieses Geschöpfes auch sich selbst so: daß die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselseitig abhängt.«⁷⁵ Es ist hier also nicht der Beitrag eines Teils zur Erhaltung des Ganzen, den Kant im Auge hat, sondern der Beitrag zu seiner eigenen Erhaltung aufgrund seiner kausalen Wirkung auf die anderen Teile, von denen er selbst wiederum abhängt. Thematisiert wird hier die Erhaltung der Teile durch ihr wechselseitiges Verhältnis zueinander, es geht also nicht um die Stabilisierung des Organismus gegenüber Störungen aus der Umwelt. Von dem Ganzen, das durch das Zusammenwirken der Teile gebildet wird, sagt Kant, dass es von den Teilen erzeugt, d.h. hervorgebracht wird, aber nicht, dass es durch sie erhalten, d.h. stabilisiert wird. Die gegenseitige Bedingung der Teile, die durch diese Gegenseitigkeit ein Ganzes hervorbringt (↑Organisation), ist damit unterschieden von der Erhaltung dieses organisierten Ganzen gegenüber seiner Umwelt (↑Regulation).

Auch in späteren Passagen der ›Kritik der teleologischen Urteilkraft‹ diskutiert Kant die Erhaltung der

Teile und des ganzen Organismus meist im Kontext seiner Hervorbringung, und nicht etwa seiner Stabilisierung. Neben dem dominanten Bezug auf Individuen verwendet Kant den Begriff auch in Bezug auf die Art oder Gattung (in der Rede von der ›Selbsterhaltung der Art‹; ↑Arterhaltung).⁷⁶ In späteren Schriften Kants erscheint das Konzept an exponierter Stelle im Sinne eines oberen Ordnungsbegriffs zur Kennzeichnung der Orientierung des Verhaltens von Tieren und Menschen. So heißt es 1793/94 in der Schrift über die ›Religion‹: »Die Anlage für die Thierheit im Menschen [...] ist dreifach: erstlich zur Erhaltung seiner selbst; zweitens zur Fortpflanzung seiner Art, durch den Trieb zum Geschlecht und zur Erhaltung dessen, was durch Vermischung mit demselben erzeugt wird; drittens zur Gemeinschaft mit andern Menschen, d.i. der Trieb zur Gesellschaft«⁷⁷; und 1797/98 in der ›Metaphysik der Sitten‹: »Die, wenn gleich nicht vornehmste, doch erste Pflicht des Menschen gegen sich selbst in der Qualität seiner Thierheit ist die Selbsterhaltung in seiner animalischen Natur«⁷⁸. Auch in kleineren Schriften erscheint der Begriff als zentrales Bestimmungsmoment von Organismen. So heißt es in der Anlage zu einem Brief an S.T. Sömmerring, die später als Anhang an dessen Werk ›Über das Organ der Seele‹ (1796) publiziert wird: Organisierte Materie sei zu denken als eine »Maschine, mithin als starre, dem Verrücken ihrer Theile (mithin auch der Aenderung ihrer inneren Configuration) mit einer gewissen Kraft widerstehende Materie«.⁷⁹

Eine aufschlussreiche Trennung und Gegenüberstellung der Konzepte der ›Organisation‹ und ›Erhaltung‹ findet sich an anderer Stelle, nämlich in Kants Thematisierung des Verhältnisses der ›Menschenrasen‹ () zu ihrer Umwelt. Er bezeichnet dieses Verhältnis zwischen Organismus und Umwelt als eine ↑Anpassung und sieht es nicht als Folge der inneren zweckmäßigen Organisation, sondern als Eigenschaft des Außenbezugs des Organismus an: Dass »Länder« und »Keime« in zweckmäßiger Weise »zusammenreffen« (dass also z.B. die Menschen in Gegenden mit hoher Sonneneinstrahlung durch ihre schwarze Hautfarbe vor Schäden geschützt sind), sei eine Folge davon, dass »dieselbe Natur, die die Organisation der Thiere so durchgängig zweckmäßig innerlich eingerichtet hatte, [die Tiere] auch für ihre Erhaltung eben so sorgfältig ausgerüstet habe«.⁸⁰ Zumindest ansatzweise sind hier ›Organisation‹ als ein auf die internen Relationen bezogenes Konzept und ›Erhaltung‹ als ein auf die Umweltrelation bezogenes Prinzip getrennt.

Bei J.G. Fichte wird die Selbsterhaltung zu einem Trieb; er spricht vom »Naturtrieb der Selbsterhaltung«⁸¹ und des »persönlichen Wohlseyns«. Auch

G.W.F. Hegel stellt den Aspekt der Selbsterhaltung in den Mittelpunkt seiner Gedanken zum Organischen. Er betont dabei besonders die Selbstreferenz in der Selbsterhaltung von Organismen: »Das Organische zeigt sich als ein sich selbst *Erhaltendes* und in sich *Zurückkehrendes* und *Zurückgekehrtes*«. ⁸² Im Organischen sind die Prozesse nach Hegel so organisiert, dass sie in sich selbst zurücklaufen: »Das Organische bringt nicht etwas hervor, sondern *erhält sich nur*, oder das, was hervorgebracht wird, ist ebenso schon vorhanden, als es hervorgebracht wird.« ⁸³ Diese Hervorbringung durch sich selbst wendet Hegel auf die ontogenetische Entwicklung und auf die reproduktive Vermehrung an, d.h. sowohl in seiner Entwicklung als Individuum als auch in seiner Fortpflanzung erhält sich der Organismus, »als Individuum durch die Hervorbringung der einzelnen Teile seiner selbst oder als Gattung durch die Hervorbringung von Individuen«. ⁸⁴

19. Jh.: *allgemeines Naturprinzip*

Parallel zu der Entwicklung, die Selbsterhaltung als ein spezifisch organisches Phänomen zu behandeln, wird unter dem Begriff auch im 19. Jahrhundert weiterhin ein allgemeines Naturprinzip verstanden. Zu der Lebensdefinition A.C. Meyers, die das Leben als Selbsterhaltung bestimmt (vgl. Tab. 246), bemerkt C.G. Carus 1818 kritisch, »daß die Erhaltung seiner selbst nach in ihm liegenden Gesetzen dem Stein, dem Metall, eben so zukomme als dem lebenden Körper«. ⁸⁵ Der Begriff ist für Carus darüber hinaus auch auf eine Maschine anwendbar, »denn es ist sehr wohl zu denken, daß eine Maschine so eingerichtet werde, daß sie auf gewisse Zeit sich selbst erhalte, daß sie innere und äußere Verwandlungen hervorbringe, und zwar nach bestimmten Gesetzen mittelst innerer Werkzeuge und deren Kräfte«. ⁸⁶ Der Unterschied zwischen Lebewesen und Maschine besteht für Carus darin, dass letztere ein Zusammengesetztes, aus einzelnen Teilen Verbundenes darstellt, das Lebewesen dagegen ein »in sich beschlossenes Ganzes« sei, das sich als Einheit selbst gebildet und entfaltet habe. ⁸⁷

Mitte des Jahrhunderts sieht auch A. Schopenhauer die Selbsterhaltung als ein Prinzip der Mechanik, wenn er es als Ausdruck der Selbsterhaltung interpretiert, das aufeinanderstoßende Körper sich nicht durchdringen, sondern ihre Kohäsion und ihren Bestand wahren. ⁸⁸ Daneben hält Schopenhauer die Leistung der Selbsterhaltung auch für etwas, das besonders den Lebewesen zukommt, wenn er sie in dieser Beziehung als ein »Ursprüngliches« und »Unbedingtes« bezeichnet. ⁸⁹

G.T. Fechner vertritt Mitte des 19. Jahrhunderts ein die ganze Natur einschließendes Selbsterhaltungsprinzip. ⁹⁰ Als Ausdruck einer Selbsterhaltung sieht er z.B. die Konstanz einiger Größen im Sonnensystem, wie die Umlaufzeit der Planeten um die Sonne oder die Neigung ihrer Rotationsachse gegenüber ihrer Umlaufbahn. Allein die langfristige Konstanz von Größen, und nicht unbedingt ihre dynamische Erhaltung aufgrund besonderer Regulationsmechanismen, bildet damit die Grundlage für die Identifikation von Phänomenen der Selbsterhaltung.

Auch Biologen beurteilen das Phänomen der Selbsterhaltung in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts meist nicht als ein Spezifikum biologischer Gegenstände. E. Haeckel bemerkt 1866, die Selbsterhaltung sei »allen Naturkörpern gemeinsam«, »eine allgemeine Function der Naturkörper«. ⁹¹ Daneben bezeichnet Haeckel sie aber auch als »die allgemeine organische Fundamental-Function«. ⁹²

In dieser Rolle als grundlegende Funktion zur Ordnung der Aktivitäten der Lebewesen wird der Begriff der Selbsterhaltung auch im 19. Jahrhundert vielfach verwendet. So betrachtet I. Geoffroy Saint-Hilaire die Selbsterhaltung 1859 als das allgemeine Merkmal des Lebens, das die anderen organischen Phänomene zu einer Einheit zusammenführt: »la conservation de l'être organisé au milieu de circonstances extérieures qui tendraient à la détruire«. ⁹³ In ähnlicher Weise ordnet G.H. Schneider in seiner Übersicht über das Verhalten der Tiere von 1880 die Selbsterhaltung neben die Arterhaltung und erklärt diese zu den beiden obersten Funktionsbegriffen der Biologie (↑ Verhalten: Tab. 298). ⁹⁴ Mit dem Ziel, den Begriff der Selbsterhaltung in seiner biologischen Anwendung zu präzisieren, schlägt der Entwicklungsbiologe W. Roux 1881 eine enge Verbindung zwischen den Konzepten der Selbsterhaltung und Selbstregulation vor. Für Roux bildet die Selbstregulation den zentralen Mechanismus der Selbsterhaltung: »Die Selbstregulation ist die Vorbedingung, ist das Wesen der Selbsterhaltung. Mit den Grenzen der Selbstregulation hat auch die Selbsterhaltung ihre Grenzen«. ⁹⁵

Selbsterhaltung und Evolution

Eine Veränderung erfährt das Konzept der Erhaltung in der Evolutionstheorie C. Darwins und seiner Nachfolger. Bei Darwin bezieht sich die Erhaltung nicht mehr wesentlich auf den einzelnen Organismus oder die Art, der er zuzurechnen ist, sondern vor allem auf die *Merkmale*, mit denen der eine Organismus im Unterschied zu anderen versehen ist und die ihm einen relativen reproduktiven Vorteil verschaffen. Der Mechanismus der Erhaltung dieser

veränderbaren Eigenschaften macht die Evolution aus. So definiert Darwin sein Prinzip der Natürlichen Selektion als die Erhaltung vorteilhafter Variationen: »This preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious, I have called Natural Selection, or the Survival of the Fittest«.⁹⁶ In der geschickten Formulierung der *Erhaltung von Variationen* (»preservation of variations«)⁹⁷ kann der Begriff der Erhaltung als eine Dynamik gedacht werden. Die Erhaltung eines Elements ist nur ein transitorisches Stadium in einem insgesamt offenen und unendlichen Prozess der Veränderung. Ein eigenständiges Prinzip der Erhaltung des Organismus wird in dieser Theorie hinfällig. Die (vorübergehende) Erhaltung des Organismus ist vielmehr bloße Folge der Erhaltung der im Vergleich mit seinen Konkurrenten erfolgreichen Merkmale.

Im Anschluss an Darwins Theorie der Evolution gerät die traditionsreiche Vorstellung, dass das entscheidende Prinzip zum Verständnis der Lebewesen die Fähigkeit der Selbsterhaltung ist, zunehmend in den Hintergrund. Statt der Ausrichtung des Lebensprozesses auf einen unveränderlich gedachten ↑Typus wird die zukunfts offene Dynamik der ↑Evolution zu dem entscheidenden Prinzip für das Verständnis des Lebens. Einen Höhepunkt erreicht diese Interpretation des Lebensbegriffs bei den Philosophen zu Beginn des 20. Jahrhunderts, die zur Lebensphilosophie zu rechnen sind, z.B. bei H. Bergson und G. Simmel. So hält Bergson ein Lebewesen für eine bloße Durchgangsstation im Fluss des Lebens, der auf Veränderung gerichtet ist (»l'être vivant est surtout un lieu de passage«).⁹⁸ Bei Simmel heißt es 1918, »die Gegenwart des Lebens besteht darin, daß es die Gegenwart transzendiert«⁹⁹; das »innerste Wesen« des Lebens bestehe darin, »über sich selbst hinauszugehen«¹⁰⁰; vom Leben gelte, dass das »Sich-Steigern und stetige Sich-Verlassen gerade die Art seiner Einheit, seines In-Sich-Bleibens ist«.¹⁰¹

Aus einer konsequent evolutionstheoretischen Perspektive kann die Selbsterhaltung des Organismus kein ultimativer Zweckgesichtspunkt mehr sein. In der Evolutionstheorie ist der einzige Zweck, auf den jeder organische Prozess funktional zu beziehen ist, die Reproduktion der Organismen. Die Selbsterhaltung wird so selbst zu einem Mittel für die Reproduktion. Trotzdem wird auch nach Darwin weiterhin eine enge Verbindung zwischen der Zweckmäßigkeit eines Teils in einem Organismus und seinem Beitrag zur Erhaltung dieses Organismus (oder seiner Art) gesehen. Es wird sogar empfohlen, die Rede von der Zweckmäßigkeit für die Biologie ganz aufzugeben, weil sie stets mit den fachfremden Assoziationen

eines planenden Verstandes kontaminiert sei, und stattdessen von der *Erhaltungsmäßigkeit* zu sprechen (s.u.).

Die starke Betonung der Dynamik des Lebens in den dominierenden lebensphilosophischen Theorien ist für einige Biologen Anlass, dem auf beständige Umgestaltung gerichteten Evolutionsprinzip ein zweites Prinzip an die Seite zu stellen. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts schlägt R. Semon ein solches Prinzip unter der Bezeichnung *Mneme* als »erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens« vor (↑Lernen).¹⁰² Erst das Zusammenspiel zwischen natürlicher Auslese und »konservierendem mnemischen Prinzip« erlaubt es nach Semon, die Zweckmäßigkeit und Anpassung der Lebewesen zu erklären.¹⁰³ Das mnemische Prinzip besteht dabei in der Wirkung der Umwelt (als Reize) auf den Organismus: Die Reize prägen sich dem Organismus ein, sie werden zu seinen »Engrammen«, die je nach Ursprung der Einschreibungen ererbt oder individuell erworben sind und insgesamt den »Engrammschatz« eines Organismus bilden.¹⁰⁴ Die Engramme, die sich Semon in Bestandteilen der Zellen, den »mnemischen Protomeren«¹⁰⁵, materiell verkörpert vorstellt, garantieren die Anpassung des Organismus an seine Umwelt, denn sie sind als Abbildung der Umwelt im Organismus gebildet worden. Die Erhaltung des Organismus ist hier also aufs Engste mit der Beziehung des Organismus auf die Umwelt verbunden. Der Organismus erhält sich, insofern seine Struktur, die als Einwirkung der Umwelt entstanden ist, seiner Umwelt korrespondiert: »die Fähigkeit der organischen Substanz, von jeder Erregung nicht nur synchron, sondern auch engraphisch beeinflusst zu werden, wirkt als *Erhalterin dieser Umgestaltung* in der Flucht der Erscheinungen«.¹⁰⁶ Diese Form der Erhaltung ist das genaue Gegenteil einer Autonomievorstellung von Erhaltung, wie sie später vor allem in den autopoietischen Theorien des Lebens vertreten wird (↑Selbstorganisation). Während es bei Semon die genaue Entsprechung zur Umwelt ist, die die Erhaltung des Organismus ermöglicht, beruht die Erhaltung in den späteren Theorien gerade auf der Emanzipation von den Veränderungen der Umwelt.

Kritik des Selbsterhaltungsprinzips

In weltanschaulichen Entwürfen, die den Begriff des ↑Lebens als oberstes Prinzip verstehen, das nicht einem anderen Begriff untergeordnet werden kann, – wie dies im Rahmen der Lebensphilosophie am Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt wird – kann es zu einer Ablehnung der Selbsterhaltung als universalem Bezugspunkt organischer Prozesse kommen. Ein

solcher Standpunkt findet sich – in geisteswissenschaftlicher Perspektive – 1883 bei W. Dilthey: »Der tote und starre Begriff der Selbsterhaltung drückt den Lebensdrang nicht zureichend aus.«¹⁰⁷ Die Selbsterhaltung als universale Deutungsreferenz des Lebens hält Dilthey für eine einschränkende Bestimmung, die der Autonomie des Lebens nicht gerecht wird.

In diesem Sinne äußert sich in den 1880er Jahren auch – jetzt explizit in Bezug auf die Biologie – F. Nietzsche: »Die Physiologen sollten sich besinnen, den Selbsterhaltungstrieb als kardinalen Trieb eines organischen Wesens anzusetzen. Vor Allem will etwas Lebendiges seine Kraft auslassen – Leben selbst ist Wille zur Macht –: die Selbsterhaltung ist nur eine der indirekten und häufigsten Folgen davon. – Kurz, hier wie überall, Vorsicht vor überflüssigen teleologischen Prinzipien! – wie ein solches der Selbsterhaltungstrieb ist.«¹⁰⁸ Die Selbsterhaltung ist für Nietzsche nur »eine der Folgen der Selbsterweiterung«¹⁰⁹; »an allem Lebendigen ist am deutlichsten zu zeigen, daß es alles thut, um nicht sich zu erhalten, sondern um mehr zu werden«¹¹⁰. Das, was sich erhält, ist nach Nietzsche nicht das Individuum, sondern allein die Dynamik: Es wolle »vermöge eines organischen Wesens, sich nicht ein Wesen, sondern der Kampf selbst erhalten«.¹¹¹

Für Nietzsche ist das, was er Leben nennt, darauf angelegt, sich zu entfalten, sich fortzuentwickeln, und nicht nur, sich in der Selbsterhaltung auf sich selbst zu beziehen (↑Evolution). Was das Leben auszeichnet, sei seine Aktivität, seine Gerichtetheit von sich fort auf anderes, die Tendenz zur Expansion. Weil Nietzsche diesen Begriff des Lebens durchaus biologisch meint und Empfehlungen an die Physiologen ausspricht, ließe sich – auf physiologischer Grundlage – kritisch zurückfragen, wie denn dieses Leben, das sich spontan und aktiv auf anderes bezieht, in sich strukturiert ist und was seine Identität und Einheit ausmacht. Bei Nietzsche läuft am Ende alles auf Herrschaftsverhältnisse und einen zentralen »Willen zur Macht« hinaus, den er auch im Verhältnis der Teile im Organismus ausmacht, indem er dieses Verhältnis – im Anschluss an den Entwicklungsbiologen W. Roux¹¹² (↑Konkurrenz) – als einen »Kampf der Theile« interpretiert: »ein Siegen, Vorherrschen einzelner Theile, [...] ein Verkümmern, Organwerden anderer Theile.«¹¹³ Diese hierarchische, auf Machtbegriffen gegründete Vorstellung eines Lebewesens ist das genaue Gegenteil des organisationstheoretischen Bildes, das seit Ende des 18. Jahrhunderts die Theorie der Biologie dominiert und auf dessen Grundlage die Selbsterhaltung als Ausdruck der spezifischen Interaktion der organischen Teile beschrieben werden

kann (im Rahmen von Modellen der Kompensation, Steuerung oder Regulation).

Formen der Selbsterhaltung

Seit der Antike wird der Begriff der Selbsterhaltung so weit gefasst, dass sowohl anorganische als auch organische Phänomene darunter fallen. Erst seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden die unterschiedlichen Mechanismen, die den verschiedenen Formen der Selbsterhaltung zugrundeliegen, schärfer gegeneinander abzugrenzen versucht. Einen solchen Versuch unternimmt der Chemiker W. Ostwald in seinen ›Vorlesungen über Naturphilosophie‹ von 1902. Ostwald ist der Ansicht, in der Fähigkeit zur Selbsterhaltung im engeren Sinne liege »die wesentlichste Eigenschaft der Lebewesen« (vgl. Tab. 246).¹¹⁴ Die Einstellung eines stabilen Gleichgewichtes in anorganischen Systemen bezeichnet Ostwald demgegenüber als eine »rudimentäre Form des Selbstschutzes«; sie sei dadurch von der organischen Regulation unterschieden, dass sie ein passives Verhalten sei, während die organische Selbsterhaltung aktiv von einem Organismus betrieben werde.

Die organische Selbsterhaltung setzt also ein dynamisches, in Teile gegliedertes System voraus, dem eine eigene Aktivität zugeschrieben werden kann (↑Selbstorganisation). Die Selbsterhaltung wird in diesem Fall durch die Dynamik und Variabilität des Organismus bewirkt. Demgegenüber kann die Selbsterhaltung anorganischer Körper in ihrer relativen Festigkeit und Starrheit bestehen. In diesem Fall beharrt der Gegenstand angesichts äußerer Störung in seinem Zustand. In der organischen Selbsterhaltung werden störende Veränderungen der Umwelt dagegen durch eigene Veränderungen so beantwortet, dass die essenziellen Größen des Gegenstandes konstant bleiben. Als ein Beispiel für die statische Selbsterhaltung dienen seit langem Steine, die durch ihre relative physische Härte und chemische Inertheit äußeren Kräften einen Widerstand entgegensetzen.

Auch auf soziale Systeme wird die Unterscheidung der zwei Formen der Selbsterhaltung übertragen. Im Hinblick auf die Verfahren zur Selbsterhaltung einer sozialen Gruppe differenziert G. Simmel 1908 zwischen einer Erhaltung durch »Stabilität« und durch »Labilität«.¹¹⁵ Bei dem ersten Typ erfolge die Erhaltung »durch Festigkeit und Starrheit« einer Gruppe, beim zweiten »durch möglichste Variabilität ihrer Form, indem sie den Wechsel der äußeren Bedingungen durch einen solchen ihrer selbst beantwortet und sich im Fluß erhält, so daß sie sich jeder Forderung der Umstände anschmiegen kann«.¹¹⁶ Gruppen, die durch Gleichartigkeit ihrer Mitglieder ausgezeichnet

sind, tendieren nach Simmel eher zum ersten Typ der konservierenden (statischen) Stabilisierung. Die elastische (dynamische) Stabilisierung sei dagegen eher in solchen Gruppen anzutreffen, die in sich eine starke Differenzierung aufweisen.¹¹⁷

Die spezifische Art der organischen Selbsterhaltung kommt dadurch zum Ausdruck, dass sie nicht im Beharren einer Stoffmenge besteht, sondern in der Konstanz eines Prozessmusters (↑Organismus). N. Hartmann bezeichnet diese Form der Erhaltung 1950 als die Konsistenz eines Prozesses: »Hier subsistiert nichts mehr, es gibt keinen Lebensstoff und keine Lebensenergie [...]. Die tragenden Elemente, dem Stoff, wie der Energie nach, wechseln ständig. Was sich erhält, ist das getragene Ganze, das Sekundäre, Abhängige, das hochkomplexe Gefüge, das ›Leben‹.«¹¹⁸ Als das besonders »Merkwürdige« erscheint Hartmann dabei, »daß gerade das bedingteste, abhängigste, physisch schwächste und verletzlichste Gebilde, das organische, sich vermöge jener Selbstbehauptung als das stärkste und widerstandsfähigste erweist.«¹¹⁹

Selbsterhaltung in Psychologie und Behaviorismus

Im frühen 20. Jahrhundert wird das Prinzip der Selbsterhaltung zur Fundierung psychologischer und soziologischer Theorien verschiedentlich angewandt. So spielt für Freuds Theorie der psychischen Dynamik die Unterscheidung von zwei auf die Erhaltung eines Systems gerichteten Trieben eine zentrale Rolle: die »Ich- oder Selbsterhaltungstrieb« auf der einen Seite und die »Sexualtriebe« auf der anderen Seite.¹²⁰ Beide Triebe stimmen nach Freud darin überein, dass es sich um konservierende Triebe handelt, die im Sinne der Erhaltung eines Zustandes wirken: Die Ichtriebe sorgen für die Erhaltung der Integrität des Individuums, während die Sexualtriebe »das Leben selbst für längere Zeiten erhalten«¹²¹, d.h. für die »Erhaltung der Art«¹²² sorgen (↑Arterhaltung). 1920 setzt Freud an Stelle seiner älteren Differenzierung zwischen Ich- und Sexualtrieben die Unterscheidung von Todes- und Lebenstrieben (die »Scheidung zwischen Ichtrieben = Todestrieben und Sexualtrieben = Lebenstrieben«).¹²³ An seiner Grundüberzeugung, der zufolge ein Trieb allgemein durch seinen »konservativen Charakter« ausgezeichnet ist, ändert dies aber nichts. Weil das Leben aus der toten Materie entstanden ist, teilt auch der Todestrieb diesen Charakter (↑Tod). Er ist nur der radikalste Ausdruck einer Regressionstendenz alles Lebendigen: dem Streben nach einem entwicklungs-geschichtlich älteren Zustand.¹²⁴

Auch im Rahmen der Entwicklung des Behaviorismus, der sich um objektive Kriterien für die Be-

schreibung von Verhalten bemüht, erlebt das Konzept der Selbsterhaltung zu Beginn des 20. Jahrhunderts eine Renaissance. E.A. Singer versteht die Selbsterhaltung als ein neues wissenschaftliches Prinzip, durch das eine Gruppe von Phänomenen einheitlich charakterisiert werden könne. Er kündigt dies 1914 in feierlichen Worten an: »A new thing has indeed appeared, a new thing that is not to be defined or studied by the methods of mechanics: this new thing is a *group*; a group which is in the nature of a *pulse*; a pulse whose behavior may be defined in terms of *purpose*; a purpose which we recognize to be that of *self-preservation* requiring adjustment and adaptation to the various mechanical situations through which in the course of its history the pulse freely passes. This new thing is *life*«. ¹²⁵ Die Fähigkeit zur Selbsterhaltung wird von Singer den Lebewesen vorbehalten; sie wird zum definierenden Zweckaspekt der Lebewesen. Daneben nimmt er zwar noch weitere, nicht auf Selbsterhaltung abzielende teleologische Orientierungen von Organismen an (v.a. die Arterhaltung), essenziell für den Gegenstand sei aber allein die Ausrichtung auf Selbsterhaltung: »[W]e have taken only one of the purposes revealed in the behavior of living beings as the *defining purpose*«¹²⁶ (vgl. Tab. 246). Die teleologische Ausrichtung der Lebewesen auf ihre Selbsterhaltung rechtfertigt es für Singer, die Lebewesen in einer eigenen Wissenschaft zu behandeln, die er als die *teleologische Wissenschaft der Biologie* den *ateleologischen Wissenschaften* von Geometrie, Physik und Chemie gegenüberstellt.¹²⁷

Kybernetik und Selbsterhaltung

Im Rahmen des kybernetischen Fundierungsversuchs der Biologie gewinnt das Prinzip der Selbsterhaltung eine dermaßen dominante Stellung, dass jedes Phänomen nur noch insofern als biologisch gilt, als es auf die Selbsterhaltung des Organismus bezogen ist. Dies ist z.B. bei Sommerhoff der Fall, der die Selbsterhaltung als den letzten Einheitsgesichtspunkt allen organischen Funktionen überordnet. Alle einzelnen organischen Prozesse sind nach Sommerhoff durch die Selbsterhaltung als der im gemeinsamen Brennpunkt stehenden, ultimatsten Funktion vereinigt (»one ultimate focal condition embracing the service of all the main structures and activities of the organism«) (vgl. Tab. 246).¹²⁸

In eine ähnliche Richtung weisend, spricht H. Jonas 1957 von der »zentralen Stellung der Selbsterhaltung in der neuzeitlichen Lebenslehre« und behauptet, »daß die Angemessenheit des Systembegriffs für das Verständnis des Lebendigen genau so weit wie

die des Erhaltungsbegriffs reicht und die Grenze mit ihm teilt«. ¹²⁹

Selbsterhaltung und Zweckmäßigkeit

Bis in die Gegenwart ist es eine weit verbreitete Auffassung von Biologen und auch Wissenschaftsphilosophen, dass die biologische ↑Zweckmäßigkeit oder ↑Funktion eines Teils mit dem Beitrag dieses Teils zur Erhaltung des Ganzen des Organismus zusammenfällt. Der Gedanke, dass die Zweckmäßigkeit eines Teils etwas mit seinem Beitrag zur Erhaltung des Organismus zu tun hat, entwickelt sich zu einem der einflussreichsten Konzepte der Teleologie im 20. Jahrhundert. ¹³⁰ A.C. Purton spricht für viele, wenn er 1979 bemerkt, Fragen nach Funktionen betreffen den Beitrag, den ein Teil zur Erhaltung des Systems leistet, zu dem er gehört: »[F]unction questions are questions about what exactly the part does which contributes to a maintained state of the thing in question. [...] ›function‹ and ›part‹ go together: things which have functions are parts (sometimes characteristics) of things which have maintained states«. ¹³¹

Organismen sind Systeme aus Teilen, die sich wechselseitig bedingen (↑Organismus; Wechselseitigkeit). Ein Teil leistet also einen Beitrag zum Bestand des Ganzen und besteht selbst auch nur aufgrund seiner Interaktion mit den anderen Teilen. Ein vom Rest des Körpers isolierter Teil verliert nicht nur seine Organfunktion für die anderen Körperteile, sondern auch seine Struktur, die es nur durch die Wirkung der anderen Teile aufrechterhalten kann. Der Erhaltungsbeitrag eines Teils besteht also in seiner Beziehung zu den anderen Teilen des Körpers, mit denen er zusammen ein interdependentes System bildet. Dieser Erhaltungsbeitrag (zum System und damit auch für den eigenen Bestand) kann als die *Funktion* eines Teils bezeichnet werden.

Selbsterhaltung und Fortpflanzung

Es besteht also ein Zusammenhang zwischen der Zuschreibung von Funktionen zu einem Körperteil und seinem Beitrag für die Erhaltung seines Systems. Problematisch ist es allerdings, den Beitrag zur Systemerhaltung als notwendig für die Funktionszuschreibung anzunehmen, also nur solche organischen Leistungen, die einen Beitrag zur Erhaltung des betreffenden Systems leisten, als funktional zu bezeichnen. Ausgeschlossen wäre damit der gesamte Komplex der Fortpflanzung, weil dieser funktional nicht auf die Selbsterhaltung eines individuellen Organismus bezogen ist. Wird nicht der individuelle Organismus als Referenz genommen, sondern das artspezifische Funktionsgefüge, das über die Kette der Generatio-

Individualerhaltung (Regulation)

Erhaltung des Fließgleichgewichts eines individuellen Organismus durch Prozesse der Ernährung und des Schutzes (Homöostase, kybernetische Kontrolle etc.)

(Überindividuelle) Organisationserhaltung (Fortpflanzung)

Erhaltung der Organisation eines Individuums durch seine Vermehrung in neue Individuen mit einer ähnlichen Organisation

Tab. 247. Zwei Formen der organischen Selbsterhaltung.

nen weitergegeben wird, dann könnte auch die Fortpflanzung als eine Form der Selbsterhaltung verstanden werden (↑Fortpflanzung). Gerechtfertigt werden könnte diese Sicht damit, dass auch die Identität eines individuellen Organismus in der Identität eines Funktionsgefüges, und nicht etwa in der bestimmten Menge eines Stoffes oder einer bestimmten Form besteht. Auch das ›Selbst‹, das sich in der Selbsterhaltung eines Individuums erhält, ist also als allein funktional bestehende Einheit von Prozessen zu bestimmen. Allerdings ist das Funktionsgefüge eines Organismus an ein einzelnes System (an einen »Körper«, wenn dieser nicht über die Konstanz von Stoffen oder eine Form definiert wird) gebunden, das über die Folge der Generationen weitergegebene Funktionsgefüge aber auf viele Systeme verteilt. Traditionell üblich ist es daher, die funktionalen Beiträge zur Fortpflanzung nicht zur Selbsterhaltung zu zählen, sondern diese als die Funktionen der ↑Arterhaltung zusammenzufassen, so dass Selbst- und Arterhaltung die beiden höchsten Funktionen organischer Aktivitäten bilden (↑Funktion: Abb. 167 und Tab. 91).

Es gibt aber auch Kritik gegen den Ansatz, die Ausrichtung auf die Systemerhaltung für die in allen Bereichen relevante und ausschlaggebende Erklärung biologischer Phänomene anzunehmen. Mitte des 20. Jahrhunderts wendet sich insbesondere A. Portmann gegen ein solches Verständnis. Leben bestehe in mehr als nur der »Notdurft der Erhaltung«, wie Portmann 1954 bemerkt. ¹³² Er schlägt daher vor, die ↑*Selbstdarstellung* als ein anderes, der Selbsterhaltung nebensubordiniertes Prinzip für die ultimale Erklärung biologischer Phänomene anzunehmen.

Erhaltungsmäßigkeit

Der Meeresbiologe und frühe Ökologe K. Möbius empfiehlt 1878, die Rede von der ↑Zweckmäßigkeit für die Biologie ganz aufzugeben, weil sie stets mit den fachfremden Assoziationen eines planenden

Verstandes kontaminiert sei, und stattdessen von der ›Erhaltungsmäßigkeit‹ zu sprechen. Zweckmäßig im biologischen Sinn sind nach Möbius solche Einrichtungen lebender Wesen, »welche augenscheinlich und nachweisbar zur Erhaltung und Steigerung ihrer individuellen Lebensthätigkeiten dienen, oder welche ihre Fortpflanzung sichern und daher für die Erhaltung ihrer Artform von Nutzen sind.«¹³³ Die Erhaltung des Organismus ist nach Möbius der Bedeutungsaspekt in dem Begriff der Zweckmäßigkeit, der allein wissenschaftlich zu retten ist.¹³⁴

Zehn Jahre nach Möbius' Vorschlag erteilt ihm der Physiologe E. Du Bois-Reymond ein ausdrückliches Lob für die bewusste Wortwahl. Er lobt Möbius' Einführung des neuen Terminus »an Stelle des in der Biologie so viel Verwirrung stiftenden Wortes ›zweckmässig‹ als »Ausdruck einer streng wissenschaftlichen Auffassung des Lebensproblems.«¹³⁵ Auch wenn im Anschluss an Möbius der Begriff der Erhaltungsmäßigkeit eine gewisse Verbreitung findet¹³⁶, kann er sich trotzdem nicht durchsetzen.

Das gleiche Schicksal der Kurzlebigkeit hat das von dem Entwicklungsbiologen W. Roux vielgebrauchte Wort *Dauerfähigkeit* (bei Roux seit 1881)¹³⁷ und sein späterer Fachterminus *Autosustentation* (1914)¹³⁸. In noch nicht fester terminologischer Bedeutung erscheint der Ausdruck ›Dauerfähigkeit‹ bereits seit den 1840er Jahren im forstwirtschaftlichen Kontext (von Pannewitz 1841: »Dauerfähigkeit dieser starken Hölzer«¹³⁹; ders. 1847: »Die Dauerfähigkeit der verschiedenen Nadelholzsaamen ist nicht gleich«¹⁴⁰) und in den 1850er Jahren in dem verbreiteten Lehrbuch der Zoologie von C. Bergmann und R. Leuckart¹⁴¹.

Sicherhaltung

J.E. Hafner schlägt 1996 vor, der organischen Selbsterhaltung das Konzept der reflexiven, aber intransitiven ›Sicherhaltung‹ an die Seite zu stellen.¹⁴² Während die Selbsterhaltung (›conservare‹) auf das Selbst als ein materiales Substrat mit Erlebnissen und Bedürfnissen bezogen sei, bestehe die Sicherhaltung (›perseverare‹) allein in der Referenz auf die »Erhaltungshandlung«, auf die bloße Fortsetzung eines Prozesses (↑Selbstorganisation/Selbst).

Der Ausdruck ›Sicherhaltung‹ wird bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts vereinzelt verwendet, allerdings in gleicher Bedeutung wie ›Selbsterhaltung‹ (Baglioni 1912: »Wir wissen ja, daß die Hauptzwecke jedes lebenden Organismus die Sicherhaltung und die Erhaltung seiner Art sind«¹⁴³).

›Sicherhaltung‹ ist aber ein problematischer, weil mehrdeutiger Ausdruck, insofern er seit Ende des 17.

Jahrhunderts im Sinne von »Sicher-Haltung, Absicherung (einer territorialen Grenze)« gebraucht wird (von Sickhenhausen 1689).¹⁴⁴

Nachweise

- 1 Grimmelshausen, H.J.C. von (1669). Der abenteuerliche Simplicissimus teutsch (Halle 1938): 113 (nach DWB Arch.).
- 2 Pufendorf, S. von (1711). Herrn Samuels Freyherrn von Pufendorff Acht Bücher Vom Natur- und Völcker-Rechte, Bd.1 (übers. u. erläutert. v. J.N. Hertius & J. Barbeyrac): 458 (II, v, §1).
- 3 Halle, J.S. (1757). Die Naturgeschichte der Thiere in systematischer Ordnung: 44.
- 4 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 65; 169.
- 5 Marana, G.P. (1643). [Letter XXIII to the Captain Baf-fa]. In: Bradshaw, W. & Midgley, R. (ed.) (1702). The Eight Volumes of Letters Writ by a Turkish Spy, vol. 2, 170-172: 171.
- 6 Ray, J. (1714). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 121; vgl. auch Parsons, J. (1752). Philosophical Observations on the Analogy Between the Propagation of Animals and that of Vegetables: 216; 232.
- 7 Vgl. Spaemann, R. (1963). Reflexion und Spontaneität. Studien über Fénelon (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 76-96); Blumenberg, H. (1969). Selbsterhaltung und Beharrung. Zur Konstitution der neuzeitlichen Rationalität (in: ebd., 144-207); Henrich, D. (1974). Die Grundstruktur der modernen Philosophie (in: ebd., 97-121); Mulsow, M. (1995). Selbsterhaltung. Hist. Wb. Philos., Bd. 9, 393-406.
- 8 Hippokrates, Regime, I. Buch (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 462-525): 486; vgl. Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. *Physiol. Rev.* 41, 737-770: 741f.; Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 17.
- 9 Hippokrates, Epidemien, Buch 6 (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. V, 260-363): 314 (Abschn. 5, 1).
- 10 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 7; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 206; 58.
- 11 Xenophon, Hieron 7, 3.
- 12 Aristoteles, De an. 416b 9ff.
- 13 a.a.O.: 434b.
- 14 a.a.O.: 416b14; vgl. Miller, M.G. & Miller, A.E. (2010). Aristotle's dynamic conception of the *Psychē* as being-alive. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 55-88: 62; 74f.
- 15 Aristoteles, De somno et vigilia 458a.
- 16 Aristoteles, De respiratione Kap. 11.

- 17 Vgl. Hübner, J. (1999). Die Aristotelische Konzeption der Seele als Aktivität in de Anima II I. Arch. Gesch. Philos. 81, 1-32: 16.
- 18 Vgl. Pichot (1993): 125.
- 19 Diogenes Laertius 7, 85; vgl. Engberg-Pedersen, T. (1990). The Stoic Theory of Oikeosis. Moral Development and Social Interaction in Early Stoic Philosophy.
- 20 Cicero, De finibus bonorum et malorum (London 1967): V, 24.
- 21 Cicero, De natura deorum II, 34; vgl. De finibus bonorum et malorum 5, 42.
- 22 Cicero, De natura deorum (London 1967): 122-130 (II, xlvii-lii).
- 23 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales (Philosophische Schriften, Bd. 4, hg. v. M. Rosenbach, Darmstadt 1984): 808 (121, 17).
- 24 a.a.O.: 810 (121, 20).
- 25 a.a.O.: 812 (121, 21).
- 26 a.a.O.: 815 (121, 24).
- 27 Brandt, R. (2003). Selbstbewußtsein und Selbstsorge – Zur Tradition der οἰκείωσις in der Neuzeit. Arch. Gesch. Philos. 85, 179-197: 180.
- 28 a.a.O.: 181.
- 29 Vgl. Blumenberg, H. (1969). Selbsterhaltung und Beharrung. Zur Konstitution der neuzeitlichen Rationalität (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 144-207): 159.
- 30 Galen, De methodo medendi (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 642.
- 31 a.a.O.: 643; vgl. 644; Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 23.
- 32 Blumenberg (1969): 200.
- 33 Thomas, von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, q. 78, a. 2.
- 34 Vgl. Papadis, D. (1991). Die Seelenlehre bei Alexander von Aphrodisias: 206.
- 35 Thomas von Aquin (1266-73): II, 94, 2, co.
- 36 Thomas von Aquin, Quaestiones disputatae de potentia: 5, 1, ag 13.
- 37 Paracelsus, Große Wundarznei: I, Kap. 2; vgl. Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770: 743.
- 38 Spaemann, R. (1963). Reflexion und Spontaneität. Studien über Fénelon (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 76-96): 80.
- 39 ebd.
- 40 Campanella, T. (1620). De sensu rerum et magia; vgl. Spaemann (1963): 81.
- 41 Hobbes, T. (1651). Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil (ed. M. Oakeshott, Oxford 1946): 84 (I, xiv).
- 42 a.a.O.: 96 (I, xv).
- 43 a.a.O.: 81 (I, xiii) u. passim.
- 44 Vgl. Fuchs, H.-J. (1977). Entfremdung und Narzißmus. Semantische Untersuchungen zur Geschichte der ‚Selbstbezogenheit‘ als Vorgeschichte von französisch ‚amour propre‘: 185ff.
- 45 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Euvres, Bd. VII, 1-561): 88 (VI, 22).
- 46 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité: I, Kap. XII; vgl. Berkeley, G. (1713/34). Three Dialogues between Hylas and Philonous (London 1988, 115-208): 138.
- 47 Spinoza, B. (1677). Ethica, ordine geometrico demonstrata: III, prop. 6.
- 48 a.a.O.: IV, prop. 21.
- 49 a.a.O.: IV, prop. 22.
- 50 Blumenberg, H. (1969). Selbsterhaltung und Beharrung. Zur Konstitution der neuzeitlichen Rationalität (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 144-207): 200.
- 51 a.a.O.: 146.
- 52 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): 72 (Anm. 76).
- 53 a.a.O.: 49.
- 54 Stahl, G.E. (1707). De vera diversitate corporis mixti et vivi (dt. Über den wesentlichen Unterschied zwischen einem gemischten und einem lebenden Körper, in: Ideler, K.W. (Hg.). Georg Ernst Stahl's Theorie der Heilkunst, Bd. 1, Berlin 1831, 47-82): 52.
- 55 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (dt. in: Ideler, K.W. (Hg.). Georg Ernst Stahl's Theorie der Heilkunst, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86.
- 56 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (ed. L. Choulant, 3 Bde., Leipzig 1831-33): I, 229.
- 57 Stahl (1708; dt.): 86.
- 58 Stahl, G.E. (1708). Medicinae dogmatico-systematicae partis theoreticae sectio I. quam constituit physiologia. In: Theoria medica vera: 200 (I, v); vgl. Ceglia, F.P. de (2000). Introduzione alla fisiologia di Georg Ernst Stahl: 33.
- 59 Vgl. Pagel, W. (1958). Paracelsus. An Introduction to Philosophical Medicine in the Era of the Renaissance: 106.
- 60 Lambrecht, M. (1985). Georg Ernst Stahl als Vorläufer des biologischen Regulierungsprinzips. In: Kaiser, W. & Völker, A. (Hg.). Georg Ernst Stahl (1659-1734), 193-195.
- 61 Leibniz, G.W. (1695). Système nouveau de la nature et de la communication des substances, aussi bien que de l'union qu'il y a entre l'âme et le corps (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 191-319): 213.
- 62 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.
- 63 Nachweise für Tab. 246: Chrysipp nach Diogenes Laertius 7, 85; Cicero, De finibus bonorum et malorum (London 1967): V, 24; Seneca, Ad Lucilium epistulae morales (Philosophische Schriften, Bd. 4, hg. v. M. Rosenbach, Darmstadt 1984): 815 (121, 24); Galen, De methodo medendi (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 642; Fernel, J. (1542/51). De naturali parte medicinae. In: Universa medicina: 414 (V, 16); Marana, G.P. (1643). [Letter XXIII to the Captain Baffa]. In: Bradshaw, W. & Midgley, R. (ed.) (1702). The Eight Volumes of Letters Writ by a Tur-

- kish Spy, vol. 2, 170-172: 171; Stahl, G.E. (1708). *Theoria medica vera* (dt. Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86; Mandeville, B. de (1705/14). *The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits*, 2 vols. (Oxford 1924): I, 200; 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; Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. *Deutsch. Arch. Physiol.* 3, 84-104: 104; Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 368; Ostwald, W. (1902). *Vorlesungen über Naturphilosophie*: 314; Roux, W. (Hg.) (1912). *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*: 241; Singer, E.A. (1914). *The pulse of life*. *The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods* 11, 645-655: 653; Spranger, E. (1914/21). *Lebensformen*. *Geisteswissenschaftliche Psychologie und Ethik der Persönlichkeit*: 14; Lillie, R.S. (1915). *What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view?* *The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods* 12, 589-610: 591; Goette, A. (1921). *Die Entwicklungsgeschichte der Tiere*: 358; Jonas, H. (1957). *Bemerkungen zum Systembegriff und seiner Anwendung auf Lebendiges* (in: *Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie*, Frankfurt/M. 1994, 109-125): 121.
- 64 Wolff, C. (1725). *Vernünfftige Gedanken. Von dem Gebrauche der Theile im Menschen, Thieren und Pflantzen*: 5; Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (dt. *Die Oeonomie der Natur*, in: Hoepfner, E.J.T. (Hg.). *Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft*, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 2.
- 65 Wolff, C. (1724/26). *Vernünfftige Gedancken. Von den Absichten der natürlichen Dinge, den Liebhabern der Wahrheit mitgetheilet*; ders. (1725).
- 66 Reimarus, H.S. (1760/62). *Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe*: 60.
- 67 a.a.O.: 65.
- 68 a.a.O.: 60.
- 69 a.a.O.: 68f.
- 70 Linné (1749): 11f.
- 71 d'Holbach, P.-H.T. (1770). *Système de la nature*, 2 Bde. (Hildesheim 1966): 58.
- 72 a.a.O.: 378; vgl. Meyer, A. (1969). *Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie*. *Arch. Begriffsgesch.* 13, 128-199: 165f.
- 73 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, 319.
- 74 a.a.O.: I, 155.
- 75 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 371.
- 76 a.a.O.: 420.
- 77 Kant, I. (1793/94). *Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft* (AA, Bd. VI, 1-202): 26.
- 78 Kant, I. (1797/98). *Metaphysik der Sitten* (AA, Bd. VI, 203-493): 421.
- 79 Kant, I. (1795). [Brief an Samuel Thomas Soemmering vom 10. Aug. 1795] (AA, Bd. XII, 30-35): 33.
- 80 Kant, I. (1788.2). *Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie* (AA, Bd. VII, 157-184): 173.
- 81 Fichte, J.G. (1806). *Die Grundzüge des gegenwärtigen Zeitalters*: 43; der Ausdruck auch bereits in: *Sammlung der besten und neuesten Reisebeschreibungen*, Bd. 22 (Berlin 1782): 5 (Fortsetzung von Forsters Reise um die Welt).
- 82 Hegel, G.W.F. (1807/31). *Phänomenologie des Geistes* (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986): 200f.
- 83 a.a.O.: 198.
- 84 a.a.O.: 204.
- 85 Carus, C.G. (1818). *Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens*. *Deutsches Archiv für die Physiologie* 4, 47-60: 55.
- 86 a.a.O.: 59.
- 87 a.a.O.: 60.
- 88 Schopenhauer, A. (1819-44/58). *Die Welt als Wille und Vorstellung* (Sämtliche Werke, Bd. I-II, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 386.
- 89 a.a.O.: 456.
- 90 Fechner, G.T. (1851). *Zend-Avesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits*, 2 Bde. (Hamburg 1901): II, 42ff.
- 91 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 149.
- 92 a.a.O.: II, 296.
- 93 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, 3 Bde. II, 73.
- 94 Schneider, G.H. (1880). *Der thierische Wille*.
- 95 Roux, W. (1881). *Der Kampf der Theile im Organismus*: 227f.
- 96 Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 63.
- 97 a.a.O.: 85.
- 98 Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice* (Paris 1948): 129.
- 99 Simmel, G. (1918). *Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel* (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 220.
- 100 a.a.O.: 224.
- 101 a.a.O.: 225.
- 102 Semon, R. (1904/08). *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens*.
- 103 a.a.O.: 407.
- 104 a.a.O.: 15.
- 105 a.a.O.: 152.
- 106 a.a.O.: 402f.
- 107 Dilthey, W. (1883). *Einleitung in die Geisteswissenschaften. Versuch einer Grundlegung für das Studium der Gesellschaft und der Geschichte* (Gesammelte Schriften, Bd. 1, Stuttgart 1979): 376.
- 108 Nietzsche, F. (1886). *Jenseits von Gut und Böse* (KSA, Bd. 5, 9-234): 27f.; vgl. ders. (1885-86). *Fragment 2[68]* (KSA, Bd. 12, 92); ders. (1888). *Fragment 14[121]* (KSA, Bd. 13, 301).
- 109 Nietzsche, F. (1885-86). *Fragment 2[68]* (KSA, Bd. 12, 92).

- 110** Nietzsche, F. (1888). Fragment 14[121] (KSA, Bd. 13, 301).
- 111** Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 1[124] (KSA, Bd. 12, 40).
- 112** Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus.
- 113** Nietzsche, F. (1886-87). Fragment 7[25] (KSA, Bd. 12, 304).
- 114** Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 314.
- 115** Simmel, G. (1908). Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung (Gesamtausgabe, Bd. 11, Frankfurt/M. 1992): 645.
- 116** a.a.O.: 644f.
- 117** a.a.O.: 677.
- 118** Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 303.
- 119** a.a.O.: 550; vgl. 304.
- 120** Freud, S. (1915). Triebe und Triebchicksale (Gesammelte Werke, Bd. X, Frankfurt/M. 1999, 209-232): 216f.
- 121** Freud, S. (1920). Jenseits des Lustprinzips (Gesammelte Werke, Bd. XIII, Frankfurt/M. 1999, 1-69): 43.
- 122** Freud (1915): 218.
- 123** Freud (1920): 217.
- 124** Freud, S. (1933). Neue Folge der Vorlesungen zur Einführung in die Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XV, Frankfurt/M. 1999): 114f.; vgl. ders. (1938). Abriss der Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XVII, Frankfurt/M. 1999, 63-138): 71.
- 125** Singer, E.A. (1914). The pulse of life. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 645-655: 650.
- 126** a.a.O.: 653.
- 127** a.a.O.: 647.
- 128** Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 136.
- 129** Jonas, H. (1957). Bemerkungen zum Systembegriff und seiner Anwendung auf Lebendiges (in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 109-125): 121.
- 130** Möbius, K. (1878). Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft: 35; Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 24; Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 2; Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 103; Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1.: 17; Zimmermann, W. (1928). Kritische Bemerkungen zu einigen biologischen Problemen II. Zweckmäßige Eigenschaften und Phylogenie. Biol. Zentralbl. 48, 203-229: 227; Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biologia generalis 5, 379-394: 388; Ungerer, E. (1931). Kennzeichnung und Erklärung des organischen Lebens. Proceedings of the International Congress of Philosophy 7, 57-64: 58f.; Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus. Einführung in die Biologie unter besonderer Berücksichtigung der Erfahrungen am kranken Menschen: 264; Cohen, J. (1950-51). Teleological explanation. Proc. Aristotelian Soc. 51, 255-292: 261; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 624; ders. (1951). Teleologisches Denken: 23; Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (in: The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation, New York 1961, 398-446: 399f.; Brown, R. (1952). Dispositional and teleological statements. Philosoph. Stud. 3, 73-80: 79; Jeuken, M. (1958). Function in biology. Acta Biotheor. 13, 29-46: 41; Klaus, G. (1960). Das Verhältnis von Kausalität und Teleologie in kybernetischer Sicht. Deutsche Z. Philos. 8, 1266-1277: 1273; Baumanns, P. (1965). Das Problem der Organischen Zweckmäßigkeit: 10; Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 54; Simon, M.A. (1971). The Matter of Life. Philosophical Problems of Biology: 82; 183; Simon, J. (1976). Teleologisches Reflektieren und kausales Bestimmen. Z. philos. Forsch. 30, 369-388: 383; Collins, A.W. (1978). Teleological reasoning. J. Philos. 75, 540-550: 544; Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation. In: dies., Aristotle's *De motu animalium*, 59-106: 76; Byerly, H. (1979). Teleology and evolutionary theory: mechanisms and meanings. Nature and System 1, 157-176: 173; Purton, A.C. (1979). Biological functions. Philos. Quart. 29, 10-24: 18; Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 24; Wuketits, F.M. (1982). Das Phänomen der Zweckmäßigkeit im Bereich lebender Systeme. Biologie in unserer Zeit 139-144: 140; Penzlin, H. (1987). Das Teleologie-Problem in der Biologie. Biologische Rundschau 25, 7-26: 12; Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie (Phil. Diss., Univ. Tübingen): 186; für die Soziologie vgl. Radcliffe-Brown, A.R. (1935). On the concept of function in social science. Amer. Anthropol. 394-402: 396; Parsons, T. (1951). The Social System: 21f.
- 131** Purton (1979): 18f.
- 132** Portmann, A. (1956). Biologie und Geist (Freiburg 1963): 140.
- 133** Möbius, K. (1878). Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft: 35.
- 134** Vgl. Leps, G. (1886). Einführung: Karl August Möbius, ein Klassiker des ökologischen Denkens. In: ders., (Hg.). Zum Biözönose-Begriff. Kapitel aus „Die Auster und die Austernwirtschaft“, 8-36: 29.
- 135** Du Bois-Reymond, E. (1888). Antwort an Hrn. Möbius. Sitzungsber. Königl. Preuss. Akad. Wissensch. Berlin 1888, 701-704: 702.
- 136** Vgl. z.B. Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1.: 17; Strassen, O. zur (1915). Die Zweckmässigkeit. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 87-149: 94; Hartmann, M. (1925). Biologie und Philosophie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, II. Naturphilosophie, Stuttgart 1956, 1-26): 9; Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 560.
- 137** Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 214.
- 138** Roux, W. (1914). Die Selbstregulation, ein charakte-

ristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen (= Nova Acta Leopoldina 100): 11.

139 Pannewitz, J. von (1841). Mittel der längeren Dauer des Bauholzes. Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung N.F. 10, 38-39: 38.

140 Pannewitz, J. von (1845/47). Kurze Anleitung zum künstlichen Holzanbau: 89.

141 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852/55). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie: 648.

142 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 302f.

143 Baglioni, S. (1912). Das Problem der Funktionen des Nervensystems: 47.

144 Sickhenausen, G. von (1689). Observationes feudales iuridico-politico-practicae selectee, das ist: Auserlesene Anmerckungen über die Lehen-Gerechtigkeit: 213.

Literatur

Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. *Physiol. Rev.* 41, 737-770.

Rothschuh, K.E. (1972). Historische Wurzeln der Vorstellung einer selbsttätigen informationsgesteuerten biologischen Regelung. *Nova Acta Leop.* 37, 91-106.

Canguilhem, G. (1974). La formation du concept de régulation biologique aux XVIII^e et XIX^e siècle (dt. in: *Wissenschaftsgeschichte und Epistemologie. Gesammelte Aufsätze*, Frankfurt/M. 1979, 89-109).

Ebeling, H. (Hg.) (1976/96). Subjektivität und Selbsterhaltung. *Beiträge zur Diagnose der Moderne.*

Mulsow, M. (1995). Frühneuzeitliche Selbsterhaltung.

Mulsow, M. (1995). Selbsterhaltung. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 9, 393-406.

Selbstorganisation

Formulierungen aus dem Umfeld von ›Selbstorganisation‹ erscheinen Ende des 18. Jahrhunderts an zentraler Stelle zur Charakterisierung von Lebewesen im Unterschied zu lebloser Materie. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wird das Substantiv dann vereinzelt in einem theologisch-metaphysischen Kontext und für spezifische Prozesse in Organismen gebildet. Seit Mitte des 20. Jahrhunderts bezeichnet es eines der zentralen Paradigmen zur Erklärung der Entstehung und Veränderung organischer Strukturen – insbesondere im Rahmen einer thermodynamischen und chemischen Perspektive.

Frühe Wortgeschichte

Während die Verbalform ›sich selbst organisieren‹ bereits im 18. Jahrhundert, so 1790 bei I. Kant, nachzuweisen ist¹ (s.u.), wird das Substantiv ›Selbstorganisation‹ (im biologischen Kontext) erst im 19. Jahrhundert gebildet. Die Bildung erfolgt dabei offenbar mehrfach unabhängig voneinander. Es lassen sich mindestens fünf Ursprünge des Begriffs abgrenzen, die jeweils in einem anderen Zusammenhang stehen: (1) im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts in der Interpretation von Kants Philosophie des Organischen, (2) im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts in einem theologisch-metaphysischen Kontext, (3) seit den 1830er Jahren in spezifischen medizinisch-physiologischen Verwendungen, (4) in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts im Sinne eines allgemeinen naturphilosophischen und naturwissenschaftlichen Prinzips der Entwicklung (›Selbstorganisation der Materie‹) und (5) Mitte des 20. Jahrhunderts in einem allgemeinen thermodynamisch-physikalischen Kontext.

Neben seiner Anwendung auf Naturprozesse wird das Wort seit Ende des 18. Jahrhunderts für soziale Vorgänge gebraucht, zuerst offenbar von T. Jefferson, dem hauptsächlichen Verfasser der amerikanischen Unabhängigkeitserklärung und späteren dritten Präsidenten der Vereinigten Staaten (1799: »their [i.e. certain gentlemen's] self-organization, election of a committee, and publication of their manifests«²). Im frühen 19. Jahrhundert wird das Wort in die juristische und politische Sprache des Deutschen übernommen (Behr 1808: »die landständischen Korporatio-

Selbst (18. Jh.) 291

Selbstproduktion (Jackson 1783) 274

sich selbst organisierendes Wesen (Kant 1790) 277

Selbstveränderung (Tiedemann 1791) 275

Selbstbildung (von Jakob 1795) 274

Subjekt (Schelling 1799) 295

Selbstorganisation (Buhle 1804) 271

Selbstaufbau (Coleridge 1817) 275

Selbstgestaltung (Kastner 1821) 273

Selbsterstellung (Zeller 1838) 274

Auto-Organisation (Borginon 1882) 272

Selbstdifferenzierung (von Hanstein 1882) 274

Autoplastik (Liebmann 1899) 275

Autoergasie (Roux 1907) 275

Selbstabbau (Rommel & Fehrmann 1915) 275

Positionalität (Plessner 1928) 293

Autohylie (Woltereck 1932) 275

dissipative Strukturen (Prigogine & Nicolis 1967) 283

Hyperzyklus (Eigen 1971) 284

Synergetik (Haken & Graham 1971) 290

Autopoiese (Maturana, Varela & Uribe 1974) 288

Autogenese (Csányi & Kampis 1984) 289

nen [haben ...], ganz unabhängig vom Organismus des deutschen Reichs, durch Selbstorganisation der deutschen Territorialstaaten ihr Daseyn erlangt«³; von Wangenheim 1815: »Recht auf Selbstorganisation [Württembergs]«⁴, d.h. »das Recht [der Landesrepräsentation Württembergs], sich ihre innere Einrichtung selbst zu geben, und ihre Diener selbst zu ernennen«⁵; Hillebrand 1823: »Selbstorganisation [des Staates]«⁶.

In Erläuterung von Kants Begriff eines »Naturzwecks« heißt es bei J.G. Buhle 1804, ein Ding als Naturzweck (d.h. ein Organismus) müsse »immer als Naturprodukt gedacht werden, weil es ein Ding ist, das sich selbst organisirt, oder dessen Materie die Anlagen zur Selbstorganisation in sich hat. Bey einem Naturzwecke muß also der Begriff von dem Dinge, als die Ursache desselben vorgestellt werden, und die Causalität, sich selbst zu produciren, muß in dem Dinge selbst liegen«.⁷ Buhle ist es auch, der in der gleichen Schrift den Begriff des *Urtiers* (↑Typus) prägt und sich diesen als Urahn vorstellt, entstanden in einem einmaligen ursprünglichen »Acte« der Organisation: »[Es] entstand eine unendliche Zahl von Thieren aus einem einzigen Urthiere; eine unendliche Zahl von Geschöpfen, die aus dem Urgeschöpfe emanirten. Die organisirte Natur beruht auf einem einzigen Acte«.⁸

Im Englischen verwendet wohl als erster J. Bidlake 1811 den Ausdruck im naturphilosophischen Sinne: Er wendet sich damit gegen die Vorstellung einer Selbstgestaltung der organischen Natur und spricht sich für die Notwendigkeit der Annahme einer gött-

Die Selbstorganisation ist der Prozess der Entstehung oder Komplexitätssteigerung einer Organisation, insofern dieser Prozess nicht durch Einflüsse von außen kontrolliert wird (›Fremdorganisation‹), sondern von der Struktur des Systems selbst oder seiner Vorläufersysteme abhängt.

lichen Schöpfung der Lebewesen aus: »Were matter capable of self-organization [...] there would be great incongruity and contrariety in the several parts of the same animal or vegetable.«⁹ In einem ähnlich allgemeinen, noch nicht technischen Sinn erscheint der Ausdruck im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts auch im Deutschen. F.L. Bührlen bezieht ihn 1819 auf die Fähigkeit zur Selbstgestaltung eines Menschen: »Dir ist verliehen, dein Leben durch Akte der Freyheit, durch Aneignung des dir Harmonischen zu deinem Werke zu machen, und dieses Bewußtseyn der Selbstorganisation soll dir die Freude an zufälligen Gewinnsten, an einem prekären Günstlings-Leben in Fortunens Gnade weit überwiegen.«¹⁰

In terminologischer Verwendung erscheint der Begriff zuerst im medizinischen Kontext in Bezug auf die spontane Bildung von organischen Strukturen. E. Carbutt spricht 1834 einem Bestandteil des Blutes, dem Fibrin, die Fähigkeit zur Selbstorganisation zu (»the effusion of coagulable lymph, that is, fibrine, in the air-cells of the lung, where it exerted its instinctive faculty of self-organisation«).¹¹ Bei J. Miller heißt es 1844, das Fibrin (»Plastic Fibrin«) habe die Fähigkeit, nach Verletzungen Rudimente neuer organischer Strukturen zu formen (»form the rudiments of organic structure«), und er nennt diese Fähigkeit »Selbstorganisation« (»self-organization«).¹² Auch die Entstehung des Blutes selbst wird mit diesem Ausdruck belegt (»the interesting question as to whether the blood of the extravasation retained its vital properties, and had the capacity of self-organisation«¹³; auch »self-organization«¹⁴). Ackermann kommentiert diese Vorstellungen 1878, indem er von der »irrigen Lehre einer Selbstorganisation des Thrombus« spricht.¹⁵

1838 erscheint der Ausdruck in allgemeiner Bedeutung bei J. Rooke, der ihn an das Vorliegen eines planenden mentalen Systems bindet und daher den unbewussten Einheiten der Natur eine Selbstorganisation abspricht (»the earth, which contains no mental system of self-regulation within, and therefore no means of self-organisation«).¹⁶

Ende der 1850er Jahre wird die Entwicklung von Lebewesen im Allgemeinen als »Selbstorganisation« bezeichnet (Anonymus 1859: »In nature, life always needs a definite time for self-organization, – and it is only ephemeral beings which are quickly formed«¹⁷; als Übersetzung zu: »Dans la nature, la vie a toujours besoin d'un temps marqué pour s'organiser«¹⁸). C.R. Bree stellt 1872 fest, die Selbstorganisation sei eine Kraft (»the power of healthy self-organisation«), die mit dem Leben selbst verbunden sei (»one of the attributes of life«), wenn sie auch nicht von physischer

Natur sei (»cannot be of physical nature«).¹⁹ Auch in der Rezeption des Kantianismus und Deutschen Idealismus erscheint der Ausdruck in dieser Zeit (Fischer 1860: »Unmöglich kann die Materie sich selbst organisieren; wenigstens kann der menschliche Verstand, dem die Materie bloß als räumliches Dasein erscheint, eine solche Selbstorganisation [des Lebens] niemals begreifen«²⁰; ders. 1865: »Leben ist Organisation, Selbstorganisation«²¹; ders. 1872: »die Selbstorganisation der Materie«²²).

Seit den 1850er Jahren erfolgt ein verstärkter Gebrauch des Ausdrucks außerhalb des engeren biologischen Kontexts. Er wird zum einen in Politik und Soziologie verwendet: I.H. Fichte erwägt 1851 den Fall, »wenn der Schule und Kirche die völlige Autonomie und Selbstorganisation innerhalb des Staates gegönnt ist«²³, und E. Kapp spricht 1877 von der »Selbstorganisation durch Organisation der Arbeitsleistung aller Staatsangehörigen«²⁴. Außerdem wird er als psychologischer Begriff eingesetzt, etwa 1855 bei C.H. Schultz-Schultzenstein: »Ueber [...] Stufen seiner Selbstentwicklung und Selbstorganisation muss der Mensch zum Bewusstsein kommen, die wahre Natur seiner Bildungsstufe erkennen lernen«²⁵, oder 1876 bei I.H. Fichte: »Selbstorganisation des realen Ich in und mittels seines Leibes«²⁶.

Am Ende des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck in sehr verschiedenen Bereichen, sowohl in Bezug auf die Biologie (Shaw 1898: »self-organization of life«²⁷) als auch zur Beschreibung sozialer Prozesse (Anonymus 1892: »the absence of great industrial centres has hindered its [viz. the working class in Holland] self-organization«²⁸).

Im 20. Jahrhundert wird das Wort gelegentlich in der ersten Jahrhunderthälfte verwendet (Eisler 1908: »Die Seele baut sich ihren Leib selbst, nicht durch mystische Formung des Körpers, sondern durch Selbstorganisation«²⁹; von Arx 1922: »Selbstorganisation des pflanzlichen und tierischen Individuums«³⁰; Kroner 1924: »Der Bildungsprozeß, in dem sich die Natur befindet, ist zugleich ein Prozeß des Lebens, der Selbstorganisation«³¹; Conrad-Martius 1934: »Selbstorganisation«³²). Erst seit Beginn der 1960er Jahre – mit Vorläufern seit den späten 40er Jahren (in der Form »self-organizing system«³³) – wird es aber zu einem zentralen Begriff der theoretischen Biologie (s.u.)³⁴

Alternative Bezeichnungen

Eine Übersetzung ins Französische, die auch wieder ins Deutsche zurückübertragen wird und v.a. im soziologischen Kontext auftritt, ist der Ausdruck **Auto-Organisation**. Der Ausdruck erscheint offenbar zu-

erst in der Übersetzung einer medizinischen Arbeit J. Listers von 1881, in der er die Selbstorganisation von Blutbestandteilen beschreibt (»it was the lymph substance that had the power of self-organisation, as distinguished from any influence that surrounding tissues might exert upon it«³⁵; franz. Borginon 1882: »la substance de la lympe avait un pouvoir d'auto-organisation«³⁶). Auch im Englischen erscheint die Formulierung vereinzelt zu Beginn des 20. Jahrhunderts (Hermann 1917: »auto-organization of its [i.e. the human brain's] nerve centers«).³⁷ Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck aber im Englischen und Französischen in Bezug auf biologische Prozesse nur wenig verwendet (Dalcq 1935: »Que sont les potentialités d'auto-organisation des territoires de la jeune gastrula?«³⁸); häufiger ist er dagegen im soziologischen Kontext³⁹. Die Verbalform ist auch hier älter als die substantivische Form: Sie wird bereits Mitte des 19. Jahrhunderts von L. Pasteur verwendet (1864: »s'auto-organiser«⁴⁰; »La matière peut-elle s'organiser d'elle-même?«⁴¹).

In ähnlicher Bedeutung wie »Selbstorganisation« wird im Deutschen das Wort **Selbstgestaltung** verwendet. Der Ausdruck wird seit Beginn des 19. Jahrhunderts auf die besondere Lebensweise des Menschen bezogen⁴², bevor er allmählich zu einem naturphilosophischen Terminus wird. In den ersten beiden Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts steht der Begriff für den Prozess der Gestaltbildung sowohl im organischen als auch im anorganischen Bereich (Steck 1805: »Das Werden [des Kosmos] ist [...] ein innerliches, eine ewige Selbstgestaltung der Materie«⁴³; Scholz 1816: »Krystall wird auch als eine durch Selbstgestaltung zu einem von ebenen Flächen begrenzten Körperganzen übergegangene Materie definiert«⁴⁴). Eine Einengung der Bedeutung auf den organischen Bereich erfolgt danach: K.W.G. Kastner spricht 1821 allgemein von dem »Unterschiede zwischen organischer Bildung (Selbstgestaltung) und anorganischer Gestaltung oder Verkörperung«⁴⁵, und er bestimmt knapp: »Organisation d.i. Selbstgestaltung lebender Wesen«⁴⁶. Daneben wird das Wort aber weiterhin auch in der weiten Bedeutung gebraucht. K. Rosenkranz differenziert 1850 zwischen drei Formen der »Selbstgestaltung des organischen Individuums« und ist der Ansicht, diese unterscheiden sich »1) nach dem abstracten Grundriß des Ganzen; 2) nach den besonderen Maaßverhältnissen der Gestalt; 3) nach der Art und Weise, wie das Leben sich in der Gestalt zur Erscheinung bringt«.⁴⁷ Für ein »organisches Individuum« hält Rosenkranz aber nicht nur die Pflanzen und Tiere, sondern auch Mineralien, diese seien ein »geologischer Organismus«⁴⁸ (vgl. auch Schaller

Autogonie

»Selbstzeugung«, d.h. Bildung von einfachen »Organismen« (»Moneren«) »unmittelbar aus dem Zusammentritt von Stoffen der anorganischen Natur« (Haeckel 1866, I, 179).

Autoplastik

»Der Organismus [...] ist eine solche Maschine, die ihre eigenen Theile, die charakteristisch geformten Organe, durch eigene Triebkraft selber hervorbringt; er ist causa sui« (Liebmann 1899, 240).

Autotelie

»Der Organismus ist durch seine Entwicklung, sein Wachstum, seine selbsterzeugte Structur, durch die von ihm selber hervorgebrachte Form und Combination seiner Organe, sowie durch deren auf die Existenzfähigkeit des ganzen Individuums berechnete Functionen Selbstzweck, finis sui; dazu bestimmt, eine gewisse Zeit lang durch eigene Thätigkeit sich im Leben zu erhalten« (Liebmann 1899, 240f.).

Autoergie

»[D]iejenige Tätigkeit des ganzen Lebewesens oder seiner lebenstätigen Teile, welche in den betreffenden Gebilden »determiniert« ist [...], deren die Art [...] oder Qualität des Geschehens »bestimmende« Faktoren also in diesen Gebilden selber gelegen sind« (Roux 1912, 34).

Autohylie

»Eine Eigenschaft oder Einrichtung [eines Organismus] besteht in der Regel aus Substanzen und Strukturen, die der Organismus in sich (unter Verwertung der Zufuhrstoffe) selbst erzeugt: Autohylie« (Woltereck 1932, 159).

Autopoiëse

»Die autopoiëtische Organisation wird als eine Einheit definiert durch ein Netzwerk der Produktion von Bestandteilen, die 1. rekursiv an demselben Netzwerk der Produktion von Bestandteilen mitwirken, das auch diese Bestandteile produziert, und die 2. das Netzwerk der Produktion als eine Einheit in dem Raum verwirklichen, in dem die Bestandteile sich befinden« (Maturana, Varela & Uribe 1975, 158).

Autogenie

»[T]he spontaneous emergence of replicative organization [...] that] commences in a system by an organized »small« subsystem [...] which conveys replicative information to the system« (Csányi & Kampis 1985, 303).

Tab. 248. Termini zur Bezeichnung von Prozessen der Selbstorganisation.

1850: »organische Selbstgestaltung«⁴⁹; Noack 1854: »Der erste, noch unvollkommene Versuch der Natur zu individueller Selbstgestaltung aus dem flüssigen Element ist das Metall«⁵⁰; Jessen 1855: »Bildung und Selbstgestaltung zu einem Organismus«⁵¹; Apelt 1857: ein »inneres Princip der Selbstgestaltung und

Selbstentwicklung« zeige sich in lebendigen organisierten Körpern⁵²).

In den 1880er Jahren trägt besonders W. Roux zu seiner Etablierung bei. Roux versteht die Selbstgestaltung als ein »regulirendes Princip«, das sich aus der Wechselwirkung der verschiedenen Körperteile, einem »Kampf der Gewebe« ergibt.⁵³ 1912 definiert Roux die Selbstgestaltung (»Autoformatio«) als »die Gestaltung eines Gebildes durch in ihm selber liegende, die ›Art‹ [...] der Veränderung ›bestimmende‹ Faktoren«⁵⁴. Seit den 1930er Jahren erhält das Wort eine zentrale naturphilosophische Stellung in der Deutung der Lebenserscheinungen (etwa bei H. Conrad-Martius).⁵⁵

Parallel zu diesem Ausdruck verwendet Roux auch das Wort **Selbstproduktion**⁵⁶ zur Bezeichnung des Phänomens, das als ein zentrales Merkmal der Organisation der Lebewesen interpretiert wird. ›Selbstproduktion‹ bildet dabei seit Ende des 18. Jahrhunderts einen Begriff, der primär mit Theorien der Urzeugung in Verbindung steht: So argumentiert W. Jackson, der 1783 den Ausdruck im Englischen verwendet (»self-production«⁵⁷), die Lebewesen, die überall auf der Erde zu finden sind, könnten nicht überall dort auch hingebraucht worden sein, sondern seien vielmehr selbst erzeugt (»self-produced«)⁵⁸, und auch die spontan in einem Gefäß mit Wasser entstehenden Lebewesen seien nicht gemacht, sondern würden sich selbst hervorbringen⁵⁹ (vgl. auch R. Dagley 1804: »the Egyptians [...] imagined that the scarab possessed the faculty of self-production«⁶⁰; und F. Unger 1836: Pflanzen seien »in ihrem Bildungsproceße von äusseren sowohl dynamischen als materiellen Verhältnissen abhängig«, und ihre Entstehung beruhe nicht auf »Selbstproduction«⁶¹).

Auch der Ausdruck **Selbstbildung** wird im 18. Jahrhundert im Sinne von ↑Urzeugung gebraucht (Uhlich 1754: »Wer mit Avicenna eine menschliche Selbstbildung, vermöge der Gährung eines gewissen Erdklumpens, sich einbilden wollte«⁶²). Meist steht das Wort aber im Kontext von Erziehungs- und Moraltheorien. Im Sinne der individuellen Herausbildung eines Organismus erscheint der Ausdruck im letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts (von Jakob 1795: »Die Selbsterhaltung, Selbstbildung des Individui und die Fortpflanzung der Gattung ist allen organischen Wesen gemein«⁶³). J.J. Dömling konstatiert 1802, einem Organismus komme als »einem in nie unterbrochener Selbstbildung begriffenen Ganzen« eine »gewisse Selbstthätigkeit« zu, denn die »Wechselbestimmung aller Theile des Organismus« müsse als »immer thätig« gedacht werden.⁶⁴ Im Gegensatz zu einem »Mechanismus« habe die Aktivität

eines Organismus »im Innern des Organismus selbst ihren Grund«.⁶⁵ Auch bei den Philosophen des Deutschen Idealismus findet sich ein solcher spezifisch organischer Begriff der Selbstbildung (Hegel 1807: »organische Selbstbildung des Schädels«⁶⁶).

Später und in noch kaum terminologischer Bedeutung erscheint im 19. Jahrhundert der Begriff der **Selbsterstellung**. A. Zeller bezeichnet 1838 mit diesem Ausdruck »aus der Einheit des Lebens hervorgehende Thätigkeiten des gesammten Organismus«, wozu er insbesondere nicht nur die Bildung der Gestalt des gesunden Organismus rechnet, sondern auch die Entstehung von dessen Krankheiten«⁶⁷ (vgl. auch von Hartmann 1869: der unbewusste Wille ist das »Princip der Verleiblichung, der Selbsterhaltung und Selbsterstellung«⁶⁸; an der Heiden, Roth & Schwegler 1985: »Organisation von Lebewesen – Selbsterstellung und Selbsterhaltung«⁶⁹).

Roux sieht die ↑Entwicklung der Organismen darüber hinaus als eine tatsächliche Erhöhung der Mannigfaltigkeit, eine Epigenese oder **Selbstdifferenzierung**, wie er es auch nennt (1883: »Selbstdifferenzierung im Embryo«⁷⁰). Roux erläutert, die »Selbstdifferenzierung eines Systems von Theilen« bedeute, »dass entweder die Veränderung in ihrer Totalität, oder doch die spezifische Natur der vor sich gehenden Veränderung vorwiegend durch die Energien des Systemes selber bestimmt wird«.⁷¹ Den Ausdruck ›Selbstdifferenzierung‹ verwendet vor Roux 1882 der Botaniker J. von Hanstein, um die Aktivität des Protoplasmas in der Gestaltbildung von Pflanzen zu beschreiben.⁷² Außerhalb des engeren biologischen Kontexts ist ›Selbstdifferenzierung‹ bereits seit den 1830er Jahren in Gebrauch (Günther & Pabst 1834: »Eine göttliche Substanz in dieser ihrer Selbstdifferenzierung«⁷³; Stallo 1848: »The cause of the corporal particularity, of the material exclusion, is the self-differentiation of the Spiritual«⁷⁴; Schmid 1857: »Selbstdifferenzierung des Geistes«⁷⁵). In biologiebezogenen Texten erscheint die Formulierung vor den 1880er Jahren meist entweder in spekulativer Bedeutung (Stallo 1848: »The cause of the corporal particularity, of the material exclusion, is the self-differentiation of the Spiritual«⁷⁶) oder außerhalb des Kontexts der Ontogenese (Mulich 1871: »die Anhänger Darwins [behaupten] eine fortwährende Selbstdifferenzierung der Natur zu höheren Daseinsformen«⁷⁷).

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts unterscheidet Roux neun verschiedene Formen der Selbsttätigkeit: Selbstveränderung (Autodissimilation), Selbstausscheidung (Autoexcretio), Selbstaufnahme (Autoreceptio), Selbstassimilation (Autoassimilatio), Selbstwachstum (Autocrescentia), Selbstbewegung

(Autokinesis), Selbstvermehrung (Autoproliferatio), Selbstübertragung der Eigenschaften (Hereditas) und Selbstentwicklung (Autophaenesis). Zusammengefasst werden die verschiedenen Aspekte der Selbstbeziehung eines Organismus von Roux als *Autoergie*, d.h. »Selbsttätigkeit der Lebewesen«: »diejenige Tätigkeit des ganzen Lebewesens oder seiner lebensfähigen Teile, welche in den betreffenden Gebilden »determiniert« ist [...], deren die Art [...] oder Qualität des Geschehens »bestimmende« Faktoren also in diesen Gebilden selber gelegen sind.«⁷⁸ Daneben verwendet Roux für diese »Selbsttätigkeit« seit 1907 auch den Ausdruck *Autoergasie*, den er selbst für »richtiger gebildet« hält.⁷⁹

Neben diesen Ausdrücken werden im 19. und 20. Jahrhundert eine ganze Reihe ähnlicher Wörter vorgeschlagen, um Phänomene der Selbstorganisation allgemein auf den Begriff zu bringen (vgl. Tab. 248): E. Haeckel verwendet 1866 den Ausdruck *Autogonie* für eine »Selbstzeugung«, d.h. für die Bildung von einfachsten »Organismen« (»Moneren«) aus anorganischen Stoffen (↑Urzeugung). Die Hypothese der Autogonie, die Haeckel für unentbehrlich hält, behauptet, »dass die äusserst einfachen und vollkommen homogenen, structurlosen Organismen (Moneren), welche wir uns als die Stammformen aller übrigen, durch Differenzierung daraus hervorgegangenen zu betrachten haben, unmittelbar aus dem Zusammentritt von Stoffen der anorganischen Natur in ähnlicher Weise sich in einer Flüssigkeit gebildet haben, wie es bei der Bildung von Krystallen in der Mutterlauge der Fall ist.«⁸⁰ Von O. Liebmann wird das Vermögen des einzelnen Organismus, seine Teile selbst hervorzubringen, 1899 *Autoplastik* genannt.⁸¹ Und R. Woltereck nennt die materielle Selbsterzeugung der Organismen 1932 *Autohylie*.⁸²

Ein verwandter Terminus ist auch der von N. Hartmann 1950 eingeführte Begriff der *Zentraltermination*. Hartmann bezeichnet damit die kausale Struktur eines natürlichen Gebildes, das eine von innen gewachsene und sich selbst begrenzende Ganzheit darstellt und durch ein »inneres, sich selbst aufrechterhaltendes Gleichgewicht« ausgezeichnet ist.⁸³

Selbstveränderung: Selbstaufbau und -abbau

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck *Selbstveränderung* auf Lebensprozesse im Allgemeinen bezogen (Tiedemann 1791: »[Platons] Bemerkung, daß die Selbstbewegung und Selbstveränderung, Leben und Empfindung im Gefolge haben und von Leben und Empfindung außer uns einzige Kennzeichen sind«).⁸⁴ Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck eingesetzt, um das Spezifi-

sche des Lebendigen auf den Begriff zu bringen. So heißt es in einem medizinischen Wörterbuch aus dem Jahr 1842, »Selbsterhaltung (Selbstständigkeit) und Selbstveränderung« seien spezifische Kennzeichen des Lebendigen, dessen »stetige Selbstveränderung steht in auffallendem Contraste zu der starren Unveränderlichkeit des Leblosen«, das sich »nicht aus eigener Macht« verändere: »das Organische [...] ist in fortwährender Bildung und Selbstentwicklung begriffen, deren Grund und Zweck in ihm selber liegt, obgleich sie an das Vorhandensein äußerlicher Bedingungen und Mittel gebunden ist.«⁸⁵ Eine derartige Gegenüberstellung von Selbstveränderung der Lebewesen und von außen verursachter Veränderung der leblosen Körper wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholt betont, so heißt es 1817 bei A.C. Mayer: »Das unorganische Wesen wird von dem äusseren Einfluss umgestaltet, das organische aber gestaltet sich auf Veranlassung der äusseren Einflüsse selbst um. Bei dieser Reaction des organischen Wesens und bei diesem Selbstverändern seiner Verhältnisse zur Aussenwelt richtet sich das organische Wesen nach der Beschaffenheit der äusseren Objecte oft bewundernswürdig ein.«⁸⁶ W. Roux versteht die »Selbstveränderung« 1892 als Ausdruck von einem »immanenten mechanischen Veränderungsvermögen« der Organismen.⁸⁷

Auch A. von Tschermak charakterisiert die Daseinsweise des Lebendigen 1913 über den Begriff der autonomen »Selbstveränderung«. Er unterscheidet dabei zwei Teilprozesse und spricht von der »doppelsinnigen Selbstveränderung« mit den beiden Aspekten der *Selbstzerstörung* und der *Selbstergänzung*.⁸⁸ Der erste dieser Teilprozesse wird in den folgenden Jahren meist *Selbstabbau* genannt; dieser Terminus erscheint zuerst im Kontext des Abbaus von Hefezellen bei der alkoholischen Gärung (Rommel & Fehrmann 1915)⁸⁹; wenig später wird er auch im allgemeinen stoffwechselphysiologischen Kontext gebraucht (Hartmann 1918)⁹⁰.

Der komplementäre Prozess des *Selbstaufbaus* wird bereits im 19. Jahrhundert so genannt. Das Wort erscheint zuerst in einem außerbiologischen Zusammenhang (Hillebrand 1850: »organischen Selbstaufbau des Platonischen Gedankens«⁹¹), am Ende des Jahrhunderts auch im biologischen Kontext (Hirth 1898: »Epigenesis mit ewigem ontogenetischem Selbstaufbau oder vielmehr Selbstwiederaufbau«⁹²). Sehr viel länger in Gebrauch ist der entsprechende englische Ausdruck *self-construction* (Coleridge 1817: »sensation itself is but vision nascent, not the cause of intelligence, but intelligence itself revealed as an earlier power in the process of self-construction«).

tion«⁹³; Macvicar 1858: »[the plant's] power of direct self-construction«⁹⁴; Beale 1863: »This power of self-construction is peculiar to matter which is alive, and there is no living thing in which it is not manifested; but there is no other force in nature which can be compared to it«⁹⁵). Bei dem entsprechenden Ausdruck ›self-destruction‹ ist die psychologische Bedeutung seit dem 19. Jahrhundert so dominant, dass sich eine biologische daneben kaum findet.

Seit Mitte der 1920er Jahre etablieren sich im Anschluss und in Variation der Formulierung von Tschermaks die Ausdrücke *Selbstabbau* und *Selbstaufbau* als stoffwechselphysiologisches Begriffspaar. Sie werden in diesem Zusammenhang 1926 von J.J. Pikler eingeführt⁹⁶ und erscheinen zwei Jahre später in H. Plessners Analyse der Positionalität des Lebendigen.⁹⁷ In Piklers Darstellung vom »Kreisprozeß des Lebens« (↑Kreislauf: Abb. 245) bilden Selbstabbau und Selbstaufbau die zwei Seiten des Lebens eines Organismus, zwischen die alle organischen Funktionen geschaltet sind: Aus dem Selbstabbau der Körpersubstanz entspringen die Lebensprozesse, die umgekehrt auf einen Selbstaufbau eben dieser Substanz gerichtet sind.

Antike: sachliche Ursprünge

Die sachlichen Ursprünge des Selbstorganisationskonzepts liegen in der Antike.⁹⁸ Für die ältere ionische Naturphilosophie ist kennzeichnend, dass sie die Entstehung der Welt ausgehend von einem Urstoff behauptet: dem Wasser (Thales), der Luft (Anaximenes), dem Feuer (Heraklit) oder einer unbestimmten, grenzenlosen Materie (»ἀπείρων«; Anaximander). Als eine Mischung und Entmischung der vier Grundstoffe (Feuer, Wasser, Erde, Luft) erklärt dagegen Empedokles die Entstehung und Ordnung des Kosmos. Die Umwandlungen werden dabei durch die beiden Urkräfte der Liebe (Anziehung) und des Hasses (Abstoßung) bewirkt.⁹⁹ Ein anderes Modell der Strukturbildung stammt von Anaxagoras. Danach bilden sich die differenzierten Körper ausgehend von qualitativ verschiedenen Samen, die ursprünglich durchmischt vorliegen und später von einem Geist geordnet wurden.¹⁰⁰

Deutlich wird bei diesen Modellen bereits, dass die Entstehung der Ordnung nicht als eine Erschaffung der Materie gedacht wird, dass also die Aspekte der Materialität und Ordnung voneinander getrennt werden. Die Gestaltbildung wird einem ordnenden Eingriff von Göttern oder der mit ihnen identifizierten Natur zugeschrieben. Besonders deutlich wird dies bei Ovid, der den Eingriff der Götter als eine Teilung, Trennung und gliedernde Anordnung beschreibt

(»secuit sectamque in membra redegit«¹⁰¹). Die Kraft zur Bildung der meisten Lebewesen schreibt Ovid der Erde selbst zu (»Cetera diversis tellus animalia formis/ sponte sua peperit«¹⁰²).

Auch bei Aristoteles finden sich Überlegungen, die in Richtung der späteren Theorien der Selbstorganisation weisen. Relevant ist dabei v.a. die aristotelische Unterscheidung von technischen und natürlichen Gegenständen: Während in technischen Produkten die Ursache von außen auf den Gegenstand wirkt, liegt sie nach Aristoteles bei den natürlichen Produkten in der Materie selbst vor. »Denn ein Naturprodukt ist ein Gebilde, welches von einer bestimmten, in ihm selbst begründeten Ausgangsgegebenheit aus in einem kontinuierlichen Prozeß auf ein bestimmtes Prozeßziel gelangt.«¹⁰³ Indem Aristoteles die Natur mit einem Arzt vergleicht, der sich selbst behandelt, entwickelt er den Begriff einer sich selbst organisierenden Natur: »hätte die Schiffbaukunst ihren Sitz im Bauholz, so wäre ihre Arbeitsweise wie die der Natur.«¹⁰⁴ Holz wird zwar nicht von selbst zu einem Schiff, aber ein Same bildet doch aus sich heraus einen Baum. Es ist also eine bestimmte innere Struktur eines Gegenstandes, die besondere Anordnung seiner Teile, die in den natürlichen Körpern ihre Ordnung und Teleologie bedingt.¹⁰⁵ Dabei ist nicht nur die den Prozess leitende und auf einen Zielpunkt führende finale Ursache, sondern auch die den (Entwicklungs-) Prozess auslösende *causa efficiens* (die Prozessquelle) mit den anderen beiden Ursachen des Stoffes und der Form vereint. Die Selbstbezüglichkeit in der Wirkungsweise bildet für Aristoteles ein Charakteristikum organischer Prozesse, und er stellt diese in einen Gegensatz zum technischen Handeln des Menschen: Während das technische Handeln stets auf ein externes Ziel gerichtet sei, auf die Hervorbringung eines Objekts, das nicht auf den Prozess des Handelns selbst zurückwirke, bestehe die Wirkung der organischen Prozesse gerade in der erneuten Hervorbringung des Gegenstandes, von dem der Prozess ausgeht: »Ein Mensch entsteht aus einem Menschen, nicht aber eine Liege aus einer Liege.«¹⁰⁶ Oder in dem Beispiel des Heilens: »davon sagt man nicht, es sei ein Weg zur Heilkunst, sondern einer zur Gesundheit; das Heilen muß ja notwendig von der Heilkunst herkommen, nicht zu ihr hinführen.«¹⁰⁷

Mittelalter

Kennzeichnend für das mittelalterliche Denken ist die Interpretation der irdischen Dinge und Lebewesen im Hinblick auf Gott als deren Schöpfer und Orientierungspunkt. Trotz einer teleologischen Hinordnung aller irdischen Dinge auf Gott, ist Thomas von Aquin

aber doch auch der Ansicht, jedes Geschöpf sei um seiner eigenen Tätigkeit und Vollkommenheit willen da (»unaquaeque creatura est propter suum proprium actum et perfectionem«).¹⁰⁸

Frühe Neuzeit

In der Antike wird die Organisation der Materie meist entweder als göttlicher Eingriff oder als Ergebnis zufälliger Veränderungen, die über lange Zeiträume wirksam sind, konzipiert. Im Gegensatz zu dieser Vorstellung wird in der Frühen Neuzeit die Selbstorganisation als eine in der Natur liegende gesetzmäßige Tendenz beschrieben. Eine solche Konzeption findet sich z.B. 1637 bei R. Descartes.¹⁰⁹ Ausgehend von einem Chaos erfolgt nach Descartes eine Bildung geordneter Strukturen (Planeten, Sterne, Berge, Meere und Lebewesen) allein aufgrund von Gesetzen der Natur (»lois de la nature«).¹¹⁰ Die als materialistisch und mechanistisch verrufene Philosophie Descartes liefert also durchaus einen Ansatzpunkt moderner Selbstorganisationstheorien. Die Entstehung der Lebewesen ausgehend von anorganischen Substanzen, die Descartes nur ansatzweise in einem nicht veröffentlichten Buch ausführt¹¹¹, wird in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts in zwei anonym veröffentlichten Schriften ausführlicher thematisiert. Die Bildung organisierter Wesen wird dort allein auf chemisch-mechanische Ursachen zurückgeführt.¹¹² Auch die menschlichen Ideen werden ebenso wie die Empfindungen der Tiere als Ergebnis der »Organisation« der Materie interpretiert.¹¹³ Aufgegriffen und fortgeführt wird diese Perspektive auf die Entstehung der Lebewesen von den »französischen Materialisten« Mitte des 18. Jahrhunderts. Auch sie führen die Bildung der Lebewesen und des Menschen auf die besondere Anordnung ihrer Teile zurück und nennen dies ↑»Organisation«.¹¹⁴ So sieht P.L.M. de Maupertuis die Wirksamkeit eines intelligenten, organisierenden Prinzips in der Materie selbst vorliegen, das die besondere Anordnung der Materie zu einem organisierten Körper bewirkt (»supposer dans la matiere quelque degré d'intelligence«).¹¹⁵

In einem Dialog D. Humes von 1779 entwirft die Figur Philo die Möglichkeit, dass die materielle Welt – ohne Planung – das Prinzip ihrer Ordnung in sich selbst enthält (»to contain the principle of its order within itself«).¹¹⁶ Die Annahme, dass ein Gott die Welt gestaltet habe, ist für Philo nicht einfacher und damit überzeugender als die Ansicht, dass die materiellen Dinge selbst mit Kräften der Ordnung und Verhältnismäßigkeit (»faculty of order and proportion«) ausgestattet seien.¹¹⁷ Auch ein tierischer Körper ist nach dieser Position ursprünglich von sich selbst aus

mit Ordnung und Organisation ausgestattet (»an animal body to be, originally, of itself, or from unknown causes, possessed of order and organization«).¹¹⁸ Diese Vorstellungen eines inneren Organisationsprinzips der Organismen weist deutlich auf Kants Begriff der Selbstorganisation der Lebewesen voraus.

J.G. Herder nimmt in den 1780er Jahren »organische Kräfte« an, die in einem Lebewesen dessen Gestaltbildung ausgehend von den ersten Keimen bewirken: »was wir vom ersten Augenblick des Werdens eines Geschöpfes bemerken, sind wirkende organische Kräfte. Hat ein einzelnes Wesen diese in sich: so erzeugt es selbst«.¹¹⁹ Aber nicht nur den organischen Körpern, auch den anorganischen Elementen schreibt Herder solche Kräfte zu, die damit aus sich heraus in der Lage sind, Lebewesen zu bilden: Es wurde »der Erde, den Wassern, dem Staube« befohlen, »daß jedes derselben organische Wesen nach seiner Art hervorbringe und sich die Schöpfung also durch eigne, diesen Elementen eingepflanzte organische Kräfte selbst belebe«.¹²⁰ Herder spricht in diesem Zusammenhang auch von einem »durch sich selbst organischen Kreise«.¹²¹

Unter dem Einfluss epigenetischer Theorien der organischen ↑Entwicklung verbreiten sich seit den 1780er Jahren aber v.a. Theorien zur autonomen Selbstgestaltung von Lebewesen ausgehend von ihren Keimen. Diese organische Eigenaktivität wird 1786 von J. Hunter betont: »Animals and vegetables have a power of action within themselves, are capable of increasing their own magnitude, and possess the power, as it were, of working themselves into form and higher state of existence«.¹²² Für den deutschen Sprachraum ist in diesem Zusammenhang besonders J.F. Blumenbachs Begriff des *Bildungstriebes* von großem Einfluss (↑Vitalismus).¹²³

Kant: »sich selbst organisierende Wesen«

Als Urheber des neuzeitlichen Begriffs der Selbstorganisation der Lebewesen gilt vielfach I. Kant.¹²⁴ In der »Kritik der teleologischen Urteilskraft« bezeichnet Kant einen Organismus als ein *organisiertes* und *sich selbst organisierendes Wesen* (↑Organismus: Tab. 217).¹²⁵ Er führt den Begriff dabei in Abhebung zur Organisation technischer Gebilde ein. Während diese ihre Organisation von außen durch einen Konstrukteur verliehen bekämen, sei die Natur in ihren organisierten Produkten selbst gestaltend tätig; die natürlichen Körper enthielten in sich selbst eine »bildende Kraft«, wie Kant unter Verwendung des blumenbachschen Begriffs behauptet.

Kant ist allerdings nicht eindeutig in der Frage, was denn genau die Bildungskraft bewirkt. Offen

bleibt, ob diese nur bestehende Organisationen umbildet oder auch neue schafft. Einerseits führt Kant den Begriff in Abhebung von der Fremdgestaltung eines Artefaktes ein und legt damit nahe, dass die Natur in der Selbstorganisation tatsächlich aus einer vorher nicht organisierten Materie eine Organisation schaffe. Andererseits stellt Kant aber doch klar, er wolle alle Organisation nur aus bestehender Organisation erklären (1788: »Ich meinerseits leite alle Organisation von organischen Wesen (durch Zeugung) ab«¹²⁶); die Selbstorganisation würde dann also nur die Umbildung einer Organisation in eine andere bezeichnen.

Schelling: die Natur als »allgemeiner Organismus«

Als eigentlicher Philosoph der Selbstorganisation gilt allerdings nicht Kant, sondern F.W.J. Schelling, einer seiner unmittelbaren Nachfolger. Ausführlich äußert sich Schelling über seine Vorstellungen von Organisation und Selbstorganisation in seinen frühen Schriften, etwa den »Ideen zu einer Philosophie der Natur« (1797) und der »Weltseele« (1798).¹²⁷ Für Schelling ist es der zirkuläre Verlauf von kausalen Ketten, der das Wesen einer ↑Organisation ausmacht (↑Kreislauf). Die zirkuläre Kausalität der Organisation interpretiert Schelling als eine Beziehung, die ein organischer Körper zu sich selbst hat. Die besondere Struktur des Organismus äußere sich also wesentlich in seinem Selbstbezug, der eine Selbstherstellung darstellt: »Jedes organische Produkt trägt den Grund seines Daseyns in sich selbst, denn es ist von sich selbst Ursach' und Wirkung. Kein einzelner Theil konnte entstehen als in diesem Ganzen, und dieses Ganze selbst besteht nur in der Wechselwirkung der Theile.«¹²⁸ Für Schelling fallen die Konzepte der ↑Organisation und Selbstorganisation weitgehend zusammen. Er führt aus: »Die Organisation [...] producirt sich selbst, entspringt aus sich selbst [...] Also schreitet keine Organisation fort, sondern kehrt ins Unendliche fort immer in sich selbst zurück.«¹²⁹ Ähnlich wie zuvor Kant bestimmt auch Schelling die Organisation der Organismen im Kontrast zu dem bloß Mechanischen der anorganischen Naturdinge: »Der Grundcharakter der Organisation ist, daß sie, aus dem Mechanismus gleichsam hinweggenommen, nicht nur als Ursache oder Wirkung, sondern weil sie beides zugleich von sich selbst ist, durch sich selbst besteht.«¹³⁰ Sie sei »mit sich selbst in Wechselwirkung, Produzierendes und Produkt zugleich.«¹³¹ In seiner dynamischen Interpretation der Natur bildet die »Produktivität« für Schelling ein der Natur immanentes Prinzip, das zu immer neuen Gestaltungen führt.¹³²

Soweit bewegt sich Schelling weitgehend in den von Kant vorgegebenen Bahnen der Begriffsbestimmung. Diese Bahnen werden verlassen, wenn Schelling als Organismen nicht allein eine besondere Klasse von konkreten Gegenständen innerhalb der Natur versteht, sondern die Natur insgesamt als »allgemeinen Organismus« (so bereits im Untertitel der »Weltseele«) sieht: »die Natur hat ihre Realität aus sich selbst – sie ist ihr eignes Produkt – ein aus sich selbst organisirtes und sich selbst organisirendes Ganzes.«¹³³ Ein einzelner Organismus ist für Schelling damit »zuletzt nichts anderes als eine Contraction der allgemeinen Natur – des allgemeinen Organismus.«¹³⁴ Ein organisiertes Ganzes ist die Natur nach Schellings Bestimmungen, weil sie aus Teilen besteht, die durchgehend miteinander in Wechselwirkung stehen. Durch dieses Beziehungsgefüge wird jeder Teil für Schelling zu einem »Abdruck« des Ganzen. Diese Überlegungen können im Sinne späterer Theorien als ein »Selbstähnlichkeitsprinzip« verstanden werden¹³⁵ – es bleibt aber zumindest bei Schelling unklar, warum die Natur insgesamt organisiert sein soll und inwiefern tatsächlich alles in der Natur von allem anderen abhängt. Wenn die Natur als eine schaffende Natur, eine »natura naturans« wie Schelling sie nennt¹³⁶, bestimmt ist, folgt daraus noch nicht, dass sie in ihrem Schaffen organisiert ist.

Unklar bleibt auch, welchen methodischen Status Schellings Aussagen haben. Er setzt sich ausdrücklich von der Differenzierung Kants ab, nach der der Zweckmäßigkeit in der Natur allein eine regulative Bedeutung zukommt, sie aber keinen konstitutiven Status für die Naturerkenntnis hat, wie die Kategorien. Schelling sieht das Verhältnis der Prinzipien der mechanischen Naturerkenntnis zu denen der Erkenntnis der Organismen umgekehrt als Kant. Für Schelling ist der Organismus der primäre Begriff: »Mußte der Organismus nicht früher seyn, als der Mechanismus, das Positive früher als das Negative?«¹³⁷ Und weiter: »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 Naturdinge sind ebenso viele Beschränkungen oder einzelne Anschauungsweisen des allgemeinen Organismus.«¹³⁸ Jede Erklärung habe daher vom Organismus auszugehen, selbst wenn es um eine Erklärung des Mechanismus gehe. Die als mechanische Verknüpfungen bestimmten Beziehungen in der Natur sind so als Verlust der Organisation begriffen. Nicht der Organismus ist also der besondere Fall in der Natur, sondern der Mechanismus. Es

liegt bei Schelling damit eine »Spiegelung der Reduktionsproblematik« vor, wie B.-O. Küppers 1992 bemerkt: »die Phänomene der unbelebten Materie erscheinen ihm als die unvollkommenen und degenerierten Phänomene der belebten Natur.«¹³⁹ Nicht die Biologie sei deshalb auf die Physik zu reduzieren, sondern umgekehrt die Physik auf die Biologie.¹⁴⁰

Umstritten ist bis in die Gegenwart die Einschätzung der schellingschen Naturphilosophie im Hinblick auf ihr Verhältnis zu den späteren naturwissenschaftlichen Selbstorganisationstheorien. Auf der einen Seite wird sie als Vorläufer der modernen Theorien der Selbstorganisation angesehen: M.-L. Heuser-Keßler behauptet 1986 sogar, »eine Vorwegnahme der Idee, die dem Eigenschen »Hyperzyklus« zugrundeliegt«, bei Schelling finden zu können.¹⁴¹ Auf der anderen Seite wird die Philosophie Schellings aber als wenig fruchtbar abgetan: Schelling habe »keinen konstruktiven Beitrag zur theoretischen Umorientierung der Physik geleistet. Die von ihm propagierten Prinzipien und Kräfte haben nur metaphorischen Charakter und sind als nicht-mechanistische Prinzipien der empirischen Naturforschung auch nicht zugänglich«, schreibt Küppers 1992.¹⁴² Nach dieser Auffassung trägt die spekulative Philosophie Schellings nichts zur Vorbereitung der naturwissenschaftlichen Erforschung bei, sondern steht dieser nur im Weg.

Zweifellos ist aber die auf Kants Überlegungen aufbauende Bestimmung eines Lebewesens als eines Gefüges von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (↑Wechselseitigkeit) und zirkulär aufeinander bezogenen Prozessen (↑Kreislauf) für die Etablierung des Begriffs des ↑Organismus in der Biologie von Bedeutung. Nicht nur die Philosophie Schellings, sondern die Naturphilosophie an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert insgesamt trägt zum Verständnis von Organismen als selbstbezüglichen und sich selbst gestaltenden Einheiten bei. So greift auch J.W. von Goethe den Organismus 1795 als abgeschlossene Einheit, als »eine kleine Welt, die um ihrer selbst willen und durch sich selbst da ist.«¹⁴³ Und bei G.W.F. Hegel heißt es später, es »produziert das organische Individuum sich selbst: es macht sich zu dem, was es an sich ist.«¹⁴⁴ Im späteren 19. Jahrhundert wirkt die Naturphilosophie des Deutschen Idealismus auf einige Denker, die teilweise als Wegbereiter der Selbstorganisationstheorien gelten, darunter G.T. Fechner. Fechner formuliert 1873 ein universales »Princip der Stabilität«, nachdem jedes System nach seiner Erhaltung strebt. Die volle Stabilität eines dynamischen Systems ist erreicht, wenn die Systemzustände periodisch wiederkehren.¹⁴⁵

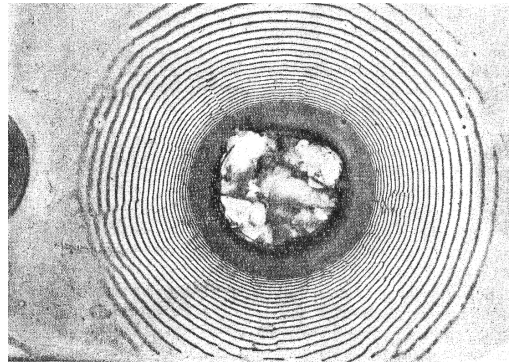


Abb. 457. R.E. Liesegangs »A-Linien« als Ergebnis einer mit der Ausbreitung einer chemischen Lösung periodisch erfolgenden Ausfällung einer Substanz (nach Liesegang, R.E. (1896). A-Linien. Liesegang photographisches Archiv Nr. 801 (XXI. Heft); aus Kuhnert, L. & Niedersen, U. (Hg.) (1987). Selbstorganisation chemischer Strukturen, 63-67: 63).

Selbstorganisation im Anorganischen

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts liefern regelmäßige Muster als Ergebnis einfacher chemischer Reaktionen Hinweise auf chemische Prozesse der Selbstorganisation. F.F. Runge deutet die von ihm erzeugten »Musterbilder« 1850 als Resultat einer »chemischen Wechselwirkung«.¹⁴⁶ Bekannt werden auch die »A-Linien«, die R.E. Liesegang 1896 beschreibt: Wird auf eine Gelatineschicht, die Kaliumbichromat enthält, ein Tropfen Silbernitratlösung gebracht, dann bildet sich um den Tropfen ein »Diffusionskreis« mit einer Anzahl scharf begrenzter schmaler dunkler Ringe. Liesegang, und ähnlich auch W. Ostwald, deuten die Ringe als Ergebnis der langsamen Diffusion und des Ausfällens von Silberbichromat, die periodisch immer dann eintritt, wenn die Chromatkonzentration nach dem letzten Ereignis des Ausfällens wieder einen kritischen Wert überschreitet.¹⁴⁷

Ohne auf große Resonanz zu stoßen, beschreibt R. Luther 1906 die Ausbreitung von Kristallisationen in einem homogenen Medium, die er auf »autokatalytische Vorgänge« zurückführt (z.B. die autokatalytische Reduktion von Permanganat).¹⁴⁸ Auch den später genauer analysierten Fall der autokatalytischen Reduktion von Bromsäure (nach dem Reaktionsschema $\text{HBrO}_3 + \text{HBr} \rightarrow \text{HBrO}_2 + \text{HBrO}$) beschreibt Luther: Die Reduktion der Bromsäure wird hier durch das Reaktionsprodukt, die Bromionen, katalysiert.

Eine mathematisch exakte Beschreibung der ungedämpften Oszillationen, die in chemischen Reaktionssystemen dieser Art auftreten, liefert der theoretische Biologe A.L. Lotka 1920.¹⁴⁹ In einem ähnlichen Ansatz behandelt der Mathematiker A.M. Turing

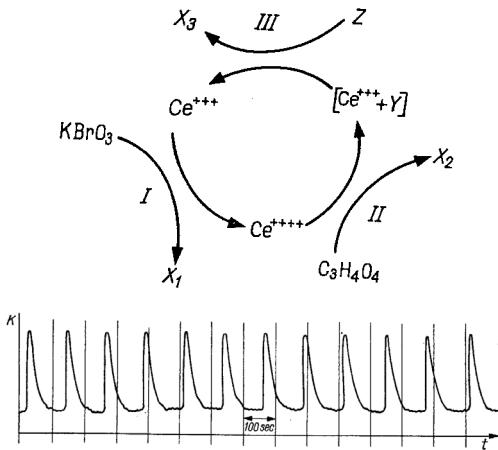


Abb. 458. Reaktionsgleichung und zyklischer Reaktionsverlauf der Belousov-Zhabotinsky-Reaktion. Oben vereinfachtes Reaktionsschema der chemischen Umsetzungen, unten der zyklische Verlauf der Bildung farbiger Reaktionsprodukte, gemessen über die Lichtabsorption der Lösung (aus Zhabotinskii, A.M. (1964). *Periodic course of oxidation of malonic acid in solution (investigation of the kinetics of the reaction of Belousov)*. *Biophysics* 9, 329-335: 331; 330).

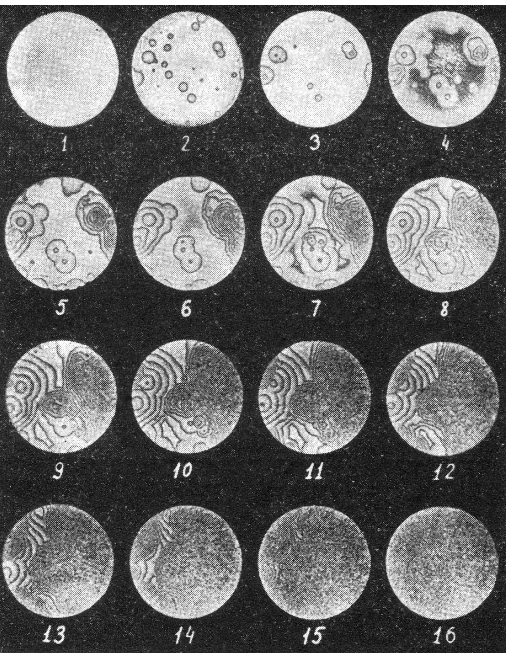


Abb. 459. Ausbreitung von Konzentrationswellen in einem oszillierenden chemischen Reaktionssystem (aus Zaikin, A.N. & Zhabotinsky, A.M. (1970). *Concentration wave propagation in two-dimensional liquid-phase self-oscillating system*. *Nature* 225, 535-537: 536).

1952 die Entstehung von einfachen morphologischen Mustern von Organismen in Reaktions-Diffusions-Systemen, in denen durch zufällige Störungen in homogenen Systemen eine Strukturbildung (z.B. die Entstehung von Fleckenmustern) beschrieben werden kann.¹⁵⁰

Eine der bekanntesten Reaktionen, die als anorganische Selbstorganisation bekannt sind, ist die *Belousov-Zhabotinsky-Reaktion*. Als Oxidation von Zitronensäure durch Kaliumbromat (KBrO_3) und Cersulfat ($\text{Ce}(\text{SO}_4)_2$) wird sie von B.P. Belousov in den 1950er Jahren beschrieben.¹⁵¹ A.M. Zhabotinskij analysiert wenige Jahre später eine ähnliche Reaktion mit Malonsäure ($\text{CH}_2(\text{COOH})_2$) als Reaktionsteilnehmer, das durch Kaliumbromat unter Anwesenheit von Cerionen oxidiert wird (vgl. Abb. 458).¹⁵² Bei dieser Reaktion breiten sich in einem charakteristischen Muster Reaktionsfronten kreisförmig aus. Die Reaktionsfronten können als zyklische Wellen der Oxidation interpretiert werden. Aufgrund des oszillierenden Verlaufs der Oxidationsprozesse sind diese Reaktionen auch als »chemische Uhren« bekannt. Ihr detaillierter Mechanismus wird erst in den 1970er Jahren aufgeklärt.¹⁵³

Ausgehend von einem Begriff der Selbstorganisation als Musterbildung (»the autonomous passage of a system from an unpatterned to a patterned state«, so 1987 die Definition von Ortoleva et al.; vgl. Tab. 250), können auch geochemische Prozesse unter natürlichen Bedingungen als Selbstorganisation beschrieben werden. Ein Beispiel stellt die Bildung von regelmäßigen Strukturen und Mustern in mineralischen Gesteinen dar. Das periodische Ausfällen der Mineralien aus der Lösung mit fortschreitender Lösungsfront folgt dabei einem Rückkopplungsprozess und führt zur Bildung regelmäßiger Strukturen in den Gesteinen.¹⁵⁴

Allgemein anerkannt ist es damit spätestens seit den 1970er Jahren, den Selbstorganisationsbegriff auch auf einfache chemische Prozesse anzuwenden und von einer Selbstorganisation anorganischer Materie, und folglich ebenso einer anorganischen Organisation, auszugehen.¹⁵⁵ Allerdings bringt diese Anerkennung eine gewisse begriffliche Spannung mit sich. Hintergrund dieser Spannung ist offenbar die Ausweitung des Selbstorganisationsbegriffs im 20. Jahrhundert: Das als »Selbstorganisation« Bezeichnete wandelt sich von einem Sonderfall natürlicher Prozesse zum verbreiteten Regelfall (s.u.).

Paradigmenwechsel in den Wissenschaften

Der Begriff der Selbstorganisation ist in der heutigen Diskussion nicht nur ein isoliertes Konzept, das zur

»klassisch«		»Selbstorganisation«
analytisch definierte, zentralistisch organisierte, geschlossene Systeme mit vorgegebener Hierarchie im statistischen und thermodynamischen Gleichgewicht mit einfachen Elementen	1. Systembegriff	realistisch definierte, polyzentrisch organisierte, offene Systeme mit selbsterzeugter Hierarchie im dynamischen Gleichgewicht, fern ab vom thermodynamischen Gleichgewicht mit komplexen Elementen
Umwelt strukturiert Systeme, Regelung extern	2. Umweltbegriff	Systeme strukturieren Umwelt, Regelung intern
Randbedingungen sind beliebig, sie gehören zur Umwelt	3. Randbedingungen	Randbedingungen sind wichtig, sie gehören zum System
Trajektorie; thermodynamischer Gleichgewichtszustand; Reversibilität	4. Dynamik	Prozess; thermodynamisches Nicht-Gleichgewicht; Irreversibilität
Linearität	5. Kausalität	Zirkularität
skalare, universelle Zeit	6. Zeitbegriff	Zeitoperator, Systemzeit
Ordnung als determinierte Struktur	7. Gesetzesbegriff	Ordnung durch Strukturierung

Tab. 249. Epistemische Kennzeichen des Paradigmas der Selbstorganisation (nach Krohn, W., Küppers, G. & Paslack, R. (1987). *Selbstorganisation – Zur Genese und Entwicklung einer wissenschaftlichen Revolution*. In: Schmidt, S.J.S. (Hg.). *Der Diskurs des Radikalen Konstruktivismus*, 441-465: 459f.).

Beschreibung bestimmter Aspekte von Lebewesen und anorganischer Systeme herangezogen werden kann, mit ihm verbinden sich auch ein »Paradigmenwechsel« und eine »wissenschaftliche Revolution«, nämlich »die dritte große wissenschaftliche Revolution dieses [d.h. des 20.] Jahrhunderts nach der Formulierung der Relativitätstheorie und der Quantentheorie«, oder sogar »die einzige theoretische Großinnovation seit der »kopernikanischen Wende«, wie R. Paslack 1991 schreibt.¹⁵⁶ Das Forschungsprogramm, das sich unter dem Titel der »Selbstorganisation« formiert, löst sich von dem alten Paradigma der Suche nach universellen Gesetzen, die auf eine lineare Verknüpfung von Phänomenen zielen, und geht stattdessen aus von Konzepten wie der »Zyklizität« von Ereignissen (↑Kreislauf), der »operationalen Geschlossenheit« von Systemen und ihrer »Autonomie«, ihrer Historizität und Unvorhersagbarkeit der Veränderung aufgrund der internen Dynamik und Abhängigkeit von den je besonderen Randbedingungen (vgl. Tab. 249). Bereits in seinen theoretischen Grundlagen weist das Forschungsfeld einen die Disziplinengrenzen sprengenden Charakter auf und wird daher in der Theorie und Anwendung gleichermaßen von Seiten der Chemie, Biologie, Psychologie, Soziologie und Ökonomie entwickelt. Der gemeinsame Nenner aller Selbstorganisationstheorien ist die Bildung geordneter Strukturen ausgehend von einem ungeordneten Anfangszustand. In der mathematischen Modellierung dieser Prozesse sind kleine

Fluktuationen und eine nicht-lineare Dynamik für die Einstellung von makroskopischen Ordnungszuständen verantwortlich.

Seit den frühen 1960er Jahren werden Theorien der Selbstorganisation ausgehend von Detailproblemen verschiedener Disziplinen entwickelt. Grundlegend sind dabei v.a. die Arbeiten aus sechs verschiedenen Ansätzen: (1) der Kybernetik mit den Arbeiten W. Ross Ashbys und H. von Foersters, (2) der Thermodynamik irreversibler Systeme I. Prigogines, (3) der Laserphysik und Synergetik H. Hakens, (4) der Hyperzyklustheorie zur Lebensentstehung M. Eigens, (5) der Autopoiesetheorie zur Organisationsform von Organismen H. Maturanas und F. Varelas und (6) der Theorie autokatalytischer Netzwerke S. Kaufmans.

Selbstorganisation und Wechselwirkung

Das gegenüber älteren Ansätzen Revolutionäre der Selbstorganisationstheorien beruht im Wesentlichen auf der Betonung der Wechselwirkung der Komponenten eines Systems und der Bedeutung der Rekursivität von Prozessen für die Strukturbildung. In der klassischen Dynamik können alle Eigenschaften eines dynamischen Systems in einer einzigen Gleichung, der Hamilton-Funktion, zusammengefasst werden. Sie legt das zukünftige Verhalten des Systems vollständig fest, wenn alle Impuls- und Ortskoordinaten der beteiligten Teilchen zu einem bestimmten Zeitpunkt gegeben sind. Die Hamilton-Funktion beschreibt damit die Summe der poten-

ziellen und der kinetischen Energie des Systems, ausgedrückt durch die kanonischen Variablen, die Koordinaten und Impulse der Teilchen des Systems. Durch die formale Eliminierung der potenziellen Energie kann die Hamilton-Funktion auf die kinetische Energie reduziert werden, so dass sie lediglich von den Impulsen der Teilchen abhängt. Durch diese Operation ist die Wechselwirkung zwischen den Teilchen eliminiert, und man erhält ein System »freier Teilchen«: Die Bewegungen der Teilchen ändern sich unabhängig von den anderen. Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts gelingt für viele Systeme aus wechselwirkenden Teilchen tatsächlich die Transformation in ein System ohne Wechselwirkung.

Erst durch die Arbeiten H. Poincarés wird deutlich, dass für die meisten Mehrkörpersysteme eine Eliminierung der Wechselwirkungskomponente prinzipiell ausgeschlossen ist.¹⁵⁷ Dies gilt nach Poincaré bereits für die Interaktion von nur drei Körpern. In Drei- und Mehrkörpersystemen lassen sich bei gegebenen Gesetzen und Anfangsbedingungen die Position und Geschwindigkeit der miteinander wechselwirkenden Teilchen nicht mehr genau bestimmen. Die Grundlage der klassischen Mechanik, der »Dualismus von Gesetz und Anfangsbedingungen« (Prigogine & Stengers 1981), bricht damit zusammen.¹⁵⁸

Eine Voraussetzung für Prozesse der Selbstorganisation stellt die Interaktion von Komponenten eines Systems in Form von *rekursiven* Prozessen dar, von Prozessen also, die aufgrund der Wechselwirkung der Komponenten des Systems mehrfach durchlaufen werden. Die Idee der Rekursivität wird ursprünglich in der mathematischen Funktionentheorie D. Hilberts entwickelt. In ihrer Anwendung auf Kausalprozesse gilt sie heute als »der kleinste gemeinsame Nenner der verschiedenen Selbstorganisationstheorien« (Paslack 1991).¹⁵⁹ Die Rekursivität von Prozessen liegt zugleich der Selbstorganisation und der Unvorhersagbarkeit der Systemdynamik zugrunde. Selbst auf einfacher physikalischer Ebene in der Interaktion von wenigen Körpern allein aufgrund der Gravitation kann die wechselseitige Beeinflussung der Massen zu einer chaotischen Dynamik führen, die prinzipiell nicht mehr voraussagbar ist, weil »kleine Unterschiede in den Anfangsbedingungen große Unterschiede in den späteren Erscheinungen bedingen« – wie H. Poincaré bereits 1908 feststellt.¹⁶⁰ Phänomene der Selbstorganisation sind damit nicht mehr ein seltener Sonderfall unter ausgefallenen Bedingungen. Vielmehr fällt selbst das Standardbeispiel der klassischen Mechanik, die Bewegung der Himmelskörper aufgrund ihrer Gravitationskräfte, in den Bereich der Chaos- und Selbstorganisationstheorie.

Von der Biologie zur Physik – und zurück?

Aufgrund seiner zunehmenden Verankerung in der Physik und Chemie kann die Entwicklung des Konzepts der Selbstorganisation von den Ansätzen bei Kant über das 19. Jahrhundert bis in die Gegenwart als eine allmähliche Bedeutungsausweitung beschrieben werden. Der Ausdruck verliert damit insbesondere seinen exklusiven Bezug zu biologischen Phänomenen und wird mehr und mehr zu einem physikalisch-chemischen Konzept.¹⁶¹ Jeder Prozess, bei dem aus einer zufälligen Anordnung von etwas eine geordnete Struktur entsteht, stellt nach heutigem Wortgebrauch eine Selbstorganisation dar. Nach den geläufigen Definitionen stellt »Selbstorganisation« nichts anderes dar als die geordnete Veränderung einer Systemstruktur oder die Zunahme des Organisationsgrads eines Systems (vgl. Tab. 250).¹⁶²

Der einheitliche konzeptionelle Rahmen der Selbstorganisationstheorien ist geeignet, den vordergründig klar geschnittenen Unterschied zwischen der Organisation der Lebewesen und der Ordnung anorganischer Körper der unbelebten Natur verschwinden zu lassen. In beiden Fällen werden Systeme beschrieben, die aus miteinander wechselwirkenden und voneinander abhängigen Teilen bestehen. Selbstorganisationstheorien ermöglichen es, für die Strukturbildung in beiden Bereichen einen einheitlichen Ansatz der Beschreibung und Erklärung bereitzustellen. Sie leisten damit einerseits zwar eine Integration biologischer Theorien in den Rahmen allgemeiner naturwissenschaftlicher Theorien. Andererseits wird damit auch deutlich, dass ausgehend von den modernen Theorien der Selbstorganisation das Spezifische des Lebendigen nicht theoretisch gefasst werden kann.

Prigogine: dissipative Strukturen

I. Prigogine beschreibt seit den 1940er Jahren in thermodynamischen Modellen für chemische Reaktionen fern des Gleichgewichts Systeme der Selbstorganisation.¹⁶³ Die Betrachtung solcher Systeme aus der Sicht der Thermodynamik nimmt ihren Ausgang von der Unterscheidung *konservativer* und *dissipativer Systeme*. Die Wortbildung ist abgeleitet vom Ausdruck »dissipativ« (vgl. das englische Verb »to dissipate« »zerstreuen, verteilen«). Als »dissipative Systeme« (»dissipative systems«) werden seit Ende des 19. Jahrhunderts physikalisch-chemische Systeme bezeichnet, bei denen eine Energiedissipation (Zerstreuung der Energie) erfolgt, z.B. bei Bewegungen von Körpern oder Vibrationen eines Flüssigkeitsstroms unter dem Einfluss der Viskosität der Flüssigkeit.¹⁶⁴ Seit Mitte der 1960er Jahre werden insbesondere die von I. Prigogine untersuchten

»Self-organizing systems [...] involve optimization or in general an orderly change of the systems structure« (Mesarović 1962, 9).

»Wir verstehen [...] unter »Selbstorganisation der Materie« nichts anderes als die aus definierten Wechselwirkungen und Verknüpfungen bei strikter Einhaltung gegebener Randbedingungen resultierende Fähigkeit spezieller Materieformen, selbstreproduktive Strukturen hervorzubringen« (Eigen & Winkler 1975, 197).

»Self-organization commonly is considered as a process leading spontaneously from lower to higher levels of organization« (Schuster & Sigmund 1980, 158).

»Unter Selbstorganisation verstehen wir [...] einen irreversiblen Prozeß, der durch das kooperative Wirken von Teilsystemen zu komplexeren Strukturen des Gesamtsystems führt« (Ebeling 1982, 345).

»Selbstorganisierende Prozesse sind solche physikalisch-chemischen Prozesse, die innerhalb eines mehr oder weniger breiten Bereichs von Anfangs- und Randbedingungen einen ganz bestimmten geordneten Zustand oder eine geordnete Zustandsfolge (Grenzzyklus) einnehmen. [...] Das Erreichen des bestimmten Ordnungszustands wird dabei nicht oder nicht wesentlich von außen aufgezwungen, sondern resultiert aus den spezifischen Eigenschaften der an dem Prozeß beteiligten Komponenten. Der Ordnungszustand wird »spontan« erreicht« (Roth 1986, 153f.).

»Selbstorganisation bedeutet [...], daß das System seine Struktur von innen heraus schafft, ohne daß diese Struktur ihm von außen her, etwa durch speziellen Energietransport, aufgeprägt wird« (Haken 1987, 133).

»Self-organization is the autonomous passage of a system from an unpatterned to a patterned state without the intervention of an external template« (Ortoleva et al. 1987, 979).

»Die durch die dynamische Abhängigkeit zwischen den Komponenten (Größen, Variablen) eines Systems induzierten Eigenschaften und Strukturen eines Systems und seiner Komponenten nennen wir selbstorganisiert. Der

hiermit bestimmte Begriff von Selbstorganisation bezieht sich also auf solche Phänomene, die an Systemen und deren Strukturen infolge von Interaktionen ihrer Komponenten auftreten« (an der Heiden 1992, 72).

»[D]uring self-organization there is an increase in agency« (Salthe 1993, 165).

»Self-organization involves the emergence (and maintenance) of order, or complexity, out of an origin that is ordered to a lesser degree« (Boden 1996, 3).

»Self-organization is a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from numerous interactions among the lower-level components of the system. Moreover, the rules specifying interactions among the system's components are executed using only local information, without reference to the global pattern« (Cazemize et al. 2001, 8).

»[S]elf-organization processes are ones in which higher-level order emerges from the simple interaction of component parts in the absence of a pre-programmed blueprint« (Mitchell 2003, 6).

»Self-organization is a process by which large scale (macro) order is formed in a system through the promotion of fluctuations at a smaller (micro) scale via processes inherent in the system dynamics, modulated by interactions between the system and its surroundings« (Collier 2004, 151).

»Selbstorganisation« bezeichne den Prozeß des beständigen und eigenständigen Reorganisierens und Wiederherstellens einer vorhandenen Struktur« (Buddensiek 2006, 34).

»Selbstorganisation beschreibt den Prozess der Struktur- bildung in einem aus Untersystemen oder elementaren Komponenten zusammengesetzten Gesamtsystem. Die Änderung eines äußeren Systemparameters führt durch die lokale Wechselwirkung der Einzelkomponenten ohne den Einfluss einer äußeren Kraft und ohne zentrale Informationsverarbeitung von einem ungeordneten Zustand zu einem Zustand höherer Ordnung« (Hütt & Marr 2006, 106).

Tab. 250. Definitionen und Erläuterungen des Selbstorganisationsbegriffs.

Systeme fern des thermodynamischen Gleichgewichts als dissipative Systeme beschrieben.¹⁶⁵ Prigogine verwendet seit den 1960er Jahren meist den Ausdruck **dissipative Strukturen** (Prigogine & Nicolis 1967: »dissipative structures«¹⁶⁶), weil es sich bei den von ihm untersuchten Systemen um Körper mit charakteristischen Strukturen handelt. Während konservative Strukturen sich ohne Zufuhr von Energie von außen in einem veränderungsfreien Zustand des Gleichgewichts halten (weil z.B. die Massenpunkte in einem Minimum der potenziellen Energie liegen), bedürfen dissipative Strukturen zu ihrer

Aufrechterhaltung der Zufuhr von Energie. Diese Zufuhr ermöglicht eine Ferne des Systems von seinem thermodynamischen Gleichgewichtszustand, der – gemäß dem Zweiten Hauptsatz der Thermodynamik – einem Zustand hoher Entropie entspricht. Entfernung vom Gleichgewicht bedeutet damit auch – in der Boltzmannschen Deutung der Entropie – einen Zustand hoher Ordnung. Eine dissipative Struktur ist nach Prigogine als »Organisation im Raum«¹⁶⁷ bestimmt, die fern des thermodynamischen Gleichgewichts existiert und deren geordneter Zustand einer Entropieabnahme entspricht. Die dissipative

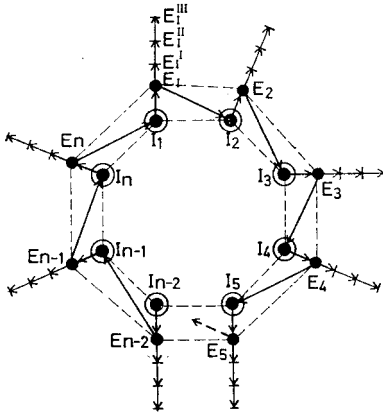


Abb. 460. Modell eines sich selbst organisierenden katalytischen »Hyperzyklus«. Die I_i repräsentieren informations-tragende Moleküle (RNA-Stränge), die sich selbst kopieren können (kleine Kreise). Die E_i repräsentieren katalytisch aktive Moleküle: Sie werden von einem I_i -Molekül hergestellt und katalysieren die Replikation eines anderen I_i -Moleküls. Durch die Katalyse von I_i durch ein E_i ist der Hyperzyklus geschlossen (aus Eigen, M. (1971). *Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules*. *Naturwiss.* 58, 465-528: 504).

Struktur eines Systems entsteht meist über die interne Verstärkung von Fluktuationen jenseits einer Instabilitätsschwelle und ist damit Ausdruck der Selbstorganisation des Systems. Prigogine selbst bezeichnet den Prozess der Bildung dissipativer Strukturen seit 1967 als »Selbstorganisation«.¹⁶⁸ In seiner dissipativen Struktur kann das System stationär als Fließgleichgewicht bestehen oder eine periodische Ordnung aufweisen.

Ein bekanntes Beispiel für die von Prigogine beschriebenen dissipativen Strukturen stellen die *Bénard-Zellen* dar: Beim Erhitzen dünner Flüssigkeitsschichten entsteht jenseits eines kritischen Temperaturgefälles ein geordneter Wärmetransport in Form von hexagonalen Konvektionszellen. In der Beschreibung Prigogines repräsentiert die neue makroskopische Ordnung einen Zustand fern ab vom thermischen Gleichgewicht, der homogenen Wärmeverteilung. Weil der Wärmetransport nicht mehr linear zum Temperaturgradienten verläuft, sondern aufgrund der geordneten Strömung effektiver verläuft als ein diffuser Wärmefluss, liegt eine nicht-lineare Verknüpfung vor.¹⁶⁹ In den *Bénard-Zellen* kommt die Ordnung des Systems durch das regelmäßige Strömungsverhalten der Moleküle zustande. Prigogine spricht von der *Kooperation* einer großen Zahl von Molekülen (nach Nicolis und Prigogine kooperieren

in der *Bénard-Konvektion* etwa 10^{20} Moleküle¹⁷⁰).

Weil der Übergang von einem ungeordneten Anfang zu einer geordneten, komplexen Struktur mit einem bestimmten Muster abrupt und unvermittelt erfolgt, wird er als kritischer Phasenübergang beschrieben. Seit einem Aufsatz von P. Bak, C. Tang und K. Wiesenfeld aus dem Jahr 1987 wird von einer *selbst-organisierenden Kritikalität* (»self-organized criticality«) gesprochen.¹⁷¹

Eigen: Hyperzyklus

Ein Modell für einen Prozess der zyklischen Katalyse von chemischen Prozessen stellt der *Hyperzyklus* dar (vgl. Abb. 460). Das Konzept wird 1971 von M. Eigen eingeführt.¹⁷² (Ohne biologischen Bezug wird das Wort seit seiner Prägung durch E.N. Laguerre im Jahr 1882 in der Mathematik verwendet.¹⁷³) In Eigens Modellierung der »Selbstorganisation der Materie« besteht ein Hyperzyklus aus einer Folge von Molekülen, die ihre Herstellung wechselseitig katalysieren. Unterschieden werden dabei zwei Molekülarten: ein »Informationsträger« (bestehend aus einer Nukleotidkette), der die Synthese eines katalytisch aktiven Moleküls (bestehend aus einer Peptidkette) der »Information« seiner Nukleotidkette entsprechend bewirkt. In einem Hyperzyklus sind mehrere dieser »Translationsschritte« hintereinander geschaltet, wobei jedes katalytisch aktive Molekül die Synthese eines anderen katalytisch aktiven Moleküls katalysiert und diese Prozesskette dadurch zu einem Kreislauf geschlossen wird, dass es ein katalytisch aktives Molekül gibt, das auf die Synthese des ersten katalytisch aktiven Moleküls zurückwirkt. Die nicht lineare Dynamik eines Hyperzyklus ermöglicht die schnelle Evolution des Systems und die Selektion gegen »parasitische« Zweige.¹⁷⁴

Eigen versteht unter »Selbstorganisation« die aus der Wechselwirkung ihrer Komponenten resultierende »Fähigkeit spezieller Materieformen, selbstreproduktive Strukturen hervorzubringen« (vgl. Tab. 250).¹⁷⁵ Nicht geklärt wird dabei, was genau unter »selbstreproduktiven Strukturen« zu verstehen ist. Die Untersuchungen Eigens legen es nahe, darunter solche Systeme zu verstehen, die in der Lage sind, sich nach dem Muster einer biologischen Fortpflanzung zu vermehren. Viele chemische Strukturen, die traditionell als Fälle der Selbstorganisation gelten, z.B. die *Bénard-Zellen*, würden auf dieser Grundlage allerdings nicht als selbstorganisierend beschrieben werden können.

Hinsichtlich seiner Leistung als realistisches Modell für die Vorgänge bei der Entstehung des Lebens ist der Hyperzyklus mit zahlreichen Problemen ver-

bunden. Ein zentrales Problem besteht in der für das Modell notwendigen Annahme einer geringen Fehlerwahrscheinlichkeit bei der Replikation. Überschreitet die Fehlerrate einen bestimmten Wert, kommt es zur so genannten »Fehlerkatastrophe«, d.h. zu einer Akkumulation von Fehlern über die Generationen, die schließlich die Ähnlichkeit der Molekülpopulationen eines Hyperzyklus auflöst. Die Anfälligkeit der Komponenten des Hyperzyklus für Mutationen macht seinen langfristigen Erhalt also unwahrscheinlich. Der Erhalt des Hyperzyklus beruht auf der Affinität der katalysierenden Moleküle allein zu den ihnen im Zyklus direkt folgenden Informationsmolekülen. Wenn eine Mutation bewirkt, dass ein Katalysatormolekül die Bildung des übernächsten Informationsmoleküls katalysiert, würde das dazwischenliegende Informationsmolekül aus dem Zyklus herausfallen. Ebenso kann eine einfache Mutation bewirken, dass ein Informationsmolekül zwar noch empfänglich für seinen zugehörigen Katalysator ist, den nächsten Katalysator aber nicht mehr bildet. Es wäre dann zu einem Parasiten des Hyperzyklus geworden.¹⁷⁶

Kauffman: autokatalytische Reaktionen

Ein realistischeres und ebenso anschauliches Modell der Selbstorganisation der Lebewesen entwickelt S. Kauffman seit den 1980er Jahren ausgehend von einer Menge *autokatalytischer Reaktionen* (vgl. Abb. 461). Die Reaktionen sind in diesem Modell so konstruiert, dass sie ein *geschlossenes Netzwerk* ergeben, bei dem das Produkt einer Reaktion als Katalysator für eine andere Reaktion des Systems fungiert. Jedes Produkt ist damit zugleich Mittel (Katalysator) und Zweck (Reaktionsprodukt) des Systems (in Kauffmans konkretem Beispiel aus Abb. 461 ist diese Bedingung allerdings nicht erfüllt). Die katalytische Geschlossenheit besteht darin, dass kein Syntheseschritt durch einen anderen, nicht im Gemenge enthaltenen Stoff katalysiert wird; sie ergibt sich in dem Modell Kauffmans erst, nachdem das System eine kritische Komplexität, d.h. Vielfalt an Reaktionen überschreitet. Kauffman nutzt sein Modell für eine allgemeine Bestimmung der Natur von Lebewesen: »Living organisms are, in fact, collectively autocatalytic molecular systems«.¹⁷⁷

Kauffmans (mathematische) Einsicht besteht darin, dass die katalytische Geschlossenheit des Gemenges sich nicht kontinuierlich, sondern plötzlich als ein Phasenübergang einstellt, wenn das Verhält-

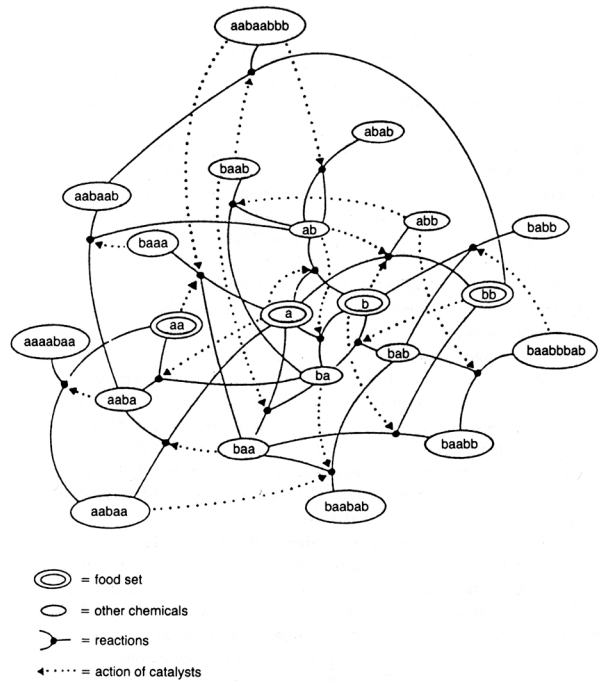


Abb. 461. Modell eines Netzwerks katalytischer Reaktionen. Ausgezogene Linien repräsentieren Syntheseschritte, gepunktete Linien bezeichnen die Einwirkung der dazu nötigen Katalysatoren. Das Netzwerk ist fast geschlossen, insofern jeder Reaktand zugleich Katalysator (Mittel) als auch Produkt einer Katalyse (Zweck) ist (aus Kauffman, S.A. (1995). *At Home in the Universe*: 65).

nis der Anzahl von Reaktionen zu der Anzahl der Bestandteile des Gemenges einen kritischen Punkt überschreitet. Dieses Verhältnis wiederum hängt von der Komplexität (z.B. der Länge, der Anzahl von Monomeren) der Bestandteile des Gemenges ab: Komplexe Bestandteile können auf eine Vielzahl von Möglichkeiten gebildet werden (sie erhöhen damit das Verhältnis der Anzahl von Reaktionen zu der Anzahl von Bestandteilen), so dass es wahrscheinlicher als bei weniger komplexen Bestandteilen der Fall ist, dass eine ihrer Bildungsreaktionen durch ein Produkt des Gemenges katalysiert wird. Die katalytische Geschlossenheit eines Gemenges kann sich so spontan oberhalb eines bestimmten Komplexitätsniveaus seiner Bestandteile einstellen: »Damit sich das Leben kristallisiert, bedarf es einer kritischen Diversität von Molekülartern. Einfachere Systeme erreichen schlichtweg keine katalytische Abgeschlossenheit. Das Leben entstand in einem Stück und nicht in sukzessiven Schritten, und es hat diesen ganzheitlichen Charakter bis heute bewahrt.«¹⁷⁸

Selbstorganisation und Agentenstatus

Aufbauend auf den Untersuchungen Kauffmans stellt S.N. Salthe in den 1990er Jahren einen Zusammenhang zwischen dem Grad der Selbstorganisation eines Systems und seines Status als Agenten her. Nach dem Verständnis Salthes bildet der Vorgang der Selbstorganisation einen Prozess, bei dem es zur Verstärkung von Einflüssen zwischen einigen Komponenten eines Systems kommt und zur Verminderung der Wechselwirkung zwischen anderen Komponenten. Gerichtet ist die Entwicklung dabei auf die Entstehung von Kreisläufen der Interaktion (vgl. Abb. 462). Nach der Ausbildung eines solchen Kreislaufs existieren die Komponenten des Systems nur in ihrer Interaktion; der selbstorganisierte Kreislauf insgesamt stellt also eine ↑Ganzheit dar. Weil es im Wesentlichen die Interaktionen des Systems selbst sind, die das Verhalten des Systems determinieren, kann das System als ein Agent im Sinne eines Zentrums der Aktivität (»agency«) angesehen werden: »Any self-organizing system gradually constructs its agency as it individuates.«¹⁷⁹

Selbstorganisation als Organisationsentstehung

Trotz seiner allgemeinen Verbreitung ist der Begriff der Selbstorganisation überraschend unklar. Bezeichnet wird mit dem Begriff der Sachverhalt der Veränderung eines Gegenstandes oder eines Komplexes von Gegenständen aus sich selbst heraus, aus eigener, endogener Dynamik. Der Wortlaut des Begriffs könnte so verstanden werden, dass diese Dynamik von einem Zustand der fehlenden Organisation zu einem Zustand der Organisation führt. Problematisch ist bei einer solchen Konzipierung aber, wie überhaupt etwas *sich* organisieren kann, wenn es vor der Organisation überhaupt noch nicht als Einheit bestanden hat. Um *sich* zu organisieren, müsste das System schon vor der Organisation vorhanden sein, aber es wird doch erst durch den Prozess der Organisierung gebildet. Also nicht das *Selbst* organisiert *sich* in dem Vorgang der Selbstorganisation, sondern die Materie organisiert sich zu einem System (im Unterschied zur *Fremdorganisation* durch einen Designer). Die reflexive Struktur des Selbstverhältnisses ist somit erst am Ende des Prozesses der Selbstorganisation etabliert: Selbstorganisation ist der Prozess der Entstehung der Selbstbezüglichkeit oder des Selbst eines Systems. – Hingewiesen wird in diesem Zusammenhang auch auf die primär grammatische Problematik, die in Formulierungen, wie der Aussage, dass etwas sich erzeuge, liegt: Insofern das Verb »erzeugen« eine zweistellige Relation darstellt, sei die Identität der beiden Relata ausgeschlossen, bemerkt H.R. Fischer 1990.¹⁸⁰

Auch hinsichtlich seiner Anwendung in der Biologie ist der Ausdruck missverständlich: Wenn mit »Selbstorganisation« in der Biologie der Prozess der Entstehung eines Organismus aus einem unorganisierten Etwas gemeint sein soll, dann ist die Behauptung, Lebewesen würden sich selbst organisieren, in gewisser Weise schlicht falsch. Denn jedes Lebewesen entsteht aus einem anderen Lebewesen. Es erzeugt seine Organisation also ursprünglich nicht selbst, sondern erhält sie von seinen Eltern. Am Anfang des Lebens eines Organismus steht damit nicht der Prozess der Selbstorganisation, sondern der Fremdorganisation. Das, was in der Organisation aus sich heraus geschieht, ist nicht der Prozess der Organisation, sondern der Veränderung der ererbten Organisation, also der Entwicklung.

Aus entwicklungsbiologischer Perspektive wird schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts darauf hingewiesen, dass ein Organismus in jedem seiner Stadien eine Organisation darstellt. Nach F.R. Lillie ist es die Organisation eines Organismus selbst, und nicht etwa (im Sinne einer Teilchentheorie der Vererbung) nur eine Summe von Komponenten oder Eigenschaften, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben wird: »there are certain properties of the whole, constituting a principle of unity of organization, that are part of the original inheritance, and thus continuous through the cycle of the generations, and do not arise anew in each.«¹⁸¹

Als Konsequenz daraus erscheint es naheliegend, die Selbstorganisation in der lebendigen Natur als die Entfaltung einer zuvor in nur geringerem Maße oder nur latent vorhandenen Organisation zu verstehen. Sie könnte dann in der Umgestaltung einer wenig organisierten Struktur in eine hochorganisierte bestehen, etwa einer Knospe in eine Blüte oder anderen Prozessen der organischen Differenzierung während der ontogenetischen Entwicklung. Auch ein solches Verständnis ist aber problematisch, weil zu klären wäre, worin ein Mehr oder Weniger der Organisation bestünde. Außerdem wären die Vorgänge der Entwicklung auf der Grundlage dieses Verständnisses begrifflich präziser als Prozesse der Umorganisation (*Transorganisation*) als der Selbstorganisation (*Autorganisation*) zu bezeichnen.

Ansätze zur Quantifizierung des Ausmaßes einer Selbstorganisation bestehen tatsächlich.¹⁸² Die Grundlage dafür bildet eine statistische Bestimmung der Menge an Information, die benötigt wird, um das zukünftige Verhalten eines Systems vorauszusagen. Naheliegend ist ein solcher Ansatz bei einem Verständnis von »Selbstorganisation«, das vom thermodynamischen Ordnungsbegriff ausgeht (vgl.

z.B. Colliers Definition von 2004 in Tab. 250). Eine Schwierigkeit dabei besteht allerdings in der Bestimmung desjenigen Anteils an »Ordnung« oder »Organisierung« des Systems, die vom System »selbst« kommt, und nicht von dessen Umwelt.

Begrifflich sinnvoll erscheint es, unter »Selbstorganisation« den Prozess der Schließung der Interaktion von Elementen (»interaction closure«¹⁸³) im Sinne der Entstehung eines Verhältnisses der wechselseitigen Abhängigkeit zwischen ihnen zu verstehen. Durch diese interaktive Schließung wird die Menge der Elemente zu einem System mit einer Einheit und einem distinkten »Selbst« zusammengefügt. Weil in der Veränderung biologischer Systeme das System meist bereits als funktional geschlossene Einheit vorliegt oder aus einer solchen Einheit ausgegliedert wird und die Schließung der Interaktion gerade nicht erst im Verlaufe der Entwicklung spontan erfolgt, erscheint es sinnvoll, in diesen verbreiteten biologischen Fällen, auf den Begriff der Selbstorganisation ganz zu verzichten.

Die Unmöglichkeit der Selbstorganisation

Streng genommen widerspricht die Vorstellung eines sich selbst organisierenden Systems dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik, nach dem die Entropie in einem abgeschlossenen System nur zunehmen kann. Die Abnahme der Entropie in einem System ist danach nur möglich, wenn das System in einem Energie- oder Stoffaustausch mit seiner Umgebung steht. Selbstorganisierend ist also thermodynamisch nicht das System als solches, sondern allein die Systemkomponente in einer System-Umwelt-Einheit. Oder in einer gängigeren Formel gesagt: Selbstorganisation kann es nur in offenen Systemen geben. Systeme können nicht in Isolation von einer Umwelt, aus sich heraus Ordnung schaffen: Ihr »Ordnungsgefüge wird durch Entnahme von »Ordnung« aus der Umwelt aufrechterhalten«, wie es 1944 E. Schrödinger formuliert.¹⁸⁴ Der Bezug zu seiner Umwelt ist also für ein sich organisierendes System notwendig. Nur unter Voraussetzung seines Umweltbezuges kann es seine Ordnung erhöhen.

In diesem basalen Sinn kann die Selbsterstellung und Selbstorganisation eines Systems nie vollständig sein. Das System kann seine Aktivität nur entfalten, insofern es in eine Umwelt eingebettet ist, von der es Energie und Bausteine bezieht. H. von Foerster, einer der Begründer der Selbstorganisationstheorien, schließt aus Überlegungen dieser Art im Jahr 1960, dass es selbstorganisierende Systeme im strengen Sinne nicht gibt: »There are no such things as self-organizing systems!«.¹⁸⁵ Nach von Foerster kann es

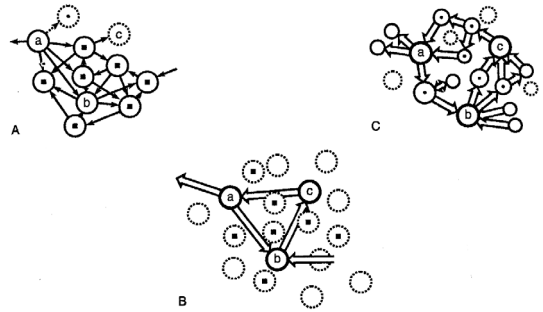


Abb. 462. Selbstorganisation durch Ausbildung stabiler Verbindungen zwischen Systemkomponenten (aus Salthe, S.N. (1993). *Development and Evolution. Complexity and Change in Biology*: 152).

solche Systeme als geschlossene nicht geben, weil sie dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik widersprechen. Der Begriff mache nur Sinn, wenn er ein System in enger Verbindung zu seiner Umwelt bezeichnet, wobei die Umwelt des Systems dieses mit Energie und Ordnung versorge, so dass die Ordnung des Systems auf Kosten seiner Umwelt zunehmen kann (»it somehow manages to »live« on the expense of this environment«¹⁸⁶).

»Selbstorganisation« als genetisches Konzept

Nicht jede Organisation muss durch Selbstorganisation entstanden sein. Es sind zwei organisierte Systeme vorstellbar, die im Hinblick auf ihre Organisation keine relevanten Unterschiede zeigen, die aber doch darin verschieden sind, dass das eine durch Selbstorganisation und das andere durch Fremdorganisation hervorgebracht wurde. Dies könnte etwa für Organismen gelten, die der Mensch in Zukunft einmal wird herstellen können. Das Konzept der Selbstorganisation hat also im Wesentlichen einen historischen Kern. Es enthält ein Urteil über die Entstehungsgeschichte einer Organisation. Weil die natürlichen Organismen als Naturgegenstände sich aus eigener Dynamik heraus gebildet haben, ist das Konzept entscheidend, um eine Klärung der Entstehung des Lebens zu ermöglichen – der Begriff der Organisation selbst bleibt davon aber unberührt. Die Selbstorganisationstheorien sind Entwicklungstheorien, die die Entstehungsbedingungen von Gegenständen durchleuchten, sie sind keine Konstitutionstheorien, die die Struktur eines Systems beschreiben. Gegenüber den Theorien der (lebendigen) ↑Organisation sind sie damit auch systematisch nachgeordnete Theorien.

Ein mystischer Begriff?

Seit den 1970er Jahren ist der Begriff der Selbstor-

ganisation ein in vielen Kontexten angewandter und aufgrund seiner vielfältigen Verwendung schillernder Begriff. Er wird nicht nur für die Entstehung von materiell geordneten Strukturen, sondern auch für jede andere Bildung von komplexen Gefügen ausgehend von einfachen Vorläufern verwendet. Selbst die Genese des menschlichen Bewusstseins wird von einigen Autoren durch die Selbstorganisation des Kosmos erklärt. So heißt es 1988 bei F. Cramer: »Mit der Einführung der Selbstorganisation als Grundeigenschaft der Materie ist [...] auch gesagt, daß jede Materie a priori ideenträchtig ist. Sie hat die Idee ihrer Selbstorganisation, ihrer Entfaltung, aller Baupläne und Ausformungen in sich. Danach war beim Urknall die Idee des menschlichen Bewußtseins als Möglichkeit schon vorhanden.«¹⁸⁷

Angesichts solcher behaupteter Erklärungsallmächtigkeit ist es nicht verwunderlich, wenn G. Roth 1990 von den Ausdrücken »Selbstorganisation« und »Autopoiese« feststellt, sie seien »geradezu mystische, scheinbar alles erklärende Begriffe«.¹⁸⁸

Autopoiese

»Autopoiese« (engl. »autopoiesis«) bezeichnet das für die theoretische Biologie einflussreichste Modell der Selbstorganisation. H.R. Maturana, F.J. Varela und R. Uribe führen diesen Ausdruck 1974 ein.¹⁸⁹ Unabhängig von diesen Ansätzen plante angeblich auch H. Plessner eine Weiterführung seiner Philosophischen Anthropologie in der zweiten Hälfte der 1950er Jahre unter dem Arbeitstitel »Autopoiesis«.¹⁹⁰

Ausgangspunkt für das Konzept bei Maturana und seinen Kollegen sind Untersuchungen aus den 1960er Jahren zur Neurophysiologie des Sehens beim Frosch. Diese Analysen ergeben eine erstaunliche Abgeschlossenheit und Selbstbezüglichkeit der Prozesse der neuronalen Verarbeitung, die die Vorstellung einer einfachen Abbildung der Außenwelt erschüttern und statt dessen konstruktivistische Interpretationen nahe legen, nach denen das Wahrnehmungsbild des Frosches zu großen Teilen auf neuronalen Konstruktionen beruht. In den Worten Maturanas und seiner Mitarbeiter belegen die Experimente, »daß die Aktivitäten der Nervenzellen keine vom Lebewesen unabhängige Umwelt spiegeln«, sondern sie »bilden lediglich einen Rahmen von Relationen, in dem das Lebewesen sich mit Bezug auf seine eigene Organisation selbst repräsentiert«.¹⁹¹ Das Nervensystem stellt in Maturanas Beschreibung ein Netzwerk von weitgehend geschlossenen Operationen dar, in das Einflüsse der Umwelt nur sehr selektiv eingehen und nach Maßgabe der Struktur des Systems verar-

beitet werden. 1970 weitet Maturana dieses Modell der operationalen Geschlossenheit und »Selbstreferenzialität« von Prozessen auf den gesamten Organismus aus und beschreibt die organischen Vorgänge von Metabolismus, Wachstum und Reproduktion als in einem geschlossenen kausalen Kreisprozess organisierte Vorgänge (»all organized in a closed circular process«). In dieser »zirkulären Organisation« werden die Komponenten, die die Organisation ausmachen, beständig neu synthetisiert, und eben darin besteht die Lebendigkeit des Systems: »This circular organization is the living organization.«¹⁹²

1974 führen Maturana, Varela und Uribe für die zirkuläre Organisation der Lebewesen den Terminus »Autopoiese« (»autopoiesis«) ein und bestimmen ihn auf diese Weise: »Die autopoietische Organisation wird als eine Einheit definiert durch ein Netzwerk der Produktion von Bestandteilen, die 1. rekursiv an demselben Netzwerk der Produktion von Bestandteilen mitwirken, das auch diese Bestandteile produziert, und die 2. das Netzwerk der Produktion als eine Einheit in dem Raum verwirklichen, in dem die Bestandteile sich befinden.«¹⁹³ Die Rekursivität der Prozesse führt also zu dem Vorliegen einer besonderen Form von Einheit, in der die wechselseitig voneinander abhängigen Teile, die das System konstituieren, durch eben die Rekursivität erhalten werden. Nach Maturana und seinen Mitarbeitern bildet die Autopoiese (und nicht etwa die Fortpflanzung oder andere als abgeleitet angesehene Vermögen) das zentrale Charakteristikum von Lebewesen, das diese von den unbelebten Gegenständen unterscheidet.

Dem Begriff der Autopoiese liegt damit die Intention zugrunde, eine einheitliche Bestimmung des Begriffs »Leben« zu erreichen. Nicht eine Liste von Merkmalen – wie Selbstbewegung, Reizbarkeit, Stoffwechsel, Fortpflanzung etc. –, die in verschiedenen Kombinationen vorliegen können, soll den Begriff definieren, sondern ein einheitliches Kriterium, das sich aus der »Organisation« des Lebendigen ergibt. »Leben« wird damit auch nicht an eine bestimmte stoffliche Basis geknüpft, sondern könne auf verschiedener materieller Grundlage realisiert sein. Die lebendige Organisation besteht nach Maturana und Varela aus den Relationen, die eine Maschine als eine Einheit definieren (»relations that define a machine as a unity, and determine the dynamics of interactions and transformations which it may undergo as such a unity«).¹⁹⁴

In der Leistung eines Systems, seine eigene Struktur aufzubauen und dadurch seine »Autonomie« zu begründen, sehen Maturana und Varela das allgemeine Charakteristikum eines Lebewesens. Terminolo-

gisch wenig glücklich, bezeichnen sie diese durch Selbsterstellung gekennzeichneten physischen Körper als »Maschinen« (\uparrow Organismus/Maschine). Der Grund für diese Wortverwendung liegt vermutlich in Maturanas Verbindungen zur amerikanischen Kybernetikszene in Urbana seit Mitte der 1960er Jahre. Für die frühen Kybernetiker, wie W.R. Ashby, ist ein Organismus selbstverständlich eine Maschine, weil diese darüber definiert ist, dass ihr Verhalten mittels Gesetzen beschrieben und damit vorhergesagt werden kann.¹⁹⁵ Über die Maschinenanalogie kann zwar sowohl die rein physische Natur als auch das Wechselverhältnis der Teile in einem Organismus erläutert werden. Aber der von den Autoren behauptete entscheidende Aspekt des Lebens, seine Selbsterstellung, wird durch die Kennzeichnung von Organismen als Maschinen eher verdeckt.

Varela hält sein Konzept der organisatorischen Geschlossenheit für eine Verallgemeinerung des klassischen Begriffs der Stabilität eines Systems. Denn beiden Konzepten liege die Vorstellung einer Systeminvarianz zugrunde; Stabilität sei nur eine besondere Form der Invarianz.¹⁹⁶ Die operationale Geschlossenheit des Systems bietet nach Varela also neben der Stabilisierung noch andere Möglichkeiten des Systemerhalts. Diese Invarianz ohne Stabilität sieht vom Bezug des Systems zu seiner Umwelt ab, sie thematisiert – der Vorgabe folgend, dass ein organisatorisch geschlossenes System keine Inputs und Outputs hat, – allein die internen Bezüge des Systems. Auch »Rückkopplung« ist nach Varela ein derartiger Mechanismus, der rein systeminterne Verhältnisse beschreibt, über den damit in der Konsequenz auch nur systeminterne Störungen ausgeglichen werden können: »organizational closure is close to, but distinct from, feedback, to the extent that the latter requires and implies an external source of reference, which is completely absent in organizational closure. A network of feedback loops mutually interconnected is organizationally closed.«¹⁹⁷

Seit ihrer Einführung wird die Autopoiesetheorie zwar breit rezipiert und vielfach angewandt, sie bleibt aber weitgehend unformalisiert, und der Unterschied zu den älteren Konzepten auf der einfachen Beschreibungsebene wird nicht klar herausgearbeitet.¹⁹⁸ Die zentrale Idee der kreiskausalen Verknüpfung von Prozessen zu einer Einheit besonderer Art, dem \uparrow Organismus, liegt den biotheoretischen Überlegungen seit Ende des 18. Jahrhunderts zugrunde. Kritisch wird gegen die Autopoiesetheorie eingewandt, sie würde in ihrem mechanistischen Modell keinen Platz für Regelungs-, Steuerungs- und Informationsverarbeitungsprozesse lassen.¹⁹⁹ Auch die viel betonte

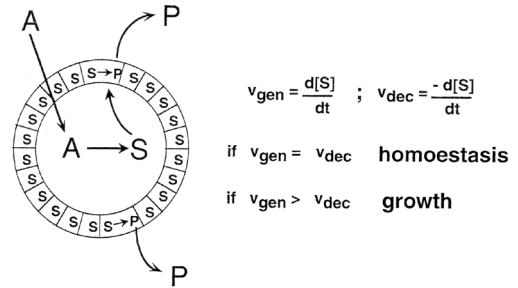


Abb. 463. Modell eines minimalen autopoietischen Systems. Das System besteht aus zwei miteinander konkurrierenden Reaktionen: Die erste bewirkt den Aufbau der Komponenten (S) der Grenzschicht des Systems aus einem Nährstoff der Umwelt (A), die zweite deren Abbau zu einem Abfallprodukt (P). Je nach der Geschwindigkeit dieser beiden Reaktionen befindet sich das System in einem Zustand des Wachstums, der Homöostase oder des Absterbens (aus Luisi, P.L. (2003). *Autopoiesis: a review and a reappraisal*. *Naturwiss.* 90, 49-59: 53).

Zirkularität der Prozesse gehe an der wesentlichen Struktur der Organismen vorbei, weil diese ein dynamisch gesteuertes Durchflusssystem darstellen, in dem die Stoffe nicht kreisen, sondern aufgenommen und abgegeben würden.²⁰⁰ Die Beschreibung der Organisation von Organismen nach dem Modell einer kausalen Zirkularität darf also nicht auf das Kreisen von Stoffen in einem Körper bezogen werden, sondern auf die kausale Interdependenz der Prozesse und Teile, die zusammen einen Organismus konstituieren (\uparrow Kreislauf). In diesem Sinne ist E. Thompson 2007 der Auffassung, der Ansatz der Autopoiese liefere eine naturalistische Interpretation von Kants Lehre der Naturzwecke (»the theory of autopoiesis offers a naturalized, biological account of Kant's notion of a natural purpose«).²⁰¹ Maturana und Varela beurteilen den Zweckbegriff allerdings nicht als Element der Konstitutionsbedingungen der Organisation von Lebewesen: »Purpose or aims [...] are not features of the organization of any machine (allo- or autopoietic); these notions belong to the domain of our discourse about our actions, that is, they belong to the domain of descriptions«²⁰² (\uparrow Zweckmäßigkeit).

Ein konkretes Modell der Selbstorganisation wird in den 1980er Jahren unter dem Titel *Autogenese* (»autogenesis«) entwickelt (die ältere biologische Verwendung des Wortes »Autogenese« (engl. »autogenesis«) bezieht sich auf das Phänomen der \uparrow Urzeugung²⁰³). V. Czányi und G. Kampis entwickeln ihr Modell der Autogenese für die Evolution selbstreplikativer Systeme und gehen von einer Vorläuferstruktur (»autogenetic system-precursor (AGSP)«)

aus, die selbst bereits organisiert ist, insofern sie aus einem geschlossenen Zyklus der Produktion von Komponenten besteht. Durch die Integration dieser Vorläuferorganisation in ein System erfolgt eine Übertragung »replikativer Information« in das System, die eine Selbstreproduktion des ganzen Systems ermöglicht.²⁰⁴

Synergetik

Der Ausdruck »Synergetik« (abgeleitet von griech. »συνεργειν« »zusammenwirken«) wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts in verschiedenen Kontexten verwendet: Er wird auf Prozesse in der menschlichen Entwicklung bezogen (Coulter 1955)²⁰⁵; er bildet einen Namen für ein Architekturbüro in Raleigh, North Carolina (Anonymus 1959: »Synergetics«; Präsident R. Buckminster Fuller)²⁰⁶; er wird im politischen Zusammenhang auf die Beeinflussung politischer Entscheidungen durch die Wirtschaft angewandt (Tulloch 1965: »the present invasion of political theory by economists«)²⁰⁷; er erscheint im pädagogischen Kontext (Rubin 1966)²⁰⁸. Schließlich wird auch ein mathematisches Vorgehen unter der Bezeichnung »Synergetik« bekannt: Als *Synergie* (»synergis«) bezeichnet der Mathematiker S.M. Ulam 1960 ein mathematisches Verfahren, das numerische und analytische Ansätze miteinander verbindet und in der Zusammenarbeit zwischen Mathematiker und Computer besteht (»the continuing collaboration between the machine and its operator«).²⁰⁹

Für die Theorie der Biologie erweisen sich Ausdrücke, die semantisch mit dem griechischen Ausdruck »Synergie« zusammenhängen, seit der Antike als fruchtbar und geeignet, um das Verhältnis der Teile in einem Organismus zueinander zu bezeichnen (↑Ganzheit; Wechselseitigkeit). »Das eigentlich Biologische ist immer die spezifische Art des Zusammenwirkens der einzelnen innersystematischen Glieder im komplizierten Ganzen«, formuliert M. Hartmann 1933.²¹⁰ »Die σύνταξις offenbart sich hier [im Biologischen] als συνέργεια«, heißt es zehn Jahre später bei R. Hönlwald.²¹¹

Am bekanntesten ist jedoch der Wortgebrauch, der von der Theorie selbstorganisierender Systeme ausgeht: Der Physiker H. Haken bezeichnet seit 1971 als »Synergetik« eine allgemeine Lehre der Selbstorganisation, die das Entstehen von neuen Eigenschaften in komplexen Systemen beschreibt.²¹² Haken definiert die Synergetik als eine »Wissenschaft vom geordneten, selbstorganisierten, kollektiven Verhalten [...], wobei dieses Verhalten allgemeinen Gesetzen unterliegt.«²¹³ Hakens Synergetik verfolgt ein ambitionier-

tes Programm, das nicht nur die Naturwissenschaften auf eine gemeinsame Basis stellen will, sondern darüber hinaus auch Relevanz für die Sozialwissenschaft beansprucht. Ziel ist eine fächerübergreifende Vereinheitlichung der Wissenschaften auf der Basis kooperativer Effekte sich selbstorganisierender Prozesse.

Allgemein wird in der Synergetik ein System durch interne und externe Variable beschrieben, die so genannten *Moden* und *Kontrollparameter*. Veränderungen der Kontrollparameter (Fluktuationen) führen nach Überschreiten eines Grenzwertes zu einer Instabilität des Systems und seinen Übergang in einen neuen stabilen Zustand. Dieser neue Zustand ist dadurch charakterisiert, dass eine große Anzahl stabil bleibender interner Variablen durch eine kleine Anzahl instabiler interner Variable, der sogenannten *Ordnungsparameter*, ausgedrückt werden kann. Das Zusammenwirken vieler unabhängiger Teile eines Systems bringt eine geordnete Struktur hervor.

Die grundlegenden Konzepte der Synergetik entwickelt Haken ausgehend von der Laserphysik, einem Teilgebiet der Quantenoptik. Die einheitliche Schwingung der Lichtwellen im Laser, die so genannte *Kohärenz*, wird erklärt durch einen anfänglichen »Wettbewerb« verschiedener Lichtwellen um die Anregung weiterer Atome, der von einer bestimmten Lichtwelle »gewonnen« wird. Diese dominante Lichtwelle fungiert als *Ordner*, indem sie alle weiteren angeregten Wellen zum Mitschwingen in ihrer Phase veranlasst. Haken spricht von einer *Versklavung* der anderen Lichtwellen durch den Ordner. Es liege hier eine *zirkuläre Kausalität* vor: Der Ordner versklave einerseits die anderen Lichtwellen, der Ordner werde aber andererseits erst durch das gleichmäßige Schwingen der anderen Lichtwellen hervorgebracht.²¹⁴

Haken weitet diese Beschreibung auf andere einschlägige Fälle von Selbstorganisationsphänomenen aus, z.B. das Strömungsverhalten von Flüssigkeiten bei der Bénard-Konvektion (s.o.). Als Ursache für das Strömen der Flüssigkeit gibt Haken die geringere gegenseitige Behinderung der strömenden Moleküle an. In einer anthropomorphen Redeweise schreibt er über die Flüssigkeit: »Bei der einen [Bewegungsform] findet die Flüssigkeit heraus, daß hier die Verhältnisse besonders günstig sind für das Aufsteigen der warmen Teile. Diese Bewegungsform wächst immer mehr an. Immer mehr Teile der Flüssigkeit werden in diese Bewegung hineingezogen, werden von ihr »versklavt«.«²¹⁵ Der funktionale Sinn der geordneten Strömung liege also in einer Erhöhung des Wärmeflusses in der Flüssigkeit. Welche der Bewe-

gungsformen die »günstigste« ist, lässt sich an den Wachstumsraten der verschiedenen Bewegungsformen vorherbestimmen.

In ihrem ursprünglichen Ansatz bildet die Synergetik v.a. ein mathematisches Instrumentarium zur Beschreibung und Analyse von Selbstorganisationsprozessen. In der Darstellung Hakens vollzieht sich jedoch ein schleichender Übergang von der mathematisch-deskriptiven Sprache zu einer kausaltheoretischen Ebene: Die Ordner werden nicht allein als die langsam veränderlichen Größen der Differenzialgleichungen beschrieben, sondern erhalten darüber hinaus die Rolle von kausalen Agentien, die andere Größen verändern. Das Prinzip der Versklavung stellt damit eine besondere Form der problematischen Abwärtsverursachung dar (↑Ganzheit).²¹⁶

Kritisch kann gegen die Synergetik als Grundlagentheorie der Biologie (die sie nicht intendieren muss, zu sein) eingewandt werden, dass sie zwar ein allgemeines Modell für die Entstehung von Ordnung formuliert, nicht aber für die Entstehung von Organisation. In den Modellen Hakens ist es nicht die Beziehung zwischen den Teilen eines Ganzen, die die Ordnung generiert. Die Teile werden überhaupt nicht als Unterschiedene behandelt und können daher auch nicht ein differenziertes Ganzes bilden, das aber doch für die Biologie grundlegend ist.

Trotz des zentralen Begriffs der Synergie betont Haken in seiner Begrifflichkeit weniger die Kooperation zwischen den Komponenten eines Systems als deren Antagonismus (mit Ausdrücken wie »Wettbewerb«, »Ordner« oder »Versklavung«). Die Synergetik erweist sich damit eher als eine Anwendung des Darwinismus als der Systemtheorie. Haken versteht die Synergetik sogar ausdrücklich als eine Ausweitung der Grundidee des Darwinismus: »Wir erkennen, daß der Darwinismus der Spezialfall eines noch umfassenderen Prinzips ist. Der Wettkampf findet auch schon in der unbelebten Materie statt.«²¹⁷ Grundprinzip der Biologie ist aber zumindest gleichberechtigt neben der Konkurrenz die Kooperation (↑Wechselseitigkeit).

Selbst

Das Pronomen »selbst« (von mhd. »selp«, ahd. »selb«) erfährt – in Anlehnung an das englische »self« – im 18. Jahrhundert eine Substantivierung zu der Form »Selbst« mit der grundlegenden Bedeutung »das seiner selbst bewusste Ich«.

Eine für alles Lebendige grundlegende reflexive Struktur wird seit der Antike festgehalten. Aristoteles bestimmt das für seinen Lebensbegriff definierende

Grundvermögen der Lebewesen als die *Selbst-Ernährung* (»αὐτοῦ τροφήν«).²¹⁸ Die basale Aktivität von Lebewesen ist also dadurch ausgezeichnet, dass sie auf die Entität zurückwirkt, von der sie ausgeht. Anders gesagt, die charakteristischen Tätigkeiten von Lebewesen sind Teile eines ↑Kreislaufs. Sie ermöglichen ihre eigene zukünftige Ausführung, indem sie zur Fortdauer der Existenz des Wesens, von dem sie ausgehen, beitragen.

Eine elaborierte Theorie des Selbst wird in der antiken Stoa entwickelt. Cicero referiert die stoische Lehre, nach der sich ein Lebewesen mit sich selbst befreundet, sobald es geboren sei.²¹⁹ Noch bevor es ein Verhältnis zu seiner Außenwelt eingehe, sei ein Lebewesen auf sich selbst bezogen. Über diese Selbstbezogenheit, die auf eine Selbstliebe und Selbsterhaltung gerichtet ist, seien alle weiteren Vermögen der Lebewesen vermittelt. So erfolge auch eine Wahrnehmung vermittelt über eine Selbstbeziehung, insofern das Lebewesen die Veränderungen der äußeren Einwirkungen an sich selbst feststelle.²²⁰ Auch das Streben nach Lust erfolgt nach Seneca nicht um seiner selbst willen, sondern als Mittel für das Lebewesen; die *Sorge um sich* wird zu dessen höchstem Ziel.²²¹

Ende des 16. Jahrhunderts streicht der spanische Spätscholastiker F. Suárez heraus, die Lebewesen, selbst Pflanzen, seien durch ein Selbstverhältnis ausgezeichnet; er bezeichnet sie als selbst-konstituierend und selbstoperierend (»constituti per seipsa, seu operari circa se«).²²²

Der Prozess der Substantivierung von »Selbst« lässt sich besonders gut im Hauptwerk von R. Cudworth aus der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts nachzeichnen.²²³ Nach Cudworth steht das Selbst als eigene Substanz neben den ausgedehnten Substanzen und bildet die Einheit der Aktivitäten, die von der Seele eines Lebewesens ausgehen. Das »I My Self« bildet nach Cudworth eine nicht ausgedehnte und unteilbare Einheit, eine Einheit, der eine Selbst-Aktivität, Leben, Energie, Substanz und ein In-sich-Sein zugeschrieben wird, die alles in einem beseelten Wesen enthält und zusammenhält: »one Self-Active, Living, Power, Substantial or Inside-Being, that Containeth, Holdeth and Connecteth all together.«²²⁴ Eine besondere Bindung hat das Konzept des Selbst bereits bei Cudworth zu der Vorstellung des Bewusstseins (»conscious of It Self«) und der Reflexion (»Reflexive upon its whole Self«).²²⁵

Dieser Bezug wird zentral in der Position J. Lockes, in der »Selbst« weitgehend mit dem Konzept der Person als eines einheitlichen Bewusstseins gleichgesetzt wird. Ein Selbst bestimmt Locke als ein bewusstes,

Selbstbeeinflussung

Einzelne Teile oder Zustände des Systems üben einen Einfluss auf andere Zustände oder Teile des Systems aus (z.B. die Populationsgröße von Räuber und Beute in einem ökologischen System).

Selbstregulation

Störeinflüsse der Umwelt werden durch interne Mechanismen des Systems (Steuerungen und Regelungen) kompensiert (z.B. die Temperatur in einem homöothermen Tier).

Selbsterhaltung

Notwendige Teile des Systems sind für ihre Existenz auf die Wirkung anderer Teile angewiesen, so dass das System als Ganzes nur aufgrund dieser internen Wirkungen existiert (z.B. das System der Organe eines Organismus).

Selbstherstellung

Die Teile des Systems erzeugen sich unter dem Einfluss der jeweils anderen Teile wechselseitig (z.B. die Organe in einem sich entwickelnden Organismus).

Selbstentwicklung

Ein System verändert sich in einer intern gesteuerten und nachhaltig verfolgten Weise zu einem bestimmten Zustand (z.B. die Entwicklung eines Organismus zu einem reproduktionsfähigen Stadium).

Selbstreproduktion

Ein System erzeugt ein neues System, das ihm ähnelt (z.B. asexuelle Fortpflanzung von Organismen).

Selbstwahrnehmung

Ein System verfügt über eine interne Repräsentation von eigenen zentralen Eigenschaften (z.B. in Form von symbolischen, sprachlichen Operationen).

Tab. 251. Formen des Selbstbezugs von Systemen.

denkendes Ding, das Lust und Schmerz empfinden kann und folglich für sich selbst sorgt: »Self is that conscious thinking thing [...] which is sensible, or conscious of Pleasure and Pain, capable of Happiness or Misery, and so is concern'd for it self, as far as that consciousness extends.«²²⁶ Die personale Identität einer Person hat nach Locke ihren Sitz in der Kontinuität des Bewusstseins oder des Selbst und fällt damit nicht mit einem jeweiligen Körper oder einem über die Zeit persistierenden Organismus zusammen: »personal identity can by us be placed in nothing but Consciousness (which is that alone which makes what we call self)«.²²⁷ Mit einem sich verändernden Bewusstsein im Laufe eines Lebens kann daher auch das Selbst und damit die Person wechseln: »the same Man would at different times make different Persons [...] self was changed; the self same Person was no longer in that Man.«²²⁸

Dieser Begriff des Selbst, der an das Konzept der Person und des Bewusstseins gebunden ist, bleibt bis in die Gegenwart der dominante. Daneben etabliert sich aber auch ein anderes Verständnis, nach dem jedem Lebewesen unabhängig von Personalität oder Bewusstsein, allein aufgrund der besonderen Beziehung seiner Teile zueinander oder aufgrund einfacher Seelenvermögen, ein Selbst zukommt. Am Anfang dieser Entwicklung steht G.W. Leibniz, insofern er erwägt, auch den Pflanzen und Tieren eine individuelle Identität (»identité individuelle«²²⁹) zuzuschreiben und es für nicht ausreichend erachtet, die Einheit eines Tieres oder einer Pflanze in der Organisation oder Konfiguration (»organisation ou configuration«²³⁰) ihrer Teile zu sehen. Darüber hinaus sei die Annahme eines in ihnen liegenden Prinzips des Lebens (»principe de vie subsistant«²³¹) notwendig. Den Begriff des Selbst (»soy«) behandelt Leibniz zwar wiederum allein im Kontext des Personenbegriffs; er weist aber doch darauf hin, dass auch in der Tierseele (der im Gegensatz zu der Unsterblichkeit der Menschenseele bloß eine Unaufhörlichkeit: »incessabilité« zukomme) eine physische und wirkliche Identität (»identité physique et réelle«) vorliege.²³² Diese Identität beruht nach der Darstellung Leibniz' allerdings nicht auf einem Bewusstsein oder einer Reflexion, denn diese Vermögen spricht er den Tieren ab²³³ – im Gegensatz zur Perzeption (↑Wahrnehmung) und einem Streben (↑Bedürfnis), die nach Leibniz schon Pflanzen zeigen²³⁴.

Eine durchgehende Selbstbezüglichkeit in den Aktivitäten von Organismen konstatiert auch G.E. Stahl: Der organische Körper bildet sich, ernährt sich, pflanzt sich fort und erhält sich (»per se fiat, subsistat, se propagat, se tueatur«).²³⁵

Ende des 18. Jahrhunderts etabliert sich die Vorstellung von einem Selbst bei Lebewesen ausgehend von den einflussreichen Bestimmungen eines Organismus, die Kant mit seinem Begriff des »sich selbst organisierenden Wesens« liefert oder die Schelling mit seiner Formulierung vornimmt, jedes »organische Produkt« trage »den Grund seines Daseyns in sich selbst, denn es ist von sich selbst Ursach' und Wirkung«²³⁶ (s.o.).

Zu einem endgültig allgemein-biologischen Begriff wird das Konzept des Selbst aber erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Er wird in vielen naturphilosophischen Erörterungen in den ersten Jahrzehnten des Jahrhunderts diskutiert. So betont Hegel in der »Phänomenologie des Geistes« den Aspekt der Selbstreferenz in der Selbsterhaltung von Organismen: »Das Organische zeigt sich als ein sich *Erhaltendes* und in sich *Zurückkehrendes* und *Zurückgekehrtes*.«²³⁷ Im

Organischen sind die Prozesse nach Hegel demnach so organisiert, dass sie in sich selbst zurücklaufen: »Das Organische bringt nicht etwas hervor, sondern erhält sich nur, oder das, was hervorgebracht wird, ist ebenso schon vorhanden, als es hervorgebracht wird.«²³⁸ Ausdrücklich spricht Hegel in der »Enzyklopädie« von einem »organischen Selbst«²³⁹; schreibt diesem »Selbstbewegung«²⁴⁰, ein »Selbstgefühl«²⁴¹ und einen »Selbstzweck«²⁴² zu. Ein elementares Selbst, wenn auch noch ohne »Selbstgefühl«, sieht Hegel schon bei den Pflanzen, insofern sie im Prozess der »Assimilation« von Nährstoffen über die Grundstruktur der »Rückkehr-in-sich« verfügen.²⁴³

Im Anschluss an Analysen dieser Art wird es üblich, die Bedingung der Selbstbeziehung von Lebewesen in die Definition des Lebensbegriffs aufzunehmen. So heißt es bei AC. Mayer in seiner »neuen Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens« von 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. 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.«²⁴⁴ In eine ähnliche Richtung zielt K.C.F. Krause, wenn er 1828 eine Definition des Lebens gibt, die von der Selbstgestaltung der Lebewesen ausgeht: »diejenigen Wesen leben, die sich in der Zeit aus eigener Kraft stetig verändern, dass sie selbst der Grund davon sind, dass sie diese und jene Beschaffenheit annehmen.«²⁴⁵

Im 20. Jahrhundert finden diese Überlegungen eine Wiederaufnahme in den Versuchen zur Begründung einer Theoretischen ↑Biologie. Lebewesen weisen allgemein eine selbstbezügliche, *egozentrische Eigenschaft* (»egocentric property«) auf, behauptet 1920 R.S. Lillie: »There is an apparent quality of exclusive self-reference in all organisms, due to the specific assimilative element in their constitution.«²⁴⁶ H. Plessner betrachtet es 1928 als ein Charakteristikum der Lebewesen, dass bei ihnen eine »Selbstbeziehung des Systems« vorliegt.²⁴⁷ Jedes Lebewesen verfüge über eine **Positionalität**, es sei gegen seine Umwelt gestellt und erst in dieser Abhebung bringe es sich zu sich selbst in Beziehung. Diese Beziehung weise u.a. die Momente der *autonomen Selbstveränderung*, des *Selbstabbaus* und des *Selbstaufbaus* auf.²⁴⁸ R. Höningwald bringt in den 1940er Jahren diese konstitutive Selbstbeziehung eines Organismus dadurch zum Ausdruck, dass er ihn als ein »reflexives« Naturobjekt bezeichnet; ein Organismus sei dadurch bestimmt, »sich auf sich selbst abzubilden.«²⁴⁹

1. Kontiguität

Physischer Zusammenhalt (z.B. ein Stein oder der Körper eines Organismus)

2. Kohäsion durch Fernwirkungen

Durch Kräfte oder periodischen Stoffaustausch vermittelter Zusammenhalt von Körpern, z.B. Planeten eines Sonnensystems (durch Gravitation) oder Organismen einer Art (durch sexuelle Reproduktion)

3. zyklische Organisation

Wechselseitige Abhängigkeit von Teilen eines Systems durch ihre gegenseitige Hervorbringung oder ihren gegenseitigen Erhalt (z.B. Organe eines Organismus oder Organismen in einem Ökosystem)

4. Mentalität

Repräsentation der räumlichen und zeitlichen Einheit eines Systems in einem seiner Teile (z.B. Bewusstsein)

Tab. 252. Einteilung von Formen und Stufen des Selbst in Prozessen der Selbstorganisation.

Eine Präzisierung dieser Vorstellung einer konstitutiven Selbstreferenzialität von Organismen erfolgt im Rahmen kybernetischer Modelle seit den späten 1940er Jahren. Die Fähigkeit von Organismen, sich selbst zu erhalten, wird dabei auf Mechanismen der ↑Regulation zurückgeführt. In kybernetischer Perspektive verfügen Organismen einerseits über Regulationssysteme, die einzelne ihrer Systemgrößen betreffen, etwa zur Stabilisierung der Körpertemperatur, des Blutzuckerspiegels oder der Sauerstoffversorgung; andererseits stellt ein Organismus insgesamt ein System der Regulation von sich selbst dar, das alle spezifischen Regulationssysteme integriert, so dass die Selbsterhaltung insgesamt zur Regelgröße wird. Kybernetisch beruht die reflexive kausale Struktur eines Organismus allein auf der hierarchischen Ordnung der organischen Regelkreise mit der Selbsterhaltung als der finalen Regelgröße. Mit dem Konzept der *Ultrastabilität* und dem Modell des *Homöostaten* liefert W.R. Ashby in den 1950er Jahren eine einfache Veranschaulichung dieser Verhältnisse (↑Regulation).²⁵⁰

Eine damit verwandte, aber weniger auf dem Konzept der Regulation aufbauende Interpretation der organischen Selbstreferenzialität gibt M. Polanyi 1968. Für Polanyi ist die Autonomie und Selbstbezüglichkeit von Organismen dadurch gegeben, dass ihre Struktur und ihr Verhalten nicht durch äußere Faktoren, sondern durch systeminterne Größen bestimmt werden. Die Struktur eines Organismus wird zur entscheidenden Randbedingung, die die Veränderung der Struktur und das Verhalten des Systems maßgeb-

lich bestimmt; eine Erklärung und damit Reduktion von Struktur und Verhalten auf allgemeine Gesetze ist damit ausgeschlossen: »the organism is shown to be like a machine, a system which works according to two different principles: its structure serves as a boundary condition harnessing the physical-chemical processes by which its organs perform their functions. Thus this system may be called a system under dual control.«²⁵¹ Weil ihre besonderen Eigenschaften nur aus der jeweils eigenen Struktur und den damit gegebenen Randbedingungen verständlich werden, diese aber nicht aus allgemeinen physikalisch-chemischen Gesetzen deduziert werden können, transzendieren Organismen und Maschinen nach Polanyi die Gesetze der Physik und Chemie (»transcend the laws of physics and chemistry«). Systemtheoretisch wäre ein organisches Selbst also zu bestimmen als ein kausales System, dessen Teile auf die Struktur des Systems und ihre eigenen Wirkungen reagieren und das in diesem Sinne selbstreferenziell ist.²⁵²

Bemerkenswert an dieser Interpretation ist die Gemeinsamkeit von Organismen und Maschinen im Hinblick auf ihre Irreduzibilität auf bloß physikalisch-chemische Gesetze. Bereits I. Kants Auffassung des besonderen Status von ↑Organismen als Gegenständen der Naturwissenschaft kann in diesem Sinne interpretiert werden, wie in der jüngeren Auseinandersetzung mit Kant herausgearbeitet wird: »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« (Ginsborg 2006; vgl. auch von Uexküll 1928 und Polanyi 1968).²⁵³ Eine Erklärung der Eigenschaften von Organismen und Maschinen kann nicht allein auf der Basis der allgemeinen Naturgesetze erfolgen, sondern muss die besondere Struktur ihrer Organisation berücksichtigen. In gradueller Abstufung gilt dies zwar für jeden Körper, bei Organismen und Maschinen ist die Notwendigkeit der Berücksichtigung ihrer »Eigengesetzlichkeit« nur besonders deutlich (↑Regulation).

P. Weiss bindet die Rechtfertigung der Rede von dem »Selbst« eines Systems 1973 an das Vorliegen einer zyklischen Organisationsform. Nur Systeme, bei denen die Endprodukte am Aufbau oder am Erhalt des Systems beteiligt sind, hätten ein »Selbst«: »they require the specific cooperation of their own terminal products [...] thus close the circle of interdependent component processes to a coherent integrated system. Only the integral totality of such

a system could with some justification be called ›self-contained‹, ›self-perpetuating‹, and ›self-sustaining«.²⁵⁴

In den 1970er Jahre entzündet sich von unerwarteter Seite im deutschsprachigen Raum, nämlich zwischen J. Habermas und E. Tugendhat, eine Kontroverse über das »Selbst« bei nicht-menschlichen Lebewesen. Die Diskussion dreht sich um die Frage, ob Organismen über ein Selbst verfügen, ob sie eine Identität »für sich« ausbilden, oder ob diese nur eine Zuschreibung von außen ist. Habermas ist dabei der Auffassung, dass Organismen nicht nur eine Identität »für uns« besitzen, sondern auch eine »für sich«.²⁵⁵ Gegenstände, die nur eine Identität »für uns« besitzen, seien z.B. Steine, die wir als einzelne ansprechen und wieder erkennen können, die sich aber nicht selbst hervorgebracht hätten, sondern durch ihre Umwelt geformt seien, und Veränderungen von außen nicht durch Mechanismen einer dynamischen Stabilisierung entgegenwirken würden. Die »natürliche« Identität »für sich« bestehe demgegenüber im aktiven Erhalt einer Grenze des Systems gegenüber der Umwelt. Aufgrund dieser Aktivität werde die Identität dem Organismus nicht bloß zugeschrieben, sondern sie sei – in diesem basalen Punkt der Identität einer Person oder Gesellschaft verwandt – durch ihn selbst bewerkstelligt. Organismen haben für Habermas wie Personen eine Identität, indem sie sich »hervorbringen und erhalten«.²⁵⁶ Nur erfolgten Selbsterstellung und Selbsterhaltung, und damit auch die Fähigkeit, in verschiedenen Kontexten und Umwelten auf sich selbst zu referieren, nicht in einem Medium der symbolischen Interaktion durch den kommunikativen Bezug auf andere Subjekte, sondern in einem naturalen Kontext durch kausale Prozessmuster der dynamischen Selbststabilisierung.

Dagegen will Tugendhat diese »Identität für sich« Organismen nicht zuerkennen, weil er sie an die Fähigkeit, sich sprachlich identifizieren zu können, bindet. Die Selbsterstellung, Selbstabgrenzung und Selbsterhaltung des Organismus ist für ihn »teleologisch und insofern anthropomorphisierend«.²⁵⁷ Tugendhat erkennt also den Organismus als funktionale Einheit nur in einer metaphorischen, auf den Menschen als Vorbild rekurrierenden Weise an.

Es stellt sich angesichts dieser Position aber die Frage, ob damit der Unterschied zwischen Organismen und lebloser Materie überhaupt noch allgemein bestimmt werden kann und ob jede Teleologie in der Biologie immer anthropomorph verstanden werden muss oder ob es nicht vielmehr eine methodisch genuin biologische Teleologie geben kann (↑Funktion; Zweckmäßigkeit).

Zu unterscheiden ist aber selbstverständlich zwischen der Selbstbezüglichkeit im Sinne eines Musters von Kausalprozessen, das einen Organismus allgemein kennzeichnet, und der sprachlich vermittelten Selbstbestimmung, die die Identität eines Menschen ausmacht. Im sozialpsychologischen Kontext, besonders in der Tradition des symbolischen Interaktionismus, wird dafür argumentiert, die Ausbildung einer Identität im zweiten Sinn an die Fähigkeit zur Referenz auf sich selbst zu binden. Nur wer für sich selbst ein Objekt werden könne und insoweit in eine soziale Gruppe integriert sei, dass er die Haltungen anderer gegenüber sich selbst einnehmen könne, verfüge über eine Identität. Und dies sei mit dem bloßen Vorliegen einer Organisation und dem Verhalten von Tieren eben nicht der Fall, bemerkt 1934 G.H. Mead: »Die Übermittlung von Gesten enthält [...] keinen Hinweis des Einzelnen, des Tieres, des Organismus, auf sich selbst.«²⁵⁸ Aufgrund dieser sozialpsychologischen Perspektive kommt Mead zu der Auffassung, »daß der Sprachprozeß für die Entwicklung der Identität maßgebend ist.«²⁵⁹

J.E. Hafner schlägt 1996 vor, der organischen ↑Selbsterhaltung das Konzept der reflexiven, aber intransitiven *Sicherhaltung* an die Seite zu stellen.²⁶⁰ Hafner parallelisiert diese Unterscheidung mit dem lateinischen Begriffspaar *conservare/perseverare*. Während die Selbsterhaltung (»conservare«) auf das Selbst als ein materiales Substrat mit Erlebnissen und Bedürfnissen bezogen sei, bestehe die Sicherhaltung (»perseverare«) allein in der Referenz auf die bloße »Erhaltungshandlung«, auf die bloße Fortsetzung eines Prozesses. Nach dieser Differenzierung besteht ein »Selbst« also aus einem Körper mit spezifischen mentalen Kapazitäten (ontologisch stellt es also einen Kontinuanten dar), ein »Sich« existiert dagegen bloß als etwas Prozesshaftes (und ist damit ein Okkurant). Weil die Unterscheidung zwischen »Selbst« und »Sich« aber nicht klar ist, ist es fraglich, ob dieser Differenzierung ein scharfer Sinn gegeben werden kann.

Subjekt

Ausgehend von Vorstellungen der Selbsterzeugung werden Organismen seit dem Deutschen Idealismus immer wieder als »Subjekte« bezeichnet. Schelling entwirft den »Organismus als Subject«, insofern von ihm gesagt werden könne, er »constituirt sich selbst«. Diese Selbstkonstitution bestehe in einem »beständigen Reproducirtwerden (durch sich selbst)«, d.h. einer Regeneration. Auch die Einflüsse der Umwelt auf den Organismus sind nach Schelling immer über den

Organismus vermittelt: »der Organismus (als Ganzes genommen,) muß sich selbst das Medium seyn, wodurch äußere Einflüsse auf ihn wirken.«²⁶¹ Ähnlich heißt es bei D. Troxler 1804, das »Innere«, genauer das »thätige Innere« eines Organismus, sei »ein Subjectives«.²⁶²

Auch Hegel denkt das Leben allgemein von einem Modell der Subjektivität her. Allgemein heißt es bei ihm: »Die organische Individualität existiert als *Subjektivität*, insofern die eigene Äußerlichkeit der Gestalt zu Gliedern *idealisiert* ist, der Organismus in seinem Prozesse nach außen die selbstische Einheit in sich erhält«²⁶³, und er spricht von dem »animalischen Subjekt«, das in einer Beziehung auf sich selbst besteht²⁶⁴. In seiner weiteren Bestimmung ist das Leben aber nach Hegel durch die Fortpflanzung der Organismen wesentlich auf den »Gattungsprozeß« bezogen – dieser bilde die »höchste Stufe« der Natur – und führe dazu, dass sich das Leben »in der Subjektivität aufhebt«²⁶⁵ (↑Leben). – Der Begriff des Subjekts unterliegt bei Hegel einem Schwanken im Wortgebrauch: Auf der einen Seite wird er – wie zuvor bei Kant ausschließlich – in transzendentalphilosophischer Bedeutung als Element einer erkenntnisermöglichenden und moralkonstituierenden Relation verstanden, auf der anderen Seite wird er aber in seiner Philosophie des Organischen im Sinne der Einheit und Selbsthervorbringung eines natürlichen Systems genommen.²⁶⁶

Im 20. Jahrhundert werden die Organismen v.a. im Rahmen der Umwellehre J. von Uexkülls und holistischer Organismustheorien als »Subjekte« bezeichnet. Von Uexküll versteht die Tiere (nicht die Pflanzen; ↑Umwelt) als Subjekte, weil sie ihre eigene Umwelt aus der Umgebung hervorbringen.²⁶⁷ Er ist der Ansicht, »daß ein jedes Lebewesen ein Subjekt ist, das in einer eigenen Welt lebt, deren Mittelpunkt es bildet« und nennt die Individuen der Tiere *Tiersubjekte*.²⁶⁸ Die exponierte Stellung des Subjektbegriffs in seinem Ansatz veranlasst von Uexküll dazu, seit 1907 programmatisch von der *subjektiven Biologie* zu sprechen.²⁶⁹ 1928 erläutert von Uexküll: »Jedes Tier ist ein Subjekt, das dank seiner ihm eigentümlichen Bauart aus den allgemeinen Wirkungen der Außenwelt bestimmte Reize auswählt, auf die es in bestimmter Weise antwortet. Diese Antworten bestehen wiederum in bestimmten Wirkungen auf die Außenwelt, und diese beeinflussen ihrerseits die Reize. Dadurch entsteht ein in sich geschlossener Kreislauf, den man den *Funktionskreis* des Tieres nennen kann.«²⁷⁰ Diese um das Individuum und dessen jeweiliger Konstitution einer Erfahrungswelt zentrierte Sicht ist für von Uexküll so sehr mit dem Begriff

des Subjekts verbunden, dass er 1931 erklären kann: »Das Subjekt ist der neue Naturfaktor, den die Biologie in die Naturwissenschaft einführt.«²⁷¹

Nach der Exponierung durch von Uexküll erscheint der Begriff des Subjekts immer wieder in grundlegenden Texten zur theoretischen Biologie.²⁷² In den 1930er Jahren sieht A. Meyer-Abich Organismen als Subjekte, insofern sie sich immer wieder neu auf ihre Umwelt einstellen und sich in diesen Einstellungen gegenüber der Umwelt als Einheit behaupten.²⁷³ E. List spricht 2001 von der Subjektivität der Lebewesen, insofern vier »Momente des Subjekt-Seins« bei ihnen verwirklicht sind: die *Spontaneität*, d.h. die Fähigkeit, aus sich selbst heraus aktiv zu sein, die *Gerichtetheit* ihrer Aktivitäten im Hinblick auf eine organische Funktionalität, die *Ordnung* ihrer Aktivitäten zu koordinierten und geschlossenen Einheiten im Sinne von organischen Leistungen, und die Gegenüberstellung der Welt als einer *Objektivität* in Abgrenzung zum Selbst.²⁷⁴

Auch in evolutionsbiologischem Zusammenhang wird der Ausdruck verwendet, um die Organismen als aktive Elemente des Evolutionsgeschehens zu kennzeichnen – und nicht als passive Spielbälle, die sich einer vorgegebenen Umwelt bloß anzupassen haben. Ein Organismus ist zugleich das Subjekt und Objekt der Evolution, wie es R.C. Lewontin 1983 formuliert.²⁷⁵ Verbunden ist mit dieser Beschreibung nicht selten eine Kritik am Darwinismus: Was für einen Organismus seine Umwelt ist, werde durch seine physische Ausstattung selbst erst bestimmt; er konstituiere seine Umwelt selbst. Daher, so bemerkt M. Weingarten 1993, könne die Umwelt »als von dem

jeweiligen Organismus abhängige Größe, nicht die Ursache evolutionärer Veränderungen sein.«²⁷⁶

Gerechtfertigt werden könnte die Zuschreibung eines Subjektstatus zu Lebewesen außerdem insofern, als sie nicht als bloße organische Körper oder organisierte Systeme, sondern als *Lebewesen* in einem emphatischen Sinne angesehen werden. Im Gegensatz zu einem Körper oder System könnte den Lebewesen als Subjekten das Vermögen der aktiven Initiation von Verhalten zugeschrieben werden.²⁷⁷

Von außerbiologischer Seite wird vielfach Kritik an der Verwendung des Subjektbegriffs in der Biologie geäußert. H. Schelsky wirft von Uexküll 1950 eine »unkritische Anwendung des Subjektbegriffs« vor, weil die dem Subjektbegriff zugrunde liegende Form des »Ich-Erlebens« eine »spezifisch menschliche Grunderfahrung« sei.²⁷⁸ Angesichts der starken philosophischen Besetzung des Ausdrucks ›Subjekt‹ und dessen Nähe zu Konzepten wie ›Person‹ und ›Mensch‹ erscheint es insgesamt wenig sinnvoll, das Wort als ein biologisch grundlegendes Konzept einführen zu wollen. Was von Uexküll zusammenfassend als die ›Subjekthaftigkeit‹ des Organismus bezeichnet, kann problemlos als die jeweilige, sich aus der Organisation des Organismus ergebende Spontaneität seines Verhaltens interpretiert werden. Die besondere Organisation jedes Organismus zieht es nach sich, dass er ganz eigene Umweltansprüche hat und ganz eigenen Umweltbedrohungen ausgesetzt ist. Das biologisch Subjektive des Organismus besteht also offenbar in nichts anderem als seiner organisationspezifischen Eigenart. Auch im evolutionsbiologischen Zusammenhang kann die Botschaft

Biologisches Konzept

System-Umwelt-Differenz

Aufbau einer Unterscheidung von System und Umwelt, angefangen von der funktionalen Geschlossenheit des Systems und Mechanismen seiner Stabilisierung gegenüber Störungen

Spontaneität

Fähigkeit, aus eigener innerer Dynamik heraus Aktivitäten zu entwickeln

Gerichtetheit der Aktivitäten

Ausrichtung der Aktivitäten auf Ziele, die sich im Rahmen der organischen Funktionalitäten bewegen

Leistungsbezogene Ordnung

Koordination der Aktivitäten im Hinblick auf die organischen Leistungen

Philosophisches Konzept

Symbolisches Handeln und Sprache

Motivation und Kontrolle des Handelns durch symbolisch vermittelte abstrakte Gründe

Reflexion und Handlungsbewertung

Reflektierende Selbstbewertung der Handlungen nach dem Modell von Wünschen zweiter Ordnung (›Ich wünsche mir, dieses oder jenes zu wünschen‹)

Selbstgesetzgebung und Freiheit

Fähigkeit zur Selbstverpflichtung durch Normen

Soziale und kulturelle Einbindung

Etablierung und Modifikation der Ziele und Wünsche durch soziale und kulturelle Prozesse

in der Kennzeichnung von Organismen als ›Subjekte‹ präziser durch eine andere Wortwahl zum Ausdruck gebracht werden. Ohne auf den Titel ›Subjekt‹ zurückzugreifen, kann festgehalten werden, dass die Selektionstheorie ein einseitig deterministisches Ursache-Wirkungs-Verhältnis zwischen Umwelt und Organismus nicht fordert. Die Selektionstheorie muss nicht so verstanden werden – und wird auch in der Regel nicht so verstanden –, dass Organismen allein passives Material sind, das nach Gesetzen der Umwelt verändert wird.

Nachweise

- 1 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 374.
- 2 Jefferson, T. [1799]. [Brief an J.T. Callender vom 6. Sept. 1799]. The Balance, and Columbian Repository 4 (1805) (Nr. 18): 141; auch in: The Papers of Thomas Jefferson, vol. 31 (ed. B.B. Oberg, Princeton 2004, 179-180): 180.
- 3 Behr, W.J. (1808). Selbstorganisation der deutschen Territorialstaaten: 215.
- 4 Wangenheim, K.A. von (1815). Die Idee der Staatsverfassung in ihrer Anwendung auf Wirtembergs alte Landesverfassung und den Entwurf zu deren Erneuerung: [Inhaltsverzeichnis, letzte Seite: Titel von Abschnitt VI, B, c, 7]. 5 a.a.O.: 252.
- 6 Hillebrand, J. (1823). Die Anthropologie als Wissenschaft, Bd. 3: 46.
- 7 Buhle, J.G. (1804.1). Geschichte der neuern Philosophie seit der Epoche der Wiederherstellung der Wissenschaften, Bd 6: 717; vgl. ders. (1804.2). Lehrbuch der Geschichte der Philosophie und einer kritischen Literatur derselben, Bd. 8: 648 (§2203).
- 8 Buhle (1804.1): 334.
- 9 Bidlake, J. (1811). The Truth and Consistency of Divine Revelation: 42; auch in 2. Aufl. (1813): 42.
- 10 Bührten, F.L. (1819). Das Uebel. Ein Beitrag zur Lebens-Philosophie. Z. Philos. 1(2), 143-203: 173.
- 11 Carbutt, E. (1834). Clinical Lectures in the Manchester Royal Infirmary: 146.
- 12 Miller, J. (1844). The Principles of Surgery: 80.
- 13 Burrows, G. in: Hewett, P. (1845). On extravasations of blood into the cavity of the arachnoid membrane. London Medical Gazette 1 (Feb. 21), 684-687: 685.
- 14 Drake, D. & Yandell, L.P. (eds.) (1846). Gross's Elements of Pathological Anatomy. Western Journal of Medicine and Surgery 5, 28-48; 112-134: 116.
- 15 Ackermann (1878). Allgemeine Pathologie. Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte in der gesammten Medicin 12(1), 211-242: 230.
- 16 Rooke, J. (1838). Geology as a Science: 12.
- 17 Bautain, L. (1859). The Art of Extempore Speaking [Übersetzer nicht angegeben]: 178.
- 18 Bautain, L. (1856). Étude sur l'art de parler en public: 171.
- 19 Bree, C.R. (1872). An Exposition of Fallacies in the Hypothesis of Mr. Darwin: 100f.
- 20 Fischer, K. (1860). Immanuel Kant. Entwicklungsgeschichte und System der kritischen Philosophie, Bd. 2: 661.
- 21 Fischer, K. (1852/65). System der Logik und Metaphysik oder Wissenschaftslehre: 524 (nicht in der 1. Aufl. 1852!).
- 22 Fischer, K. (1872). Geschichte der neueren Philosophie, Bd. 6. Friedrich Wilhelm Joseph Schelling: 443.
- 23 Fichte, I.H. (1851). System der Ethik, 2. Theil, 1. Abth. Die allgemeinen ethischen Begriffe und die Tugend- und Pflichtenlehre: 256.
- 24 Kapp, E. (1877). Grundlinien einer Philosophie der Technik: 330.
- 25 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1855). Die Bildung des menschlichen Geistes durch Kultur der Verjüngung seines Lebens: 758.
- 26 Fichte, I.H. von (1856/76). Anthropologie: Die Lehre von der menschlichen Seele: 297 (nicht in der 1. Aufl.!).
- 27 Shaw, G.B. (1898). The Perfect Wagnerite (Major Critical Essays, London 1948, 151-279): 174.
- 28 Anonymus (1892). [Rez. Pringsheim, O. (1891). Neuere Untersuchungen über die Lage der arbeitenden Klassen in Holland. Archiv für soziale Gesetzgebung und Statistik 4, 315-345]. Econ. J. 2, 205; Friters, A. (1919). Räte, Selbstorganisation und Reichsverfassung. Der Versuch einer Lösung des Räteproblems; Hillmann, G. (1970). Die Befreiung der Arbeit. Die Entwicklung kooperativer Selbstorganisation und die Auflösung bürokratisch-hierarchischer Herrschaft.
- 29 Eisler, R. (1908). Das Wirken der Seele. Zeitschrift für den Ausbau der Entwicklungslehre 2, 197-226: 204.
- 30 Arx, M. von (1922). Körperbau und Menschwerdung. Konstruktionspläne nach der Ballontheorie und dem Prinzip der statischen Gleichgewichtslage enthüllt durch eine Kausalanalyse der menschlichen Beckenform: 357; vgl. viii; 246f.; 249; 362.
- 31 Kroner, R. (1924). Von Kant bis Hegel, Bd. 2. Von der Naturphilosophie zur Philosophie des Geistes: 18.
- 32 Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 61.
- 33 Ashby, W.R. (1947). Principles of the self-organizing dynamic system. J. gen. Psychol. 37,125-128; Farley, B.G. & Clark, W.A. (1954). Simulation of self-organizing systems by digital computer. Trans. Inst. Radio Engin. Profess. Group Inform. Theor. 4, 76-84; Yovits, M.C. & Cameron, S. (eds.) (1960). Self-Organizing Systems; Mesarović, M.D. (1962). On self organizational systems. In: Yovits, M.C., Jacobi, G.T. & Goldstein, G.D. (eds.). Self-Organizing Systems, 9-36.
- 34 Foerster, H. von (ed.) (1962). Principles of Self-Organization; Cimutta, J. (1968). Die Merkmale und Kriterien der Höherentwicklung als Resultat der Selbstorganisation der Materie, dargestellt am Problem der Evolution im Tierreich; Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528.
- 35 Lister J. (1881). President's address. Trans. Clinical Soc. Lond. 14, xliii-lxiii: lxiii.

- 36** Lister, J. [1881]. La ligature de catgut. In: Chirurgie antiseptique et théorie des germes (Euvres réunies), hg. v. G. Borginon, Brüssel 1882, 599-627: 626.
- 37** Hermann, E. (1917). An Outline of Physical Education for Primary and Grammar Schools, Junior High Schools and High Schools: 55.
- 38** Dalcq, A. (1935). L'organisation de l'œuf chez les chordés: 162; Teilhard de Chardin, P. (1955). Le phénomène humain: 338.
- 39** Duguit, L. (1907). Manuel de droit constitutionnel: 138; 1118; LeMoigne, J.-L. (1977). Auto-organisation de l'entreprise; Dumouchel, P. (1983). L'auto-organisation: de la physique au politique; Guntern, G. (1987). Der blinde Tanz zur lautlosen Musik: die Auto-Organisation von Systemen.
- 40** Pasteur, L. (1864). (Euvres complètes, Bd. VII, 215); nach: Maurel, M.-C. (1999). Génération spontanée. Dict. Hist. Philos. Sci. 449-453: 451; in Euvres, Bd. 2 und 7 (Paris 1922) nicht gefunden!
- 41** Pasteur, L. (1864). Chimie appliquée à la physiologie. Des générations spontanées. Conférence faite aux »Soirées scientifiques de la Sorbonne«, le 7 avril 1864. Rev. Cours Scientif. 1, 257-265: 257; vgl. 259 (Euvres, Bd. 7, Paris 1922, 328-346: 328; 332).
- 42** Vgl. Hegel, G.W.F. (1801). Differenz des Fichteschen und Schellingschen Systems der Philosophie (Werke, Bd. 2, Frankfurt/M. 1970, 7-138): 87; 93; Schelling, F.W.J. (1803). Vorlesungen über die Methode des akademischen Studiums (Werke, Bd. 3, München 1927, 229-374): 260.
- 43** Steck, E.G. (1805). Die Geschichte der Philosophie, Bd. 1. Die Weltweisheit der Alten: 108.
- 44** Scholz, B. (1816). Anfangsgründe der Physik als Vorbereitung zum Studium der Chemie: 74.
- 45** Kastner, K.W.G. (1810/21). Grundriß der Experimentalphysik, Bd. 2: 335.
- 46** Kastner, K.W.G. (1821). Vergleichende Uebersicht des Systems der Chemie, Bd. 1: 65.
- 47** Rosenkranz, K. (1850). System der Wissenschaft: Ein philosophisches Encheiridion: 285f. (§456).
- 48** a.a.O.: 297 (§468).
- 49** Schaller, J. (1850). Briefe über Alexander von Humboldt's Kosmos, Bd. 2: 26.
- 50** Noack, L. (1854). Propädeutik der Philosophie: 177.
- 51** Jessen, P.W. (1855). Versuch einer wissenschaftlichen Begründung der Psychologie: 59.
- 52** Apelt, E.F. (1857). Metaphysik: 589.
- 53** Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 102; 216.
- 54** Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 369.
- 55** Vgl. Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 49; Bünning, E. (1947). Das Experiment als Quelle für Natur- und Geisteskenntnisse, dargestellt an der Entwicklung der physiologischen Problemstellung. Stud. Gen. 1, 10-18: 17; Friederichs, K. (1955). Die Selbstgestaltung des Lebendigen.
- 56** Roux (1881): 216.
- 57** Jackson, W. (1783). Thirty Letters on Various Subjects, vol. 2: 56.
- 58** a.a.O.: 61.
- 59** a.a.O.: 62.
- 60** Dagley, R. (1804). Gems: 9.
- 61** Unger, F. (1836). Ueber den Einfluss des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse: 152.
- 62** Uhlich, J.M. (1754). Einleitung in die Lehre der Christen von der Religion: 927.
- 63** Jakob, L.H. von (1791/95). Grundriß der Erfahrungs-Seelenlehre: 29.
- 64** Dömling, J.J. (1802). Kritik der vorzüglichsten Vorstellungsarten über Organisation und Lebensprincip: 34.
- 65** ebd.
- 66** Hegel, G.W.F. (1807). Phänomenologie des Geistes: 266 (vgl. Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986: 249); vgl. Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, Berlin, 1887-1909): I, 25; Burdach, K.F. (1842). Blicke ins Leben, I. Comparative Psychologie, erster Theil: 14; Baer, K.E. von (1876). Ueber Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, 171-234): 180; Hartmann, N. (1912). Philosophische Grundfragen der Biologie (Kleinere Schriften, Bd. 3, Berlin 1958, 78-185): 137.
- 67** Zeller, A. (1838). Ueber einige Hauptpunkte in der Erforschung und Heilung der Seelenstörungen. Zeitschrift für die Beurtheilung und Heilung der krankhaften Seelenzustände 1, 515-567: 560.
- 68** Hartmann, E. von (1869). Philosophie des Unbewussten: 194 (B III).
- 69** Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Organisation von Lebewesen – Selbsterstellung und Selbsterhaltung. In: Hesch, R.D. (Hg.) (1989). Endokrinologie, Teil A. Grundlagen, 203-221.
- 70** Roux, W. (1883). Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. Jenaische Z. Naturwiss. 16, 358-427: 363.
- 71** Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Z. Biol. 21, 411-524: 423 (=Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, 2 Bde. (1895), II, 1-23: 15).
- 72** Hanstein, J. von (1882). Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen (= Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie; Bd. 4, 3): 243.
- 73** Günther, A. & Pabst, J.H. (1834). Janusköpfe für Philosophie und Theologie: 147.
- 74** Stallo, J.B. (1848). General Principles of the Philosophy of Nature: 113.
- 75** Schmid, F.X. (1857). Christliche Religionsphilosophie: 119.
- 76** Stallo, J.B. (1848). General Principles of the Philosophy of Nature: 113.
- 77** Mulich, W. (1871). [Rez. Huber, J. (1871). Die Lehre Darwin's kritisch betrachtet]. Allgemeine Literatur-Zeitung zunächst für das katholische Deutschland 18, 1-2: 2.
- 78** Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 34; vgl. ders. (1906). Die angebliche künstliche Erzeugung von Lebewesen. Die Umschau 10 (Nr. 8), 141-145: 141f.; ders. (1881). Der Kampf

der Theile im Organismus: 210ff.

- 79** Roux, W. (1907). Bemerkung zu Max Mündens Autoreferat über seinen Chthonoblast und über die angeblich gelungene Hervorbringung künstlicher Lebewesen. Arch. Entwicklunsmech. Org. 24, 684-685: 684; Münden, M. (1908). Noch einige Bemerkungen zur Chthonoblastenfrage. Arch. Entwicklunsmech. Org. 26, 178-187: 185; Roux, W. (1914). Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen: 10; Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 110; 171.
- 80** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 179.
- 81** Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft, 230-275: 240.
- 82** Woltreck, R. (1932). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 159; weitere Nachweise für Tab. 248: Haeckel (1866): I, 179; Liebmann (1899): 240; 240f.; Roux (1912): 34; Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1975). 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): 158; Csányi, V. & Kampis, G. (1985). Autogenesis: evolution of replicative systems. J. theor. Biol. 114, 303-321: 303.
- 83** Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 469.
- 84** Tiedemann, D. (1791). Geist der spekulativen Philosophie, Bd. 2. Von Sokrates bis Carneades: 99.
- 85** P. & Jüngken, J.C. (1842). Psychologie. Encyclopädisches Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften, Bd. 28, 223-324: 225; genauso: Jessen, P.W. (1855). Versuch einer wissenschaftlichen Begründung der Psychologie: 60.
- 86** Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsch. Arch. Physiol. 3, 84-104: 99.
- 87** Roux, W. (1892). Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik. In: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 2 (Leipzig 1895), 55-94: 63.
- 88** Tschermak, A. von (1913). Physiologie. In: Sarason, D. (Hg.). Das Jahr 1913, 342-350: 342.
- 89** Rommel, W. & Fehrmann, K. (1915). Bier. In: Hayduck, F. (Hg.). Ergänzungswerk zu Muspratt's encyclopädischem Handbuch der technischen Chemie, Bd. 4. Chemische Technologie der Gärungsgewerbe, Nahrungs- und Genußmittel, Halbbd. 1, 209-342: 288.
- 90** Hartmann, O. (1918). Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. Experimente an Amphibien. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 44, 114-195: 185.
- 91** Hillebrand, J. (1842/50). Der Organismus der philosophischen Idee in wissenschaftlicher und geschichtlicher Hinsicht: 192.
- 92** Hirth, G. (1898). Energetische Epigenesis und epigene-

tische Energieformen insbesondere Merksysteme und plastische Spiegelungen: 79.

- 93** Coleridge, S.T. (1817). Biographia Literaria; or, Biographical Sketches of My literary Life and Opinions, vol. 1: 274f.
- 94** Macvicar, J.G. (1858). Vegetable morphology – its general principles. Transactions of the Botanical Society 5, 401-418: 410.
- 95** Beale, L.S. (1863). On nutrition. Medical Times and Gazette 1, 220-222: 221.
- 96** Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 21.
- 97** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 197f.
- 98** Vgl. Paslack, R. (1996). Vom Mythos zum Logos: Chaos und Selbstorganisation bei den Griechen. In: Küppers, G. (Hg.). Chaos und Ordnung. Formen der Selbstorganisation in Natur und Gesellschaft, 28-43.
- 99** Empedokles (Diels/Kranz): B6; B17-21; B27-35.
- 100** Anaxagoras (Diels/Kranz): B3; B12.
- 101** Ovid, Metamorphosen I, 33; vgl. Böhme, G. & Böhme, H. (1996). Feuer, Wasser, Erde, Luft. Eine Kulturgeschichte der Elemente: 42.
- 102** Ovid, Metamorphosen I, 416f.
- 103** Aristoteles, Physica 199b; vgl. 192b.
- 104** a.a.O.: 199b.
- 105** Vgl. Ariew, A. (2002). Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. In: Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.). Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology, 7-32: 16.
- 106** Aristoteles, Physica 193b.
- 107** ebd.
- 108** Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I qu. 65a 2.
- 109** Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Euvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 41-45 (Kap. 5, 2-3).
- 110** a.a.O.: 45.
- 111** Descartes, R., Le monde (Euvres, Bd. 11, Paris 1986, 1-118).
- 112** Anonymus (1713). Recherches curieuses: 363-378; 400; nach Vartanian, A. (1953). Diderot and Descartes: 277.
- 113** Anonymus (1738). Dissertation sur la formation du monde: 209; nach Vartanian (1953): 281.
- 114** Denesle (1754). Examen du matérialisme, 2 Bde.: I, 385; 389; D'Holbach, P.-H.T. (1770). Système de la nature, 2 Bde. (London 1771): I, 11; nach Vartanian (1953): 287f.; 299; 243.
- 115** Maupertuis, P.L.M. de (1751). Système de la nature (Euvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 149 (§ XVIII).
- 116** Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (The Philosophical Works, vol. II, ed. by T.H. Green & T.H. Grose, London 1874, 375-468): 408.
- 117** a.a.O.: 410.
- 118** a.a.O.: 417.
- 119** Herder, J.G. (1785). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, Bd. 1: 295.
- 120** Herder, J.G. (1786). Ideen zur Philosophie der Ge-

schichte der Menschheit, Bd. 1: 386f.

121 a.a.O.: 389.

122 Hunter, J. [1786-87]. *Lectures on the Principles of Surgery* (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 214.

123 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte.

124 Heidelberger, M. (1995). Selbstorganisation. *Hist. Wb. Philos.* 9, 509-514: 510.

125 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 374.

126 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.

127 Vgl. Engelhardt, D. von (1985). Die organische Natur und die Lebenswissenschaften in Schellings Naturphilosophie. In: Heckmann, R., Krings, H. & Meyer, R.W. (Hg.). *Natur und Subjektivität. Zur Auseinandersetzung mit Schellings Naturphilosophie*, 39-57; Heuser-Keßler, M.-L. (1986). Die Produktivität der Natur. *Schellings Naturphilosophie und das neue Paradigma der Selbstorganisation in den Naturwissenschaften*; dies. (1989). *Schellings Organismusbegriff und seine Kritik des Mechanismus und Vitalismus*. *Allg. Z. Philos.* 14, 17-36; Rang, B. (1988). *Schellings Theorie des Lebens*. *Z. philos. Forsch.* 42, 169-197; Küppers, B.-O. (1992). *Natur als Organismus*. *Schellings frühe Naturphilosophie und ihre Bedeutung für die moderne Biologie*; Breidbach, O. (1994). Anmerkungen zu einem möglichen Dialog Schellings mit der modernen Biologie. *Selbstorganisation. Jahrbuch für Komplexität in den Natur-, Sozial- und Geisteswissenschaften* 5, 135-148; Wiehl, R. (1994). *Schellings Naturphilosophie – eine Philosophie des Organismus? Selbstorganisation. Jahrbuch für Komplexität in den Natur-, Sozial- und Geisteswissenschaften* 113-134; Warnke, C. (1998). *Schellings Idee und Theorie des Organismus und der Paradigmawechsel der Biologie um die Wende zum 19. Jahrhundert*. *Jahrb. Gesch. Theor. Biol.* 5, 187-234.

128 Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (AA, Bd. I, 5): 94.

129 ebd.

130 Schelling, F.W.J. (1800). *System des transzendentalen Idealismus* (Hamburg 1992): 261.

131 ebd.

132 Vgl. Heuser-Keßler (1986); Küppers (1992).

133 Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 276 (Eintrag ins Handexemplar).

134 a.a.O.: 333 (Eintrag ins Handexemplar).

135 Küppers (1992): 109.

136 Schelling, F.W.J. (1799). *Einleitung zu dem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie* (Schellings Werke, Bd. 2, hg. v. M. Schröter, München 1927, 269-326): 284.

137 Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 69.

138 a.a.O.: 189.

139 Küppers (1992): 89.

140 Vgl. zu dieser These auch Meyer, A. (1934). *Umwelt*

und Innenwelt organischer Systeme nebst Bemerkungen über ihre Simplifikation zu physischen Systemen. *Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss.* 27, 328-352; ders. (1934). *Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis*: 24ff.

141 Heuser-Keßler (1986): 51.

142 Küppers (1992): 90.

143 Goethe, J.W. (1795). *Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie* (LA, Bd. I, 9, 119-151): 125.

144 Hegel, G.W.F. (1822-31). *Vorlesungen über die Philosophie der Geschichte* (Werke, Bd. 12, Frankfurt/M. 1986): 75.

145 Fechner, G.T. (1873). *Einige Ideen zur Schöpfungs- und Entwicklungsgeschichte der Organismen*: 27f.; vgl. Heidelberger, M. (1990). *Selbstorganisation im 19. Jahrhundert*. In: Krohn, W. & Küppers, G. (Hg.). *Selbstorganisation. Aspekte einer wissenschaftlichen Revolution*, 67-104: 69.

146 Runge, F.F. (1850). *Musterbilder für Freunde des Schönen und zum Gebrauch für Zeichner, Maler, Verzierer und Zeugdrucker, dargestellt durch chemische Wechselwirkung*; vgl. Kuhnert, L. & Niedersen, U. (Hg.) (1987). *Selbstorganisation chemischer Strukturen*, 48-57.

147 Liesegang, R.E. (1896). A-Linien. *Liesegang's photographisches Archiv* Nr. 801 (XXI. Heft); Ostwald, W. (1897). *Liesegang's A-Linien*. *Z. phys. Chem.* 23, 365; vgl. Kuhnert & Niedersen (Hg.) (1987), 63-67.

148 Luther, R. (1906). *Räumliche Fortpflanzung chemischer Reaktionen*. *Z. Elektrochem.* 12, 596-598: 597.

149 Lotka, A.J. (1920). *Undamped oscillations derived from the law of mass action*. *J. Amer. Chem. Soc.* 42, 1595-1599.

150 Turing, A.M. (1952). *The chemical basis of morphogenesis*. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 237, 37-72.

151 Belousov, B.P. [1951]. [Eine periodische Reaktion und ihr Mechanismus]. In: Kuhnert & Niedersen (Hg.) (1987), 73-82; ders. (1959). *Sborn. referat. radiats. medit. sin. za 1958* [1958 Collection of Abstracts on Radiation Medicine]: 145.

152 Zhabotinskii, A.M. (1964). *Periodic course of oxidation of malonic acid in solution (investigation of the kinetics of the reaction of Belousov)*. *Biophysics* 9, 329-335.

153 Field, R.J., Körös, E. & Noyes, R.M. (1972). *Oscillations in chemical systems, II. Thorough analysis of temporal oscillations in the bromate-cerium-malonic acid system*. *J. Amer. Chem. Soc.* 94, 8649-8664; vgl. Winfree, A.T. (1972). *Spiral waves of chemical activity*. *Science* 175, 634-636.

154 Ortoleva, P., Merino, E., Moore, C. & Chadam, J. (1987). *Geochemical self-organization, I: reaction-transport feedbacks and modeling approach*. *Amer. J. Sci.* 287, 979-1007; Merino, E. (1992). *Self-organization in stylolites*. *Amer. Sci.* 80, 466-473.

155 Vgl. Tyson, J.J. & Kagan, M.L. (1988). *Spatiotemporal organization in biological and chemical systems: historical review*. In: Markus, M., Müller, S.C. & Nicolis, G. (eds.). *From Chemical to Biological Organization*, 14-21.

156 Paslack, R. (1991). *Urgeschichte der Selbstorganisation. Zur Archäologie eines wissenschaftlichen Paradigmas*:

- lf.; 85.
- 157** Prigogine, I. & Stengers, I. (1981). *Dialog mit der Natur. Neue Wege naturwissenschaftlichen Denkens*: 78f.
- 158** a.a.O.: 82.
- 159** Paslack (1991). 46.
- 160** Poincaré, H. (1908). *Science et méthode* (dt. Wissenschaft und Methode, Darmstadt 1973): 56f.; vgl. Paslack (1991): 39.
- 161** Vgl. Keller, E.F. (2005). *Ecosystems, organisms, and machines*. *BioScience* 55, 1069-1074.
- 162** Nachweise für Tab. 250: Mesarović, M.D. (1962). On self organizational systems. In: Yovits, M.C., Jacobi, G.T. & Goldstein, G.D. (eds.). *Self-Organizing Systems*, 9-36: 9; Eigen, M. & Winkler, R. (1975). *Das Spiel* (München 1983): 197; Schuster, P. & Sigmund, K. (1980). Self-organization of biological macromolecules and evolutionary stable strategies. In: Haken, H. (ed.). *Dynamics of Synergetic Systems*, 156-169: 158; Ebeling, W. (1982). Evolution aus physikalischer Sicht. *Deutsche Z. Philos.* 30, 345-354: 345; vgl. ders. (1989). *Chaos – Ordnung – Information*: 17; 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: 153f.; Haken, H. (1987). Die Selbstorganisation der Information in biologischen Systemen aus der Sicht der Synergetik. In: Küppers, B.-O. (Hg.). *Ordnung aus dem Chaos*, 127-156: 133; Ortoleva, P., Merino, E., Moore, C. & Chadam, J. (1987). Geochemical self-organization, I: reaction-transport feedbacks and modeling approach. *Amer. J. Sci.* 287, 979-1007: 979; Heiden, U. an der (1992). Selbstorganisation in dynamischen Systemen. In: Küppers, G. & Krohn, W. (Hg.). *Emergenz. Die Entstehung von Ordnung, Organisation und Bedeutung*, 57-88: 72; Salthé, S.N. (1993). *Development and Evolution*: 165; Boden, M.A. (1996). *Introduction*. In: Boden, M.A. (ed.). *The Philosophy of Artificial Life*, 1-35: 3; Camazine, S. et al. (2001). Self-Organization in Biological Systems: 8; Mitchell, S.D. (2003). *Biological Complexity and Integrative Pluralism*: 6; Collier, J. (2004). Self-organization, individuation and identity. *Rev. Intern. Philos.* 59, 151-172: 151; Buddensiek, F. (2006). Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge: 34; Hütt, M.-T. & Marr, C. (2006). Selbstorganisation als Metatheorie. In: Vec, M., Hütt, M.-T. & Freund, A.M. (Hg.). *Selbstorganisation*, 106-126: 106.
- 163** Prigogine, I. (1947). Etude thermodynamique des phénomènes irréversibles; Nicolis, G. & Prigogine, I. (1977). *Self-organization in Non-equilibrium Systems*; Nicolis, G. & Prigogine, I. (1987). *Die Erforschung des Komplexen. Auf dem Weg zu einem neuen Verständnis der Naturwissenschaften*.
- 164** Larmor, J. (1894). A dynamical theory of the electric and luminiferous medium. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. A* 185, 719-822: 784; Bohr, N. (1909). Determination of the surface-tension of water by the method of jet vibration. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. A* 209, 281-317: 283.
- 165** Donnelly, R.J. (1965). Nonequilibrium thermodynamics, variational techniques, and stability. *Science* 149, 1119-1120: 1119; Prigogine, I., Henin, F. & George, C. (1968). Dissipative processes, quantum states, and entropy. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 59, 7-14: 7.
- 166** Prigogine, I. & Nicolis, J. (1967). On symmetry-breaking instabilities in dissipative systems. *J. chem. Phys.* 46, 3542-3550: 3550; Prigogine, I. (1969). Structure, dissipation and life. In: Marois, M. (ed.). *Theoretical Physics and Biology (= Proceedings of the First International Conference on Theoretical Physics and Biology, Versailles, 26-30 June 1967)*, 23-52; Prigogine, I., Lefever, R., Goldbeter, A. & Herschkowitz-Kaufman, M. (1969). Symmetry breaking in biological systems. *Nature* 223, 913-916: 913; Nicolis, G. & Prigogine, I. (1971). Fluctuations in nonequilibrium systems. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 68, 2102-2107: 2102.
- 167** Prigogine & Nicolis (1967): 3550.
- 168** a.a.O.: 3543; vgl. Keller, E.F. (2009). *Organisms, machines, and thunderstorms: a history of self-organization, two parts*. *Historical Studies in the Natural Sciences* 39, 1-31: 10.
- 169** Vgl. Paslack (1991): 48.
- 170** Nicolis & Prigogine (1977): 5; vgl. auch Prigogine, I. (1979). *Vom Sein zum Werden*: 100.
- 171** Bak, P., Tang, C. & Wiesenfeld, K. (1987). Self-organized criticality: an explanation of 1/f noise. *Phys. Rev. Lett.* 59, 381-384.
- 172** Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwiss.* 58, 465-528: 503; noch nicht in ders. (1970). *Selbstorganisation der Materie und die Evolution biologischer Makromoleküle*. *Die Umschau* 70, 777-779.
- 173** Laguerre, E.N. (1882). Sur les hypercycles. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris* (in: *Œuvres complètes*, Bd. 2, Paris 1905, 620-635).
- 174** Eigen (1971): 503f.
- 175** Eigen, M. & Winkler, R. (1975). *Das Spiel* (München 1983): 197.
- 176** Vgl. Bresch, C., Niesert, U. & Harnasch, D. (1980). Hypercycles, parasites and packages. *J. theor. Biol.* 85, 399-405.
- 177** Kauffman, S.A. (1995.1). "What is life?": was Schrödinger right? In: Murphy, M.P. & O'Neill, L.A.J. (eds.). *What is Life. The Next Fifty Years*, 83-114: 112; vgl. ders. (1995.2). *At Home in the Universe* (dt. *Der Öltropfen im Wasser*, München 1996): 81.
- 178** Kauffman (1995.2): 108.
- 179** Salthé, S.N. (1993). *Development and Evolution*: 161.
- 180** Fischer, H.R. (1990). *Selbstorganisation. Kritische Bemerkungen zur Begriffslogik eines neuen Paradigmas*. In: Kratky, K.W. & Wallner, F. (Hg.). *Grundprinzipien der Selbstorganisation*, 156-181: 178.
- 181** Lillie, F.R. (1906). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. *J. exper. Zool.* 3, 153-267: 251.
- 182** Shalizi, C.R., Shalizi, K.L. & Haslinger, R. (2004). Quantifying self-organization with optimal predictors. *Phys. Rev. Lett.* 93, 118701; Shalizi, C.R. (2001). *Causal Architecture, Complexity and Self-Organization for Time*

Series and Cellular Automata (Ph.D. thesis, Univers. Wisconsin-Madison).

183 Collier, J. (2004). Self-organization, individuation and identity. *Rev. Intern. Philos.* 59, 151-172: 166.

184 Schrödinger, E. (1944). *What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell* (dt. Was ist Leben?, München 1989): 128.

185 Foerster, H. von (1960). On self-organizing systems and their environments. In: Yovits, M.C. & Cameron, S. (eds.). *Self-Organizing Systems*, 31-50: 31.

186 a.a.O.: 33.

187 Cramer, F. (1988). Chaos und Ordnung. Die komplexe Struktur des Lebendigen: 229.

188 Roth, G. (1990). Gehirn und Selbstorganisation. In: Krohn, W. & Küppers, B.-O. (Hg.). *Selbstorganisation. Aspekte einer wissenschaftlichen Revolution*, 167-180: 167; vgl. auch Holzhey, C. (2006). Selbstorganisation am Rande der Mystik. In: Vondung, K. & Pfeiffer, K.L. (Hg.). *Jenseits der entzauberten Welt. Naturwissenschaft und Mystik in der Moderne*, 121-137.

189 Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1974). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model. *BioSystems* 5, 187-196.

190 Ferber, C. von (1995). Die Soziologie – ein Werkzeug der Freiheit? In: Friedrich, J. & Westermann, B. (Hg.). *Unter offenem Horizont. Anthropologie nach Helmuth Plessner*, 327-335: 332.

191 Maturana, H.R., Uribe, G. & Frenk, S.G. (1968). A biological theory of relativistic colour coding in the primate retina (dt. in: Maturana, H.R. (1982). *Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit*, 88-137): 136.

192 Maturana, H.R. (1970). Neurophysiology of cognition. In: Garvin, P. (ed.). *Cognition – a Multiple View*, 3-23: 5.

193 Maturana, Varela & Uribe (1974) (dt. in: Maturana (1982), 157-169): 158.

194 Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). *De máquinas y seres vivos* (engl. *Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living*, Dordrecht 1980): 77.

195 Ashby, W.R. (1956). *An Introduction to Cybernetics*: 225; vgl. ders. (1962). *Principles of self-organizing systems*. In: Buckley, W. (ed.). *Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook* (Chicago 1968, 108-118): 111.

196 Varela, F.J. (1979). *Principles of Biological Autonomy*: 56.

197 ebd.

198 Vgl. Gaines, B.R. (1981). Autopoiesis: Some questions. In: Zeleny, M. (ed.). *Autopoiesis. A Theory of the Living Organization*, 145-154; Paslack, R. (1991). *Urgeschichte der Selbstorganisation. Zur Archäologie eines wissenschaftlichen Paradigmas*: 176ff.

199 Penzlin, H. (2002). Warum das Autopoiese-Konzept Maturanas die Organisation lebendiger Systeme unzutreffend beschreibt. *Philos. Nat.* 39, 61-87: 67.

200 a.a.O.: 69f.

201 Thompson, E. (2007). *Mind in Life. Biology, Phenomenology, and the Sciences of Mind*: 140.

202 Maturana & Varela (1972; engl. 1980): 85; vgl. aber

Weber, A. & Varela, F.J. (2002). Life after Kant: natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality. *Phenomenology and the Cognitive Sciences* 1, 97-125.

203 Wiley, H.W. (1901). The dignity of chemistry. *Science* 13, 721-732: 724.

204 Csányi, V. & Kampis, G. (1984). Autogenesis: az önszervező rendszerek evolúciója. *Biológia* 32, 3-23; dies. (1985). Autogenesis: evolution of replicative systems. *J. theor. Biol.* 114, 303-321: 313.

205 Coulter, A. (1955). *Synergetics, an Experiment in Human Development*.

206 Anonymus (1959). Society for metals. *Science* 129, 1415.

207 Tullock, G. (1965). Entry barriers in politics. *Amer. Econom. Rev.* 55, 458-466: 459.

208 Rubin, L.J. (1966). *Synergetics and the school*. *Teachers College Record* 68, 127-128.

209 Ulam, S.M. (1960). *A Collection of Mathematical Problems*: 143; Zabusky, N.J. (1967). A synergetic approach to problems of nonlinear dispersive wave propagation and interaction. In: Ames, W. (ed.). *Proceedings of the Symposium on Nonlinear Partial Differential Equations*, 238-258.

210 Hartmann, M. (1933). *Die methodologischen Grundlagen der Biologie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. 2, Stuttgart 1956, 54-72)*: 65.

211 Hönigswald, R. (ca. 1943). *Die Systematik der Philosophie, II. Teil* (Bonn 1977): 334.

212 Haken, H. & Graham, R. (1971). Synergetik – die Lehre vom Zusammenwirken. Was verbindet die Physik, Chemie und Biologie? *Umschau Wiss. Tech.* 6/1971, 191-195; Haken, H. (ed.) (1973). *Synergetics: Cooperative Phenomena in Multi-Component Systems; ders. (1977/78). Synergetics. An Introduction. Nonequilibrium Phase Transitions and Self-Organization in Physics, Chemistry and Biology*.

213 Haken, H. (1981). *Synergetik. Die Lehre vom Zusammenwirken. Erfolgsgeheimnisse der Natur*: 21.

214 Haken, H. & Haken-Krell, M. (1989). *Entstehung von biologischer Information und Ordnung*: 23; 56.

215 Haken (1981): 47.

216 Vgl. Stephan, A. (1999). *Emergenz. Von der Unvorhersagbarkeit zur Selbstorganisation*: 235f.

217 Haken (1981): 244.

218 Aristoteles, *De an.* 412a14.

219 Cicero, *De finibus bonorum et malorum* 3, 16; vgl. Hierokles (ed. von Arnim) 7, 48-50; Dierauer, U. (1977). *Tier und Mensch im Denken der Antike*: 199ff.

220 Hierokles (ed. von Arnim) 6, 1-6; vgl. Dierauer (1977): 206.

221 Seneca, *Epistulae morales* 121, 17.

222 Suárez, F. [1571-74]. *De anima (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78)*: III, 498 (II, 4; Nr. 21); vgl. Des Chene, D. (2000). *Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul*: 64.

223 Vgl. Schrader, W.H. (1995). *Selbst. Hist. Wb. Philos.* 9, 293-305: 293f.

224 Cudworth, R. (1678). *The True Intellectual System of the Universe*: 826.

- 225 a.a.O.: 774.
- 226 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 341 (II, 27, 17).
- 227 a.a.O.: 343 (II, 27, 21).
- 228 a.a.O.: 342f. (II, 27, 20).
- 229 Leibniz, G.W. (1704). *Nouveaux essais sur l'entendement humain* (Philosophische Schriften, Bd. 3.1 u. 3.2, Frankfurt/M. 1996): I, 396 (II, 27, 5).
- 230 a.a.O.: 394 (II, 27, 4).
- 231 ebd.
- 232 a.a.O.: 404 (II, 27, 9).
- 233 a.a.O.: 154 (II, 9, 3).
- 234 a.a.O.: 166 (II, 9, 11).
- 235 Stahl, G.E. (1720). *Negotium otiosum*: 47; vgl. Cheung, T. (2008). *Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800*: 169.
- 236 Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (AA, Bd. I, 5): 94.
- 237 Hegel, G.W.F. (1807/31). *Phänomenologie des Geistes* (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986): 200f.
- 238 a.a.O.: 198.
- 239 Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 521 (§371).
- 240 a.a.O.: 431 (§351).
- 241 a.a.O.: 464 (§357).
- 242 a.a.O.: 473 (§360).
- 243 a.a.O.: 412 (§347).
- 244 Mayer, A.C. (1817). *Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens*. *Deutsches Archiv für die Physiologie* 3, 84-104: 104.
- 245 Krause, K.C.F. [1828]. *Das System der Rechtsphilosophie* (Leipzig 1874): 27.
- 246 Lillie, R.S. (1920). *The place of life in nature*. *J. Philos. Psychol. Scientif. Methods* 17, 477-493: 488.
- 247 Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 130.
- 248 a.a.O.: 197f.
- 249 Hönigswald, R. (ca. 1943). *Die Systematik der Philosophie*, II. Teil (Bonn 1977): 335.
- 250 Ashby, W.R. (1952/60). *Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour*: 100ff.
- 251 Polanyi, M. (1968). *Life's irreducible structure*. *Science* 160, 1308-1312: 1308; vgl. Mercer, E.H. (1981). *The Foundation of Biological Theory*: 53.
- 252 Salthe, S.N. (1993). *Development and Evolution*: 158.
- 253 Ginsborg, H. (2006). *Kant's biological teleology and its philosophical significance*. In: Bird, G. (ed.). *A Companion to Kant*, 455-469: 462; vgl. Uexküll, J. von (1920/28). *Theoretische Biologie* (Frankfurt/M. 1973): 156; Polanyi, M. (1968). *Life's irreducible structure*. *Science* 160, 1308-1312: 1309f.
- 254 Weiss, P. (1973). *The Science of Life. The Living System – A System for Living*: 37f.
- 255 Habermas, J. (1974). *Können komplexe Gesellschaften eine vernünftige Identität ausbilden?* (in: *Zur Rekonstruktion des Historischen Materialismus*, Frankfurt/M. 1976, 92-126): 94.
- 256 a.a.O.: 92.
- 257 Tugendhat, E. (1979). *Selbstbewußtsein und Selbstbestimmung. Sprachanalytische Interpretationen*: 287.
- 258 Mead, G.H. (1934). *Mind, Self and Society. From the Standpoint of a Social Behaviorist* (dt. Geist, Identität und Gesellschaft aus der Sicht des Sozialbehaviorismus, Frankfurt/M. 1973): 187.
- 259 a.a.O.: 177.
- 260 Hafner, J.E. (1996). *Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens*: 302f.
- 261 Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 172f.
- 262 Troxler, D. (1804). *Über die Sinne, und die Elemente der Sensationen, besonders die zwei höchsten*. In: ders., *Versuche in der organischen Physik*, 5-114: 10f.
- 263 Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 430 (§350); 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: 289.
- 264 Hegel (1817/30): II, 436 (§353).
- 265 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). *Wissenschaft der Logik* (Werke, Bd. 5 & 6, Frankfurt/M. 1986): 471.
- 266 Vgl. Heintzel, E. (1981). *Das fundamentalphilosophische Problem von Transzendentalphilosophie und Naturphilosophie* (Gesammelte Abhandlungen, Bd. 2, Stuttgart-Bad-Cannstatt 1988, 337-355): 349; Langthaler, R. (1992). *Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie*: 206f.
- 267 Uexküll, J. von (1907). *Die Umriss einer kommenden Weltanschauung. Die neue Rundschau* 18, 641-661: 649; vgl. ders. (1912). *Das Subjekt als Träger des Lebens. Die neue Rundschau* 23, 99-107; ders. (1931). *Die Rolle des Subjekts in der Biologie*. *Naturwiss.* 19, 385-391; ders. & Brock F. (1935). *Vorschläge zu einer subjektbezogenen Nomenklatur in der Biologie*. *Z. ges. Naturwiss.* 1, 36-47.
- 268 Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen* (Hamburg 1956): 24; 26.
- 269 von Uexküll (1907): 654.
- 270 Uexküll, J. von (1920/28). *Theoretische Biologie* (Frankfurt/M. 1973): 150.
- 271 Uexküll, J. von (1931). *Die Rolle des Subjekts in der Biologie* (in: Uexküll, T. von (Hg.) (1980). *Jakob von Uexküll. Kompositionslehre der Natur*, 343-356): 353.
- 272 Woltereck, R. (1932/40). *Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte*.
- 273 Meyer, A. (1934). *Umwelt und Innenwelt organischer Systeme nebst Bemerkungen über ihre Simplifikation zu physischen Systemen*. *Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss.* 27, 328-352: 331; vgl. ders. (1948). *Naturphilosophie auf neuen Wegen*: 39.
- 274 List, E. (2001). *Grenzen der Verfügbarkeit*: 65.
- 275 Lewontin, R.C. (1983). *The organism as the subject and object of evolution*. *Scientia* 118, 65-82; vgl. ders.

(1983). Gene, organism and environment. In: Bendall, D.S. (ed.). *Evolution from Molecules to Men*, 273-285.

276 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? *Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie*: 95.

277 Vgl. Scharck, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Philosophie der Biologie. Eine Einführung*, 418-435: 426.

278 Schelsky, H. (1950). Zum Begriff der tierischen Subjektivität. *Stud. Gen.* 3, 102-116: 109; vgl. aber Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie: 82.

Literatur

Krohn, W., Küppers, G. & Paslack, R. (1987). Selbstorganisation – Zur Genese und Entwicklung einer wissenschaftlichen Revolution. In: Schmidt, S.J.S. (Hg.). *Der Diskurs des Radikalen Konstruktivismus*, 441-465.

Tyson, J.J. & Kagan, M.L. (1988). Spatiotemporal organization in biological and chemical systems: historical review. In: Markus, M., Müller, S.C. & Nicolis, G. (eds.). *From Chemical to Biological Organization*, 14-21.

Krohn, W. & Küppers, G. (Hg.) (1990). *Selbstorganisation. Aspekte einer wissenschaftlichen Revolution*.

Paslack, R. (1991). *Urgeschichte der Selbstorganisation. Zur Archäologie eines wissenschaftlichen Paradigmas*.

Keller, E.F. (2008-09). Organisms, machines, and thunderstorms: a history of self-organization, two parts. *Historical Studies in the Natural Sciences* 38, 45-75; 39, 1-31.

Selektion

Das Wort ›Selektion‹ geht über das lateinische ›selectio‹ »Auswahl«, das sich bereits bei klassischen Autoren findet¹, auf das Verb ›seligere‹ »absondern, auswählen« und die Grundform ›legere‹ »auflesen, sammeln« zurück. In der allgemeinen überlieferten lateinischen Bedeutung taucht »selection« Mitte des 17. Jahrhunderts in der englischen Sprache auf.²

Wortgeschichte

Als spezifisch biologischer Begriff erscheint das Wort am Ende des 18. Jahrhunderts zur Bezeichnung der Handlung eines Züchters, der Individuen mit bestimmten Eigenschaften aus einer Population auswählt, um mit ihnen bevorzugt weiterzuzüchten (Young 1786: »Mr. Bakewell has gradually formed his breed [of sheep] by a selection«³; Anonymus 1793: »the fur of that animal might, by attention and selection, be greatly meliorated«⁴; »the last mode of improvement, that by selection only of the best individuals of the same kind, and breeding from these«⁵; Pitt 1796: »a selection of breeding stock«: »by always selecting the best for breeding and rearing, improvement will in time be effected. Great improvement in cow-stock are doubtless to be made by a proper selection of the best heifers in carcass and milk bag«⁶).⁷

Auf Verhältnisse der Natur überträgt wohl zuerst der Botaniker P. Matthew 1831 den Ausdruck (»selection by the law of nature«⁸). In C. Darwins Theorie der Evolution gewinnt das Modell der Züchtung zentrale Bedeutung; er spricht daher von der *Natur-*

Selektion (Matthew 1831) 305
 Natürliche Selektion (Darwin 1841) 310
 Selektionstheorie (Darwin 1842) 332
 sexuelle Selektion (Darwin 1859) 355
 Individuale Selektion (Anonymus 1861) 339
 Selbstselektion (Kirk 1867) 361
 darwinsche Selektion (Anonymus 1870) 322
 reflexive Selektion (Gulick 1888) 359
 Selektionswert (Romanes 1892) 323
 Überlebensselektion (Lankester 1892) 322
 Gruppenselektion (Pearson 1894) 339
 Intraselektion (Weismann 1894) 360
 Anpassungswert (Romanes 1895) 323
 Überlebenswert (Osborn 1895) 323
 Reproduktionsselektion (Pearson 1895) 322
 Zufallsauslese (Hilty 1896) 313
 Gruppenauslese (Münsterberg 1900) 339
 Selektionseinheit (Baldwin 1902) 333
 Anpassungsauslese (Bölsche 1903) 313
 Artenselektion (de Vries 1905) 347
 Lebensauslese (Schallmayer 1907) 322
 Fortpflanzungsauslese (Schallmayer 1907) 322
 Fruchtbarkeitsauslese (Schallmayer 1909) 323
 Autoselektion (Goldscheid 1911) 361
 reproduktiver Wert (Fisher 1930) 323
 runaway-Prozess (Fisher 1930) 356
 Genselektion (Wright 1937) 349
 epigamische Selektion (Huxley 1938) 357
 intrasexuelle Selektion (Huxley 1938) 357
 stabilisierende Selektion (Fisher 1930) 358
 Selektionsebenen (Collias 1944) 333
 Fertilitätsselektion (Dahlberg 1947) 323
 Viabilitätsselektion (Thompson & Winder 1947) 323
 differenzielle Reproduktion
 (Lerner & Dempster 1948) 321
 disruptive Selektion (Mather 1953) 358
 gerichtete Selektion (Mather 1953) 358
 nicht-darwinsche Selektion (Simpson 1953) 359
 frequenzabhängige Selektion
 (Lewontin & White 1960) 358
 Internselektion (White 1960) 360
 apostatische Selektion (Clarke 1962) 358
 Gesamtfitness (Hamilton 1964) 348
 Verwandtenselektion (Maynard Smith 1964) 348
 Mehrebenen Selektion (Darlington 1972) 337
 intersexuelle Selektion (Howard 1974) 357
 Handikapselektion (Zahavi 1975) 356
 Merkmalsgruppe (Wilson 1975) 343
 Merkmalsselektion (Naroll & Divale 1976) 329
 Replikator (Dawkins 1976) 336
 Vehikel (Dawkins 1976) 336
 Biowert (Bunge 1979) 323
 Interaktor (Hull 1980) 336
 Binnenselektion (Wenzel 1982) 360
 Plurifaktion (Gould & Vrba 1982) 322
 Sortierung (Vrba & Gould 1986) 327

Die Selektion ist das Muster eines komplexen Prozesses, der in seiner Grundstruktur eine Korrelation enthält und sich auf der Ebene von Populationen bewegt, adäquat daher mit statistischen Mitteln zu beschreiben ist. Die Korrelation besteht zwischen den spezifischen Eigenschaften von Entitäten eines Typs, also ihrer *Konstitution*, und ihrer Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit, also der Dauer ihrer *Kontinuation* (als Entitäten eines Typs) in der Zeit. Diese Korrelation ist Ausdruck von regelmäßigen (aber nicht deterministischen, sondern nur probabilistischen) kausalen Beziehungen auf der Ebene der Individuen, die in einer Population wiederholt über viele Generationen auftreten, so dass es zu einer durch die erblichen Merkmale der Entitäten bedingten langfristigen Veränderung der Verteilung der Typen kommen kann. Knapp formuliert ist die Selektion also eine *kumulative Konstitutions-Kontinuations-Korrelation*. Die Verteilung der Merkmale (d.h. der Konstitutionstypen) in einer Population zu einem Zeitpunkt ist durch den differenziellen Erfolg (die »Anpassung«) der Entitäten mit diesen verschiedenen Merkmalen in der Vergangenheit bedingt.

lichen Selektion (»natural selection«).⁹ Im Anschluss an Darwins Theorie erscheint das Wort ›Selektion‹

seit dem späten 19. Jahrhundert auch in der deutschen Sprache.¹⁰ Als Übersetzung der ›Natürlichen Selektion‹ im Sinne Darwins verwendet der erste Übersetzer von Darwins Hauptwerk, H.G. Bronn, 1860 die Formulierung *Natürliche Züchtung*; er führt aber auch schon den später einschlägig gebrauchten Ausdruck *Zuchtwahl* ein.¹¹ Die Formulierung ›Natürliche Zuchtwahl‹ übernehmen V. Carus in seinen Überarbeitungen der Übersetzung Bronns¹², G. Gärtner in seiner Übersetzung von 1892¹³ und P. Seliger in seiner Übersetzung von 1901.¹⁴ R. Böhme verwendet dagegen in seiner Übersetzung von 1901-02 den Ausdruck *Naturauslese*.¹⁵ Alle diese deutschen Übersetzungen enthalten eine stärker intentionale, aktivische und anthropomorphe Konnotation als das englische ›selection‹.¹⁶ Einen stärker anthropomorphen und wertenden Charakter hat auch die Formulierung ›Überleben des Tüchtigsten‹ gegenüber dem englischen Original ›survival of the fittest‹.

In der heutigen Biologie ist der Begriff der Selektion mehrdeutig, weil er einerseits einen bestimmten, neben anderen (z.B. der Mutation) stehenden Evolutionsfaktor benennt; andererseits sind in der »Theorie der Selektion« doch auch die anderen Faktoren mitgemeint (insbesondere auch die Mutation).

Antike: Empedokles, Aristoteles und Lukrez

Der zentrale Gedanke der Selektionstheorie, dass das Wechselspiel von zufälliger Variation und nachträglicher Auswahl konstruktive gestaltende Kraft entwickeln kann, lässt sich bis in die griechische Antike zurückverfolgen.¹⁷ Das Muster eines Selektionsprozesses lässt sich nach dem allgemeinen Modell von »Versuch und Irrtum« (↑Lernen) oder weniger intentional von zufälliger Veränderung und gezielter Auswahl beschreiben. Der bekannteste Vertreter einer frühen auf das Organische bezogenen Selektionslehre dieser Art ist der Vorsokratiker Empedokles. In dem Bericht des Aristoteles von seiner spekulativen Naturphilosophie heißt es: »Alle Gebilde, bei deren Entstehen sich alles gerade so ergeben habe, wie es auch ein zweckbestimmtes Werden hervorgebracht haben würde, hätten sich nun am Leben erhalten können, da sie dank dem blinden Zufall einen lebensdienlichen Aufbau besessen hätten. Das Übrige aber sei zugrunde gegangen und gehe stets zugrunde, Gebilde also wie die, von denen Empedokles spricht: Rinder mit dem Vorderleib eines Menschen.«¹⁸ Aristoteles schreibt diese Auffassung zwar Empedokles zu, nicht unwahrscheinlich ist es aber, dass die These erst in der Formulierung durch Aristoteles ihre Klarheit im Sinne einer Selektionshypothese erhält, weil sie in das Lehrgebäude des Empedokles nicht

gut passt.¹⁹ Mit E. Zeller kann man also der Auffassung sein, dass es Aristoteles ist, der zuerst auf klare Begriffe bringt, »was Empedokles stammelt«²⁰, indem er als erster den Gedanken ausspricht, »daß das Zweckmäßige entstehen könne, indem aus einer großen Anzahl zufälliger Stoffverbindungen nur die lebensfähigen sich erhalten«.²¹

Zwei Unterschiede zur Theorie Darwins sind besonders auffallend: Erstens ist es bei dem aristotelischen Bericht nicht das äußere Verhältnis zur Umwelt, in dem sich eine zufällig entstandene Variation als besonders überlebensförderlich erweist, sondern allein das Verhältnis der inneren Stimmigkeit der Teile. Und zweitens denkt der aristotelische Empedokles offenbar nur an die zufällige Rekombination schon bestehender Teile von Organismen (wie in dem Beispiel von Rind und Mensch), eine Entstehung ganz neuer Teile im Verlauf des Entwicklungsprozesses einschließlich einer graduellen Höherentwicklung der Organismen thematisiert er dagegen nicht.²² Diese Theorie ist also eher eine »Eliminationstheorie« als eine Selektionstheorie. Allgemein kann konstatiert werden, dass die in der Antike verbreitete Vorstellung eines vollendeten, zweckmäßigen und harmonischen Kosmos ohne zeitliche Entwicklung in eine offene Zukunft der Formulierung einer Evolutions- und Selektionstheorie entgegen gerichtet ist (↑Evolution).²³

Etwas näher an den späteren Selektionstheorien stehen die Entwürfe des römischen Dichters Lukrez aus dem ersten vorchristlichen Jahrhundert. Im fünften Buch seines Lehrgedichts über die Natur handelt er von der Entstehung der Welt im Allgemeinen und der Bildung der Organismen im Besonderen (eine Passage, auf die bereits der Mitbegründer der synthetischen Theorie der Evolution, J.B.S Haldane, 1932 hinweist²⁴).²⁵ In Lukrez' Darstellung haben sich von den ursprünglich entstandenen Arten von Lebewesen nur einige erhalten, weil sie über bestimmte (vererbte) Eigenschaften (»List«, »Stärke«, »Schnelligkeit«) verfügten (vgl. Tab. 254).²⁶ Über den Mechanismus der differenziellen Arterhaltung (»genus [...] reservans«²⁷) erfolgt also in der Folge der Generationen eine relative Zunahme bestimmter überlebensdienlicher Eigenschaften in einer Population. Ein weiteres Element, das Lukrez' Ansatz mit modernen Selektionstheorien verbindet, liegt in der materialistischen Vorstellung von körperlichen Einheiten (»primordia«) als Grundlage der Vererbung; diese Einheiten werden von einer Generation zur nächsten weitergegeben und für die Ausbildung der Merkmale von Organismen verantwortlich gemacht. Die Selektion entsteht bei Lukrez also aus dem Nebeneinander von

Organismen, die in ihrer Fortpflanzung Merkmale an ihre Nachkommen vererben und sich in ihren (vererbten) Eigenschaften so unterscheiden, dass sie unterschiedliche Überlebens- oder Fortpflanzungsraten aufweisen. Bemerkenswert ist Lukrez' Auffassung, dass es abstrakte Merkmale sind, die den Grund für die Überlegenheit einiger Organismen gegenüber anderen ausmachen: Es ist nach Lukrez die List, die Stärke oder die Schnelle, die in den Organismen letztlich selektiert wird. So ist es nicht der einzelne Organismus, sondern sein durch diese Eigenschaften ausgezeichneter Typus (»genus«), der in der Selektion erhalten wird.

Von einer modernen Evolutionstheorie ist Lukrez aber v.a. dadurch weit entfernt, dass er seine Selektionstheorie nicht mit einer Theorie der Artumwandlung verbindet. An die Vorstellungen seiner materialistischen Vorgänger anschließend – Anaximander, Anaxagoras und Demokrit gingen Lukrez hierin voraus –, stellt er sich die bestehenden Arten aus der gebärenden Mutter Erde entstanden vor.²⁸ So wie die Pflanzen an einigen Stellen unerwartet aus der Erde sprießen, sollten auch die Tiere durch die Gebärmutter der Erde gebildet worden sein.²⁹ Wie bei einer älter werdenden Frau ließ Lukrez zufolge die Gebärfkraft der Erde im Verlauf der Erdgeschichte nach, und die entstandenen Geschöpfe mussten dann aus eigener Kraft für ihre Erhaltung sorgen. Die von der Erde unvollkommen geschaffenen Lebewesen vermochten es nach dieser Theorie jedoch nicht, sich selbst zu ernähren und fortzupflanzen³⁰ und gingen daher unter. Von den überlebenden Arten schließt Lukrez ausdrücklich aus, dass sie sich verändern können³¹, so dass es zu keiner Neubildung von Arten gekommen sei.

Dieses antitheologische, materialistische Weltbild bildet den Hintergrund und liefert die Erklärung für Lukrez' Selektionsvorstellung ohne Artumwandlung: Die Entstehung der Arten ist für Lukrez ein natürlicher und kein übernatürlicher Prozess. Die Lebewesen seien nach natürlicher Notwendigkeit und nicht nach planmäßiger Zweckmäßigkeit gebildet worden. Glaubwürdig wird die Annahme einer spontanen Entstehung der Lebewesen aus der Erde ohne einen göttlichen Schöpfungsakt aber nur, wenn nach der Entstehung der Lebewesen ein Prozess der Aussonderung nichtlebensfähiger Organismen erfolgt. Ähnlich wie in seiner Kritik der Teleologie (↑Zweckmäßigkeit) lehnt Lukrez auch in diesem Zusammenhang die Analogisierung natürlicher Prozesse mit der geplanten Herstellung von Artefakten durch den Menschen ab³²: Ebenso wie die Glieder und Sinnesorgane der Lebewesen für Lukrez vor,

aber nicht *wegen* ihrer Funktion entstanden sind, seien auch die Lebewesen aus der Erde hervorgegangen, ohne dass die Erde sie so gestaltet hätte, *damit* ihr Überleben gesichert wäre. Hinter den Lebewesen als Produkten der Natur steht nach dieser Auffassung also kein planender Verstand. Weil so komplexe Gebilde wie Organismen aber nicht spontan gebildet werden könnten, seien mehrere Versuche der Natur dafür notwendig gewesen, und einige Produkte der Erde seien als misslungene Experimente zur Erzeugung von Organismen wieder untergegangen.

Arabische Gelehrte des Mittelalters

Verschiedenen arabischen Gelehrten des Mittelalters wird eine Selektionstheorie zugeschrieben, allen voran Al-Ġāhiz (engl. auch Al-Jahiz) und Al-Bīrūnī aus dem 9. bzw. 11. Jahrhundert.³³ Heute wird diese Zuschreibung meist kritisch gesehen, weil sie dem islamischen Weltbild, nach dem die Entstehung neuer Arten einen göttlichen Schöpfungsakt voraussetzt, widerspricht.³⁴ Bei Al-Ġāhiz finden sich zwar Darstellungen der Konkurrenz unter den Individuen der gleichen oder verschiedener Arten, und auch Nahrungsketten (↑Ernährung) beschreibt er bereits – in eine eindeutig formulierte Theorie der Selektion baut er diese Vorstellungen aber nicht ein. Eine Theorie der Transformation von Arten findet sich bei Al-Ġāhiz höchstens insofern, als er einen starken Einfluss der Umwelt auf die Gestalt der Lebewesen annimmt (↑Umwelt/Umweltdetermination).

In dem vielfach zitierten Indienbuch von Al-Bīrūnī aus dem 11. Jahrhundert findet sich zumindest angedeutet der Grundgedanke von Malthus, auf dem Darwin später aufbaut: »Die Welt gedeiht durch den Ackerbau und die Fortpflanzung, und beides nimmt im Verlauf der Zeit immer mehr zu. Diese Zunahme ist also unbegrenzt, aber die Welt ist begrenzt.«³⁵ Ebenso wird die Analogie zum selektierenden Eingriff des Gärtners betont (»So läßt auch der Gärtner die Zweige, die er als fruchtbringend erkannt hat, und beschneidet die anderen«³⁶). Es wird dann aber betont, dass die Verhältnisse in der Natur doch anders sind: »Ebenso verfährt die Natur, nur tut sie das ohne Unterscheidung, denn ihre Wirksamkeit ist immer ein und dieselbe.«³⁷ Bezeichnend für die arabische Position ist gerade eine Distanzierung von der ausgeprägten sozialen Segmentierung und Hierarchisierung der hinduistischen Welt. Betont wird von Al-Bīrūnī die Einheit und Gleichheit der Menschen und eine Sicht auf die Natur, in der ein Fortschritt nicht durch Konkurrenz, sondern allein durch ein auch jenseits der Naturgesetze mögliches Lenken Gottes erfolge.³⁸

Vorläufervorstellungen des 18. Jahrhunderts

Engere und weniger spekulative Parallelen zu einer Theorie der Selektion, wie sie von Darwin formuliert wird, finden sich seit der Mitte des 18. Jahrhunderts (vgl. Tab. 254).³⁹ Einen solchen frühen Ansatz einer Selektionstheorie formuliert P.L.M. de Maupertuis (unter Verweis auf Lukrez). Maupertuis stellt sich die Veränderung von Organismen dadurch vor, dass durch zufällige Variation der Eigenschaften der Eltern eine Mannigfaltigkeit von verschiedenen Organismen gebildet werden könnte, von denen einige wohl organisiert seien, so dass sie ihre Bedürfnisse erfüllen könnten; anderen fehlte dagegen diese Anpassung (»convenance«) und sie seien untergegangen: »Le hazard, droit-on, a voit produit une multitude innombrable d'individus; un petit nombre se trouvoit construit de maniere que les parties de l'animal pouvoient satisfaire à ses besoins; dans un autre infiniment plus grand, il n'y avoit ni convenance, ni ordre: tous ces derniers ont péri«.⁴⁰ Bei Maupertuis steht – ebenso wie in einer ähnlichen, von Diderot formulierten Theorie⁴¹ – die innere Anpassung der Teile zueinander im Vordergrund; die Anpassung der Lebewesen an ihre Umwelt wird dagegen nicht vorrangig thematisiert. Auch das für Darwins Theorie entscheidende Moment der Konkurrenz wird von Maupertuis und Diderot nicht erörtert.⁴² Dagegen baut Maupertuis seine Selektionsvorstellungen sehr wohl in Ansätze für eine Theorie der Transformation der Arten ein (↑Phylognese) und spricht in diesem Zusammenhang von der Entstehung »neuer Arten«. Zu einer allgemeinen Theorie der Phylognese und der Selektion entwickelt aber auch Maupertuis seine Ansätze nicht: Es fehlen dazu die Thesen eines genealogischen Zusammenhangs aller Lebewesen und einer kontinuierlichen Akkumulation von Anpassungen durch reproduktive Vorteile von Individuen in einer Population.⁴³

Auch I. Kant kann nicht nur hinsichtlich seiner Vorstellungen von einem verwandtschaftlichen Verhältnis der Lebewesen zueinander (↑Phylognese), sondern auch hinsichtlich der Annahme des Mechanismus der Selektion als ein Vorläufer Darwins interpretiert werden.⁴⁴ Kant entwirft nämlich die Entstehung der Organismen auf der Erde als eine fortschreitende Anpassung, indem er sich vorstellt, dass »anfänglich Geschöpfe von minder-zweckmäßiger Form«, später dagegen andere, »welche angemessener ihrem Zeugungsplatze und ihrem Verhältnisse unter einander sich ausbildeten«, entstanden.⁴⁵ Kant vertritt hier also – wenn auch nur in Andeutungen – nicht nur eine Theorie der Deszendenz, sondern auch der Selektion. Es ist das Verhältnis der Organismen

zu ihrer Umwelt (»ihrem Zeugungsplatze«) und zu ihresgleichen, was in der Kette der Geschöpfe allmählich »angemessener« werde. Kants Bild von der Entwicklung der Organismen auf der Erde liegt also bereits eine Anpassungsvorstellung zugrunde. Auch der Gedanke, dass Organismen einer zufälligen, aber erblichen Veränderung unterliegen können – modern gesprochen: dass in ihnen Mutationen auftreten –, findet sich bei Kant. Er schreibt, dass der »zufälligerweise« veränderte Charakter eines Individuums »erblich und in die Zeugungskraft aufgenommen« werden könne. Solche Veränderungen stehen nach Kant aber im Dienst der »Selbsterhaltung der Art«.⁴⁶ Kants Evolutionstheorie ist allerdings dadurch eingeschränkt, dass er sie nur für die Vergangenheit annimmt. Nach einer fruchtbaren Phase verknöcherte nach seiner Auffassung (die offenbar an Lukrez angelehnt ist) die »Gebärmutter« der Erde, so dass sie in einer späteren Phase »ihre Geburten auf bestimmte, fernerhin nicht ausartende Species eingeschränkt hätte, und die Mannigfaltigkeit so bliebe, wie sie am Ende der Operation jener fruchtbaren Bildungskraft ausgefallen war«.⁴⁷

Vorläufer im frühen 19. Jh.

Einen zumindest unbewussten Einfluss auf Darwin könnten die Selektionsvorstellungen des schottischen Geologen J. Hutton gehabt haben. Hutton geht von der Variation der Individuen einer Art aus und ist der Ansicht, die am wenigsten angepassten Organismen würden am ehesten aussterben (»those which depart most from the best adapted constitution, will be most liable to perish«).⁴⁸ Aber auch Hutton ist trotz dieses Gedankens der Selektion kein Vertreter einer Evolutionstheorie, sondern sieht auch in der Anpassungsfähigkeit der Arten einen Ausdruck von Gottes wohlwollendem Design. Nicht anders ist es bei dem von Darwin vielgelesenen Geologen C. Lyell, der zwar auch ein Selektionsprinzip formuliert (»the most fertile variety would always in the end, prevail over the most sterile«⁴⁹), jedoch der Veränderlichkeit der Arten ablehnend gegenüber steht.

Auf andere Vorläufer seines Grundgedankens weist Darwin später z.T. selbst hin⁵⁰; soweit es sich in seinen Notizbüchern nachweisen lässt, haben diese aber keinen Einfluss auf die Entwicklung seiner Gedanken.⁵¹ Dazu zählt W.C. Wells, der 1813 den Mechanismus der Selektion zumindest für die Verbreitung von Menschenrassen annimmt.⁵² Allerdings verbindet auch Wells seine Selektionstheorie nicht mit einer Evolutionsvorstellung: Er betrachtet die Selektion nicht als Mittel für den Übergang von einer Art zu einer anderen, sondern allein im Rahmen

»Alle Gebilde, bei deren Entstehen sich alles gerade so ergeben habe, wie es auch ein zweckbestimmtes Werden hervorgebracht haben würde, hätten sich nun am Leben erhalten können, da sie dank dem blinden Zufall einen lebensdienlichen Aufbau besessen hätten. Das Übrige aber sei zugrunde gegangen und gehe stets zugrunde, Gebilde also wie die, von denen Empedokles spricht: Rinder mit dem Vorderleib eines Menschen« (Empedokles nach Aristoteles, *Physica* 198b).

»Damals hat auch die Erde versucht, in Menge zu schaffen/Ungeheuer, gebildet von seltsamem Aussehen und Gliedern[...] Und kein Ausweg sonst: verdorben sind viel Geschlechter/damals und waren imstand nicht, Nachwuchs schaffend zu mehren./Denn was immer du siehst der Lebensluft sich erfreuen,/List hat sie oder Stärke und schließlich auch ihre Schnelle/von ihres Lebens Beginn an geschützt, die Art je erhaltend« (Lukrez, *De rerum natura* 837f.; 855-859).

»Le hazard, droit-on, a voit produit une multitude innombrable d'individus; un petit nombre se trouvaît construit de maniere que les parties de l'animal pouvoient satisfaire à ses besoins; dans un autre infiniment plus grand, il n'y avoit ni convenance, ni ordre: tous ces derniers ont péri« (Mauvertius 1750, 11).

»Er [d.i. der »Archäologe der Natur«] kann den Mutter-schooß der Erde, die eben aus ihrem chaotischen Zustande herausging (gleichsam als ein großes Thier), anfänglich Geschöpfe von minder-zweckmäßiger Form, diese wiederum andere, welche angemessener ihrem Zeugungsplatze und ihrem Verhältnisse unter einander sich ausbildeten, gebären lassen; bis diese Gebärmutter selbst, erstarrt, sich verknöchert, ihre Geburten auf bestimmte, fernerhin nicht ausartende Species eingeschränkt hätte, und die Mannigfaltigkeit so bliebe, wie sie am Ende der Operation jener fruchtbaren Bildungskraft ausgefallen war« (Kant 1790/93, 419).

»La nature est semblable à la loi de Sparte qui livroit à la mort les enfans débiles et mal conformés« (Virey 1800, I, 53).

»[T]hose who attend to the improvement of domestic animals, when they find individuals possessing, in a greater degree than common, the qualities they desire, couple a male and female of these together, then take the best of their offspring as a new stock, and in this way proceed, till they approach as near the point in view, as the nature of things will permit. But, what is here done by art, seems to be done, with equal efficacy, though more slowly, by nature, in the formation of varieties of mankind, fitted for the country which they inhabit. Of the accidental varieties of man, which would occur among the first few and scattered inhabitants of the middle regions of Africa, some one would be better fitted than the others to bear the diseases

of the country. This race would consequently multiply, while the others would decrease, not only from their inability to sustain the attacks of disease, but from their incapacity of contending with their more vigorous neighbours. The colour of this vigorous race I take for granted, from what has been already said, would be dark. But the same disposition to form varieties still existing, a darker and a darker race would in the course of time occur, and as the darkest would be the best fitted for the climate, this would at length become the most prevalent, if not the only race, in the particular country in which it had originated. In like manner, that part of the original stock of the human race, which proceeded to the colder regions of the earth, would in process of time become white, if they were not originally so, from persons of this colour being better fitted to resist the diseases of such climates, than others of a dark skin« (Wells 1813, 435f.).

»The self-regulating adaptive disposition of organized life may, in part, be traced to the extreme fecundity of Nature, who, as before stated, has, in all the varieties of her offspring, a prolific power much beyond (in many cases a thousandfold) what is necessary to fill up the vacancies caused by senile decay. As the field of existence is limited and pre-occupied, it is only the hardier, more robust, better suited to circumstance individuals, who are able to struggle forward to maturity, these inhabiting only the situations to which they have superior adaptation and greater power of occupancy than any other kind; the weaker, less circumstance-suited, being prematurely destroyed« (Matthew 1831, 384f.).

»[T]he most fertile variety would always in the end, prevail over the most steril« (Lyell 1832, 34).

»In a large herd of cattle, the strongest bull drives from him all the younger and weaker individuals of his own sex, and remains sole master of the herd; so that all the young which are produced must have had their origin from one which possessed the maximum of power and physical strength; and which, consequently, in the struggle for existence, was the best able to maintain his ground, and defend himself from every enemy. In like manner, among animals which procure their food by means of their agility, strength, or delicacy of sense, the one best organised must always obtain the greatest quantity; and must, therefore, become physically the strongest, and be thus enabled, by routing its opponents, to transmit its superior qualities to a greater number of offspring. The same law, therefore, which was intended by Providence to keep up the typical qualities of a species, can be easily converted by man into a means of raising different varieties; but it is also clear that, if man did not keep up these breeds by regulating the sexual intercourse, they would all naturally soon revert to the original type« (Blyth 1835, 46).

der Variation einer Art. Gleiches gilt für E. Blyth, der seine Ansichten in den frühen 1830er Jahren formuliert (vgl. Tab. 254).⁵³ Blyths Theorie der Selektion ist eher auf die Mechanismen der Stabilisierung von Typen als deren Transformation gerichtet.

Am weitesten entwickelt ist vor Darwin die Selektionstheorie des schottischen Botanikers P. Matthew (vgl. Tab. 254). Er schildert im Anhang seines Buches über Schiffsbauholz kurz das Prinzip der Selektion (und verwendet auch das Wort; s.o.), dem zufolge sich die Individuen einer Art, die die besten Einrichtungen zum Schutz und zur Ernährung aufweisen, gegenüber ihren Konkurrenten durchsetzen. Matthew integriert seine Theorie der Selektion auch in eine Evolutionstheorie, insofern er die sukzessive Entstehung neuer Arten über viele Generationen annimmt: »the progeny of the same parents, under great difference of circumstance, might, in several generations, even become distinct species, incapable of co-reproduction«.⁵⁴

Terminologie der Züchtungspraxis

Verbreitet sind Ausdrücke um das Wortfeld ›to select‹ in der Sprache der Züchter von Haustieren in Großbritannien in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. J. Sebright definiert die »Kunst des Züchtens« (›the art of breeding‹) 1809 als die Selektion von männlichen und weiblichen Tieren im Hinblick auf ihre Vorzüge und Schwächen (›the selection of males and females, intended to breed together, in reference to each other's merits and defects‹).⁵⁵ Die Betonung liegt hier auf der intentionalen und bewussten Auswahl von Individuen durch den menschlichen Züchter.

Einen direkten Vergleich der künstlichen Züchtung in der Natur mit einer natürlichen Selektion nimmt A. Thomson 1839 vor: Die gezielte Selektion von Tieren durch einen menschlichen Züchter (›judicious selection of the good ones‹) wird hinsichtlich ihres Effekts mit der natürlichen Partnerwahl bei Tieren verglichen: »the strongest males take precedence of the weaker, and naturally select the finest females (as occurs in the deer)«.⁵⁶

Echte Vorläufer?

Wenn auch das Prinzip der Selektion von diesen Vorläufern Darwins formuliert wird, bauen sie es doch nicht zu einer ausgearbeiteten Theorie aus, wie dies Darwin in seinem Ansatz vollzieht. Das Denken von Darwins Vorläufern ist vielmehr meist eingebunden in die traditionelle essenzialistische und teleologische Vorstellung von biologischen Arten, nach der die Arten durch konstante wesentliche Merkmale und eine definierte Rolle in der Ordnung der Natur bestimmt

sind. Was den frühen Ansätzen einer Selektionstheorie fehlt, ist das Verständnis der Selektion als ein statistisches Konzept, das nicht von der Vorstellung fixer Arten, sondern variabler Populationen ausgeht (also das von E. Mayr so genannte »Populationsdenken«; †Population).

C. Darwin: ›natural selection‹ seit Juni 1841

Erste Ansätze seiner späteren Selektionstheorie formuliert Darwin im September 1838 unter dem Einfluss seiner Lektüre von Malthus' Arbeit über das Wachstum von Populationen (†Evolution: Tab. 61). Er hält in seinem Notizbuch fest, es sei die »finale Ursache« des natürlichen Populationsdrucks, eine geeignete Struktur auszuwählen und sie Veränderungen anzupassen (›to sort out proper structure & adapt it to change‹).⁵⁷ Für den ursprünglichen Gedanken der Selektion bei Darwin ist also v.a. die Vorstellung eines Bevölkerungsdrucks durch Überproduktion maßgeblich, weniger die Analogie mit der künstlichen Züchtung, die er selbst im Rückblick stärker betont.⁵⁸ Darwin vergleicht die Wirkung der Selektion mit der Kraft von Keilen in einem Körper (›a force like a hundred thousand wedges‹), die gegenseitig ihr weiteres Eindringen verhindern; die leichtesten Keile, die bei diesem Prozess herauspringen, entsprechen in diesem Bild den konkurrenzschwächsten Individuen.⁵⁹

Die Analogie der Natürlichen Selektion mit der Züchtungspraxis entwickelt Darwin erst im Anschluss daran im Dezember 1838.⁶⁰ Anlass für diese Analogisierung sind Überlegungen zur Zucht von Hunden, die diese zu effektiven Raubtieren machen. In der ersten Dezemberwoche 1838 stellt Darwin fest, wenn die Natur diese Züchtung (›picking‹) übernehme, könne sie leichter als der Mensch Hunde mit Schwimmhäuten für die Jagd im Wasser machen (›make‹).⁶¹

Den Ausdruck ›Selektion‹ im Sinne menschlicher Züchtung verwendet Darwin seit Beginn des Jahres 1839.⁶² Der Übergang zur Annahme einer Selektion der Natur erfolgt im Denken Darwins offenbar schleichend, so dass er im Juni 1841 in seinen Manuskripten erstmals den Terminus **Natürliche Selektion** (›natural selection‹) verwendet, ohne dies als große Innovation zu markieren.⁶³ In seinem Entwurf von 1842 spricht er meist von ›Selektion‹, gelegentlich aber auch schon von der Formel ›Natürliche Selektion‹.⁶⁴ Im Essay aus dem Jahr 1844, den er für den Fall seines vorzeitigen Todes für eine Publikation vorsah, verwendet er die Formulierung *natürliche Mittel der Selektion* (›natural means of selection‹)⁶⁵ und knapp auch wieder die Formel ›natürliche Selektion‹.

tion«⁶⁶. Der zweite Teil von Darwins »großem Buch« über die Arten (»my big book«), an dem er seit 1856 arbeitet, sollte die Überschrift »Natürliche Selektion« tragen, wie er 1857 in einem Brief an Asa Gray schreibt.⁶⁷ Durch einen Brief von A.R. Wallace vom Juni 1858, der dessen unabhängig von Darwin entwickelte Selektionstheorie ankündigt, bricht er die Arbeit an diesem Buch abrupt ab und verfasst eine kurze Version, die 1859 mit dem Titelanfang »On the Origin of Species« erscheint.

In seinem Hauptwerk von 1859 spricht Darwin von dem *Prinzip* der Natürlichen Selektion und versteht darunter das Muster eines Prozesses, der in erster Linie auf der unterschiedlichen Überlebenswahrscheinlichkeit von Organismen verschiedener Typen beruht: »natural selection acts by life and death, – by the survival of the fittest, and by the destruction of the less well-fitted individuals«⁶⁸. Er führt aber auch die unterschiedlichen Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten als Teil des Selektionsprinzips an. So haben Darwin zufolge Individuen mit einem Vorteil gegenüber anderen die größte Wahrscheinlichkeit des Überlebens und Fortpflanzens (»individuals having any advantage, however slight, over others, would have the best chance of surviving and of procreating their kind«⁶⁹). Insgesamt besteht das Selektionsprinzip nach Darwin also in dem Erhalt vorteilhafter Variationen und dem Verschwinden der unterlegenen (»preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious«⁷⁰). Die später vollzogene Unterscheidung zwischen einer nur negativen Selektion des Ausmerzens der Nichtlebenstauglichen und einer positiven Selektion, die zur kreativen Erzeugung neuer Lebensformen führt, findet sich bei Darwin allerdings nur angedeutet und noch nicht klar herausgearbeitet.⁷¹

Es ist insgesamt eine im Wesentlichen individualistische Vorstellung von der Selektion, die sich Darwin macht. Dies steht im Kontrast zu den späteren Anschauungen des Neodarwinismus, denen zufolge die differenzielle Reproduktion und nicht die Individuensterblichkeit der ausschlaggebende Faktor ist (s.u.). Entscheidend ist aber, dass Darwin mit der Formulierung des Selektionsprinzips das ↑Individuum in seiner jeweiligen Besonderheit ins Zentrum seiner Theorie (und damit ins Zentrum der Biologie) rückt: Anders als in der vom typologischen Denken geprägten Tradition, in der ein Individuum primär als Exemplar und Repräsentant einer Art und Träger von deren Eigenschaften gesehen wird, ist es für Darwin ein Träger einer je eigenen Merkmalskombination, an der die Selektion angreifen kann und die damit über die ↑Konkurrenz zwischen den Individuen ihre Wir-

kung für die Transformation der Arten entfaltet.⁷²

Darwin unterlässt es in seinen Schriften, eine explizite Definition seines zentralen theoretischen Begriffs zu geben. Das Konzept wird vielmehr implizit eingeführt und über seine Rolle in der Theorie bestimmt: Das Prinzip der Natürlichen Selektion fungiert in der Theorie Darwins u.a. als Erklärung für die ↑Anpassung der Organismen an ihre Umwelt. Die Selektion wird als eine Kraft vorgestellt, die *nach* dem Entstehen einer Variation durch die Reproduktion eines Organismus wirkt. Die Anpassung ergibt sich damit nicht mehr – wie bei den Vorläufern Darwins in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts – als bloße Konsequenz der Reproduktion: Die Aspekte von Fortpflanzung und Fortschritt in der Entwicklung des Lebens, die vorher verbunden gedacht sind, werden in der Theorie Darwins getrennt. Er kann daher auch annehmen, dass es in einer Umwelt, die sich nicht ändert, keine Veränderung der Lebewesen gibt (↑Umwelt/Umweltdetermination).

Selektion versus Vererbung

Die Selektionstheorie und die Deszendenztheorie gelten vielfach als die beiden miteinander Hand in Hand gehenden Kernstücke von Darwins Ansatz. In theoretischer Hinsicht besteht zwischen den beiden Theorien aber nicht nur ein freundliches Miteinander, sondern durchaus auch ein Gegensatz. Denn beide Theorien können als konkurrierende Erklärungen für die Ähnlichkeit von Organismen angesehen werden: Die Selektionstheorie erklärt die Ähnlichkeiten als Anpassungen an ähnliche Umweltbedingungen, die Deszendenztheorie als Ergebnis von Prozessen der Vererbung. Darwin ist sich dieses Gegensatzes bewusst und behauptet an einer Stelle des »Origin of Species«, die eigentlichen Ähnlichkeiten zwischen den Organismen seien eine Folge ihrer gemeinsamen Abstammung, nicht von Anpassungsprozessen: »The real affinities of all organic beings, in contradistinction to their adaptive resemblances, are due to inheritance or community of descent«⁷³ (den Einschub zwischen den Kommata führt Darwin erst in der fünften Auflage von 1869 ein). Der wesentliche Teil der organischen Ähnlichkeiten beruht nach Darwin also nicht auf Selektion (Analogie), sondern auf Vererbung (Homologie). Darwin gesteht damit die Schwäche der Selektion relativ zur Vererbung ein. Denkbar wären auch die umgekehrten Verhältnisse (wie sie im menschlichen Design vorliegen, bei dem die Anpassung an die Funktion die am weitesten verbreitete Ursache für die Ähnlichkeit der Dinge darstellt).

Darwins terminologische Zweifel

Weil der Ausdruck ›Selektion‹ von vielen seiner Zeitgenossen intentionalistisch im Sinne einer bewussten Planung missverstanden wird, bedauert Darwin später seine Wortwahl. Kurz nach dem Erscheinen seines Werks ist Darwin zwar noch davon überzeugt, der Ausdruck sei gut, weil seine Bedeutung nicht zu klar sei.⁷⁴ Später ändert er aber seine Meinung und bezeichnet ›natural selection‹ in seiner wörtlichen Bedeutung als eine *Fehlbenennung* (›misnomer‹), weil die Formulierung eine bewusste Wahl impliziere. Die Bezeichnung will Darwin als einen metaphorischen Ausdruck (›metaphorical expression‹) verstanden wissen, der – ebenso wie der chemische Begriff der Affinität zwischen Elementen oder der physikalische Begriff der Anziehung von Massen – um der Kürze willen fast notwendig sei (›almost necessary for brevity‹).⁷⁵ In einem Brief an A. Gray vom 29. November 1859 erläutert er seine Verwendung des Worts als Kurzformel für einen komplexen kausalen Faktor, der sich aus mehreren Einzelprozessen zusammensetzt (›an agent, expressing the result of several combined actions‹) – er wolle den Terminus in ähnlicher Weise gebrauchen wie ein Geologe den Begriff ›Denudation‹ (für die flächenhafte Abtragung der Erdoberfläche durch Wasser, Wind u.a.).⁷⁶

In Briefen an C. Lyell gesteht Darwin 1860, es handle sich um einen schlechten Begriff (›bad term‹): Könnte er seine Theorie noch einmal formulieren, dann würde er statt des Ausdrucks ›natürliche Selektion‹ eher die Formulierung *natürliche Erhaltung* (›Natural Preservation‹) verwenden.⁷⁷ Allerdings wendet er gegen diese Formulierung ein, sie beschreibe eine leere Wahrheit (›truism‹) und bringe nicht künstliche und natürliche Prozesse auf einen gemeinsamen Nenner.

Aus heutiger Perspektive wird geurteilt, dass der Ausdruck ›natürliche Erhaltung‹ gegenüber ›natürlicher Selektion‹ den Vorteil habe, weniger ein zielgerichtetes, bewusstes Handeln zu unterstellen.⁷⁸ ›Erhaltung‹ kann aber auf der anderen Seite den dynamischen, auf Veränderung gerichteten Aspekt des Evolutionsprozesses nicht zum Ausdruck bringen.

Auch die andere Alternativformulierung, das von H. Spencer geprägte ›Überleben des Angepasstesten‹ (›survival of the fittest‹; ↑Anpassung), hält Darwin einerseits zwar für einen sehr guten Ausdruck (›excellent expression‹) – aus grammatischen Gründen lehnt er sie aber ab, weil sie kein Substantiv bilde, das ein Verb regieren könne (›it cannot be used as a substantive governing a verb‹).⁷⁹ Für Darwin scheint es damit also entscheidend zu sein, einen Ausdruck für den Prozess selbst und nicht für sein Ergebnis zu finden.

Insgesamt bemerkenswert ist es, wie die Verwendung der Metaphern des Kampfes und der Selektion es Darwin ermöglicht haben, eine Sprache für ein komplexes Phänomen zu finden, ohne die Teilprozesse zu kennen. Mit F. Fellmann lässt sich festhalten, die metaphorische Sprache bei Darwin hat ›Prozesse beschreibbar gemacht, noch bevor alle ihre Faktoren kausalgesetzlich geklärt waren‹.⁸⁰

Wallace

Neben Darwin wird das Selektionsprinzip von A.R. Wallace als der dominante Faktor in der Veränderung der Organismen angesehen.⁸¹ Das Selektionsprinzip formuliert Wallace auf ähnliche Weise wie Darwin als Tendenz zur Zunahme nützlicher Variationen und zur Abnahme schädlicher: ›Useful Variations will tend to Increase, useless or hurtful Variations to Diminish‹.⁸² In ihrem Verständnis von Selektion weichen die beiden Gründungsväter der Selektionstheorie allerdings beträchtlich voneinander ab. Während für Darwin die Analogie zur künstlichen Züchtung von Haustieren von zentraler Bedeutung zum Verständnis (und zur Rechtfertigung) des Prinzips der Selektion ist⁸³ – u.a. auch deswegen, weil mit der Züchtungspraxis die Theorie der natürlichen Selektion einer experimentellen Überprüfung zugänglich wird⁸⁴ (↑Evolution) –, lehnt Wallace gerade diese als unangemessen und irreführend ab, weil sie zu abnormen, irregulären und künstlichen Formen geführt habe.⁸⁵ Wallace vermeidet daher den Ausdruck ›Selektion‹ in seiner Formulierung der Selektionstheorie, und er empfiehlt auch Darwin in einem Brief im Juli 1866, den Ausdruck aufzugeben und die Formel Spencers vom *Überleben des Angepasstesten* (›survival of the fittest‹⁸⁶) zu übernehmen (↑Anpassung/Fitness).⁸⁷ In seinem Exemplar der ersten Ausgabe von Darwins Hauptwerk streicht Wallace an vielen Stellen die Formulierung ›natural selection‹ durch und ersetzt sie durch ›survival of the fittest‹.⁸⁸ Darwin gesteht in der Korrespondenz mit Wallace zu, dass Spencers Formulierung genauer (›more accurate‹) sei und verwendet sie gleichberechtigt neben seiner.⁸⁹

Die Unterschiede in den Selektionstheorien von Darwin und Wallace liegen daneben auch noch in anderen Punkten. So bindet Wallace stärker als Darwin die Wirksamkeit der Selektion an die Veränderung der Umweltbedingungen und sieht die Organismen wesentlich im Kampf mit diesen Bedingungen (›struggle for existence‹; s.u.). Außerdem bewirkt die Selektion in Wallaces Konzeption in erster Linie das Ersetzen der einen Form durch eine andere (Transformation); er sieht sie weniger wirksam im Sinne einer Aufspaltung bestehender Linien (Diver-

sifikation).⁹⁰ Ferner entwickelt Wallace, anders als Darwin, seine Selektionstheorie nicht ausgehend von der Konkurrenz zwischen individuellen Organismen. Die eigentlich entscheidende Ebene der Selektion bildet in Wallaces Theorie die der Varietäten (↑Art/Varietät), denn der Evolutionsprozess besteht nach Wallace v.a. im Ersetzen einer bestehenden Art durch eine konkurrenzüberlegene Varietät. Im Gegensatz zu Darwin lehnt Wallace auch eine Vererbung erworbener Eigenschaften nach lamarckistischen Vorstellungen zeitlebens entschieden ab.⁹¹ Schließlich folgt Wallace Darwin nicht in dessen Annahme einer gesonderten Kategorie der »sexuellen Selektion« (s.u.).

»Kampf ums Dasein«

Im Gegensatz zu Darwin verwendet Wallace in seiner ursprünglichen Fassung der Selektionstheorie nicht die Analogie zur Züchtung und daher auch nicht das Wort »Selektion«. Genau wie Darwin übernimmt er aber von Malthus (oder anderen Naturforschern wie Herbert und Hooker, die Darwin in diesem Zusammenhang erwähnt⁹²) die Formel des »struggle for existence« (↑Konkurrenz).⁹³ Darwin wendet sich mit dieser Formulierung ausdrücklich gegen die Vorstellung eines Gleichgewichts (insbesondere gegen Lyells »equilibrium in the number of species«⁹⁴), weil diese für ihn zu viel Ruhe (»quiescence«) ausdrückt⁹⁵.

Der Vorzug der Metapher des »struggle« (»Wettkampf«) liegt darin, dass sie genau zwischen den beiden traditionellen Metaphern des Gleichgewichts und des Kriegs liegt⁹⁶: In der Beschreibung durch diese Metapher erscheint die organische Natur also gleichzeitig als harmonisch und dynamisch; Darwin will mit dem Terminus ausdrücklich gleichzeitig die wechselseitige Abhängigkeit der Organismen voneinander und ihren Kampf gegeneinander auf den Begriff bringen.⁹⁷

Ins Deutsche übersetzt wird Darwins und Wallaces Formel meist als *Kampf ums Dasein*.⁹⁸ Bronn verwendet in den ersten Auflagen seiner Übersetzung daneben auch die Formulierung »Ringens um's Dasein«⁹⁹, die in späteren Auflagen (die ab 1867 von V. Carus betreut wird) allerdings häufig durch »Kampf um's Dasein« ersetzt wird.¹⁰⁰ In dem deutschen Ausdruck »Kampf ums Dasein« ist die Ambivalenz, die in dem englischen »struggle« enthalten ist, verlorengegangen und die Bedeutung auf eine feindliche Auseinandersetzung festgelegt.¹⁰¹ Kritisiert wird diese Formel von deutschsprachigen Biologen schon früh. A. Wigand bemerkt 1874, »Wettkampf« oder »Concurrenz« seien angemessenere Ausdrücke zur Beschreibung der

Selektionsvorgänge als »Kampf ums Dasein«, weil die Auseinandersetzung wesentlich ein »indirecter«, »unblutiger Kampf« sei, nämlich die Konkurrenz um knappe Ressourcen.¹⁰² Bis weit ins 20. Jahrhundert hinein bildet »Kampf ums Dasein« aber eine feste Formel zur Beschreibung des darwinistischen Standpunktes. Erst in der zweiten Jahrhunderthälfte wird die Formulierung endgültig als irreführend abgelehnt und durch den Begriff der »Konkurrenz« ersetzt.¹⁰³

Zufalls- und Anpassungsauslese

Im Deutschen ist als Übersetzung von »Selektion« im 20. Jahrhundert nicht selten der Ausdruck *Zufallsauslese* in Gebrauch. Das Wort erscheint Ende des 19. Jahrhunderts, zuerst wohl bei C. Hilty, der 1896 bemerkt, der »Darwinismus« mute uns die Anschauung zu, »dass die Welt ein durch irgend eine Zufallsauslese im Kampf um das Dasein einigermaßen geregeltes Chaos sei.«¹⁰⁴ In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts steht der Ausdruck nicht immer im Kontext des Darwinismus. So versteht der Genetiker G. Just unter der »Zufallsauslese der Probanden« 1926 ein statistisches Verfahren für eine Stichprobenwahl.¹⁰⁵ In Bezug auf die Biologie wird der Ausdruck teilweise direkt gegen die Selektionstheorie gerichtet: »Die Zufallsauslese durch den Kampf ums Dasein widerstreitet [...] der vom Darwinismus im Grund selbst als Ergebnis angenommenen Teleologie«, schreibt G. Wunderle 1924.¹⁰⁶

Auch die englische Entsprechung des deutschen Wortes findet sich in selektionstheoretischer Bedeutung seit dem letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts. Sie erscheint im Kontext einer Darstellung der Position E.D. Copes, der neben der Selektion noch andere richtende Faktoren der ↑Evolution annimmt (Gill 1897: »it may be allowable to invoke some other agency than chance selection«).¹⁰⁷

Das Wort »Zufallsauslese« ist allerdings nicht sehr glücklich geformt. Es kann zwar als starke Verkürzung zur Bezeichnung des zweistufigen darwinischen Mechanismus aus zufälliger Mutation und gerichteter Selektion verstanden werden – in dieser Verkürzung stellt er aber im Grunde einen Widerspruch in sich dar, denn eine Auslese ist gerade kein durch Zufall geleitetes Verfahren.

Im Sinne der darwinischen Selektion wird der Ausdruck *Anpassungsauslese* bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet (Bölsche 1903: »die fortschreitende Anpassungsauslese« bringe »Plusvarianten« hervor, die die »Menschheit so gut braucht wie sie in Tier und Pflanze die spontan auftauchenden zweckmäßigeren Körpervarianten unumgänglich brauchte«¹⁰⁸; Kraitschek 1923: »Anpassungsauslese

se«¹⁰⁹; von Lochow 1929: »natürliche Anpassungsauslese«¹¹⁰). Der Evolutionsbiologe W. Zimmermann unterscheidet seit den frühen 1940er Jahren explizit zwischen *Anpassungsauslese* und *Zufallsauslese*.¹¹¹ Unter letzterer versteht er einen Ausleseprozess, bei dem nicht die besser angepassten, d.h. nicht die zweckmäßiger organisierten Organismen überleben.¹¹² Die Zufallsauslese steht insofern im Zusammenhang mit Phänomenen der Drift (↑Evolution). Zur Anpassungsauslese heißt es bei Zimmermann dagegen: »Mutationen und Anpassungsauslese sind [...] die einzigen bisher erkannten richtenden Faktoren, die zur Anpassung, d.h. zur Häufung zweckmäßiger Einrichtungen während der Phylogenie der Organismen geführt haben«¹¹³; sie sei, wie er 1953 schreibt, der »einzige bisher bekanntgewordene postmutativ richtende Faktor«.¹¹⁴

Züchtung als Modell oder Analogie der Selektion

Bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert wird die Frage, ob der Vergleich mit dem züchterischen Handeln des Menschen lediglich eine erläuternde und veranschaulichende Bedeutung hat (Limoges 1970)¹¹⁵ oder den zentralen theoretischen Kern von Darwins Theorie betrifft (Gutmann 1996)¹¹⁶. Häufig wird die züchterische Selektion des Menschen als ein »Modell« für die Natürliche Selektion interpretiert.¹¹⁷ Für Darwin ist die Analogie zur künstlichen Selektion v.a. deswegen von Bedeutung, weil sie ihm als ein Ansatz zur experimentellen Überprüfung seiner Theorie erscheint. Die historische Züchtung von Haustieren beschreibt er als dieses langanhaltende gigantische Experiment zum Test seiner Theorie (»experiment on a gigantic scale«).¹¹⁸ Darwin ist in seiner Ausdrucksweise vorsichtig und legt es immer nahe, bloß metaphorisch von der Selektion der Natur zu reden.¹¹⁹

Fraglich ist es, ob es sich beim Vergleich von natürlicher und künstlicher Selektion wirklich um eine Metapher (mit der Züchtung als Modell) handelt oder ob nicht in beiden Fällen im Prinzip der gleiche Mechanismus vorliegt, so dass angemessener von der Äquivalenz (oder Analogie) des kausalen Musters in beiden Fällen die Rede sein sollte.¹²⁰ Ein wesentlicher Unterschied im kausalen Mechanismus des züchterischen Handelns des Menschen auf der einen Seite und der Natürlichen Selektion auf der anderen Seite besteht allerdings in der mentalen Repräsentation des Züchtungsziels beim Menschen, die in der Natur nicht vorliegt. Nach Auffassung mancher Autoren muss diese zusätzliche Ebene der mentalen Repräsentation aber nichts daran ändern, dass die Prozesse der Natürlichen Selektion als das gleiche Muster von Ereignissen beschrieben werden können wie die

kausalen Prozesse, die das züchterische Handeln des Menschen ausmachen (nämlich ein Aussortieren und Bevorzugen bestimmter Individuen).¹²¹

Die zentrale Bedeutung der Züchtungspraxis für sowohl die ursprüngliche Entwicklung als auch die theoretische Begründung der Evolutionstheorie wird insbesondere von konstruktivistisch orientierten Wissenschaftstheoretikern herausgestellt. M. Gutmann ist 1996 der Auffassung, anhand der methodischen Rolle der Züchtungspraxis für die Evolutionstheorie könne allgemein die »*lebensweltliche* Grundlegung einer Wissenschaft« nachgezeichnet werden; genauer gehe es darum, »durch die Auszeichnung von lebensweltlichen Praxen Prädikatoren einzuführen, welche die Grundlage der späteren wissenschaftlichen Begriffsbildung abgeben«.¹²² Das Handeln des Züchters, das für die Konstitution der biologischen Grundbegriffe als wichtigste lebensweltliche Praxis angesehen wird¹²³, wird damit nicht nur als Modell für die Selektionstheorie rekonstruiert, es soll darüber hinaus das Konzept des Organismus als Grundbegriff der Biologie fundieren.

Dieser konstruktivistische Ansatz ist aber mit vielen Schwierigkeiten verbunden. So stellt sich die Frage, warum ausgerechnet die Praxis der Züchtung an der Basis des Verfahrens stehen soll, das den Begriff des ↑Organismus wissenschaftlich zu dem definierten Konzept macht, der er ist. Die Funktion der Fortpflanzung, die für die Züchtung essenziell ist, muss z.B. nicht mit dem Begriff des Organismus verbunden gedacht werden (↑Fortpflanzung: Tab. 79). Außerdem widerspricht der von der lebensweltlichen Nützlichkeit ausgehende konstruktivistische Ansatz der Einführung von Begriffen gerade zentralen Aspekten des Begriffs des Organismus im Sinne eines Lebewesens. Denn ein Lebewesen (und wissenschaftlich ein Organismus) wird charakterisiert über das Vorliegen einer eigengesetzlichen Ordnung, als ein System aus Teilen, die wechselseitig aufeinander bezogen sind – und es wird damit gerade nicht ausgehend von seiner Nützlichkeit, sondern als ein Wesen mit einer primär auf sich bezogenen Ordnung, eingeführt (↑Leben). Die Fixierung auf die Züchtung verstellt damit den Blick für die Konzeption von Organismen als selbstorganisierenden Systemen, die etwas anderes sind als sich fortpflanzende und ihre Eigenschaften vererbende Merkmalsträger einer Population.

Soziokultureller Kontext

Für die ideengeschichtlichen Einflüsse, die Darwin zur Formulierung seiner revolutionären Theorie geführt haben, lassen sich wissenschaftsinterne und -externe Bedingungen unterscheiden. Zu den internen

Bedingungen zählt das sich in der Biologie etablierende Denken in der Dimension von ↑Populationen. Analysen, die externe Faktoren in den Vordergrund stellen, verweisen auf die Konkurrenzorientierung der bürgerlichen Gesellschaft, in der Darwin lebte und seine Kenntnis der nationalökonomischen Theorie, der zufolge das egoistische Streben des Einzelnen zum Wohl der Gemeinschaft führt. In prägnanten Worten interpretieren K. Marx und F. Engels die darwinsche Theorie in dieser Weise. So schreibt Marx 1862 in einem Brief an Engels: »Es ist merkwürdig, wie Darwin unter Bestien und Pflanzen seine englische Gesellschaft mit ihrer Teilung der Arbeit, Konkurrenz, Aufschluß neuer Märkte, »Erfindungen« und Malthusschem »Kampf ums Dasein« wiedererkennt. Es ist Hobbes' bellum omnium contra omnes, und es erinnert an Hegel in der »Phänomenologie«, wo die bürgerliche Gesellschaft als »geistiges Tierreich«, während bei Darwin das Tierreich als bürgerliche Gesellschaft figuriert.«¹²⁴ Und bei Engels heißt es 1875: »Die ganze darwinistische Lehre vom Kampf ums Dasein ist einfach die Übertragung der Hobbeschen Lehre vom bellum omnium contra omnes, und der bürgerlich-ökonomischen von der Konkurrenz, nebst der Malthusschen Bevölkerungstheorie aus der Gesellschaft in die belebte Natur.«¹²⁵ Besonders die frühen Darstellungen Darwins seien »nach der Schablone der nationalökonomischen Logik geschrieben« und enthielten »nichts anderes als die Anwendung dieser Logik auf die Natur«, behauptet der Biologiehistoriker E. Rádl 1909.¹²⁶

Diese Deutung der Selektionstheorie ausgehend vom kulturellen Kontext des liberal-kapitalistischen Wirtschaftssystems Englands wird bis in die Gegenwart vertreten.¹²⁷ Dem Wechsel von einer primär um das bäuerliche Leben zentrierten und damit in die Ordnung der Natur integrierten Gesellschaft zu einer durch industrielle Produktion geprägten Welt entspreche der Übergang von einem harmonischen physikotheologischen zu einem durch Kontingenz und Konkurrenz geprägten Weltbild. Anstelle des alten harmonischen Bildes von der typologischen Konstanz der Arten und der festen Anpassung der Lebewesen an ihre Rolle im Haushalt der Natur setzt Darwin die Diversität und Konkurrenz der Individuen als Ausgangspunkt seiner Theorie. Darwin formuliert seine Theorie allerdings nicht explizit als Analogie zu sozialen Prozessen der Konkurrenz. Anders dagegen H. Spencer, der bereits 1852 eine Beschreibung der Selektion auf sozialer Ebene gibt: »those left behind to continue the race are those in whom the power of self-preservation is the greatest – are the select of their generation.«¹²⁸

Rezeption im 19. Jh.

In den ersten Jahrzehnten nach der Formulierung der Selektionstheorie nimmt die der Selektion zugeschriebene Bedeutung für die Evolution eher ab.¹²⁹ Selbst Darwin führt zunehmend andere Faktoren neben der Selektion an und übernimmt dabei auch lamarckistische Vorstellungen. Am Ende der Einleitung des »Origin« heißt es ab der fünften Auflage von 1869, die Natürliche Selektion sei zwar der wichtigste, aber nicht der einzige Faktor der Veränderung (»I am convinced that Natural Selection has been the most important, but not the exclusive, means of modification«).¹³⁰

Als positive Evidenz für die Wirksamkeit der Natürlichen Selektion werden in den ersten Jahren nach der Formulierung der Theorie in erster Linie die Untersuchungen von H.W. Bates zum Phänomen der ↑Mimikry angesehen: Die erstaunliche Ähnlichkeit von Schmetterlingen ganz unterschiedlicher Verwandtschaftskreise kann mittels der Annahme der Selektion (in Richtung eines Schutzes vor Fressfeinden) auf einfache Weise erklärt werden.

Als mächtigen Faktor zur Gestaltung der Organismen verteidigen insbesondere Wallace und A. Weismann die Selektion (Weismann 1893: »Die Allmacht der Naturzüchtung«; ↑Evolution/Neodarwinismus).¹³¹ Bei Weismann ist diese Ansicht durch seine genetische Theorie begründet, die eine strikte Trennung der vererbten Teile (»Keimplasma«) von den somatischen Teilen des Organismus postuliert und damit eine Vererbung erworbener Eigenschaften unmöglich macht (↑Gen; Genotyp/Phänotyp). Nicht nur auf der Ebene der Organismen, auch zwischen den Anlagen des Genotyps postuliert Weismann eine Selektion (»Germinalselektion«; s.u.). 1895 verteidigt A.J. Romanes in einem bekannten Aufsatz den Pluralismus Darwins gegen den Panselektionismus von Wallace und Weismann.¹³²

Der allgemeinen Anerkennung der Selektion steht insbesondere der idealistische Hintergrund der Biologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entgegen. Nicht der Prozess der beständigen Veränderung, sondern die Ordnung von typischen Formen diene als Schlüssel zum Verständnis der organischen Natur. Selbst bei Darwins Anhängern, wie z.B. bei T.H. Huxley, zeigt sich das typologische und saltationistische Denken und ein Widerwillen, den Zufall als wichtigen Faktor zur Deutung der Naturordnung (»order of Nature«) einzuführen.¹³³ Aus methodologischer Warte merkt Huxley kritisch an, dass Darwin keine positiven Evidenzen für das Wirken der Natürlichen Selektion im Sinne einer Bildung neuer Arten anführen könne.¹³⁴ Darwins »Doktrin« sei daher nicht

als eine Theorie, sondern allein als eine Hypothese anzusehen.

Selektionstheorie und Genetik

Als problematisch erweist sich anfangs auch die Vereinigung der Selektionsvorstellung mit der Genetik. Darwins anfängliche Annahme einer mischenden Vererbung (»blending inheritance«; »paint-pot theory of heredity«¹³⁵) erschwerte den Erhalt vorteilhafter Varianten in einer Population, weil diese nach ihrem Auftreten durch Kreuzungen wieder ausgedünnt werden (»swamping«).¹³⁶ Darwin akzeptiert die Berechtigung dieses wiederholt vorgebrachten Einwandes¹³⁷ und verändert seine Theorie durch den Einbau lamarckistischer Elemente (»Pangensis-Theorie«; ↑Vererbung). Die Annahme einer lamarckistischen Vererbung erworbener Eigenschaften bietet außerdem den Vorzug, eine effektivere und schnellere Selektion zu ermöglichen – Darwin reagiert damit auf Einwände (nach Berechnungen von Lord Kelvin; ↑Phylogenie), denen zufolge das Alter der Erde nicht ausreichen würde, um alle bestehenden Organismen durch Natürliche Selektion hervorzubringen.¹³⁸

Frühes 20. Jh.: »Eklipse« des Darwinismus

In den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts wird die Wirksamkeit der Natürlichen Selektion als alleinige oder wesentliche Ursache für die großen Umgestaltungen der Organismen im Laufe der Erdgeschichte allgemein bezweifelt. Bereits im unmittelbaren Anschluss an die Formulierung der Theorie durch Darwin haben führende Anhänger der Evolutionstheorie Zweifel am Mechanismus der Selektion (z.B. Huxley in England, Haeckel in Deutschland und Gray in den USA).¹³⁹ Mit seiner eigentlichen Theorie ist Darwin also bei seinen Zeitgenossen gescheitert.¹⁴⁰ Die Ablehnung der darwinschen Theorie kann mit einem Ausdruck P. Bowers von 1988 als die *nicht-darwinsche Revolution* bezeichnet werden.¹⁴¹ Die Ablehnung nimmt dabei zwei Formen an: entweder wird die Theorie vollständig zurückgewiesen oder es wird für die Ergänzung der Selektionstheorie durch weitere Theorien plädiert. Zu diesen vorgeschlagenen Ergänzungen gehören v.a. drei Arten von Theorien¹⁴² (↑Evolutionbiologie: Tab. 72): *saltationistische Theorien*, die die Selektion allein für kontinuierlich variierende Merkmale, nicht aber für die anscheinend vorliegenden großen Sprünge in den Bauplänen der Organismen verantwortlich machen (s.u.); *neo-lamarckistische Theorien*, die eine »weiche Vererbung« (»soft inheritance«), d.h. die Veränderung der Erbträger eines Individuums im Lauf seines Lebens (z.B. durch Einflüsse der Um-

welt) annehmen (↑Lamarckismus); und *orthogenetische Theorien*, die innere Faktoren in den Organismen für die langfristige Höherentwicklung im Laufe der Generationen postulieren (wie ebenfalls bereits Lamarck; ↑Fortschritt).

Die Unmöglichkeit einer Selektion für kontinuierlich variierende Merkmale versucht F. Galton in den 1870er Jahren in seinem bekannten *Regressionsgesetz* zu begründen.¹⁴³ Danach liegt die durchschnittliche Ausprägung der Merkmale von Nachkommen zweier Organismen stets näher am Populationsdurchschnitt als am Durchschnitt der Eigenschaften der beiden Eltern. Jede Veränderung wird somit langfristig wieder zum Populationsdurchschnitt zurückführen. Galton ist daher der Ansicht, diskontinuierliche Sprünge als weiteren Evolutionsfaktor einführen zu müssen.¹⁴⁴ Zu ähnlichen Schlussfolgerungen kommt am Ende des Jahrhunderts H. de Vries, der diese sprunghaften Veränderungen von Organismen (↑Mutationen) nennt. Der von de Vries postulierte Mechanismus der Artenstehung durch Mutation kommt ganz ohne den Faktor der Selektion aus.

Zusätzlich zu diesen theoretischen Bedenken erscheint die Selektionstheorie im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts aufgrund experimenteller Befunde fragwürdig. Der Genetiker W. Johannsen geht in seinen Züchtungsversuchen an Bohnen seit 1901 von genetisch und phänotypisch sehr homogenem Material aus (seinen »reinen Linien«) und stellt daher eine nur geringe Wirksamkeit der Selektion fest. Aus dem anscheinend geringen Einfluss der Selektion schließt er, dass sie immer nur innerhalb einer Art wirksam sein könne, nicht aber zu Veränderungen führe, die die Artgrenzen überschreiten: »die Selektion innerhalb der reinen Linien hat keine Typenverschiebung hervorgerufen«.¹⁴⁵ Zu ähnlichen Ergebnissen kommen H.S. Jennings¹⁴⁶ und R. Pearl¹⁴⁷ bei ihren Selektionsexperimenten mit einzelligen bzw. Hühnern. Aus heutiger Sicht besteht der Fehler Johannsens darin, die Entstehung neuer Variabilität durch Mutationen innerhalb seiner reinen Linien nicht zu berücksichtigen. Außerdem haben seine Versuche nicht die Unwirksamkeit der Selektion, sondern nur ihren kleinen Effekt erwiesen (worauf bereits G.U. Yule 1903 hinweist¹⁴⁸) – der langfristig durchschlagende Effekt nur kleiner Selektionsunterschiede wird aber erst ab 1915 erkannt (s.u.). Aufgrund der theoretischen Schwierigkeiten der Vereinigung der Selektionstheorie mit der Genetik und der experimentellen Schwierigkeit des Nachweises der Selektion über Artgrenzen hinaus, steht die Selektionstheorie um 1910 auf einem Tiefpunkt ihrer Akzeptanz¹⁴⁹ (Huxley 1942: »the eclipse of Darwinism«¹⁵⁰).

Besonders unter deutschsprachigen Biologen ist es in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verbreitet, die Selektion nicht als einen kreativen, sondern lediglich als einen destruktiven Faktor zu deuten. O. Hertwig kritisiert 1916, die Selektion stelle für das »Werden der Organismen« nur einen »rein negativen Faktor« dar, weil sie allein die Lebewesen mit geringerer Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeit ausmerze; der Selektion komme aber keine gestaltende Kraft zu, diese könne allein von einem »Prinzip der direkten Bewirkung« geleistet werden. Notwendig sei also eine Theorie, wie die Organismen ihre Eigenschaften allererst entwickeln, bevor sie sekundär durch die Selektion bewertet werden.¹⁵¹ Die Auffassung der bloß negativen Wirkung der Selektion ist bis in die 1920er Jahre verbreitet. A.E. Parr sieht 1926 in der Selektion »nicht einmal eine entscheidende Entwicklungsbedingung«; sie wirke »höchstens beschleunigend oder verzögernd auf die phylogenetische Umformung der Organismen«, insofern sie den Bestand an Organismen in einem Gebiet lediglich »negativ begrenzt«, nicht aber einen Beitrag zur Entstehung neuer Typen leiste.¹⁵² Eine derartige Sicht auf die Selektion findet sich noch 1928 bei H. Driesch. Für ihn ist die Natürliche Zuchtwahl allein der Titel für die Kraft, die dasjenige ausmerzt, »was nicht der Umgebung im weitesten Sinne zu entsprechen vermochte«. Sie sei aber nie schaffende Kraft, die der Vielfalt der organischen Verschiedenheiten zugrunde liegen könne. Deshalb habe das Konzept auch einen nur sehr begrenzten explanativen Wert: »Wenn man [...] von einer »Erklärung« des Ursprungs der lebenden spezifischen Form durch natürliche Zuchtwahl spricht, so vermengt man den zureichenden Grund für die Nichtexistenz dessen, was nicht da ist, mit dem zureichenden Grund für die Existenz dessen, was es wirklich gibt. Zu behaupten, daß gewisse organische Eigenschaften durch natürliche Zuchtwahl erklärt seien, ist, um die Worte Nägelis zu gebrauchen, in der Tat gerade so, als wenn jemand auf die Frage »Warum hat dieser Baum diese Blätter?« antworten wollte: »Weil der Gärtner sie nicht abgeschnitten hat.«¹⁵³ Driesch spricht der Natürlichen Zuchtwahl damit jeden erklärenden Wert ab; er bestreitet aber nicht ihre Wirksamkeit in der Gestaltung der organischen Formen.

Impulse durch die Populationsgenetik

Die Situation der geringen Akzeptanz der Selektionstheorie ändert sich erst mit neuen empirischen Daten und theoretischen Innovationen. Gegen die Ansicht von de Vries zeigen die Züchtungsexperimente mit Ratten von W.E. Castle und H. MacCurdy 1907, dass

über Selektion sehr wohl eine Akkumulation von Veränderungen und eine Entstehung neuer Typen möglich sind.¹⁵⁴ Entscheidend für die Anerkennung der Selektion als wirkungsvoller Faktor in der Evolution wird aber die Durchsetzung der mendelschen Gesetze und dem aus ihnen ableitbaren *Hardy-Weinberg-Gesetz*, das 1908 unabhängig von G.H. Hardy¹⁵⁵ und W. Weinberg¹⁵⁶ aufgestellt wird. Dieses zeigt, dass die genetische Variabilität in einer Population stabil sein kann, ohne durch mischende Vererbung ausgedünnt zu werden. Empirische Untersuchungen von H. Nilsson-Ehle und E.M. East aus den Jahren 1909-10 belegen, dass auch kontinuierlich variierende Merkmale durch die Kombination mehrerer mendelscher Faktoren entstehen können (»multiple factor inheritance«) – wie dies G.U. Yule theoretisch bereits 1902 annimmt.¹⁵⁷ Dass die sich nach den mendelschen Gesetzen verhaltenden Faktoren sehr kleine Variationen bewirken können, offenbaren die Versuche der Arbeitsgruppe T.H. Morgans an *Drosophila*.¹⁵⁸

Die Folgen der Selektion in einer Population, die sich nach den mendelschen Gesetzen verhält, wird 1915 von dem Mathematiker H.T.J. Norton nach Anregung durch R.C. Punnett ausgerechnet und in einer Tafel dargestellt (vgl. Abb. 464).¹⁵⁹ Diese wird später als »Nortons Tafel« bekannt und macht auf die Populationsgenetiker erheblichen Eindruck, weil sie deutlich macht, in welcher kurzen Zeit die Selektion in einer mendelschen Population wirksam werden kann.

Durch die Arbeiten von R.A. Fisher, S. Wright und J.B.S. Haldane in den Jahren 1918-1931 etabliert sich die Einschätzung der Selektion als entscheidender Faktor in der gerichteten Evolution von Populationen.¹⁶⁰ Die erste ausgereifte Synthese zwischen der Selektionstheorie und der Genetik wird 1930 von Fisher vorgelegt.¹⁶¹ Fisher erkennt, dass die Annahme diskreter Merkmalsträger seitens der mendelschen Genetik die Probleme der Selektionstheorie mit der mischenden Vererbung zu lösen vermag. In seiner mathematischen Analyse zeigt er, wie die Selektion selbst bei nur geringen Fitnessunterschieden in einer Population ein höchst wirksamer Faktor bezüglich ihrer nachhaltigen Veränderung sein kann. Indem er einzelnen Genen Fitnesswerte zuschreibt, macht Fisher die Gene zur eigentlichen Ebene der Selektion (»Genselektion«; s.u.). Außerdem weist Fisher darauf hin, dass die Selektion wesentlich auf der unterschiedlichen Reproduktion von Organismen beruht und die Metaphern des Kampfes sowie die Rede vom Überleben des Tüchtigsten daher wenig hilfreich sind.¹⁶² Mit der populationsbiologischen Fundierung des Selektionsmechanismus verliert die

Percentage of total population formed by old variety	Percentage of total population formed by the hybrids	Percentage of total population formed by the new variety	Number of generations taken to pass from one position to another as indicated in the percentages of different individuals in left-hand column										
			A. Where the new variety is dominant				B. Where the new variety is recessive						
			$\frac{100}{50}$	$\frac{100}{75}$	$\frac{100}{90}$	$\frac{100}{99}$	$\frac{100}{50}$	$\frac{100}{75}$	$\frac{100}{90}$	$\frac{100}{99}$			
99.9	.09	.000											
98.0	1.96	.008	4	10	28	300	1920	5740	17,200	189,092			
90.7	9.0	.03	2	5	15	165	85	250	744	8,160			
69.0	27.7	2.8	2	4	14	153	18	51	149	1,615			
44.4	44.4	11.1	2	4	12	121	5	13	36	389			
25.	50.	25.	2	4	12	119	2	6	16	169			
11.1	44.4	44.4	4	8	18	171	2	4	11	118			
2.8	27.7	69.0	10	17	40	393	2	4	11	120			
.03	9.0	90.7	36	68	166	1,632	2	6	14	152			
.008	1.96	98.0	170	333	827	8,243	2	6	16	165			
.000	.09	99.9	3840	7653	19,111	191,002	4	10	28	299			

Abb. 464. Nortons Tafel zur Quantifizierung der Geschwindigkeit der Selektion eines mendelschen Merkmals in einer Population von sich zufällig miteinander paarenden Individuen. In den drei linken Spalten ist der prozentuale Anteil von Individuen mit dem alten, einem hybriden und dem neuen, positiv selektierten Merkmal angegeben. In den rechts davon stehenden Spalten ist jeweils die Anzahl der Generationen angegeben, nach denen die relative Häufigkeit des Merkmals aus den linken Spalten erreicht ist; links für den Fall der Dominanz des neuen Merkmals, rechts für den Fall der Rezessivität des neuen Merkmals. Die jeweils vier Spalten innerhalb dieser beiden Blöcke beziehen sich auf unterschiedliche Selektionsintensitäten, d.h. den relativen Fitnessvorteil der Individuen mit dem neuen Merkmal gegenüber denen mit dem alten Merkmal (ein Wert von 100/90 bedeutet, dass die Individuen mit dem neuen Merkmal eine um 10% höhere Überlebenswahrscheinlichkeit bis zum Beginn der Fortpflanzung haben). Die Tafel belegt die hohe Geschwindigkeit von Selektionsprozessen: Die Abnahme der Häufigkeit eines rezessiven Merkmals von 44% auf 2,8% würde bei einem Selektionsnachteil von 10% 70 (12+18+40) Generationen dauern; bei einem Selektionsnachteil von nur 1% würde diese Abnahme rund 700 (119+171+393) Generationen dauern. Wenn das neue positiv selektierte Merkmal rezessiv ist, ist der Selektionsprozess sehr viel langsamer (Norton, H.T.J. (1915). Table. In: Punnett, R.C., *Mimicry in Butterflies*: 155).

Metapher vom »Kampf ums Dasein« damit insgesamt ihre Grundlage.¹⁶³

Im Gegensatz zu Fisher geht Wright von einer starken Interaktion von Genen und deren Bedeutung für die Evolution aus. Aus seinen Experimenten zur Inzucht bei Meerschweinchen schließt er auf die Wirksamkeit kleiner Populationen für die Entstehung neuer Interaktionssysteme. Anders als Fisher ist Wright der Auffassung, die Evolution verlaufe am schnellsten nicht in großen Populationen durch die gerichtete Selektion für einzelne Gene, sondern in kleinen Populationen, in denen neben der Selektion Zufallseffekte zur Erzeugung vorteilhafter genetischer Interaktionssysteme führen können.¹⁶⁴ Für Wright bildet der von ihm beschriebene Mechanismus der *genetischen Drift* (↑Evolution/Drift) einen mindestens ebenso wichtigen Evolutionsfaktor wie die Selektion. Insbesondere die Phänomene des ↑Polymorphismus und der zeitlichen Fluktuation von Merkmalshäufigkeiten werden bis in die 1940er Jahre häufig als Ergebnis von Zufallseffekten gedeutet. In einer Untersuchung der Fluktuation der Färbung in einer Mottenpopulation zeigen R.A. Fisher und E.B. Ford 1947 aber, dass

genetische Drift im Sinne eines Stichprobenfehlers in diesem Fall eher nicht die Ursache des Phänomens bildet; sie nehmen statt dessen zufällig schwankende Selektionsdrücke als Ursache an.¹⁶⁵ Wright integriert diese Schwankungen aufgrund von Selektion daraufhin in seinen Begriff der Drift; Drift und Selektion werden damit nicht mehr als alternative Mechanismen verstanden (↑Evolution).¹⁶⁶

Auch von anderer Seite wird die Erklärung von Variation durch Drift seit den 1940er Jahren zunehmend durch Deutungen im Rahmen von Selektionsmodellen verdrängt (wobei Untersuchungen zur Variation der Färbung der Schnecke *Cepea nemoralis* eine wichtige Rolle spielen).¹⁶⁷ Aus dem nicht offensichtlichen Vorhandensein einer Selektion dürfe nicht auf deren Abwesenheit geschlossen werden, so A.J. Cain, einer der Hauptverteidiger von Selektionserklärungen in den frühen 1950er Jahren.¹⁶⁸ Diese Zeit, in der die Selektionstheorie zunehmend an Boden gewinnt und zur Erklärung für Phänomene wie den Polymorphismus und die Fluktuation von Merkmalshäufigkeiten herangezogen wird, die zuvor eher dem Zufall zugeschrieben wurden, bezeichnet S.J. Gould

als Phase der *Erhärtung der evolutionären Synthese* (»hardening of the modern synthesis«) (↑Evolutionärsynthese: Tab. 73).¹⁶⁹ Der Pluralismus der ersten Jahrzehnte weicht in dieser Phase der Konzipierung der Selektion als dem dominanten Faktor der Evolution. Eine Aufweichung erfolgt wieder seit Ende der 1950er Jahre, eingeleitet von dem Nachweis, dass die beobachtete Farbvariation bei *Cepea nemoralis* allein durch den Faktor der Selektion nicht erklärt werden kann und genetische Drift doch eine große Rolle spielt.¹⁷⁰

Empirische Nachweise

Als empirischen Beleg für seine Theorie wertet C. Darwin den Nachweis durch T.V. Wollaston, dass auf der Insel Madeira ein hoher Anteil flügelloser Käfer lebt – denn die Flügellosigkeit kann als Anpassung an ein Leben auf windigen Inseln interpretiert werden.¹⁷¹ Eine experimentelle Bestätigung der Selektionshypothese in diesem Fall liefern P. L'Héritier und Kollegen 1937 in einem einfachen Versuchsaufbau.¹⁷² Als ein früher empirischer Nachweis der Wirksamkeit der Selektion in der Natur gilt daneben W.F.R. Weldons quantitative Untersuchung von Körpermaßen in einer Population von Krebsen, die er 1895 veröffentlicht.¹⁷³ Als den bis dahin besten Beleg der Effektivität der Natürlichen Selektion wertet T. Dobzhansky 1937 aber die Experimente H.J. Quayles zur Konkurrenz von zwei Varietäten von Schildläusen, von denen die eine gegen den Einsatz eines Insektizids resistent ist und sich daher nach Einsatz des Insektizids in der Population ausbreitet.¹⁷⁴

Die bekannteste Untersuchung zur Selektion unter natürlichen Bedingungen im Freiland bezieht sich auf den Birkenspanner (*Biston betularia*), einen bevorzugt auf Birken lebenden Schmetterling, in

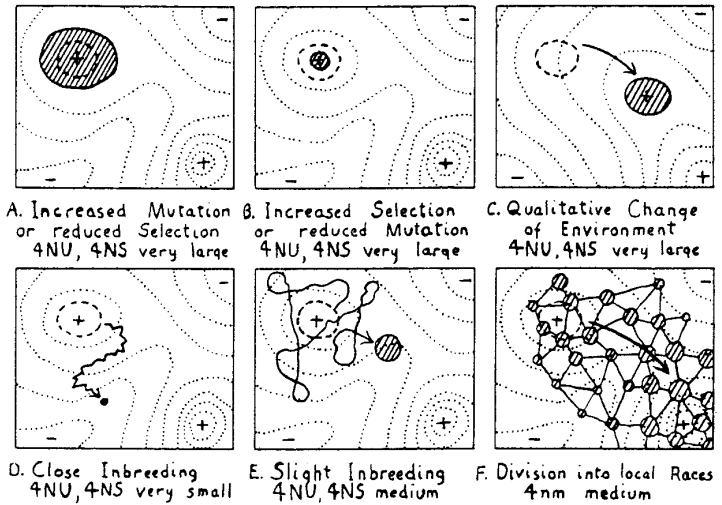


Abb. 465. Selektion als Änderung von Genfrequenzen in einer Population. Dargestellt ist das Feld von Genkombinationen in einer Population im Rahmen des Feldes möglicher Kombinationen. Die Evolution verläuft ausgehend von einem Feld von Genkombinationen (dem mit einer unterbrochenen Linie umrandeten Areal) in Richtung der Pfeile. Die Interpretation des Diagramms, die Wright anfangs liefert, ist (nach Wrights eigenem späteren Eingeständnis) mathematisch nicht sinnvoll. Mathematisch nachvollziehbar ist erst seine spätere Deutung, der zufolge die Achsen des Diagramms die relative Häufigkeit eines einzelnen Gens in einem Genpool repräsentieren und jeder Punkt auf der Oberfläche der Grafik einer vollständigen Population entspricht. Damit repräsentiert die Oberfläche die Variation der Fitness zwischen Populationen und nicht zwischen Individuen (vgl. Provine, W.B. (1986). *Sevall Wright and Evolutionary Biology*: 311).

Es werden verschiedene Fälle unterschieden:

A. Eine Steigerung der Mutationsrate (NU) oder eine Minderung der Selektionsrate (NS) führt zu einer Erweiterung des von der Population besetzten Feldes von Genkombinationen um den adaptiven Gipfel (+).

B. Der umgekehrte Fall der Steigerung der Selektionsrate und Minderung der Mutationsrate führt zu einer Verkleinerung des in der Population realisierten Feldes von Genkombinationen (und einer Erhöhung der mittleren Fitness).

C. Eine Änderung der Umweltbedingungen zieht eine Änderung der adaptiven Landschaft und damit eine Verschiebung der Genkombinationen der Population nach sich.

D. Starke Inzucht aufgrund einer Verkleinerung der Populationsgröße führt zur Fixierung eines Allels auf jedem Genort, die unabhängig von der Selektion verläuft und damit einen Abstieg des Feldes von Genkombinationen in der Population vom adaptiven Gipfel bewirkt.

E. Bei schwacher Inzucht und mittlerer Mutations- und Selektionsrate bewegt sich das Feld von Genkombinationen der Population vom adaptiven Gipfel herab, wandert um den Gipfel herum und kann unter den Einfluss eines anderen (eventuell höheren) Gipfels geraten.

F. Die Unterteilung der Population in viele kleine, weitgehend isolierte lokale Populationen führt zu einer lokalen Inzucht und einer nicht-adaptiven Verschiebung des Feldes von Genkombinationen, die aber wiederum das Ersteigen eines anderen adaptiven Gipfels ermöglicht.

Die Fälle E und F zeigen, wie Zufallseffekte eine Veränderung der Genkombinationen in einer Population bewirken können, die zu einem höheren adaptiven Gipfel führen, der unter alleiniger Wirkung der Selektion nicht erreicht würde. (aus: Wright, S. (1932). *The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet.* 1, 356-366: 361).

»Useful Variations will tend to Increase, useless or hurtful Variations to Diminish« (Wallace 1859, 34).

»[S]urvival of the fittest« (Spencer 1864, 444).

»[The] preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious, I have called Natural Selection, or the Survival of the Fittest« (Darwin 1872, 63).

»Die Selectionstheorie beruht auf folgenden drei Voraussetzungen: 1) dass Thiere und die Pflanzen variiren, 2) dass Eingenthümlichkeiten der Erzeuger sich auf die Nachkommen vererben, 3) dass jede Thier- und Pflanzenart eine grössere Zahl von Nachkommen erzeugt, als zur Erhaltung der bereits vorhandenen Individuenzahl nöthig wäre« (Müller 1873, 418).

»Die natürliche Züchtung beruht auf denselben drei Faktoren wie die künstliche: auf der Variabilität, der Vererbung und der Auswahl zur Nachzucht, welch' letztere aber hier nicht durch einen Züchter erfolgt, sondern durch das, was Darwin den »Kampf ums Dasein« genannt hat« (Weismann 1909, 3; vgl. 1893, 59).

»[D]ie Auslese [...] ist eine Vermehrung bzw. Verminderung bestimmter erblicher Formen durch besonders große bzw. besonders geringe Fruchtbarkeit derselben« (Siemens 1917/23, 56).

»Natural selection entails differential survival and reproduction [...] differential reproduction of phenotypes leads to a differential reproduction of genotypes« (Lerner & Dempster 1947, 19).

»It is the principle that there is, in the first place, heritable variation in different directions, and that this is followed by differential survival and multiplication of the variants« (Muller 1949, 460).

»[D]ie allgemeine Erscheinung, daß bei Vorhandensein von Eignungsunterschieden diejenigen Organismen mit größerer Wahrscheinlichkeit zur Fortpflanzung gelangen – und damit quantitativ stärker am Aufbau der Folgegeneration beteiligt sind –, die den gegebenen Umweltbedingungen am besten entsprechen« (ABC Biologie 1967, 758).

»[M]odern Darwinism [...] asserts that the organisms now living have evolved from ancestral organisms of a different nature and offers the fossil record as direct evidence. Moreover, it asserts that the mechanism of this change is embodied in three principles: (1) different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation; (2) there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is, the variation is heritable; and (3) different variants have different rates of survival and reproduction in different environments« (Lewontin 1968, 207).

»Organisms with useful variations have a better chance of surviving and reproducing than organisms with injurious variations« (Ruse 1971, 335).

»Selektion ist die Gesetzmäßigkeit, nach der die Beziehungen der Subsysteme des Organismus untereinander als auch die Beziehung zwischen diesen Systemen – oder dem ganzen Organismus – und der Umwelt entscheiden, ob und welche Erbinformationen weitergegeben werden« (Gutmann & Peters 1973, 158).

»[T]he differential survival and reproduction of genetically variant individuals« (Ayala 1978, 56).

»[S]election [...] is differential survival and reproduction – and no more« (Futuyma 1979, 292).

»[S]election: a process in which the differential extinction and proliferation of interactors cause the differential perpetuation of the relevant replicators« (Hull 1980, 96).

»Principle of Natural Selection: Organisms enjoy differential reproductive success in virtue of some heritable characteristics that they possess. In a given environment, certain characteristics will, among those of the population at large, confer greater reproductive advantage to those which possess them« (Bradie & Gromko 1981, 8).

»Natural selection is one kind of cause. [...] There are *two* concepts of selection that we must pry apart. There is *selection of objects* and there is *selection for properties*. [...] »Selection of« pertains to the *effects* of a selection process, whereas »selection for« describes its *cause*. To say that there is selection for a given property means that having that property *causes* success in survival and reproduction. But to say that a given sort of object was selected is merely to say that the result of the selection process was to increase the representation of that kind of object« (Sober 1984, 14; 100).

»([N]atürliche) Auslese, ein v. der Merkmalsausprägung (Phänotyp) der Individuen abhängiger Vorgang. Individuen mit unterschiedl. Phänotypen haben einen unterschiedl. Fortpflanzungserfolg. Diesen abgestuften Erfolg nennt man S. Über Generationen führt dieser Vorgang der S. zur Veränderung der Anpassungen. Veränderung v. Anpassung ist aber nur eine andere Bez. für Evolution« (Lexikon der Biologie, Bd. 7 (1986), 396f.).

»The nonrandom survival and reproductive success of a small percentage of the individuals of a population owing to their possession of, at that moment, characters which enhance their ability to survive and reproduce« (Mayr 1991, 183).

»[V]on C.R. Darwin in die Biologie eingeführter Terminus zur Bezeichnung der Methode, in Organismen erbliche Merkmale zu fixieren bzw. Merkmalsänderungen unterschiedlicher Art (morphologische, physiologische, ethologische) in einer bestimmten Richtung zu kumulieren. [...]

die Natur [kann] diejenigen Organismen, die den vorliegenden Umweltbedingungen besser angepasst [...] sind, begünstigen und häufiger zur Fortpflanzung zulassen« (McLaughlin 1995, 764).

»Selection explains trait frequencies within a population. The frequency of a trait within a population is not a property of an individual; it is a property of a population. Thus natural selection explains population-level phenomena« (Walsh 1998, 252).

»[W]e define selection as repeated cycles of replication, variation, and environmental interaction so structured that environmental interaction causes replication to be differential. The net effect is the evolution of the lineages produced by this process« (Hull, Langman & Glenn 2001, 53).

»Selection and drift are not forces acting on populations; they are statistical properties of an assemblage of ›trial‹ events: births, deaths and reproduction. The only genuine forces going on in evolution are those taking place at the level of individuals (or lower) and none of these (and no aggregate of these) can be identified with either selection or drift« (Walsh, Lewens & Ariew 2002, 453).

»Natural selection is supposed to result whenever there are heritable differences in fitness between biological entities in a population« (Pigliucci & Kaplan 2006, 17).

»[D]as Phänomen, dass bei unterschiedl. Merkmalsausprägung (Phänotyp) Individuen, die den gegebenen Umweltbedingungen gut angepasst sind, zu höherem Fortpflanzungserfolg kommen als weniger angepasste und somit in der Folgegeneration stärker vertreten sind« (Brockhaus 2006, 5).

Tab. 255. Definitionen und Erläuterungen des Selektionsbegriffs.

England (↑Anpassung: Abb. 12). J.W. Tutt stellt bereits in den 1890er Jahren die These auf, dass sich dunkle Formen dieses Schmetterlings ausbreiten, nachdem durch Industrieabgase ihr Lebensraum, die Birkenrinden, dunkel gefärbt wurde und die hellen Formen dadurch auffälliger für Feinde wurden.¹⁷⁵ Experimentelle Untersuchungen mittels des Aussetzens von Schmetterlingen auf unterschiedlichen Versuchsflächen im Freiland legen nahe, dass dies durch die größere Auffälligkeit der hellen Formen auf den dunklen Rinden erklärt werden kann.¹⁷⁶ Genauere Prüfungen dieses Falles haben die ursprünglichen Schlussfolgerungen allerdings in Frage gestellt: Die nachtaktiven Falter halten sich tagsüber oft im feinen Geäst der Baumkronen auf und nicht auf den Baumstämmen¹⁷⁷; außerdem wird der Vorwurf erhoben, die experimentellen Daten in den Untersuchungen H.B.D. Kettlewells, des bekanntesten Birkenspannerforschers, seien manipuliert worden, um eine Selektion gegen die hellen Formen eindeutig belegen zu können¹⁷⁸ – ein Vorwurf, der aber als entkräftet gilt¹⁷⁹. Viele experimentelle Daten sprechen weiterhin dafür, die Ausbreitung dunkler Formen von Schmetterlingen durch Selektion zu erklären.¹⁸⁰

Neben diesem Fall des Industriemelanismus werden im 20. Jahrhundert viele andere dokumentiert, die eine Selektion in der Natur detailliert belegen.¹⁸¹

»Differenzielle Reproduktion«

Fishers Einsicht, dass die Selektion wenig mit einem Kampf (»struggle«) zwischen Individuen zu tun haben muss, sondern allein auf der unterschiedlichen Reproduktion von Individuen beruhen kann, wird seit Mitte der 1940er Jahre mittels der Identifizierung

der Selektion mit der **differenziellen Reproduktion** (engl. »differential reproduction«) von Individuen verschiedener Typen aufgegriffen. Das Konzept der differenziellen Reproduktion bildet seit dieser Zeit den Kern der meisten Definitionen des Selektionsbegriffs (vgl. Tab. 255).¹⁸² Der Ausdruck ›differenzielle Reproduktion‹ wird seit den 1920er Jahren im soziologischen und politischen Kontext verwendet und bezieht sich dabei auf die unterschiedlichen Fortpflanzungsraten von Menschen verschiedener sozialer Schichten.¹⁸³ Seit den 1930er Jahren wird die Formulierung auch in der Biologie verwendet¹⁸⁴; für die später so beliebte Erläuterung des Mechanismus der Selektion wird der Ausdruck aber erst seit Ende der 1940er Jahre eingesetzt (Lerner & Dempster 1948: »Natural selection entails differential survival or reproduction [...] differential reproduction of phenotypes leads to a differential reproduction of genotypes«¹⁸⁵). Auch H.J. Muller definiert die Selektion 1949 als das *differenzielle Überleben* und die *differenzielle Vermehrung* von Varianten (»differential survival and multiplication of the variants«), oder kurz als differenzielle Vermehrung von verschiedenen Variationen (»differential multiplication of diverse variations«).¹⁸⁶

Für G.G. Simpson, der den Ausdruck ›differenzielle Reproduktion‹ seit 1949 häufig verwendet¹⁸⁷, stellt das damit Bezeichnete ein friedliches Geschehen (»peaceful process«) dar, das nicht auf Kampf und Konkurrenz, sondern auf unterschiedlicher Effizienz in der Nutzung von Ressourcen oder unterschiedlich guter Integration in eine ökologische Situation beruht.¹⁸⁸ Der Prozess der differenziellen Reproduktion bedingt Simpson zufolge nicht nur eine Selektion; er

wird mit dieser ausdrücklich identifiziert.¹⁸⁹ Das neodarwinistische Verständnis der Selektion als differenzielle Reproduktion sieht Simpson in einem Kontrast zum darwinischen Selektionsverständnis, insofern nach Darwin die Selektion das Ergebnis des Todes von Individuen und eines allgemeinen Kampfes ums Überleben sei: »In the Darwinian system, natural selection was elimination, death, of the unfit and survival of the fit in a struggle for existence«. ¹⁹⁰ 1953 unterscheidet Simpson zwischen dem darwinistischen Konzept der *differenziellen Mortalität* und dem neodarwinistischen Konzept der *differenziellen Reproduktion*.¹⁹¹ Er differenziert zwischen beiden Formen auch mittels der Begriffe **darwinsche Selektion** (»Darwinian selection«) und **nicht-darwinsche Selektion** (»non-Darwinian selection«) oder **genetische Selektion** (»genetical selection«).¹⁹² Simpson hält die darwinsche Selektion für einen Sonderfall der nicht-darwinschen Selektion, insofern jede differenzielle Mortalität eine differenzielle Reproduktion zur Folge hat.

Sachlich ist es allerdings nicht korrekt, Darwin die Auffassung zuzuschreiben, die Natürliche Selektion sei allein durch die unterschiedliche Überlebensrate der Individuen bedingt. Darwin schließt vielmehr ausdrücklich auch die differenzielle Reproduktion als eine Komponente der Selektion ein (»including [...] not only the life of the individual, but success in leaving progeny«).¹⁹³ Als angepasste Individuen identifiziert er diejenigen mit der größten Wahrscheinlichkeit des Überlebens *und* Fortpflanzens (»the best chance of surviving and of procreating their kind«).¹⁹⁴

Der Ausdruck »darwinsche Selektion« (engl. »Darwinian selection«) erscheint bereits seit den 1870er Jahren.¹⁹⁵ Hervorgehoben wird dabei häufig, dass mit der darwinschen Selektion ein Mechanismus der Entwicklung ohne Zielgerichtetheit formuliert werden kann, auch im Bereich sozialer Phänomene des Menschen: »Finality is found nowhere in creation; [...] a progress from savage to civilised times is es-

tablished, by a kind of Darwinian selection, even in dress«. ¹⁹⁶ Viele Biologen, gerade im deutschsprachigen Bereich, halten es aber für nicht möglich, dass der Mechanismus der darwinschen Selektion tatsächlich die Vielfalt des Lebens hervorgebracht hat; T. Eimer spricht daher 1895 von der »Ohnmacht der Darwin'schen Naturzüchtung«¹⁹⁷.

Mit dem Ziel, über einen neutralen deskriptiven Terminus für die Grundlage des Selektionsmechanismus zu verfügen, führen S.J. Gould und seine Mitarbeiter in den frühen 1980er Jahren den Ausdruck **Plurifaktion** (»making more«) ein.¹⁹⁸ Damit soll zum Ausdruck gebracht werden, dass der Prozess der Natürlichen Selektion auf nichts anderem als der relativ stärkeren Vermehrung der Organismen eines Typs im Vergleich zu solchen anderer Typen beruht.

Komponenten der Selektion

Simpsons Unterscheidung von darwinscher und nicht-darwinscher Selektion zielt bereits auf die Differenzierung verschiedener Komponenten der Selektion (vgl. Tab. 256). Weil aber Darwin nicht der Auffassung ist, alle Selektion beruhe auf differenziellem Überleben und Sterben, ist die Bezeichnung »darwinsche Selektion« in dieser Bedeutung unglücklich. Präziser wären die deskriptiven Formulierungen **Überlebensselektion** (Lankester 1892: »a survival selection in tropical regions of such varieties [of dark-skinned varieties of men]«¹⁹⁹) oder **Mortalitätsselektion** (»mortality selection«)²⁰⁰ – dieser letztere Ausdruck findet sich in Bezug auf die Populationsdynamik des Menschen, ohne aber ein fester Terminus zu sein, seit Beginn des 20. Jahrhunderts²⁰¹ – und **Reproduktionsselektion** (Pearson 1895: »natural, sexual and reproductive selection«²⁰²; 1896: »natural selection, at first sight, checks reproductive selection, greater fertility connoting a greater death-rate«²⁰³).

Im Kontext der Eugenik etabliert sich in Deutschland am Ende des ersten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts die Unterscheidung zwischen **Lebensauslese** und **Fortpflanzungsauslese**. W. Schallmayer führt diese Differenzierung 1907 ein.²⁰⁴ Er plädiert in diesem Zusammenhang dafür, »die in der Natur herrschende rohe Lebensauslese durch eine eugenische Fortpflanzungsauslese zu ersetzen, wie es das Ideal der modernen Sozialeugenik ist.«²⁰⁵ 1908 stellt Schallmayer neben die »Lebensauslese« die

Fortpflanzungsauslese oder Selektion.

Fortpflanzungsauslese oder Selektion.			
Natürliche Auslese		Künstliche Auslese	
Natürliche Lebensauslese	Natürliche Fruchtbarkeitsauslese		Künstl. Lebensauslese
	Geschlechtl. Zuchtwahl Darwins	Prolifikationsauslese (d. i. die natürl. Fruchtbarkeitsauslese nach Abzug der geschlechtlichen Zuchtwahl Darwins)	

Abb. 466. Komponenten der Selektion (aus Schallmayer, W. (1910). *Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung*: 36).

*Keimauslese*²⁰⁶ und 1909 die **Fruchtbarkeitsauslese** (»Nicht auf Lebensauslese, sondern auf Fortpflanzungs- und Fruchtbarkeitsauslese setzt die Eugenik ihre Hoffnung«)²⁰⁷. 1910 ordnet Schallmayer seine Begrifflichkeit in der Weise, dass er festhält, »Lebensauslese« und »Fruchtbarkeitsauslese« ergänzten sich zur »Fortpflanzungsauslese« (vgl. Abb. 466).²⁰⁸

H.W. Siemens ist in seiner mehrfach aufgelegten und ins Englische übersetzten Monografie zur »Rassenhygiene« 1923 der Auffassung, im »biologischen Sinne« gebe es »nur eine Art von Auslese: die Fruchtbarkeits-Auslese«²⁰⁹ (engl. 1924: »In a biological sense there is [...] only one kind of selection, namely, fertility-selection«²¹⁰). Denn: »Der Tod des Einzelwesens als solches hat [...] mit dem Wesen der Auslese gar nichts zu tun, er ist nur ein häufiges Mittel dazu. Das Wesen der Ausmerze besteht allein darin, daß ein Einzelwesen wenig oder gar keine Nachkommenschaft hat.«²¹¹

Die Gegenüberstellung von *Überlebens-* und *Reproduktionsselektion* wird 1942 von J.S. Huxley betont.²¹² Alternativ dazu ist auch die Unterscheidung von *Selektion für das Überleben* (»selection for survival«²¹³) und *Selektion für die Fortpflanzung* (»selection for reproduction«²¹⁴) in Gebrauch²¹⁵ (vgl. auch Eibl 2009: »Überlebens- oder Fortpflanzungsselektion«²¹⁶). Die stärkste terminologische Etablierung weisen die Ausdrücke **Viabilitätsselektion** (Thompson & Winder 1947: »viability selection«²¹⁷) oder **Letalselektion** (Dahlberg 1947: »lethal selection«²¹⁸) und **Fertilitätsselektion** (Barker 1924: »fertility-selection«²¹⁹; Dahlberg 1947: »fertility selection«²²⁰) oder **Fekunditätsselektion** (Castle 1916: »fecundity selection«²²¹) auf (↑Fortpflanzung).

Auf der Ebene von Merkmalen wird diesen Komponenten der Selektion entsprechend ein **Überlebenswert** (Osborn 1895: »survival value«²²²) bzw. ein **reproduktiver Wert** (Fisher 1930: »reproductive value«²²³) zugeschrieben (vgl. auch Dobzhansky 1968: »Adaptedness to Survive and to Reproduce«²²⁴). Die beiden Ausdrücke haben allerdings eine unterschiedliche theoretische Einbindung erfahren: Während der Überlebenswert meist rein qualitativ einem Merkmal zugeschrieben wird, das für das Überleben eines Organismus nützlich ist, erfolgte die Einführung des Konzepts des reproduktiven Werts im Rahmen von R.A. Fishers populationstheoretischer Modellierung von Selektionsprozessen als ein quantitatives Maß, nämlich als der durchschnittliche Beitrag eines Individuums eines bestimmten Alters für die Hervorbringung der Individuen der nächsten Generation (»To what extent will persons of this age, on the average, contribute to the ancestry of future generations«²²⁵).

Alle Merkmale eines Organismus (oder eines Genotyps), die für seine Überlebens- und seine Fortpflanzungswahrscheinlichkeit relevant sind, beeinflussen seinen reproduktiven Wert. Der reproduktive Wert ist damit die Größe, die für einen Typ von Organismen in Evolutionsprozessen maximiert wird. Definitionsgemäß werden sich unter dem Einfluss von Selektion diejenigen Typen von Organismen in einer Population ausbreiten, die einen relativ hohen reproduktiven Wert aufweisen. Bereits bevor Fisher den Ausdruck »reproduktiver Wert« in diesem technischen Sinn einführt, wird er verwendet, allerdings nicht in der späteren terminologischen Bedeutung.²²⁶

Zusammenfassend werden Überlebens- und Reproduktionswert seit dem Ende des 19. Jahrhunderts **Anpassungswert** genannt (Romanes 1895: »adaptive value«²²⁷). Weitgehend gleichbedeutend wird der Terminus **Selektionswert** verwendet (Romanes 1892: »selective value«).²²⁸ Ein hoher Selektionswert wird Merkmalen zugeschrieben, die einen positiven Einfluss auf die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit eines Organismus haben. Auch von *biologischem Wert* (»biological value«) ist die Rede. M. Mahner und M. Bunge verstehen unter einem biologischen Wert oder **Biowert** (»biovalue«) alle Eigenschaften eines Organismus, die seine Fähigkeit zum Durchlaufen seines artspezifischen Lebenszyklus fördern (»to undergo its species-specific life-history«).²²⁹ In diesem nicht-ökonomischen Sinn

1	Viabilitätsselektion (Selektion für das Überleben)
1.1	Homöostaseselektion (Selektion zur Integration des Organismus, zur Steigerung der Effizienz des Schutzes und der Ernährung)
1.2	Anpassungsselektion (Selektion zur Umweltanpassung)
2	Fekunditätsselektion (Selektion für die Fortpflanzung)
2.1	Sexuelle Selektion (Selektion zur Partnerfindung)
2.1.1	Intersexuelle Selektion (Selektion durch Wahl eines Partners)
2.1.2	Intrasexuelle Selektion (Selektion durch Konkurrenz unter Geschlechts-genossen)
1.2	Fertilitätsselektion (Selektion zur Produktion einer hohen Anzahl von Nachkommen nach der Befruchtung)
1.3	Epimeletische Selektion (Selektion für Brutpflege)

Tab. 256. Komponenten der Natürlichen Selektion.

wird der Ausdruck ›Biewert‹ 1979 von M. Bunge eingeführt.²³⁰

Selektion und Konkurrenz

Wird die Selektion als differenzielle Reproduktion verstanden, dann wird die für Darwin so wichtige Verbindung von Konkurrenz und Selektion in gewissem Sinne aufgegeben: Für das Vorliegen von Selektion im Sinne der relativen Ausbreitung eines Typs von Organismen im Vergleich zu anderen muss eine Begrenzung der Ressourcen nicht vorausgesetzt werden. Darauf weist 1953 bereits R.A. Fisher hin, indem er feststellt, 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 könne.²³¹ Zur gleichen Einsicht gelangt 1957 L.C. Birch.²³²

In einer bekannten Begriffsbestimmung legt R.C. Lewontin den Mechanismus der darwinschen Evolution 1968 als Resultante aus drei Voraussetzungen fest: (1) Variation (›different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation‹) (2) Vererbung der Variation (›there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is, the variation is heritable‹) und (3) differenzielle Überlebens und Fortpflanzungsraten aufgrund der Variation (›different variants have different rates of survival and reproduction in different environments‹).²³³ Vor dem Hintergrund dieser Definition kann Lewontin 1970 dezidiert feststellen, es könne Selektion auch bei unbegrenzter Ressourcenverfügbarkeit geben: »[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«.²³⁴

Bei aller Betonung der Konkurrenz in der Evolutionstheorie kann also festgehalten werden, dass eine Konkurrenz um Ressourcen nur *ein* Mechanismus unter anderen ist, der eine differenzielle Reproduktion von Organismen nach sich zieht. Nicht jede Theorie der Evolution durch Selektion muss Konkurrenz als ein Element enthalten. Daneben ist auch die von Darwin so betonte Überproduktion von Nachkommen für das Wirken von Selektion nicht notwendig. Selbst wenn alle Organismen in einer Population überleben, kann es trotzdem eine Selektion geben.²³⁵ Entscheidend für die Selektion ist allein die differenzielle Reproduktion – und nicht das differenzielle Überleben, das Darwin hervorhebt.

Selektion als Regelkreis?

Wiederholt wird die Selektion im 20. Jahrhundert als ein Regelungs- oder Rückkopplungsmechanismus konzipiert. Bereits A. Weismann behauptet 1902: »Naturzüchtung ist eine Selbstregulierung der Art im Sinne ihrer Erhaltung; ihr Resultat ist die unausgesetzte Anpassung der Art an ihre Lebensbedingungen«.²³⁶ Konsequenter geht seit den 1940er Jahren I.I. Schmalhausen diesen Weg.²³⁷ Nach Schmalhausen bildet die Biogeozönose, d.h. die Gemeinschaft der Lebewesen an einem Ort (↑Biozönose), den »Regulator« oder »Regler« für das geregelte System, die Population der Organismen einer Art. Die Population ist in zweifacher Weise kausal mit dem Regler verbunden: einerseits in »gerader Linie« oder »direkter Verbindung« von der Biogeozönose zur Population durch die Bildung und Vermehrung der Phänotypen innerhalb ihrer natürlichen Umwelt, andererseits in »Rückverbindung« durch eine Veränderung der Biogeozönose über das Wachstum der Populationen. Vermittelt wird die Rückverbindung immer durch die Individuen mit ihrem bestimmten Bau (Phänotypen). Die Veränderungen der Biogeozönose durch das Wachstum der Populationen ziehen nach diesem Modell Veränderungen der Lebensbedingungen der Individuen nach sich, so dass ein Kreislauf der Wirkungen entsteht. Schmalhausen sieht den Vorteil einer kybernetischen Betrachtung der Evolution gegenüber einer einfachen populationsgenetischen u.a. darin, dass die Prozesse der ontogenetischen Entwicklung stärker integriert werden können.²³⁸ Die Selektion, d.h. »die differenzierte Sterblichkeit und die differenzierte Fortpflanzung« der Individuen sorge für eine Regulation des Verhältnisses der Population zur Biogeozönose im Sinne einer Anpassung.²³⁹

Eine etwas detailliertere Beschreibung der Selektion als Regelungsmechanismus entwickelt C.J. Bajema 1971 (vgl. Abb. 467). Nach seiner Auffassung ist die Selektion derjenige Rückkopplungsmechanismus, der die Bildung von genetischen Programmen kontrolliert und darüber eine Anpassung der Organismen an die Umwelt bewirkt. Über die Selektion würden Informationen über die Umwelt an den Genpool einer Population übermittelt, indem verschiedene Genotypen in einer Umwelt unterschiedliche Fortpflanzungsaussichten hätten.²⁴⁰ In einem Schema, das Bajema gibt, fungiert der Genpool einer Population als kontrollierte Regelgröße und die differenzielle Reproduktion der Organismen als regelnde Stellgröße. Nach einer anderen Darstellung bildet eine Population das regulierte Objekt der Selektion, die Funktion des Regulators übernimmt die gesamte »Biogeozönose«. Beide sind durch zwei

unabhängige »Linien« der Übertragung miteinander verbunden: einer direkten Linie von der Biogeozönose zur Population, die auf einer genetischen Ebene liegt, und einer »Rückinformation«, die von der Population zur Biogeozönose läuft und in der (über Selektion vermittelten) Interaktion des Individuums mit seiner Umwelt besteht.²⁴¹ Die »Rückkopplung« der Selektion besteht nach diesem Schema nicht notwendig in einem Regulationsprozess, der eine Entität stabilisiert (»stabilisierende Selektion«; s.u.), sondern kann auch die Transformation einer Entität (des Genpools oder der Abstammungslinie) bewirken.

Zunächst naheliegend ist es, den Mechanismus der Selektion nach dem Modell des Regelkreises zu erläutern, weil Selektionsprozesse offenbar Rückwirkungen einschließen: Die Selektion für ein Merkmal hat Wirkungen auf die Frequenz von Phäno- und Genotypen in einer bestimmten Population und Umwelt. Diese Wirkungen sind *Rückwirkungen*, denn sie sind erst nach dem Auftauchen der Genotypen wirksam und beeinflussen deren zukünftige Häufigkeit. Die Selektion wirkt nicht antizipierend. Einige Autoren argumentieren ausdrücklich dafür, diese Rückwirkungen als *Rückkopplungen* im regulationstheoretischen Sinne anzusehen (↑Regulation/Rückkopplung). E. Manier betrachtet 1971 den Fortpflanzungserfolg von Organismen eines Typs in Abhängigkeit von der Ausprägung eines bestimmten Merkmals als die über Selektion geregelte Zustandsgröße.²⁴² D. Lack erläutert dies 1954 in einem Beispiel: In einer stabilen Population von Regenpfeifern gibt es eine hypothetische optimale Gelegegröße von vier Eiern. Abweichungen von dieser Gelegegröße (z.B. durch Mutationen) wirkt die Selektion entgegen: Genotypen, die kleinere Gelege produzieren, haben eine geringere Repräsentation in zukünftigen Generationen, weil die Brutpflegekapazität der Weibchen nicht voll ausgenutzt wird; Genotypen, die größere Gelege produzieren, überfordern die Brutpflegekapazität der Weibchen und haben daher ebenso einen selektiven Nachteil.²⁴³ Zumindest vordergründig ähnelt dieser Prozess einem kybernetischen Regelvorgang: Die Konkurrenz mit den Artgenossen wirkt

als eine Art Stellglied, über das der optimale Wert der Gelegegröße konstant gehalten wird.

Es gibt allerdings gewichtige Einwände dagegen, Konkurrenz im Kontext von Selektion als einen Korrekturprozess anzusehen, der dem Mechanismus einer kybernetischen Regelung strukturell gleicht. Diese Einwände arbeitet besonders R. Faber Mitte der 1980er Jahre heraus.²⁴⁴ Gegen die Interpretation der Selektion als Regulation spricht vor allem die fehlende Unabhängigkeit der zwei Seiten des Regelmechanismus: Die regelnde Einheit (das »Stellglied«) fällt hier mit der Einheit zusammen, die die Abweichung von der Regelgröße misst (dem »Fühlglied«).²⁴⁵ Es lässt sich damit kein von dem zu regelnden Prozess unabhängiger Regelmechanismus identifizieren: »Neither the species itself nor the species taken together with its environmental hazards admits of analysis into two subsystems, one of which regulates the other according to the model of negative feedback«.²⁴⁶ Es besteht hier also keine Unterschiedenheit zwischen Subjekt und Objekt der Selektion; die Konkurrenz der Artgenossen bildet sowohl die Fühlkomponente als auch die Steuerkomponente des Reglers. Anders gesagt: Der Mechanismus der Selektion enthält kein Element, dem eine interne Repräsentation eines angestrebten Zielzustandes zugeschrieben werden kann, wie es für die

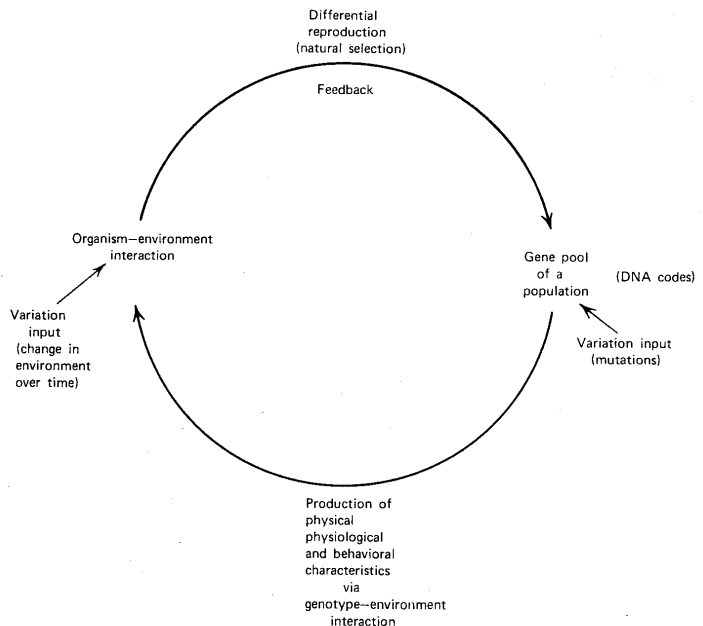


Abb. 467. Der Selektionsprozess als Regelkreis dargestellt (aus Bajema, C.J. (1971). *Natural Selection in Human Populations*: 3).

Stelleinheit z.B. eines Thermostaten charakteristisch ist. Nur im Fall der künstlichen Züchtung liegt eine solche interne Repräsentation eines Zielzustandes vor (»Purposive selection differs from mere sorting in that the selecting agent or mechanism has some internal orientation toward the selected object's performance in the future«²⁴⁷), nicht aber bei der Natürlichen Selektion: »There is no prior event or state which can be identified as the criterion or problem situation and which elicited the selection process. Therefore the selection is not a goal-directed one«.²⁴⁸ Wegen dieser fehlenden Zielantizipation schlägt Faber vor, den Prozess der Natürlichen Selektion nicht als (zielorientierte) »Selektion«, sondern lediglich als »Separation« oder »Sortierung« zu bezeichnen: »the term ›selection‹ must be regarded as tendentious and misleading, since it implies (incorrectly) that the separation itself serves some end. ›Natural separation‹ would, I suppose, be more acceptable«.²⁴⁹ Weil es in der Evolution keine vom Mechanismus der Separation unterschiedenen Kriterien der Selektion gebe, sei das Kriterium der Selektion vom Mechanismus der Separation klar zu trennen.²⁵⁰

Neben den explizit in regulationstheoretischer Begrifflichkeit verfassten Ansätzen zur Beschreibung und Analyse von Selektionsprozessen stehen andere integrative Ansätze, die es unternehmen, die Selektionstheorie in einem allgemeinen systemtheoretisch-kybernetischen Rahmen zu reformulieren. Dazu zählen die *Systemtheorie der Evolution* von R. Riedl²⁵¹ und die *Theorie der kybernetischen Evolution* von F. Schmidt²⁵² (↑Evolution).

Selektion im Anorganischen: »selectio primitiva«

Selektionstheorien sind in ihrer Anwendung nicht auf den Bereich der Lebewesen beschränkt. Auch im Anorganischen gibt es Vorgänge, die nach dem Mechanismus der Variation und Selektion gedeutet werden können. Dies gilt für alle Prozesse, bei denen verschiedene Gegenstände entstehen, diese sich aber nicht in gleicher Weise erhalten, sondern einige aufgrund ihrer Eigenschaften eine längere Existenzdauer haben als andere. N. Hartmann bezeichnet solche Vorgänge 1950 als »selectio primitiva«. Bei ihnen liegt eine differenzielle Erhaltung von Gegenständen vor, die sich selbst in einem dynamischen Gleichgewicht befinden, so dass »von allen Gebilden, welche entstehen, sich nur diejenigen erhalten können, in denen sich die Glieder, Teilprozesse und Kräfte gegenseitig ausgleichen, bzw. in Gang halten«.²⁵³ Echte organische Selektion kommt nach Hartmann erst bei Gegenständen vor, die sich reproduzieren können.²⁵⁴

Primitive Formen der Reproduktion und Vererbung lassen sich bereits im Bereich des Anorganischen finden. A.G. Cairns Smith weist 1965 auf ein solches anorganisches Reproduktionsvermögen in Tonkristallen aus Siliziumoxid hin.²⁵⁵ Die Kristalle können sich in ihrer Mikrostruktur durch den Austausch einzelner Ionen unterscheiden. Weil jedes Kristall als Keim zur Bildung weiterer Kristalle wirken kann, liegt eine einfache Form der Fortpflanzung und – wegen der weitergegebenen Unterschiede – auch der Vererbung vor. Außerdem können die Kristalle in Cairns-Smiths Modell weitere (organische) Moleküle anlagern, die sich je nach interner Struktur der Kristalle unterscheiden. Diese äußerlich angelagerten Moleküle können die Stabilität eines Kristalls erhöhen oder seine Rolle als Keim zur Bildung weiterer Kristalle, d.h. seine Reproduktionsfähigkeit verbessern. Sie können damit als der *Phänotyp* der Kristalle angesehen werden. Die Kristalle samt ihrer Hülle aus organischen Molekülen bilden dann also die Interaktionsform dieses Fortpflanzungssystems; an diesem greift die Selektion zwischen verschiedenen Kristallen wesentlich an. Der kristalline Kern stellt dagegen die Replikationsbasis dar, die die Struktur der neugebildeten Tochterkristalle festlegt. Cairns-Smith nimmt seine Vorstellungen zur Fortpflanzung von Siliziumkristallen nicht nur als Modell für eine außerbiologische Selektion, sondern er hält diese Kristalle auch für mögliche Kandidaten für die ersten Gene der Organismen auf der Erde.

Populär wurden die Überlegungen Cairns-Smiths v.a., nachdem R. Dawkins sie 1986 aufnimmt und ein Evolutionsszenario von Lehmklumpen mit unterschiedlichen Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten auf der jungen Erde entwirft.²⁵⁶

Gelegentlich wird sogar ein noch allgemeinerer Selektionsbegriff vertreten, so versteht H. Plessner 1928 das Konzept im Sinne eines Übergangs »von unentfalteten Potenzen zu Aktualitäten«, als »Einenung von Möglichkeiten«²⁵⁷: »Leben ist notwendiges Versäumnis seiner Möglichkeiten und darin Selektion«²⁵⁸. Zu klären wäre dabei, wie eine gerechtfertigte Zuschreibung von nicht verwirklichten Potenzen erfolgen kann. Denn sonst ließe sich mit diesem Selektionsbegriff jeder Prozess der Veränderung eines Gegenstandes als Selektion verstehen.

›Selektion‹ versus ›Separation‹ oder ›Sortierung‹

Verschiedentlich wird der Begriff der organischen Selektion gegenüber einfacheren Prozessen einer Ordnungsbildung im Bereich des Anorganischen abzugrenzen versucht. Nicht als Selektion im engeren Sinne gelten Vorgänge der *Sortierung*, z.B. die

Ablagerung von Kieselsteinen in einem Bach, die je nach ihrer Masse und Gestalt durch die Strömung des Wassers erfolgt. R. Faber plädiert dafür, jeden nicht durch ein vorgestelltes Ziel geleiteten Prozess (damit aber auch die organische Selektion) als *Separation* zu bezeichnen (»mere discrimination without a purpose«; s.o.).²⁵⁹

E.S. Vrba und S.J. Gould beziehen den Unterschied zwischen Selektion und *Sortierung* (»sorting«) 1986 auf die Differenz von adaptiver und nicht-adaptiver Evolution: Sortierung bezeichne allgemein die differenzielle Reproduktion von Individuen in einer Population; »Selektion« sei dagegen eine besondere Form der Sortierung, nämlich diejenige, bei der die Ursache für die differenzielle Reproduktion in der nicht-zufälligen Veränderung der Organismen liege, bei der die Veränderungen also auf regelmäßig auftretende Eigenschaften der Organismen zurückgeführt werden können, die damit als Anpassungen zu werten sind. »Sortierung« bezeichnet in dieser Unterscheidung das bloße Resultat eines Prozesses; Selektion dagegen einen Mechanismus, der zu diesem Resultat führt.²⁶⁰ Die Autoren wenden sich mit dieser Differenzierung gegen die verbreitete Identifizierung der Selektion mit der differenziellen Reproduktion von Individuen (vgl. Tab. 255) – z.B. durch D. Futuyma: »selection [...] is differential survival and reproduction – and no more«²⁶¹. Neben der Selektion könne auch genetische Drift (↑Evolution) eine Ursache differenzieller Reproduktion und damit von Sortierung sein. Außerdem könne die Sortierung von Elementen auf einer Ebene (z.B. der Ebene von Arten) das Ergebnis von Selektionsprozessen auf einer anderen Ebene (z.B. der der Individuen oder Gene) sein.

»Selektion von« versus »Selektion für«

Eine wichtige und vielzitierte Differenzierung zur Analyse von Selektionsprozessen führt E. Sober 1981 ein. Jede Selektion hat danach zwei Aspekte: Sie enthält eine *Selektion von* (»selection of«) einem Objekt und eine *Selektion für* (»selection for«) Eigenschaften (»properties«). Die Selektion von dem Objekt bezieht sich auf die Wirkung des Selektionsprozesses, die Selektion für die Eigenschaft auf dessen Ursache. Jede Selektion von Objekten geht mit einer Selektion für bestimmte ihrer Eigenschaften einher. Es kann allerdings eine Selektion für Eigenschaften geben, die mit keiner Selektion von Objekten verbunden ist, weil sich die Selektionsprozesse für verschiedene Eigenschaften gerade aufheben.²⁶² Und umgekehrt kann es Fälle einer Selektion für Eigenschaften von Objekten geben, die auch noch über andere, mit der ersten Eigenschaft korreliert auftre-

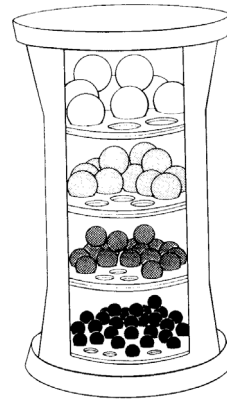


Abb. 468. Ein Spielzeug zur Illustration der Unterscheidung der Selektion für eine Eigenschaft und der Selektion von einem Gegenstand. Die Selektion für eine Eigenschaft beruht auf einem kausalen Mechanismus. Weil es in diesem Beispiel ein kausaler Mechanismus ist, der die Kugeln nach ihrer Größe sortiert (je kleiner eine Kugel ist, desto tiefer fällt sie), nicht aber nach ihrer Farbe, liegt eine Sortierung (oder Selektion im weiten Sinne) für die Größe, nicht aber für die Farbe vor. Weil diese aber mit der Farbe korreliert ist, besteht zugleich eine Selektion von Kugeln nach ihrer Farbe (aus Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 99).

tende Eigenschaften verfügen, für die gerade keine Selektion stattfindet. In einem einfachen Beispiel aus der anorganischen Natur: Kleine Steine werden in Bächen flussabwärts gespült; der Ort der Ablagerung der Steine hängt von ihrer Dichte ab: Steine mit geringer Dichte werden weiter transportiert als Steine mit großer Dichte; die Dichte hängt von der mineralischen Zusammensetzung der Steine ab und diese äußert sich außerdem in der Farbe der Steine. Wenn der Transport der Steine als ein Selektionsprozess betrachtet wird, dann liegt hier eine *Selektion für* die Dichte der Steine vor und daneben eine *Selektion von* ihrer Farbe, denn es ist die Dichte, die der kausale Grund für den unterschiedlichen Transport der Steine darstellt, nicht die Farbe.²⁶³ Besonders relevant ist die Unterscheidung von »Selektion von« und »Selektion für« damit bei miteinander korrelierten Merkmalen.

Bemerkenswert ist an der Unterscheidung der beiden Aspekte der Selektion, so wie sie Sober einführt, dass die Konsequenzen der Selektion (die »Selektion von«) sich zwar auf konkrete Objekte bezieht (z.B. die Veränderung der Häufigkeit von Organismen in einer Population), die Ursache dieser Veränderung aber in ihren Eigenschaften liegen. Ursachen in einem Selektionsprozess sind damit Eigenschaften im Sinne von Eigenschaftsindividuen oder Eigenschaftsinstanzierungen, d.h. Eigenschaften, die an einer Entität

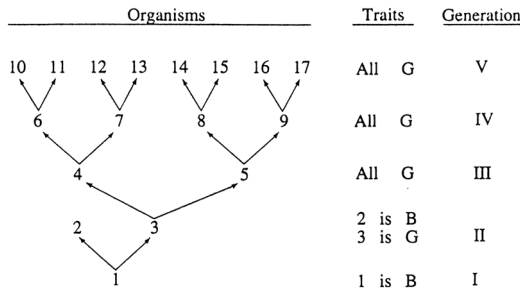


Abb. 469. Vererbung und Selektion in einem hypothetischen Stammbaum. Auf jeder horizontalen Ebene findet ein Selektionsprozess statt: In der zweiten Generation erfolgt eine Mutation, die positiv selektiert wird, so dass alle Individuen späterer Generationen diese Mutation aufweisen (Merkmal G). Selektion ist damit für die populationsweite Durchsetzung des Merkmals verantwortlich. Die adäquate kausale Erklärung dafür, dass ein Individuum der vierten oder fünften Generation dieses Merkmal aufweist, wird aber doch durch eine Theorie der (individuellen) Vererbung und nicht durch die auf Populationsphänomene ausgerichtete Selektionstheorie gegeben (aus Sober, E. (1995). *Natural selection and distributive explanation: a reply to Neander*. Br. J. Philos. Sci. 46, 384-397: 386).

auftreten und deren Häufigkeit der Instanziierung mit der Veränderung der Häufigkeiten der Objekte, an denen sie auftreten, variiert.

Nicht alle Wissenschaftsphilosophen schließen sich allerdings Sobers Auffassung an, dass die Entitäten für welche selektiert wird, Eigenschaften oder Merkmale sind. P. McLaughlin besteht 2001 darauf, dass auch die ›Selektion für‹ sich auf Organismen bezieht. Auch wenn ein Züchter die Eigenschaften seiner Tiere oder Pflanzen verändern will, seien es doch immer die ganzen Organismen, an denen er ansetzt.²⁶⁴ In linguistischer Hinsicht weist McLaughlin darauf hin, dass auch die Rede von ›Selektion für‹ eines direkten Objektes bedarf und die »Eigenschaften« auch als Objekte verstanden werden können (z.B. könne die Selektion von Leoparden für ihre Punkte im Fell zur Tarnung auch als eine Selektion von Punkten beschrieben werden).²⁶⁵ Zumindest der kausale Grund für die Veränderung ist aber auch in diesem Fall die Eigenschaft.

Erklärung von Merkmalen bei Individuen?

Die wissenschaftstheoretische Einschätzung der Selektionstheorie wird bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert. Gegenstand der Auseinandersetzung bildet zunächst die Frage, ob die Selektion allein auf die Ebene der Population oder auch auf die des Individuums zu beziehen ist. Nach der zweiten Alter-

native, die K. Neander 1988 verteidigt, wären auch die individuellen Merkmale eines Organismus durch Selektion zu erklären.²⁶⁶ Selektionstheoretisch kann danach beispielsweise nicht nur erklärt werden, warum sich das Merkmal des langen Halses in der Evolutionsgeschichte der Giraffen in deren Populationen ausgebreitet hat, sondern auch das Vorhandensein eines langen Halses bei einer einzelnen Giraffe.

Dagegen wendet E. Sober ein, dass die Selektion allein eine *Variationserklärung* (›variational explanation‹) liefere, d.h. die Erklärung wesentlich nicht von individuellen Eigenschaften ausgehe, sondern von dem statistischen Wert der Variation von Eigenschaften in einer Population.²⁶⁷ Die Selektion greife zwar an den Individuen der Population an, trotzdem bilde die Population den eigentlichen Gegenstand der Selektion. Die Selektionstheorie macht nach dieser Auffassung daher auch nur Aussagen über Prozesse auf der Ebene der Population, nicht aber auf der individuellen Ebene einzelner Organismen. Das wesentliche Erklärungsziel, die Anpassung der Organismen, erklärt sie über die Variation der *Merkmalsfitness* (›trait fitness‹; ↑Anpassung), die ein Maß für die Wahrscheinlichkeit der Zu- oder Abnahme der Häufigkeit eines Merkmals in der Population ist, also über statistische Eigenschaften der Struktur einer Population.²⁶⁸ Allein die Variation in der Merkmalsfitness, nicht aber in der Individualfitness ist es auch, die notwendig und hinreichend für die Veränderung in Populationen durch Selektion ist (↑Anpassung: Abb. 14).²⁶⁹ Weil also nach dieser Argumentation der Ausgangspunkt und der Gegenstand der Selektion sich auf der Ebene von Populationen bewegt, weil er die Häufigkeit von Merkmalen (oder Genen) in einer Population betrifft, erscheint es naheliegend, die Merkmalsfrequenzen auch als den alleinigen Erklärungsgegenstand der Theorie zu betrachten. Merkmalshäufigkeiten sind aber keine Eigenschaften von Individuen, sondern von Populationen. Daher ist das Vorkommen eines Merkmals in einem Individuum zumindest kein direkt von der Selektionstheorie erklärter Sachverhalt. Die Selektionstheorie stellt einen allgemeinen begrifflichen Rahmen bereit, um zu erklären, warum sich bestimmte Merkmale in einer Population ausbreiten (über das Konzept der Merkmalsfitness), aber nicht warum ein bestimmtes Individuum über ein Merkmal verfügt.

Trotzdem wird die Selektionstheorie häufig als eine Theorie verstanden, die kausale Erklärungen für das Vorkommen von Merkmalen bei Individuen geben könne. Sie soll diese Merkmale als Ergebnis von vergangenen genetischen Änderungen in einer Population erklären. In mehreren hintereinander geschal-

teten Selektionsschritten wird die Häufigkeit eines Merkmals in einer Generation als kausaler Grund für das Vorliegen desselben Merkmals bei einem Individuum der nächsten Generation verstanden.²⁷⁰ Auch bei einem nur einstufigen Selektionsprozess kann Selektion zumindest als Erklärung dafür angeführt werden, dass ein Individuum mit einem bestimmten Merkmal, d.h. ein Individuum eines bestimmten Typs, existiert.²⁷¹ Genaugenommen, so wenden die Kritiker dieser Sicht ein, sei es jedoch eher die individuelle Vererbung, die das Vorhandensein eines Merkmals in einem Individuum erkläre, und nicht die Selektion. Dahinter steht die Auffassung, dass die Identität eines Individuums über seinen Ursprung von bestimmten Elternindividuen definiert sei («origin essentialism») (vgl. Abb. 469).²⁷²

Die Kontroverse über den eigentlichen Gegenstand der Selektion spiegelt sich auch im unterschiedlichen Verständnis des Fitnessbegriffs. Fitnesswerte können sowohl Typen (Geno- oder Phänotypen) als auch einzelnen Organismen zugeschrieben werden. Weil die Fitness aber nur vor dem Hintergrund einer Population bestimmt werden kann, erscheint es eher gerechtfertigt, sie allein auf Typen und nicht auf Individuen zu beziehen.²⁷³

Merkmalsselektion und Merkmalsfitness

Insofern die Selektion vermittelt über die differenzielle Reproduktion von Individuen verschiedener Typen die unterschiedliche Ausbreitung von Merkmalen in einer Population betrifft, kann von einer **Merkmalsselektion** gesprochen werden. Der Ausdruck erscheint spätestens seit den 1960er Jahren (zunächst als »Selektion nach mehreren Merkmalen«; engl. »multiple trait selection«²⁷⁴; später als »trait selection mechanism«²⁷⁵). Theoretische Bedeutung kommt dem Konzept zu, insofern es eine Ebene der Selektion bezeichnet.

Aufbauend auf dem Konzept der Merkmalsselektion kann auch der Begriff der *Merkmalsfitness* («trait fitness») erarbeitet werden (↑Anpassung/Fitness).²⁷⁶ Im Gegensatz zur Individualfitness ist die Merkmalsfitness die Eigenschaft eines Merkmalstyps, oder, anders gesagt, die durchschnittliche Fitness von Individuen, die ein bestimmtes Merkmal aufweisen. Mithilfe dieser Unterscheidung lässt sich der Begriff der *Drift* exakt bestimmen (↑Evolution/Drift).

Selektion als Kraft oder als statistischer Effekt

Verbreitet ist es, die Selektion als eine »Kraft« zu verstehen, die die Konstitution von Organismen formt und insbesondere eine Erklärung für ihre Anpassung liefert. Im Rahmen dieser »dynamischen Theorie«, die insbesondere E. Sober vertritt²⁷⁷, wird die Se-

lektion nicht von ihrem Ausgang, einer bestimmten Merkmalsverteilung, her entworfen, sondern als ein kausaler Prozess betrachtet. Die Selektion wird bestimmt als der kausale Vorgang der Veränderung der Merkmalsverteilung in einer Population, der durch die Variation der Merkmalsfitness verursacht ist. Als eine andere Ursache der Veränderung wird die Drift angesehen (↑Evolution): Sie kann komplementär zur Fitness bestimmt werden als die Veränderung der Merkmalsverteilung, die nicht durch die Merkmalsfitness, sondern durch einen Stichprobenfehler aufgrund einer zu kleinen Population verursacht ist. Die Unterscheidung von Drift und Selektion als zwei verschiedene Ursachen der Evolution wird als ein Argument für die Interpretation dieser Faktoren als Kräfte verwendet: Die kausale Unabhängigkeit der beiden Faktoren legt es nahe, sie als zwei verschiedene Kräfte zu deuten, die auch unabhängig voneinander manipuliert werden können.²⁷⁸

Diese Sicht gerät allerdings in die Kritik, v.a. vor dem Hintergrund der These, dass eine kausale Unabhängigkeit von Selektion und Drift tatsächlich nicht besteht. Wie besonders ausgehend von der mathematisch präzisen Definition des Fitnessbegriffs durch J.H. Gillespie aus den 1970er Jahren deutlich wird²⁷⁹, bildet die Varianz der Merkmalsfitness eine Komponente der Fitness selbst. Die Fitness eines Merkmals hängt damit systematisch von der Populationsgröße ab; Drift und Selektion können nicht als kausal unabhängige Kräfte verstanden werden und lassen sich auch nicht unabhängig voneinander bestimmen; die Drift bildet vielmehr eine Komponente der Selektion.

D.M. Walsh und andere plädieren in den letzten Jahren daher dafür, Selektion und Drift als statistische Effekte zu verstehen und die Selektionstheorie insgesamt als eine statistische Theorie anzusehen. Die einzigen tatsächlichen Kräfte würden sich auf der Ebene von Individuen befinden und bestünden in individuellen Ereignissen der Geburt, des Todes, der Wanderung etc. (Walsh 2000: »Natural selection [...] is merely the consequence of an assemblage of causal processes taking place at the individual level«²⁸⁰). Weil sie sich einfach als aggregierte Konsequenz der Ursachen auf individueller Ebene ergebe, stelle die Selektion keine über die kausalen Faktoren auf Ebene der Individuen hinausgehende Kraft dar. Walsh bezeichnet sie daher als einen *Pseudoprozess* («pseudoprocess»), der einem sich bewegenden Schatten ähnele.²⁸¹ Die Natürliche Selektion *verursacht* nicht Merkmalsverteilungen (und Genfrequenzen) – Selektion und Merkmalsverteilungen haben vielmehr ihre gemeinsame Ursache in den individuellen Überlebens- und Fortpflanzungsereignissen von Organismen.

men verschiedenen Typs (Walsh, Lewens & Ariew 2002: »Selection and drift are not forces acting on populations; they are statistical properties of an assemblage of ›trial‹ events: births, deaths and reproduction«²⁸²; vgl. Tab. 255). M. Matthen und A. Ariew bringen dies 2002 dadurch zum Ausdruck, dass sie Selektion einfach mit dem Effekt des differenziellen Wachstums von Entitäten in einer Population identifizieren: »selection is not a cause of growth (or of the change in population characteristics) [...]; it is the mathematical aggregate of growth taking place at different rates«²⁸³. Selektion ist damit auch nicht ein Faktor, der sich zu anderen kausalen Faktoren, wie Mutation, Migration und genetischer Drift, zu dem Gesamtgeschehen der Evolution addiert, sondern sie wird vielmehr als der sich aus der Addition aller Faktoren ergebende Trend der Veränderung verstanden. Als dieser aggregierende Trend ist die Selektion nicht selbst eine Kraft, sondern ein abstraktes Prinzip, das für seine Wirksamkeit auf eine Realisierung durch jeweils spezifische kausale Faktoren auf einer konkreten Ebene angewiesen ist (Matthen & Ariew 2009: »Natural selection is ontologically derivative on individual-level entities such as births, deaths, and mutations [...]. It occurs in ensembles as a mathematical consequence of events that involve members of those ensembles«²⁸⁴).

Die Einschätzung der Selektionstheorie als statistische Theorie analog zur Thermodynamik bleibt jedoch in der Gegenwart umstritten. Weil die Selektion als Prozess betrachtet (und nicht nur vom Ergebnis aus beurteilt) die Organismen verändert, hat sie zumindest auch Elemente einer Kraft-Theorie.²⁸⁵ Die Interpretation der statistischen Effekte auf der Populationsebene als Folge von Wahrscheinlichkeiten (Dispositionen) auf der Ebene von Individuen hat außerdem den Vorteil, näher an den biologischen Modellen zu stehen.²⁸⁶

Ihren historischen Ursprung hat die Beurteilung der Selektion als einer statistischen Theorie in den populationsgenetischen Ansätzen seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Auch Darwin wird von seinen Zeitgenossen bereits im Sinne des Begründers einer statistischen Theorie verstanden, besonders prägnant von C.S. Peirce, der 1877 lapidar bemerkt: »Mr. Darwin proposed to apply the statistical method to biology«²⁸⁷. Darwin geht in seiner Version der Selektionstheorie allerdings wesentlich vom Individuum und den Vorteilen individueller Varianten aus: Der Vorteil einzelner Variationen in Bezug auf Überleben und Fortpflanzung in einer jeweiligen Umwelt liegt dem Mechanismus der Selektion zugrunde. Im Gegensatz zu dieser kausalen, vom Individuum und seinem Be-

zug zur Umwelt ausgehenden Selektionstheorie bei Darwin steht das Selektionsmodell der Populationsgenetiker seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Diese Theorien gehen von vornherein von der Population als der Einheit aus, in der die Selektion wirksam ist; an die Seite der Vorstellung individueller Anpassungen in Bezug auf (primär) das Überleben tritt R.A. Fishers Konzept des *reproduktiven Wertes* (s.o.).²⁸⁸ Die Ausweitung der statistischen Interpretation der Selektion zu Beginn des 20. Jahrhunderts steht auch im Zusammenhang mit dem Zurückdrängen Lamarckistischen Denkens in dieser Zeit: Die populationstheoretische Betrachtung wird bedeutend, wenn nicht mehr die Bedürfnisse des Individuums für die generationenübergreifenden Veränderungen verantwortlich gemacht werden können.

Populationsgenetische und phänotypische Modelle

In einer mathematisch exakten Beschreibung stehen sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts Modelle auf der Ebene der Populationsgenetik und auf der Ebene phänotypischer Merkmale gegenüber. Weil die genauen genetischen Mechanismen für die Selektion relevant sein können, gelten allein Modelle auf genetischer Ebene als verlässlich (Lewontin 1974: »Because the transition between generations depends upon genetic laws, no sufficient description in terms of phenotypes alone is ever possible [...]. The sufficient set of state variables for describing an evolutionary process within a population must include some information about the statistical distribution of genotypic frequencies«²⁸⁹). Mathematisch kann sogar gezeigt werden, dass die mittlere Fitness von Phänotypen aufgrund von Selektion auf genetischer Ebene abnimmt.²⁹⁰ Die genauen genetischen Systeme in der Bestimmung von phänotypischen Merkmalen sind aber häufig nicht bekannt. Deshalb ist es verbreitet, die genetische Ebene zu vernachlässigen und Selektionsprozesse allein auf der phänotypischen Ebene zu beschreiben, und zwar im Rahmen von spieltheoretischen Optimalitätsmodellen, die von einer *evolutionär stabilen Strategie* (ESS) (↑Sozialverhalten) auf phänotypischer Ebene ausgehen. Dass für die langfristige Evolution, die von einer wiederholten Einführung von neuen Mutationen ausgeht, die für die phänotypische Ebene formulierten Modelle tatsächlich angemessen sein können, zeigt P. Hammerstein 1996 in seiner *Straßenbahn-Theorie der Evolution* (»streetcar theory of evolution«):²⁹¹ Auch wenn aufgrund unterschiedlicher genetischer Mechanismen der Verlauf der Evolution im Raum der Phänotypen verschieden sein kann, ist der Endpunkt (die Endstation der Straßenbahn) doch der gleiche

und lässt sich als ein Nash-Gleichgewicht, also ein Fitnessmaximum, das von keiner alternativen Strategie gestört werden kann, beschreiben. Für die langfristige Evolution besteht nach diesem Modell also eine Konvergenz von Modellen auf genetischer und phänotypischer Ebene.

Die Price-Gleichung

Eine einfache und elegante mathematische Beschreibung von Selektionsprozessen jeglicher Art entwickelt G. Price Anfang der 1970er Jahre.²⁹² Seine grundlegende Formel ist seit den 1990er Jahren als die *Price-Gleichung* (»Price equation«) bekannt (vgl. Abb. 470).²⁹³ Price zielt mit seinem mathematischen Formalismus auf ein Modell, das alle Typen von Selektion im chemischen, genetischen und sozialen Bereich umfassen und einen ähnlich allgemeinen Status wie die Kommunikationstheorie einnehmen soll.²⁹⁴ Zur mathematischen Beschreibung der Verwandtenselektion wird die Price-Gleichung bereits in den 1970er Jahren angewandt²⁹⁵; im Anschluss daran entwickelt sie sich zu einem zentralen Ausgangspunkt in der Diskussion über die Ebenen der Selektion²⁹⁶ (s.u.). Durch die Bestimmung der beiden Terme auf der rechten Seite der Price-Gleichung werden in biologisch sinnvoller Weise die beiden Aspekte der Selektion zwischen Individuen in einer Generation (Kovarianzterm) und der Übertragungstreue eines Merkmals von einer Generation zur nächsten voneinander unterschieden. Die Besonderheit der Price-Gleichung besteht darin, dass sie Selektionsprozesse durch eine ungewöhnliche Verschränkung von Größen zweier Populationen beschreibt: Die Häufigkeit eines quantitativen Merkmals in einer (Nachfahren-) Population (q_i') wird nicht aus der Verteilung der Merkmale in dieser Population selbst bestimmt, sondern allein aus dem Anteil dieser Population, der von den Vorfahren mit dem betreffenden Merkmal in der Elterngeneration abstammt, gewichtet um die relative Fitness des Merkmals (w_i/w), formal: $q_i' = q_i w_i / w$.²⁹⁷ Im Rahmen biologischer Argumentationen ist diese Verschränkung sinnvoll und vertraut, weil die Fitness allgemein als ein Maß verstanden wird, das die Veränderungen der Häufigkeit eines Merkmals in einer Population ausgehend von der Vorfahrenpopulation bestimmt. Interpretiert als zeitliche Veränderung einer Population enthält die Gleichung über den Faktor der Fitness auch ein teleologisches Moment: Die Verteilung eines Merkmals in einer Population wird im Hinblick auf ihre zukünftige gerichtete Veränderung bestimmt.

Kritisch wird gegen die allgemeine Anwendung der Price-Gleichung eingewandt, dass ihr Formalis-

$$\Delta Q = Q_2 - Q_1 = \text{Cov}(z, q) / \bar{z} + \sum z_i \Delta q_i / N \bar{z}$$

Abb. 470. Die Price-Gleichung zur allgemeinen mathematischen Beschreibung von Selektionsprozessen. Die Gleichung gliedert die Veränderung eines quantitativen Merkmals in einer Population (ΔQ ; bei Price zunächst die Änderung der Häufigkeit eines Merkmals) in zwei Komponenten, denen eine klare biologische Bedeutung gegeben werden kann. Eine übliche Interpretation bezieht die Gleichung auf die Veränderung eines Merkmals von einer Generation zur nächsten. Die beiden Terme sind dann: (1) ein Kovarianzterm, der die statistische Verbindung zwischen dem Wert eines Merkmals von Individuen (q , z.B. der Körpergröße) und dessen Fitness (z ; bei Price ursprünglich die Anzahl von Nachkommen) misst ($\text{Cov}(z, q)$), und (2) ein Übertragungsterm, der die Verlässlichkeit der Übertragung des Werts eines Merkmals von einer Generation in die nächste misst ($\sum z_i \Delta q_i$; dividiert durch einen normalisierenden Faktor). Die erste Komponente misst das Ausmaß, in dem ein Merkmal überhaupt der Selektion unterliegt (das »Selektionsdifferenzial«), bei starker Kovarianz des Merkmals mit der Fitness (z.B. großem Einfluss der Körpergröße auf die Fitness) ist dieser Wert groß. Die zweite Komponente misst die Zuverlässigkeit der Übertragung jedes Merkmals von einer Generation in die nächste (sie steht also in Verbindung mit der Heritabilität) (aus Price, G. (1970). *Selection and covariance*. *Nature* 227, 520-521: 520).

mus die Ebene der Gruppe auch in solchen Fällen als Selektionsebene postuliert, in denen dies nicht der Fall ist, in denen die vermeintliche Selektion auf Ebene der Gruppe vielmehr allein ein Nebenprodukt der Selektion auf Ebene der Individuen ist.²⁹⁸ Zur Aufdeckung der kausalen Verhältnisse ist in diesem Fall das Verfahren der »Kontextanalyse« sinnvoller, das darin besteht, den Einfluss der Gruppeneigenschaften auf die Fitness als eine Korrelation darzustellen.²⁹⁹ In der Kontextanalyse erscheinen die Individuen als die zentralen Einheiten, denen Fitnesswerte zugeschrieben werden (Sober 1984: »organisms [...] are the benchmarks in terms of which group and genic selection are calibrated«³⁰⁰; Okasha: »focal levels«³⁰¹). Sie hat daher die Konsequenz, auch in solchen Fällen die Gruppe als Ebene der Selektion zu postulieren, in denen keine Varianz in der Reproduktionshäufigkeit von Gruppen besteht, sondern allein ein Gruppeneffekt hinsichtlich der Fitness der Individuen vorliegt (»weiche Selektion«).³⁰² Ob diese Fälle als Gruppenselektion zu werten sind, ist umstritten.³⁰³ Die quantitative Bestimmung der Anteile von Individual- und Gruppenselektion durch den Ansatz der Price-Gleichung und die Kontextanalyse führt hier zu unterschiedlichen Ergebnissen.

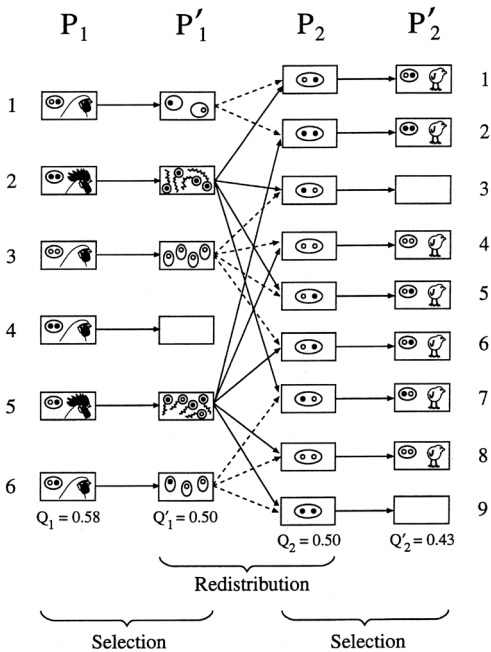


Abb. 471. Beispiel der Selektion zur Erläuterung der Größen in der Price-Gleichung. Der Prozess der Fortpflanzung von Haushühnern einer Population wird unterteilt in zwei Phasen der Selektion und eine Phase der Umverteilung der Merkmale: Die erste Phase der Selektion erfolgt bei der Erzeugung von Keimzellen, die zweite Phase bei der Entwicklung von Küken aus den neukombinierten Keimzellen. Während der beiden Selektionsphasen verändert sich die Häufigkeit von Merkmalen: Das als schwarzer Punkt symbolisierte Merkmal (z.B. ein Phäno- oder Genotyp) wird in der Population während der beiden Selektionsphasen seltener; seine Häufigkeit ist über die Größe Q angegeben. Die Häufigkeit des Merkmals in der Tochtergeneration P' ergibt sich aus der Häufigkeit in der Elternpopulation P , gewichtet über die Fitness des Merkmals ($Q'_i = Q_i w_i/w$). Es liegt eine Selektion vor, weil sich die Häufigkeit des Merkmals (Q) ändert (aus Price, G. [ca. 1971]. *The nature of selection. J. theor. Biol.* 175 (1995), 389-396: 393).

Selektion und Evolution

Darwin nennt seine Theorie nicht »Evolutionstheorie« (↑Evolution), sondern bereits in seinem »Sketch« von 1842 **Selektionstheorie** (»theory of selection«³⁰⁴) und in seinem Hauptwerk von 1859 regelmäßig **Theorie der natürlichen Selektion** (»theory of natural selection«³⁰⁵). Die Kurzform wird später von E. Haeckel und den Begründern der synthetischen Theorie aufgenommen und ist bis in die Gegenwart verbreitet.³⁰⁶ Im 20. Jahrhundert werden die Ausdrücke »Evolutionstheorie« und »Selektionstheorie« nicht selten äquivalent oder synonym verwendet; zumindest gilt die

Selektionstheorie als das zentrale Element der Evolutionstheorie. Konzeptionell sind »Evolution« und »Selektion« aber wohl unterschieden: Das Vorliegen von Selektion ist weder hinreichend noch notwendig für Evolution im Sinne einer Transformation von Arten (d.h. der Erzeugung von Organismen einer Art durch Organismen, die einer anderen Art angehören). Das Vorliegen von Selektion ist nicht hinreichend für Evolution, weil sie einen stabilisierenden Effekt auf eine Merkmalsverteilung haben kann, z.B. indem sie gleichzeitig auf verschiedene Merkmale wirkt, so dass keine Veränderung der selektierten Objekte erfolgt; das Vorliegen von Selektion ist daneben nicht notwendig für Evolution, weil auch andere Faktoren zu einer Veränderung von Organismen führen können (nämlich Drift; ↑Evolution: Abb. 126). Durch ihren Effekt der Stabilisierung von Eigenschaften von Organismen (und Genfrequenzen) wirkt Selektion in vielen Fällen der Evolution als Veränderung direkt entgegen.³⁰⁷ Bereits R.A. Fisher kann daher 1930 bemerken: »Natural Selection is not Evolution.«³⁰⁸

Konstitutions-Kontinuations-Korrelation

Der Terminus der Selektion ist heute in der Biologie als ein Konzept etabliert, das keine Bezüge zu einer intentionalistischen Planung enthält. Es bezeichnet das Muster eines komplexen Prozesses, der in seiner Grundstruktur eine Korrelation enthält, adäquat daher mit statistischen Mitteln zu beschreiben ist. In diesem Sinne lässt sich das Konzept der Selektion analysieren als die Korrelation zwischen den spezifischen Eigenschaften eines Organismus, also seiner Konstitution, und seiner Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit, also der Dauer der Kontinuation seiner spezifischen Konstitution in der Zeit. Diese Korrelation tritt wiederholt über viele Generationen auf, so dass es zu einer langfristigen Veränderung der Verteilung organischer Konstitutionen kommt. Knapp formuliert ist die Selektion also eine **kumulative Konstitutions-Kontinuations-Korrelation** (↑Evolution: Tab. 66).

Anpassung oder Entwicklungszwang?

Nachdem besonders unter dem Einfluss der Soziobiologie in den späten 1960er und 70er Jahren jedes Merkmal von Organismen als durch Selektion in der Vergangenheit geformt angesehen wird (↑Anpassung/Adaptationismus), beginnt sich seit den späten 1970er Jahren die Einschätzung durchzusetzen, dass viele Merkmale nicht als Anpassungen an die Umwelt zu erklären sind, sondern allein aus der inneren Struktur des Organismus, d.h. den Einschränkungen (»constraints«; ↑Typus), die durch seinen

Bauplan gegeben sind. Besonders prominent verbindet sich diese These mit einem bekannten Aufsatz S.J. Goulds und R. Lewontins aus dem Jahr 1979, in dem sie die Merkmale von Organismen mit rein architektonisch bedingten, nicht durch ein spezielles Design geformten Elementen in Bauwerken vergleichen. Ebenso wie diese Elemente in Bauwerken seien auch viele Merkmale von Organismen nicht durch Selektion geformt, sondern vielmehr eine bloße Folge von bauplanbedingten Entwicklungszwängen: »constraints restrict possible paths and modes of change so strongly that the constraints themselves become much the most interesting aspect of evolution«. ³⁰⁹ Auch wenn die Entwicklungszwänge oder -einschränkungen als innere Anpassungen interpretiert werden können und sich damit dem allgemeinen Modell einer Selektion durch differenzielle Fitness einfügen, werden die auf den Bauplanvorstellungen aufbauenden Theorien oft als Alternative zur Selektionstheorie verstanden.

Empirischer Gehalt der Selektionstheorie

Bereits wenige Jahre nach der Formulierung des Selektionsprinzips durch Darwin wird ein grundsätzlicher Einwand dagegen vorgebracht, der in der Folge immer wieder auch von Wissenschaftstheoretikern und Philosophen, darunter so prominenten wie K. Popper und J. Fodor, aufgegriffen wird: der Vorwurf der empirischen Leere oder Tautologie dieses Prinzips (vgl. Tab. 257). ³¹⁰ Der Vorwurf lautet: Mit dem Schema der Erklärung des im Vergleich zu Konkurrenten besseren Überlebens und Vermehrens von Organismen eines bestimmten Typs durch ihre Disposition zu eben diesem besseren Überleben und Vermehren sei doch keine substantielle Erklärung gegeben, sondern allein eine Reformulierung des Explanandums. Von Seiten der Biologen, die der Selektionstheorie eine große Erklärungs- und Integrationskraft zuschreiben, wird diesem Vorwurf mehr oder weniger ratlos begegnet (↑Anpassung/Fitness). Von wissenschaftstheoretischer Seite wird die Einschätzung des Prinzips als Tautologie anfangs meist als Kritik an der Selektionstheorie gewertet, seit den 1950er Jahren dient sie dagegen zunehmend der Analyse ihres wissenschaftstheoretischen Status. A.R. Manser bezeichnet das Verfahren der zirkulären Definition von zentralen Begriffen (»circular definition of key terms«) 1965 als ein *konzeptionelles Schema* (»a conceptual scheme«) und nicht eine testbare Hypothese, dem aber trotzdem ein großer Wert für die Organisation der empirischen Forschung zukommen könne. ³¹¹ Die Tautologie des begrifflichen Rahmens wird also zugestanden und nicht als

Schaden der Theorie angesehen. Eingestanden wird damit, dass das Selektionsprinzip für sich betrachtet nichts erklärt und – besonders in Verbindung mit dem Begriff der Fitness – allein als Platzhalter für eine jeweils mit empirischem Gehalt zu füllende Erklärung dient (↑Anpassung/Fitness). ³¹² Der Status des Selektionsprinzips als ein für sich gesehen empirisch leeres Schema kann auch als Ausdruck der Tatsache verstanden werden, dass es keine allgemeinen Gesetze der Evolution gibt und dass die Geschichte des Lebens eine von Kontingenzen geprägte Geschichte ohne Gesetze und ohne einheitliche Tendenz der Entwicklung ist – ein Zusammenhang, auf den J.J.C. Smart bereits 1963 hinweist ³¹³ und der 2010 von J.A. Fodor und M. Piatelli-Palmarini erneut betont wird. Die Selektionstheorie formuliert keine Mechanismen des phänotypischen Wandels und keine Gesetze der Form oder Evolution und kann daher auch nicht als eine kausale Theorie verstanden werden (»a theory of causation« is exactly what the theory of selection is not« ³¹⁴). Die Anwendung der Theorie in Form von Anpassungserklärungen vollzieht sich in einer fallweisen Beurteilung, die aufgrund der jeweils konkreten Bezüge die Gestalt von Narrativen hat. Gemeinsam ist diesen Narrativen aber das kausale Schema, das mit dem Selektionsprinzip gegeben ist. Und diese Gemeinsamkeit bedingt es, dass das Selektionsprinzip den vereinheitlichenden Rahmen einer Vielzahl konkreter Forschungsprogramme bilden kann ³¹⁵, oder, wie es A. Rosenberg 2006 formuliert: »Biology is history, but unlike human history, it is history for which the ›iron laws‹ of historical change have been found and codified in Darwin's theory of natural selection«. ³¹⁶

Selektionsebenen

Eine Diskussion über verschiedene Ebenen, auf denen eine Selektion wirksam ist, erfolgt seit Mitte der 1960er Jahre und entwickelt sich bis in die Gegenwart zu einer der am intensivsten geführten Kontroversen der Theoretischen Biologie. ³¹⁷ N.E. Collias verwendet bereits 1944 den Ausdruck ›Selektionsebenen« (»we consider that two different levels of selection are involved – that of the individual and that of the group«). ³¹⁸ Die Formulierung verbreitet sich aber erst seit den 1960er Jahren. ³¹⁹

Selektionseinheiten

Weitgehend äquivalent dazu wird in der Diskussion der Ausdruck *Selektionseinheiten* (»units of selection«) verwendet. Das Wort erscheint seit Ende des 19. Jahrhunderts, zuerst im Kontext der Züchtungs-

»To me the conception of this law of Nature [i.e. natural selection] came intuitively as a self-evident fact, almost without an effort of concentrated thought. Mr. Darwin here seems to have more merit in the discovery than I have had; to me it did not appear a discovery. He seems to have worked it out by inductive reason, slowly and with due caution to have made his way synthetically from fact to fact onwards; while with me it was by a general glance at the scheme of Nature that I estimated this select production of species as an *à priori* recognisable fact – an axiom requiring only to be pointed out to be admitted by unprejudiced minds of sufficient grasp« (Matthew 1860, xv).

»[W]hen once enunciated, the truth of his [Darwin's] hypothesis is so obvious as scarcely to need proof [...] natural selection has always been going on, is going on now, and must ever continue to go on [...] this [i]s an *à priori* certainty« (Spencer 1864, 445).

»Natural selection, is, when understood, so necessary & self-evident a principle« (Wallace 1866, 228).

»Survival of the fittest« [...] is sheer tautology, and simply returns us our question in the shape of an answer: We ask, Who is fit to survive? and we are answered, He who is very fit or the fittest« (Müller 1878, 100).

»Solche Cirkelschlüsse, die Aufstellung unmaßgeblicher Prämissen und die andauernde Verwechslung von Nützlichkeit und Selektion, widersprechen den elementarsten Forderungen an logisches Denken. Der immer von neuem sich schließende Gedankenkreis aber – die unaufhörlich sich wiederholende Logik des Drehorgelspiels dieser Art von Selektionslehre – läßt sich auch in den Satz fassen: weil alles nützlich ist, ist alles durch Selektion entstanden, und weil alles durch Selektion entsteht, ist alles nützlich« (Eimer 1897, 87).

»[Es gilt], daß die Richtigkeit der Selectionslehre nicht aus der Beobachtung spezieller Fälle in der Natur sich ergibt und auch nicht an solchen in ihrem ganzen Umfange geprüft werden kann, sondern daß sie eine logische Folgerung aus den allgemeinen Erfahrungstatsachen der Variabilität, des Geburtenüberschusses und des Kampfes ums Dasein darstellt« (Plate 1908, 122).

»Ein Liebhaber paradoxer Formulierungen könnte geradezu sagen, es sei der Haupteinwand gegen die Selektionstheorie, dass sie nicht widerlegt werden kann« (von Bertalanffy 1949, 90).

»Man sagte, das Selektionsprinzip sei eigentlich »eine Selbstverständlichkeit«; es besage nichts, was nicht schon im Wesen des Lebendigen überhaupt liege. Natürlich »müsse« das Unzweckmäßige, wo es überhaupt einmal auftauche, zugrunde gehen, sobald es mit dem Zweckmäßigen konkurriere, dieses allein aber müsse übrigbleiben. [...] Daß es [d.i. das Selektionsprinzip] aber mit einer »Selbstverständlichkeit« antwortet, ist sein Schade nicht. Wer das herausfindet, bestreitet das Selektionsprinzip nicht, sondern bestätigt es. Er liefert das Eingeständnis,

daß dieses Prinzip einmal in seinem Wesen begriffen, auch rein in sich selbst einleuchtend ist. Was es besagt, ist eben kein bloßer Erfahrungssatz, sondern eine echt apriorische Einsicht« (Hartmann 1950, 646).

»Darwin pointed out that in the struggle for existence it will be those most fitted to survive who do in fact survive – which is a complete truism – a self-evident truth. Or, put it another way – he said that Nature selected for survival only the fittest. But how could this statement be tested experimentally. What are the fittest? Simply those that survive. Nature selects for survival those that survive!« (Cannon 1958, 82).

»Natural selection, which was at first considered as though it were an hypothesis that was in need of experimental or observational confirmation, turns out on closer inspection to be a tautology, a statement of an inevitable although previously unrecognized relation. It states that the fittest individuals in a population (defined as those which leave most offspring) will leave most offspring. Once the statement is made, its truth is apparent. This fact in no way reduces the magnitude of Darwin's achievement; only after it was clearly formulated, could biologists realise the enormous power of the principle as a weapon of explanation« (Waddington 1960, 385).

»[I]n the theory of evolution we are concerned with the hereditary relationships of terrestrial creatures only, and so we are not concerned with laws in the strict sense. If we try to produce laws in the strict sense which describe evolutionary processes anywhere and anywhen it would seem that we can do so only by turning our propositions into mere tautologies. We can say that even in the great nebula in Andromeda the »fittest« will survive, but this is to say nothing, for »fittest« has to be defined in terms of »survival« (Smart 1963, 59).

»[Darwin's theory] is not open to experimental refutation in the way that is normally expected of a scientific theory. [...] The apparent irrefutability of the theory has two main sources, the circularity of the definition of the central terms of the theory and the lack of any serious alternative« (Manser 1965, 19; 32).

»[The attribution to »natural selection«] amounts to nothing more than a belief that there is some naturalistic explanation for these phenomena« (Chomsky 1968, 83).

»Darwinism is not a testable scientific theory, but a metaphysical research programme – a possible framework for testable scientific theories« (Popper 1974, 134).

»[I]f the theory of evolution were summarized as »evolution is the survival of the fittest« and »the fittest are those which survive«, this two-axiom statement could be reduced to the single axiom »evolution is the survival of the survivors«, a clearly empty phrase. [...] the pattern provided by some tautologies may lead to an ordering of the facts which the researcher might not otherwise see« (Peters 1976, 2; 11).

»[S]peculative evolutionary explanations have important unifying roles in the biomedical sciences [...] the evolutionary process provides a background naturalistic framework theory at a nearly metaphysical level of generality and testability, permitting heuristically useful functional and teleological language to be applied to organisms« (Schaffner 1993, 359).

»[M]any of the general laws in evolutionary biology (the if/then statements provided by mathematical models) seem to be nonempirical. That is, once an evolutionary

model is stated carefully, it often turns out to be a (nonempirical) mathematical truth. [...] Physical laws are often empirical, but general models in evolutionary theory typically are not« (Sober 1993, 71; 72).

»The mechanisms of evolution are the subject matter not of evolutionary theory but of the vignettes that natural history retails case by case. Evolution is a kind of history, and both are just one damned thing after another« (Fodor & Piatelli-Palmarini 2010, 135).

Tab. 257. Charakterisierungen des Selektionsprinzips als empirisch leer oder tautologisch.

praxis von Kulturpflanzen und Haustieren (Webber 1896: »the individual may be termed the ›unit of selection«. For instance, to produce a seedless fruit we would take seed from that individual which shows by an examination of numerous fruits that it has a tendency to produce seedlessness«³²⁰; Anonymus 1899: »The unit of selection is the individual. The superiority of one seed over others from the same individual, with respect to the transmission of characters, cannot be foretold«³²¹). Neben dem Individuum gelten in Züchtungsexperimenten insbesondere auch die von einem Individuum produzierten Fortpflanzungseinheiten (insbesondere die Samen von Pflanzen) als Selektionseinheiten (Webber 1905: »The importance of considering the individual as the unit of selection under ordinary conditions was emphasized but it was pointed out that in some cases the selection of a fraction of an individual [e.g., the kernels in corn] will give quicker results«³²²).

Auf die Verhältnisse der Natürlichen Selektion überträgt J.M. Baldwin das Konzept in den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts. Anfangs unterscheidet er dabei Morphologie und Verhalten (die Physis und die Psyche) von Organismen sowie deren Einheit (das Psychophysische) als Einheiten der Selektion (1902: »it has been the psychophysical, not the physical alone, nor the mental alone, which has been the unit of selection in the main trend of evolution«³²³). Wenig später bezieht er das Konzept auf Individuum und Gruppe als zwei zu unterscheidende Selektionseinheiten in der Evolution des Menschen (1909: »[in man] the group becomes the unit of selection because it contains within it an effective social situation, and [...] selection on the basis of the struggle of group with group is its method«³²⁴). 1911 weitet Baldwin diese Betrachtung auf die sozialen Insekten aus und stellt auch hier die Gruppe als eine relevante Selektionseinheit neben der des Individuums heraus (»the social Hymenoptera, where the group rather than the individual appeared as the unit of selection«³²⁵).

Die arbeitsteilig organisierten »Staaten« der sozialen Insekten bilden bereits für Darwin und auch in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts die am meisten diskutierte Einheit der Selektion oberhalb der Organisationsstufe der Individuen (Sturtevant 1938: »the colony is the unit of selection, to the exclusion of individual selection within the colony«³²⁶; Maynard Smith 1964: »The unit on which selection is operating is the group and not the individual«³²⁷). Allgemein wird diejenige Entität als eine Selektionseinheit angesehen, die in einem Selektionsprozess als eine Einheit reagiert (Slobodkin & Rapaport 1974: »responds to selective forces as a unit«³²⁸).

Gene, Individuen, Verwandte, Gruppen, Arten

Entsprechend der Ebene, auf der die Selektion wirksam ist, hat sich die Unterscheidung von »Genselektion«, »Individualesektion«, »Verwandtenselektion«, »Gruppenselektion« und »Artenselektion« etabliert (s.u.). Im Prinzip kann der Begriff der Selektion für jede Stufe der organischen Hierarchie angewendet werden, auf der replikationsfähige Entitäten vorliegen (also Gene, Chromosomen, Zellen, Individuen, Gruppen, Populationen, Arten und Biozönosen)³²⁹, und zwar in doppelter Weise, wie E. Sober 1984 bemerkt: sowohl in Bezug auf die Objekte der Selektion als auch in Bezug auf die Eigenschaften, die dem Selektionsprozess kausal zugrunde liegen.³³⁰

Der historische Ursprung der Unterscheidung von Ebenen der Selektion unterhalb der des Individuums liegt in der populationsgenetischen Begründung der Evolutionstheorie in den 1920er und 30er Jahren. Die Protagonisten dieser theoretischen Fundierung der Evolutionstheorie, Fisher, Wright und Haldane, betrachten – anders als Darwin – nicht individuelle Organismen, sondern *Gene* als die Einheiten der Selektion. In ihrem mathematischen Ansatz zur Beschreibung der Selektion ist es ausdrücklich die Veränderung von Genhäufigkeiten in einer Population, die modelliert wird (↑Population).

Gen

(Fisher 1930; Williams 1966; Dawkins 1976)

Die unterste replikationsfähige biologische Einheit sind die Gene; ihre Variationen, die zu unterschiedlichen Merkmalen des Organismus führen, bedingen Änderungen ihrer Häufigkeit in der nächsten Generation.

Merkmal

(D.S. Wilson 1980; Sober 2001)

Merkmale, die nicht nur genetisch, sondern auch durch Umwelteinflüsse bedingte Eigenschaften von Organismen sind, zeigen eine Variation, die systematisch korreliert ist mit der Aussicht auf Erhaltung und Ausbreitung der Varianten.

Organismus

(Darwin 1858; Wallace 1858)

Als Individuen unterscheiden sich Organismen in ihren Eigenschaften, diese Unterschiede werden an die Nachkommen weitergegeben und sind relevant für ihre unterschiedlichen Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten.

Verwandtengruppe

(Fisher 1930; Hamilton 1963)

Verwandtengruppen variieren in Eigenschaften, die sich aus dem unterschiedlichen Verhalten der Gruppenmitglieder gegenüber Verwandten und Nicht-Verwandten ergeben (z.B. Helfersysteme, bei denen die Helfer sich selbst schädigen); diese Differenzen bedingen unterschiedlich langen Erhalt der Gruppen.

Soziale Gruppe

(Darwin 1871; Wynne-Ewards 1962)

Soziale Gruppen unterscheiden sich in Gruppeneigenschaften, die für den Erhalt der Gruppe maßgeblich sind (z.B. in statistischen Messgrößen wie dem Durchschnitt und der Varianz der Körpergröße oder die Heterozygotiefrequenz).

Art

(Stanley 1975)

Arten variieren in ihren Eigenschaften, die für ihre Existenzdauer relevant sind (z.B. Passung in ein ökologisches System, Nischenbreite, Populationsgröße).

bewusst neutralen Begriff, um Replikationsprozesse auf verschiedenen organischen Ebenen identifizieren zu können. Replikatoren bilden nach Dawkins die Einheiten, an denen die Selektion angreift; auf ihrer Ebene ist also Selektion wirksam. Dem Replikator stellt er die zweite Kategorie der *Vehikel* gegenüber, die von den Replikatoren für den effektiven Fortbestand ihrer Existenz konstruiert seien.³³² D. Hull übernimmt 1980 von Dawkins die Bezeichnung ›Replikator‹ und stellt ihr den seit dem verbreiteten Ausdruck *Interaktor* (›interactor‹) gegenüber. Hull definiert einen Replikator als eine Entität, die ihre Struktur weitgehend unverändert über Fortpflanzung vervielfältigt (›replicator: an entity that passes on its structure largely intact in successive replications‹). Unter einem ›Interaktor‹ versteht er eine Entität, die als kohäsive Ganzheit mit ihrer Umwelt interagiert, so dass die Ursache ihrer (im Vergleich zu anderen solchen Entitäten) differenziellen Reproduktion in ihr selbst liegt (›interactor: an entity that interacts as a cohesive whole with its environment in such a way that this interaction causes replication to be differential‹).³³³ Die Replikation ist nach Hull eine hinreichende Bedingung für Evolution (im Sinne der differenziellen Reproduktion von unterschiedlichen Entitäten), nicht jedoch für den Prozess der Natürlichen Selektion, der eine kausale Interaktion von Entitäten enthält. Für die Definition von ›Selektion‹ ist bei Hull das Konzept der Interaktion zentral. Er bestimmt die Selektion als den Prozess, in dem das differenzielle Überleben und Vermehren von Interaktoren die Ursache für den differenziellen Fortbestand (›perpetuation‹) der betreffenden Replikatoren ist (vgl. Tab. 255).³³⁴

Die Bezeichnung der Gene als ›Replikatoren‹, insbesondere als »Selbst-Replikatoren«, wird in den letzten Jahren allerdings kritisch gesehen (↑Fortpflanzung/Replikation). Denn es sind nicht die Gene selbst, die ihre Vervielfältigung bewirken, dies leistet allein der Zellapparat als Ganzer bzw. der Organismus. Nicht ein Gen, sondern allein ein Organismus bildet ein sich selbst replizierendes System, betont etwa R. Lewontin 1993.³³⁵ J. Griesemer wendet außerdem ein, dass der Ausdruck ›Replikator‹ von den wesentlichen entwicklungsbiologischen Aspekten der Reproduktion abstrahiert: Für die Reproduktion der Organismen ist kennzeichnend, dass sie nicht ein bloßes Kopieren nach einem Vorbild darstellt, sondern sie darüber hinaus weitere entscheidende Eigenschaften aufweist, z.B. die materielle Überlappung von Eltern und Nachkommen (in den Keimzellen), die bei anderen Kopierprozessen nicht vorliegen muss (z.B. bei Fotokopien), und die Rekursivität, also die Fort-

Tab. 258. Ebenen der Selektion.

Vielen Autoren erscheint eine grundlegende Unterscheidung in der Analyse von Selektionsebenen besonders relevant: die Unterscheidung von sich reproduzierenden Einheiten auf der einen Seite und miteinander interagierenden Einheiten auf der anderen Seite. R. Dawkins führt 1976 für die erste Kategorie den Terminus *Replikator* (›replicator‹) ein; er versteht darunter in erster Linie ein »Molekül«, genauer ein »Gen«, das er charakterisiert über die »außergewöhnliche Eigenschaft, Kopien seiner selbst herstellen zu können«.³³¹ Dawkins wählt einen

setzung der Reproduktionsfähigkeit in jeder neuen Generation. Griesemer schlägt als angemesseneren Begriff zur Bezeichnung der Einheit der Reproduktion daher den Ausdruck *Reproduktor* (»reproducer«) vor (↑Fortpflanzung; Entwicklung: Tab. 52).³³⁶

Es kann aber darüber hinaus grundsätzlich bestritten werden, dass die Unterscheidung von Replikatoren und Interaktoren überhaupt relevant für eine Diskussion von Selektionsebenen ist. Eine allgemeine Charakterisierung der Evolution, wie sie etwa Lewontin gibt (s.o.), kommt ohne diese Unterscheidung aus. Entscheidend für die Wirksamkeit von Selektion ist die Ähnlichkeit der Nachkommen mit ihren Eltern, nicht notwendig ist dagegen die Herstellung dieser Ähnlichkeit über partikuläre Merkmalsträger (Replikatoren).³³⁷ Die Vererbung muss also in keiner Weise in Form von separaten Teilchen erfolgen, um in der Selektion wirksam zu werden. Besonders im Kontext von Diskussionen einer kulturellen Evolution (↑Kultur) wird auf die Möglichkeit von Selektion und Evolution ohne partikuläre Träger der Vererbungsseinheiten hingewiesen.³³⁸

Mehrebenenselektion

Kompliziert ist die Antwort auf die Frage, auf welcher Ebene die Selektion wirksam ist, weil sie nicht selten auf mehreren Ebenen gleichzeitig wirkt und weil es Nebenwirkungen der Selektion auf einer Ebene bezüglich der anderen Ebenen geben kann (vorausgesetzt die Selektion wird überhaupt als eine Kraft verstanden³³⁹; s.o.). Seit den frühen 1970er Jahren wird dieses Phänomen *Mehrebenenselektion* genannt (Darlington 1972: »multilevel selection«³⁴⁰). Die Kovarianz der Fitness mit der Variation von Merkmalen auf einer Ebene muss also nicht immer ein Ausdruck der Selektion auf dieser Ebene sein; sie kann auch ein bloßes *Nebenprodukt* (Okasha 2006: »by-product«) der Selektion auf einer anderen Ebene sein (vgl. Abb. 472). So könnte, in einem einfachen Beispiel E. Sobers³⁴¹, die Selektion für eine hohe Körpergröße auf individueller Ebene zu einer Kovarianz der mittleren Körpergröße der Individuen in einer Gruppe (einer Eigenschaft von Gruppen, also einer anderen Ebene der Selektion) mit der Fitness der Individuen führen, wenn große Organismen gehäuft in Gruppen mit großer mittlerer Körpergröße erscheinen – und zwar auch dann, wenn die Eigenschaft auf Gruppenebene, die mittlere Körpergröße, keinen kausalen Faktor für die Fitness bildet und diese Ebene damit keine Selektionsebene darstellt. Umgekehrt kann es aber auch sein, dass tatsächlich die Gruppeneigenschaft ein kausaler Faktor für die individuelle Fitness ist und die Ebene der Gruppe damit

eine Selektionsebene darstellt (wenn also im Beispiel Sobers die Fitness der Individuen tatsächlich nicht (allein) von ihrer eigenen Körpergröße, sondern der mittleren Körpergröße der Individuen ihrer Gruppe abhängt; vgl. den rechten Teil der Abb. 472).

Über formale Verfahren wie die Price-Gleichung (s.o.) oder eine Kontextanalyse kann der quantitative Beitrag der Selektion auf den verschiedenen Ebenen ermittelt werden.³⁴² Nach einer verbreiteten Ansicht ist es für die Identifikation einer Ebene der Selektion ausschlaggebend, dass der kausale Grund der Selektion Eigenschaften von Einheiten dieser Ebene betrifft.³⁴³ Wenn in einer Gruppe von Organismen beispielsweise eine *Selektion von Organismen*, aber die *Selektion für eine Gruppeneigenschaft* vorliegt (z.B. die Gruppengröße), dann kann von einer *Gruppen-selektion* gesprochen werden.

Die Selektion einer Einheit auf einer Ebene kann unmittelbar mit der Selektion auf einer anderen Ebene verbunden sein. Bei jedem Selektionsprozess ist zu unterscheiden zwischen der materiellen *Einheit*, die einer Selektion unterliegt, (die Entität, auf die Sobers Frage nach der *Selektion von* zielt) und der *Eigenschaft*, aufgrund derer die Selektion erfolgt (der Gegenstand von Sobers Frage nach der *Selektion für*; nach Walton die *Basis* der Selektion³⁴⁴; nach Mahner und Bunge die *Einheit der Beschreibung*³⁴⁵). Ausschlaggebend für die Feststellung der Ebene, auf der die Selektion stattfindet, ist die Frage, welcher Entität die Eigenschaft zugeschrieben wird, aufgrund derer die Selektion erfolgt, worin also der *kausale Grund* der Selektion besteht.³⁴⁶ Wenn in einer Gruppe von Organismen eine *Selektion von Organismen*, aber die *Selektion für eine Gruppeneigenschaft* vorliegt (z.B. die Gruppengröße), dann liegt eine *Gruppen-selektion* vor.

Offensichtlich können höher organisierte Einheiten wie Gruppen von Individuen nicht nur eine *Ebene* der Selektion, sondern auch ein *Produkt* der Selektion darstellen: Bereits die Entstehung von Chromosomen und mehrzellige Organismen in der Evolution bildet das Ergebnis einer Selektion, die zu einer Kooperation unter Teilen von Organismen (nämlich Genen oder Zellen) führte (s.u.: Gruppen-selektion).

In Fällen, in denen auf verschiedenen Ebenen eine selektierte Eigenschaft beschrieben werden kann (z.B. Eigenschaften des Genotyps und des Phänotyps), schlägt R. Brandon 1990 vor, diejenige Eigenschaft als die selektierte anzusehen, die kausal unmittelbar mit dem Selektionsprozess verbunden ist (die »proximate Ursache«). Der Phänotyp gilt z.B. als enger mit dem reproduktiven Erfolg eines Organismus verbunden als der Genotyp; es wird gesagt, der

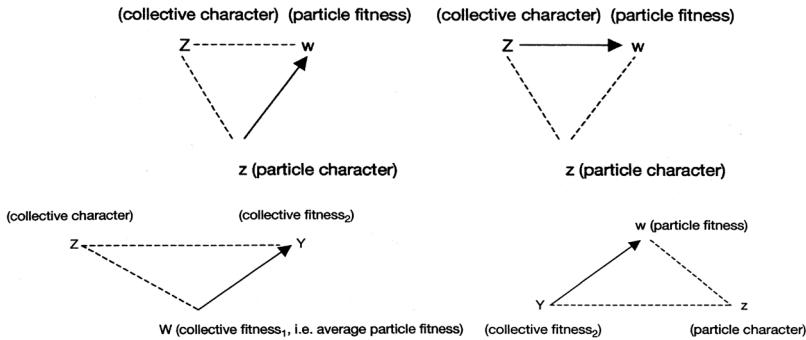


Abb. 472. Ein grafisches Modell zur Darstellung von Ebenen der Selektion. Oben Mehrebenenselektion mit der Ebene der Teile (Elemente oder Teilchen) als Bezugspunkt (Modell 1). Links: Teilchenselektion (»particle selection«; z.B. Genselektion): Ein Merkmal der Ganzheit (des Kollektivs) Z ist mit der Fitness der Teilchen w korreliert, die Ursache für die Fitness eines Teilchens liegt aber in den Merkmalen der Teilchen z, befindet sich also auf der Ebene der Teilchen. Die Kovarianz der Ganzheitseigenschaft mit der Fitness der Teilchen ist demnach lediglich ein Nebenprodukt der Selektion auf der Ebene der Teile. Rechts: Ganzheitsselektion (»collective selection«; z.B. Gruppenselektion): Die Fitness von Teilen (Gruppenmitgliedern) ist zwar mit ihren Eigenschaften korreliert, die Ursache für die Fitness der Teile (Gruppenmitglieder) liegt aber in Eigenschaften des Ganzen Z, dem sie angehören. Die Kovarianz von Merkmalen der Teile (Gruppenmitglieder) mit ihrer Fitness ist hier also ein Nebenprodukt der Selektion auf der Ebene der Ganzheiten (Gruppen). Ganzheits- oder Gruppenselektion liegt also immer dann vor, wenn eine Selektion von Ganzheits- bzw. Gruppeneigenschaften erfolgt. Unten Mehrebenenselektion mit der Ebene des Ganzen (des Kollektivs) als Bezugspunkt (Modell 2). Links: Teilchenselektion: Eine Eigenschaft der Ganzheit (des Kollektivs) Z ist zwar mit der Fitness dieser Ganzheit Y korreliert, die Ursache für die Fitness der Ganzheit liegt jedoch in der durchschnittlichen Fitness der Teile der Ganzheit (der Teilchen des Kollektivs) W, stellt also keine Ganzheitseigenschaft dar. Rechts: Ganzheitsselektion: Die Merkmale der Teile sind zwar mit ihrer Fitness korreliert; die Ursache für die Fitness der Teile liegt aber in der Fitness der Gruppe Y, der sie angehören. Die Kovarianz von Merkmalen der Teile mit ihrer Fitness ist hier also ein Nebenprodukt der Selektion auf der Ebene der Ganzheiten. Diese Selektion kann hier somit nicht als eine Resultierende einer Selektion auf der Ebene ihrer Teile verstanden werden. Zeichenerklärung: gestrichelte Linien: Korrelationen; durchgezogene Linien: Kausalitäten. In realen Situationen kann eine Selektion auf den verschiedenen Ebenen gleichzeitig vorliegen, so dass über mathematische Verfahren der jeweilige Beitrag einer Selektionsebene für die Merkmalsausprägung quantifiziert werden kann (aus Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*: 91; 102; 109).

Phänotyp stehe in einem Verhältnis des *Abschirmens* (»screening off«) zum Genotyp.³⁴⁷ Allerdings schirmt der Phänotyp nicht in allen Fällen den Genotyp vollständig ab: Schon der einfache Fall der genetischen Dominanz, verbunden mit einem Fitnessnachteil von homozygot rezessiven Individuen offenbart die kausale Wirksamkeit der genotypischen Ebene: Die beiden Genotypen *Aa* und *AA* haben in diesem Fall zwar den gleichen Phänotyp (wegen der Dominanz von *A* gegenüber *a*), Individuen mit dem Genotyp *Aa* haben aber einen Fitnessnachteil, weil sie mit größerer Wahrscheinlichkeit Nachkommen mit dem Genotyp *aa* hervorbringen.³⁴⁸

Eine ähnliche Unterscheidung wie die zwischen Replikator und Interaktor führt E.A. Lloyd 1992 ein. Sie differenziert zwischen dem *Nutznieser der Selektion* (»beneficiary of selection«) und dem *Besitzer der Anpassung* (»owner-of-adaptations«).³⁴⁹ Die Nutznießer der Selektion sind nach Lloyd die langfristig Überlebenden des Selektionsprozesses, d.h. entweder die Arten oder Stammlinien oder die Allele, die sich gegenüber ihren Konkurrenten durchsetzen. Ein Nutznießer der Selektion kann auch eine Entität sein, für die keine direkte Selektion vorliegt, die also kein Interaktor in Hulls Sinne ist. Denn der Nutzen kann sich als Nebeneffekt einer Selektion auf einer anderen Selektionsebene ergeben. Andererseits müssen nicht alle Interaktoren auch Besitzer von Anpassungen sein, weil Effekte auf anderen Selektionsebenen wiederum die Ausbildung von Anpassungen auf der Ebene eines Interaktors verhindern können.³⁵⁰

Die Debatte über die Ebenen der Selektion ist bis in die Gegenwart lebendig. Sie wird insbesondere von Anhängern einer »dynamischen« Interpretation von Selektion geführt. Aus der Sicht der »statistischen« Interpretation von Selektion (s.o.) ist die Debatte grundsätzlich fehlgeleitet, weil die Selektion nach dieser Interpretation nicht die Ursachen für das Überleben und die Reproduktion von Individuen betrifft, sondern sich allein auf der Ebene der statistischen Struktur von Populationen bewegt. Die auf individuelle Entitäten bezogene Unterscheidung von Replikator und Interaktor macht im Rahmen der statistischen Interpretation keinen Sinn, da Selektion

		Ebene der Selektion	
		Teilchenselektion (mit Nebenwirkungen auf der Kollektivebene)	Kollektivselektion (mit Nebenwirkungen auf der Teilchenebene)
Bezugspunkt der Selektion	Teilchen als Bezugspunkt	<i>Teilchenselektion für Teilcheneigenschaften</i> Beispiel: Eine Eigenschaft eines Organismus (wie seine Körpergröße) bedingt seine Fitness.	<i>Kollektivselektion für Teilcheneigenschaften</i> Beispiel: Eine Eigenschaft seiner Gruppe (wie die mittlere Körpergröße) bedingt die Fitness eines Organismus.
	Kollektiv als Bezugspunkt	<i>Teilchenselektion für Kollektiveigenschaften</i> Beispiel: Die mittlere Fitness ihrer Mitglieder bedingt die Fitness einer Gruppe (oder einer Art). Die Kovarianz der Eigenschaft eines Kollektivs mit seiner Fitness ist ein Nebenprodukt der Selektion auf Teilchenebene.	<i>Kollektivselektion für Kollektiveigenschaften</i> Beispiel: Die Fitness seiner Gruppe (oder seiner Art) bedingt die Fitness eines Organismus. Die Kovarianz der Eigenschaft eines Individuums mit seiner Fitness ist ein Nebenprodukt der Selektion auf Kollektivebene.

Tab. 259. Kreuzklassifikation von vier Typen der Selektion und ihre Nebenwirkungen im Falle einer Mehrebenenselektion (in Anlehnung an Abb. 472).

grundsätzlich als ein Effekt auf Populationsebene beschrieben wird.³⁵¹

Gruppenselektion

Eine klare terminologische Unterscheidung zwischen Gruppenselektion (»extra-group selection«) und Individualelektion (»intra-group selection«) findet sich bereits 1894 bei dem »Biometriker« K. Pearson³⁵² (1898 bei Pearson und Filon: »inter-group selection« versus »individual selection« oder »intra-group selection«³⁵³). Unter Bezug auf Darwin versteht Pearson die Selektion innerhalb von Gruppen als einen Wettbewerb (»intra-group struggle for existence«³⁵⁴), der für eine Art im Sinne einer intraspezifischen Konkurrenz zwischen den Individuen nützlich sein kann (»intra-group competition may be of great social value, as putting the right man into the right place«³⁵⁵).

Terminologische Ursprünge

Die mit diesen Begriffen verbundene langandauernde Kontroverse über die Ebenen der Selektion beginnt jedoch erst in den 1960er Jahren. Der Terminus »Gruppenselektion« (»group selection«) etabliert sich in dieser Kontroverse, nachdem V.C. Wynne-Edwards ihn 1962 verwendet.³⁵⁶ Wynne-Edwards gibt zahlreiche Beispiele für Verhaltensweisen von Organismen, von denen er behauptet, sie erfolgten allein im Hinblick auf den Nutzen für die Gruppe, der die betreffenden Organismen angehören, nicht aber auf den Nutzen für die Organismen, die dieses Verhalten

zeigen. Die Verhaltensweisen, die das Ergebnis einer Gruppenselektion sind, stehen für Wynne-Edwards in erster Linie im Dienst der Regulation der Populationsgröße. Der Begriff löst rasch eine Debatte über die Ebenen der Selektion aus³⁵⁷, die bis in die Gegenwart intensiv geführt wird.

Der Gruppenselektion gegenübergestellt wird zunächst die **Individualelektion** (»individual selection«), bei der die Individuen als Ebene der Selektion betrachtet werden.³⁵⁸ Der Ausdruck »Individualelektion« erscheint bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Er wird anfangs entweder auf die (bewusste) Partnerwahl beim Menschen bezogen (Powell 1879)³⁵⁹ oder mit der Selektion im darwinischen Sinne identifiziert (Anonymus 1861: »Darwin speaks of instinct and adaptation as being at first imperfect, and as being gradually improved by individual selection«³⁶⁰; Osborn 1890: »Paleontology has, indeed, nothing to say upon individual selection, but chapters upon unsuccessful species and genera«³⁶¹). Die scharfe Abgrenzung der Selektion innerhalb und zwischen Gruppen wird am Ende des Jahrhunderts von Pearson und Filon vollzogen (s.o.).

Im deutschsprachigen Raum findet sich seit den 1890er Jahren die terminologische Unterscheidung zwischen Individual- und Gruppenselektion. Den Ausdruck **Gruppenauslese** führt L. Gomplowicz 1896 in einer Diskussion der Einführung des allgemeinen Wahlrechts ein, in der er einen Zusammenhang zwischen »Darwinismus und Sociologie« herstellt; Gomplowicz setzt den Begriff der »individuellen Auslese« entgegen und bemerkt, das

allgemeine Wahlrecht könne eventuell dazu beitragen, »die Wandlung von der Gruppenauslese zur individuellen Auslese anzubahnen«. ³⁶² In biologischem Zusammenhang erscheint der Ausdruck im Jahr 1900 bei H. Münsterberg. Er ist der Auffassung, die Entwicklung von Werkzeugen in der frühen Menschheitsgeschichte habe zu einer Verschiebung der Selektionsebene geführt, weil die Werkzeuge nicht nur einzelnen Individuen, sondern ganzen Gruppen zugute kämen: »Das Werkzeug, das jedem zu Gebote stehen kann, wird genugsam den nicht bloß physisch, sondern kulturell Schwachen schützen, um eine Nivellierung anzubahnen, kurz, die Auslese wird mehr Gruppenauslese als Individualauslese werden«. ³⁶³ Ein wichtiges Konzept bleibt »Gruppenauslese« aber auch weiterhin in den soziologischen Analysen der Zeit; so spielt es eine gewisse Rolle in S.R. Steinmetz' »Philosophie des Krieges« von 1907 (»Harmonie wird durch die Gruppenauslese gefördert« ³⁶⁴; es sei nicht zu erwarten, »daß die durch unsere Einsicht gelenkte Personalauslese die peinliche Gruppenauslese durch den Krieg bald überflüssig machen werde« ³⁶⁵). Im Anschluss an Steinmetz' Thesen wird das Konzept der Gruppenauslese auch von Biologen als Gegenbegriff zur Individualauslese diskutiert, so z.B. 1910 von W. Schallmayer. ³⁶⁶ Aufgegriffen wird der Ausdruck 1959 von W. Zimmermann; 1960 definiert Zimmermann die »Gruppenauslese« als »einen Auslesevorgang, bei dem das auslesende Moment nicht dem betr. Individuum, sondern einer Organismengruppe zugutekommt« ³⁶⁷. Besonders die »Sexualerscheinungen« diskutiert Zimmermann als Fälle der Gruppenselektion.

Auch wenn Wynne-Edwards seinen Begriff der Gruppenselektion davon absetzt, kann doch in einem weiteren Sinne auch das Konzept der ↑Arterhaltung als ein Fall von Gruppenselektion interpretiert werden. Es stellt eine häufige Argumentationsfigur in der Biologie dar – und zwar sowohl vor als auch nach der Formulierung der Selektionstheorie –, dass bestimmte Einrichtungen von Organismen »zum Wohle der Art« vorhanden sind. Im engeren Sinne selektionstheoretische Ansätze zur Erklärung dieser Einrichtungen werden aber erst nach der Einführung der Selektionstheorie durch Darwin gegeben.

Darwin und Spencer

Bereits Darwin selbst bedient sich des Modells der Gruppenselektion. Für die Evolution des Menschen argumentiert er etwa, von mehreren miteinander konkurrierenden Gruppen (»tribes«) 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. ³⁶⁸ Ähnlich argumentiert er in Bezug auf die sterilen Kasten der sozialen Insekten, von denen er sagt, sie seien nützlich für die Gemeinschaft (»profitable to the community«). ³⁶⁹ Allgemein hält Darwin eine Gruppenselektion bei sozial lebenden Organismen für möglich: »In social animals it [natural selection] will adapt the structure of each individual for the benefit of the community«. ³⁷⁰ Einen Fall von offensichtlich selbstzerstörerischem Verhalten eines Organismus, der seiner Gruppe zugutekommt, diskutiert Darwin ausführlich: die Verwendung des Giftstachels bei Bienen gegenüber Feinden, die die betreffende Biene zwar tötet, den Bienenstock aber schützt. Darwin erklärt dieses Verhalten ausdrücklich durch den Verweis auf den Nutzen der Gruppe, den sie durch das Opfer einer Biene erfährt: »if on the whole the power of stinging be useful to the community, it will fulfil all the requirements of natural selection, though it may cause the death of some few members«. ³⁷¹

Auch H. Spencer unterscheidet in seiner Darstellung von Selektionsprozessen zumindest implizit zwischen der Ebene des Individuums und der Gruppe. Er bedient sich dafür der später einschlägig verwendeten Ausdrücke *Egoismus* und *Altruismus* (↑Sozialverhalten: Tab. 262). Den Altruismus sieht Spencer als ein Prinzip, das bereits seit den Ursprüngen des Lebens wirksam ist und damit ein Grundprinzip der Biologie darstellt: »from the dawn of life, altruism has been no less essential than egoism. Though primarily it is dependent on egoism, yet secondarily egoism is dependent on it«. ³⁷² Spencer zählt bereits die Akte der Fortpflanzung (wie die Abgabe von Ei- und Samenzellen) und der Brutpflege zum Altruismus, weil sie nicht dem Individuum, von dem sie ausgehen, sondern allein seinen Nachkommen nützen. Vor diesem Hintergrund hält Spencer den Altruismus für ein ebenso basales Prinzip wie die Selbsterhaltung: »Self-sacrifice [...] is no less primordial than self-preservation. Being in its simple physical form absolutely necessary for the continuance of life from the beginning; and being extended under its automatic form, as indispensable to maintenance of race in types considerably advanced«. ³⁷³ Durch seine Wirksamkeit im Sinne der Erhaltung der Art leiste der Altruismus eine Selbstreinigung der Art (»every species is continually purifying itself from the unduly egoistic individuals«). ³⁷⁴

Außerbiologische Anwendungen

Bezogen auf die gesellschaftliche Evolution des Menschen argumentiert A. Carr-Saunders 1922 aus-

drücklich mit gruppenselektionstheoretischen Vorstellungen. Er sieht die verschiedenen Nationen miteinander in Konkurrenz stehen und ist der Ansicht, dass Nationen mit unter einander kooperierenden Mitgliedern einen Vorteil gegenüber den anderen genießen. Allgemein heißt es bei ihm: »Those groups practising the most advantageous customs will have an advantage in the constant struggle between adjacent groups«. ³⁷⁵

Fisher, Haldane und Wright

Die Begründer der quantitativ-populationsgenetischen Evolutionstheorie, Fisher, Haldane und Wright, diskutieren seit den 1930er Jahren am Rande auch immer wieder die Möglichkeit einer Selektion von Gruppen. Besonders einflussreich für die spätere Entwicklung wird R. Fishers Zweifel an der Wirksamkeit einer Gruppenselektion (insbesondere der Artenselektion) im Vergleich zur Individualselektion: »Natural Selection can only explain [...] instincts in so far as they are individually beneficial« ³⁷⁶. Der Grund für diese Einschätzung liegt bei Fisher darin, dass es in jeder Population zum einen sehr viel weniger Gruppen als Individuen gibt und dass sich zum anderen die Konkurrenz unter den Gruppen aufgrund des Aussterbens und der Neubildung von Gruppen sehr viel langsamer vollzieht als die unter den Individuen. ³⁷⁷ Eine Erwiderung der späteren Verteidiger einer Gruppenselektion, u.a. E. Sober, besteht in einem gegenüber Fisher abweichenden Verständnis von dem, was Gruppenselektion überhaupt ist. Nach Sober muss Gruppenselektion nicht als eine Konkurrenz unter Gruppen im Sinne einer differenziellen Reproduktion von Gruppen verstanden werden. Auch in der Gruppenselektion bilden vielmehr die Individuen die Objekte der Selektion; es sind nur die Eigenschaften der Gruppe, in der sie sich befinden, die den entscheidenden kausalen Faktor ihrer Selektion ausmachen. ³⁷⁸

Ausführlicher diskutiert wird die Selektion zwischen Gruppen erst in einem Aufsatz S. Wrights aus dem Jahr 1945. Darin entwickelt er ein in Ansätzen formalisiertes Modell der Gruppenselektion. Wright belegt damit die Möglichkeit der Entstehung von Merkmalen, die individuell nachteilig, aber sozial vorteilhaft sind, indem Gruppen aus Individuen mit solchen Merkmalen ein höheres Überlebens- und Kolonisierungspotenzial entwickeln können als andere Gruppen. Diese Vorstellungen Wrights zu einer *Zwischengruppenselektion* (»intergroup selection« ³⁷⁹) stehen allerdings noch in einem anderen Zusammenhang, der mit der späteren Diskussion zur Gruppenselektion wenig zu tun hat, nämlich den Überlegun-

gen zu einer evolutiven Veränderung aufgrund von Drift, wie Wright später selbst klarstellt ³⁸⁰.

Die enge Parallele zwischen Individual- und Gruppenselektion wird wenig später in dem verbreiteten Ökologie-Lehrbuch, das W.C. Allee et al. herausgeben, dargestellt: »selection operates on parts and wholes of genetically connected intraspecies populations (i.e., on species, cyclomorphic populations, aggregated populations, sex pairs, family units, and on societies) in a manner similar to the action of selection on protoplasmically connected organisms« ³⁸¹ Die Selektion wirkt danach nicht allein auf der Ebene des Individuums, sondern auch auf der der Gruppe und kann z.B. zur Erklärung des »nützlichen Todes« von einzelnen Individuen innerhalb einer Population dienen (↑Tod).

Wynne-Edwards und Williams' Kritik

Zu einer provozierenden Theorie entwickelt V.C. Wynne-Edwards die Gruppenselektion 1962 in seinem Werk »Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour«. Anders als in Wrights Modell wirkt bei Wynne-Edwards die Gruppenselektion nicht im Sinne einer Steigerung der Vermehrungs- und Kolonisierungsfähigkeit einer Population, sondern führt im Gegenteil zu einer Begrenzung der Populationsgröße aufgrund der freiwilligen regulatorischen Fortpflanzungsbegrenzung der Organismen. ³⁸² Populationen, die nicht über solche Regulationseinrichtungen verfügen, sterben nach Wynne-Edwards schneller als solche mit ihnen.

Eine einflussreiche Kritik an dieser Theorie der Gruppenselektion übt G.C. Williams 1966. Ein Mechanismus der Gruppenselektion könnte nach Williams in der Konkurrenz zwischen verschiedenen lokalen Gruppen bestehen (»between-group selection«). ³⁸³ Als Ergebnis einer solchen Selektion könnten *biotische Anpassungen* (»biotic adaptations«) entstehen, d.h. Anpassungen, die nicht einem Individuum (»organic adaptations«), sondern einer Gruppe von Individuen oder einer Gemeinschaft (»biota«) zugute kämen. ³⁸⁴ Williams hält die Wirksamkeit dieser Gruppenselektion aber für sehr gering, weil die Bestandsdauer von Gruppen sehr viel länger ist als die Generationsdauer der Individuen, so dass die Genselektion (»genic selection«) sehr viel schneller wirke als die Gruppenselektion: »The rapid turnover of generations is one of the crucial factors that makes genic selection such a powerful force«. ³⁸⁵ Williams spitzt seine Ablehnung der Gruppenselektion zu der These zu, es gebe in der Natur überhaupt keine gruppenbezogenen Anpassungen (»group-related adaptations do not, in fact, exist«). ³⁸⁶ Als ein entschei-

denes Argument gegen die Verbreitung der Gruppenselektion führt Williams die Seltenheit von verschobenen Geschlechterverhältnissen (\uparrow Geschlecht) in der Natur an. Williams argumentiert: Wäre die Gruppenselektion ein verbreitetes Phänomen, dann sollte in vielen Populationen ein verschobenes Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen vorliegen, weil die Fitness von Individuen in Gruppen mit einem Weibchenüberschuss durch diese Verschiebung steigen würde. Das Vorherrschen eines ausgeglichenen Geschlechterverhältnisses bei den meisten Arten spreche aber für die Dominanz der Selektion auf der Ebene der Individuen.³⁸⁷ Andererseits gilt bis in die Gegenwart das bei manchen in sozialen Gruppen lebenden Insekten tatsächlich zugunsten der Weibchen verschobene Geschlechterverhältnis als einer der besten Belege für die Wirksamkeit von Gruppenselektion in der Natur (s.u.).³⁸⁸

Der Anlass für die Einführung der Vorstellung einer Selektion auf Gruppenebene bildete (schon für Darwin) die Feststellung von Verhaltensweisen, die allein durch Individualselektion nicht erklärt werden können, nämlich insbesondere die Beobachtung altruistischen Verhaltens (\uparrow Sozialverhalten). Mit dem Aufkommen der Ansätze von Verwandten- und Genselektion in den 1960er Jahren steht aber ein alternativer Erklärungsansatz für diese Verhaltensweisen zur Verfügung (s.u.). Die genetische Ebene stellt in den Augen von G.C. Williams und R. Dawkins in den 1960er und 70er Jahren eine universal verfügbare Analyseebene dar: Jedes einer Selektion unterliegende Verhalten, sei es für eine Gruppe, für ein Individuum oder nur für ein Gen von Vorteil, könne auf dieser Ebene beschrieben und erklärt werden. Die genetische Ebene stelle daher die in allen Fällen sparsamste und daher angemessenste Analyseebene dar (Dawkins ändert aber später seine diesbezügliche Meinung; s.u.). Jeder Prozess, der als Gruppenselektion beschrieben werde, lasse sich auch als Genselektion repräsentieren.

Nach der einflussreichen Kritik des Modells der Gruppenselektion durch Williams wird es bis Mitte der 1970er Jahre allein für Populationen, die auf natürliche Weise stark unterteilt sind, angewandt. Das bekannteste Beispiel bilden die Stämme der *Myxoma*-Viren, die in Kaninchen vorkommen. In der Beschreibung, die R. Lewontin³⁸⁹ 1970 dem Fall gibt, besteht zwar innerhalb jedes Kaninchens ein Selektionsdruck in Richtung erhöhter Reproduktion der Viren, und das heißt erhöhter Pathogenität. Weil Stämme von sich stark vermehrenden Viren aber den Wirt töten und so ihre eigene Verbreitung verhindern, besteht gruppenübergreifend ein Selektionsdruck in Richtung verminderter Virulenz: Wenig virulente Vi-

ren (\gg Altruisten \ll) haben also innerhalb jeder Gruppe einen selektiven Nachteil, gruppenübergreifend aber einen Vorteil. – Aber auch eine Interpretation dieses Falles durch die Annahme einer Selektion auf der Ebene von Individuen oder Genen ist möglich³⁹⁰: So kann es auch für einen einzelnen Virus von Vorteil sein, eine verminderte Virulenz zu entwickeln, um den Wirt nicht zu schädigen und damit selbst in Mitleidenschaft gezogen zu werden (vorausgesetzt die Infektion eines Wirts erfolgt ausschließlich durch einen Virusstamm mit ähnlicher Virulenz). Insgesamt kann eine Selektion auf verschiedenen Ebenen vorliegen, die in unterschiedliche oder ähnliche Richtung wirkt: Es liegt, nach der \gg dynamischen \ll Interpretation der Selektion (s.o.), eine *Verschlingung* (\gg entwinement \ll) von Kräften vor.³⁹¹

Wiederbelebung in den 1970er Jahren

In theoretischen und empirischen Ansätzen werden seit Mitte der 1970er Jahre die theoretischen Bedingungen und die reale Verbreitung von Gruppenselektion untersucht. Auf theoretischer Ebene wird festgestellt, dass die Gruppenselektion immer dann möglich ist, wenn eine Vermischung der getrennten Gruppen (z.B. durch Migration von Individuen) möglichst gering ist, weil dann eine Unterwanderung von altruistischen Gruppen durch Individuen mit einer egoistischen Strategie selten ist.³⁹²

Vielfach anerkannt ist die Hypothese, dass die Entstehung und Erhaltung der Sexualität ein Ergebnis von Gruppenselektion ist.³⁹³ Gruppen aus asexuellen Organismen, in denen keine Rekombination von genetischem Material vorkommt, weisen nach dieser Hypothese eine geringere Variabilität und damit eine höhere Aussterbewahrscheinlichkeit auf als andere Gruppen, in denen Sexualität vorkommt.

Zur Wiederbelebung der Gruppenselektion seit den 1970er Jahren tragen neben theoretischen Erwägungen zur Abgrenzung der verschiedenen Ebenen der Selektion auch empirische Untersuchungen bei, die Evidenzen für das Vorliegen von Selektion auf Gruppenebene liefern. Ein viel diskutierter empirischer Hinweis auf die Wirksamkeit von Gruppenselektion besteht in dem bei einigen Arten auftretenden verschobenen Geschlechterverhältnis (s.u.). Im Detail nachweisbar ist Gruppenselektion in Populationen von Bakterien der Art *Pseudomonas fluorescens*, die in sauerstoffarmen flüssigen Medien leben und eine energieaufwändige Cellulosematte herstellen, die ihnen ein Überleben an der Oberfläche des Mediums ermöglicht. Überleben können hier nur solche Bakteriengruppen, die einen ausreichend hohen Anteil an Bakterien haben, die sich an der Herstellung der Matte beteiligen; in-

nerhalb jeder Gruppe besteht aber ein Selektionsdruck auf jedes Bakterienindividuum, sich an der Produktion der Matte nicht zu beteiligen.³⁹⁴ Ein anderes Beispiel bezieht sich auf Löwengruppen, die nur dann überleben können, wenn sich eine ausreichende Anzahl an Löwinnen an der Revierverteidigung beteiligen, auch wenn es für jedes einzelne Weibchen in der Gruppe von Vorteil ist, Auseinandersetzungen mit anderen Löwen aus dem Weg zu gehen.³⁹⁵ Der allgemeine Konflikt besteht immer zwischen der Selektion innerhalb einer Gruppe, die »egoistisches« Verhalten stützt, und der Selektion zwischen Gruppen, die in Richtung »Altruismus« wirkt (Wilson & Wilson 2007: »Selfishness beats altruism within single groups. Altruistic groups beat selfish groups«³⁹⁶).

Merkmalsgruppen

Eine Wiederbelebung erfährt die Theorie der Gruppenselektion seit Mitte der 1970er Jahre. D.S. Wilson führt 1975 das Modell der **Merkmalsgruppe** (»trait-group«) ein.³⁹⁷ Eine Merkmalsgruppe entsteht aus der Unterteilung einer Population in Gruppen von Organismen, die gemeinsame Merkmale aufweisen. Treffen in der Population bevorzugt die Organismen, die über gemeinsame Merkmale verfügen (also Mitglieder der gleichen Merkmalsgruppe), zusammen oder verhalten sich die Angehörigen einer Gruppe gegenüber den Gruppenmitgliedern anders als gegenüber den Gruppenfremden, dann kann es zu einer Selektion kommen, die im Effekt einer Gruppenselektion gleicht. Es können sich in der Population insgesamt z.B. Verhaltensstrategien durchsetzen, die in einem direkten Vergleich anderen Strategien unterlegen sind (z.B. »altruistische« versus »egoistische« Strategien). Ermöglicht wird dies durch die bevorzugte Gruppierung von Vertretern einer Strategie bzw. die unterschiedliche Behandlung von Gruppenmitgliedern und Gruppenfremden. Durch die größere mittlere Fitness der kooperierenden Individuen einer Gruppe vermehren sich diese Individuen stärker und können damit die im Einzelvergleich überlegenen Individuen, die eine nicht-kooperierende Strategie verfolgen, verdrängen (vgl. Abb. 473).

Wie mathematische Analysen zeigen, kann eine Gruppenselektion nach diesem Modell tatsächlich große Wirksamkeit haben, weil die Generationsdauer einer Merkmalsgruppe nicht länger als die eines Individuums sein muss: Die Individuen können sich im Laufe ihres Lebens wiederholt zu Merkmalsgruppen zusammenfinden und wieder trennen. Merkmalsgruppen sind darin von den traditionellen Viel-Generationen-Gruppen unterschieden. Die Mechanismen der Merkmalsgruppenselektion können auch bereits

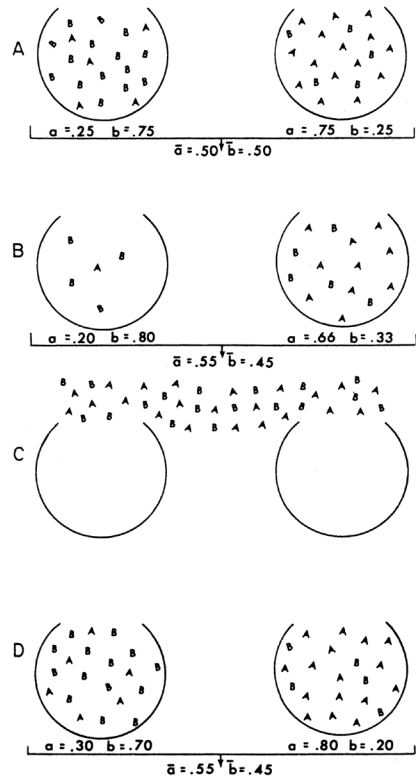


Abb. 473. Grafische Darstellung eines Modells zur Gruppenselektion, ausgehend von Merkmalsgruppen (»trait-groups«). Verglichen werden zwei Merkmalsgruppen mit unterschiedlichem Anteil von Individuen, die eine »altruistische« Verhaltensstrategie (A) verfolgen. Dieses Verhalten kann z.B. in dem Ausstoßen eines Warnrufs bei Wahrnehmung eines Räubers bestehen: Dieses Verhalten mindert die eigene Fitness, weil es den Räuber auf das betreffende Tier aufmerksam macht, es steigert aber die Fitness der Gruppenmitglieder, weil diese dadurch eine erhöhte Aufmerksamkeit zeigen. A: Ausgangssituation mit niedrigem Anteil von »Altruisten« (linke Merkmalsgruppe) bzw. hohem Anteil (rechts Merkmalsgruppe). B: Der Selektionsprozess (durch den Einfluss der Räuber) verringert den Anteil der Altruisten in beiden Gruppen; in der Gruppe mit dem höheren Anteil an Altruisten (rechts) ist die Mortalität aber insgesamt geringer. Der Anteil der Altruisten in beiden Gruppen nimmt daher insgesamt zu, auch wenn er innerhalb jeder Gruppe abnimmt. C: Auflösung der Merkmalsgruppen in einer einheitlichen Gesamtpopulation. D: Erneute Bildung von Merkmalsgruppen mit einer bevorzugten Assoziation von Altruisten in einer Gruppe (rechts). Bei diesem Selektionsprozess ist es immer der Typ mit der höchsten individuellen Fitness, der sich ausbreitet. Der Prozess kann daher auch aus der Perspektive der Individualselektion beschrieben werden (aus Wilson, D.S. (1975). A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72, 143-146: 145).

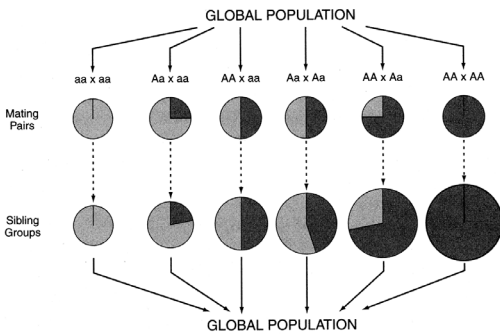


Abb. 474. Visuelles Modell der Gruppenselektion. In einer Population kann der relative Anteil von »Altruisten« (schwarze Flächen der Kreise) zunehmen, wenn die Population phasenweise in Verwandtengruppen unterteilt ist. In dem einfachen Modell bilden sich sechs Typen von Verwandtengruppen, die aus der zufälligen Paarung der Altruisten mit den Nicht-Altruisten (»Egoisten«) entstehen. Zwar nimmt der Anteil der für Altruismus codierenden Gene (A) in jeder Gruppe (definitionsgemäß) ab (Verkleinerung des relativen Anteils der schwarzen Fläche von der Elterngeneration zur Generation der Verwandtengruppe), aufgrund des stärkeren Wachstums der Gruppen mit einem hohen Anteil von Altruisten (Größenzunahme der Kreise) breitet sich das »Altruismus-Gen« A in der Population insgesamt aber aus (das Modell nach Williams, G.C. & Williams, D.C. (1957). *Natural selection of individually harmful social adaptations among sibs with special reference to social insects*. *Evolution* 11, 32-39; die Grafik aus Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others*: 63).

dann wirksam sein, wenn sie im Vergleich zur Individualselektion schwach sind. In dem mathematischen Formalismus unterscheiden sich Modelle der Selektion von Merkmalsgruppen nicht von den üblichen Populationsmodellen der Selektion auf der Ebene von Individuen.

Wilson betrachtet auch die Verwandtenselektion als einen besonderen Fall seines Modells der Merkmalsgruppenselektion: Wenn die Mitglieder einer Familie die Familienangehörigen anders behandeln als die Familienfremden, dann bildet die Familie eine Merkmalsgruppe. Im Grunde bilden die Mitglieder einer Merkmalsgruppe in dem Modell Wilsons eine Gemeinschaft aus interagierenden Elementen, die einem mehrzelligen Organismus ähnelt; allein die fehlende physische Integration der Merkmalsgruppe in einem Körper unterscheidet sie. Diese physische Integration ist aber ein in selektionstheoretischer Hinsicht irrelevanter Aspekt. Die Selektion zwischen den Gruppen kann andererseits dazu führen, dass diese zu einer auch physisch integrierten Einheit zusammenwachsen (wie in den »Staaten« oder »Superorganismen« der sozialen Hymenopteren; s.u.).

Trotz der Plausibilität, die dafür spricht, die Selektion von Merkmalsgruppen als einen eigenständigen Selektionsmechanismus zu sehen, kann diese auch als äquivalent mit der Individualselektion interpretiert werden: Nach dem Modell der Merkmalsgruppenselektion breiten sich die Individuen mit einer »altruistischen« Strategie in der Population aus, weil sie in solchen Gruppen erscheinen, in denen sich Individuen mit einem ähnlichen Verhalten befinden, so dass die mittlere Fitness dieser Individuen größer ist; die Selektion beruht also auf einem Vergleich von Gruppen. Nach dem Modell der Individualselektion ist es dagegen eine Eigenschaft der Individuen, bevorzugt in einer bestimmten Gruppe zu erscheinen; der Vorteil der Individuen mit einer »altruistischen« Strategie kann also auch als eine Form der Individualselektion rekonstruiert werden, auch wenn die »altruistische« Strategie ohne die Eigenschaft der Bindung an andere Individuen der »egoistischen« Strategie unterlegen ist.³⁹⁸

Ein weiteres Problem des Ansatzes der Merkmalsgruppen besteht darin, dass ohne besondere weitere Annahmen in seinem Rahmen keine Evolution eines »starken Altruismus« modelliert werden kann, sofern die Bildung der Gruppen jeweils zufällig ausgehend von der Gesamtpopulation erfolgt. Der von D.S. Wilson 1980 so genannte »starke Altruismus« besteht in einem Verhalten, das die Fitness des betreffenden Organismus nicht nur relativ zu seinen Gruppengenossen mindert (relativer oder »schwacher Altruismus«), sondern zu einer absoluten Absenkung der Fitness führt (↑Sozialverhalten/Altruismus).³⁹⁹ Die in den zufällig gebildeten Merkmalsgruppen entstehende Form des schwachen Altruismus wird von einigen Autoren aber überhaupt nicht als Altruismus, sondern vielmehr als eine Form einer egoistischen Strategie gesehen (weil durch das Verhalten die Fitness des betreffenden Organismus in absoluten Werten gemessen steigt). Auch dies ist ein Argument dafür, die Selektion von Merkmalsgruppen nicht als Gruppenselektion zu verstehen, sondern sie als Selektion auf der Ebene der Individuen zu beschreiben. Eine Beschränkung hat der Ansatz der Merkmalsgruppen also darin, dass er keinen Mechanismus für die Entstehung des starken, d.h. des eigentlichen Altruismus liefert.⁴⁰⁰ Neuere Modellierungen zeigen allerdings, dass auch bei zufälliger Bildung der Gruppen ein starker Altruismus entstehen kann, wenn die Gruppen über mehrere Generationen Bestand haben (Fletcher & Zwick 2004)⁴⁰¹ – dabei stellt sich aber wieder verstärkt die Frage nach der Effizienz dieser Gruppenselektion im Vergleich zur Individualselektion.

Gruppenselektion und Gruppeneigenschaften

Die Frage, ob die universale Verfügbarkeit der genetischen Beschreibungs- und Erklärungsebene die anderen Ebenen überflüssig mache, wird seit den 1980er Jahren kontrovers diskutiert. E. Sober wendet dagegen 1984 ein, dass die Sparsamkeit durch Erklärung aller Selektionsprozesse auf der genetischen Ebene allein kein Argument zur Bevorzugung dieser Ebene gegenüber den anderen sein könne.⁴⁰² Die Adäquatheit einer Erklärung beruhe vielmehr auf der Identifikation des korrekten kausalen Mechanismus für das zu erklärende Phänomen. Weil sich im Hinblick auf den kausalen Mechanismus – Sober versteht die Selektionstheorie als eine Theorie von Kräften (s.o.) – Gen- und Gruppenselektion unterscheiden, ist die Frage damit im Wesentlichen eine empirische, die allein durch die Untersuchung des tatsächlich vorliegenden kausalen Prozesses beantwortet werden kann. Allein biologische Evidenzen und nicht begriffliche Analysen können nach dieser Auffassung die Frage klären, ob eine Gruppenselektion vorliegt oder nicht.

Im Rahmen von Sobers Analyse ist die Frage, für welche Merkmale eine Selektion wirkt, eine Frage nach den Ursachen eines Selektionsprozesses. Gruppenselektion liegt vor, wenn es eine *Gruppeneigenschaft* ist, für die selektiert wird, wenn also nicht die Eigenschaften eines Individuums für seine Fitness entscheidend sind, sondern die Eigenschaften der Gruppe, in der er sich befindet (»Group selection [...] requires a group property be a positive causal factor in the survival and reproductive success of organisms«).⁴⁰³ Ein solcher gruppenspezifischer kausaler Faktor liegt regelmäßig bei frequenzabhängiger Selektion vor, bei der die Fitness eines Individuums von den Eigenschaften der anderen Individuen seiner Gruppe abhängt. In vielen Fällen kann gleichzeitig eine Selektion auf der Ebene von Individuen und auf der Ebene von Gruppen vorliegen: Innerhalb jeder Gruppe haben aufgrund der Individualektion die Individuen mit einer egoistischen Strategie einen Vorteil, zwischen den Gruppen haben aber die Individuen in solchen Gruppen einen Vorteil, die weniger egoistische Individuen enthalten.⁴⁰⁴

In der Abwandlung eines Beispiels von Sober⁴⁰⁵: Gruppenselektion liegt z.B. vor, wenn für ein Individuum nicht seine eigene Körpergröße, sondern die durchschnittliche Körpergröße der Individuen in seiner Gruppe über seine Überlebenschancen entscheidet. Situationen dieser Art sind durchaus biologisch verbreitet: Ein Räuber, der in Gruppen lebende Organismen jagt, könnte z.B. bevorzugt solche Gruppen angreifen, die durch das Gruppenmerkmal

»kleine Durchschnittsgröße der Mitglieder« gekennzeichnet sind. Wenn es einerseits für einen Organismus einen Vorteil bedeutet, selbst klein zu sein, z.B. weil er dann schneller zur Reproduktion gelangt, so ist er andererseits in einem solchen Szenario im Hinblick auf die Räuber Gefahr im Vorteil, wenn er sich in einer Gruppe mit durchschnittlich großen Organismen befindet. In kausaler Analyse liegt in diesem hypothetischen Fall ein Selektionsprozess auf zwei Ebenen vor: Innerhalb jeder Gruppe wirkt die Selektion gegen die großen Individuen, weil diese sich langsamer vermehren als die kleinen (die großen Individuen könnten als die »Altruisten« begriffen werden, die durch ihre Strategie die durchschnittliche Fitness der Gruppenmitglieder auf Kosten der eigenen Fitness erhöhen); in der Gesamtheit der Gruppen haben aber die Großen einen Vorteil, wenn sie bevorzugt zusammen in Gruppen auftreten, weil sie dann einem geringeren Räuberdruck ausgesetzt sind. Der Mechanismus der Gruppenselektion kann in diesem Beispiel allerdings nur wirksam werden, wenn sich die großen Individuen, die innerhalb einer Gruppe einen Fitnessnachteil gegenüber den kleinen haben, bevorzugt in Gruppen mit anderen großen Individuen zusammenfinden, weil sie dann stärker als die kleinen von dem Vorteil, den die Individuen in den Gruppen aus durchschnittlich großen Individuen haben, profitieren. Dieser Fall der selektiven Aggregation von Individuen führt gewissermaßen zu einer Aufteilung von Fitnesskomponenten auf zwei Ebenen der Selektion: Die Komponente der Selektion, die die Reproduktionsgeschwindigkeit betrifft (mit dem Vorteil der kleinen Individuen), ist auf der Ebene der Individuen wirksam; die Komponente, die die Räubermeidung betrifft (mit dem Vorteil der Individuen in Gruppen mit einer hohen durchschnittlichen Körpergröße), wirkt dagegen auf der Ebene der Gruppen.

Das Phänomen der populationsweit höheren Fitness der Altruisten gegenüber den Egoisten bei gleichzeitig geringerer Fitness innerhalb jeder Gruppe bezeichnet Sober 1984 als das *Altruismusparadox* (»the paradox of altruism«) oder *Simpsons Paradox*.⁴⁰⁶ Die Lösung des vermeintlichen Paradoxes liegt in dem überproportional häufig gemeinsamen Vorkommen von Altruisten in Gruppen. Die Altruisten steigern ihre Fitness also dadurch, dass sie stärker als die Egoisten in den Genuss des Fitnessvorteils kommen, der in den von Altruisten dominierten Gruppen erzielt wird.

Verwandtenselektion als Gruppenselektion

Viele Fälle, die traditionell als Formen der Selektion

auf anderen Ebenen gedeutet wurden, interpretiert Sober im Sinne einer Gruppenselektion. Dies gilt etwa für die Verwandtenselektion (»kin selection«) und die Selektion, die zu einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis führt. Die Verwandtenselektion stellt eine Gruppenselektion dar, insofern sich auch hier Organismen in Gruppen zusammenfinden, die über ein gemeinsames altruistisches Merkmal (z.B. ein helfendes Verhalten) verfügen, das innerhalb einer Gruppe einen Selektionsnachteil, im Gruppenvergleich aber einen Selektionsvorteil darstellt. Weil es unter natürlichen Verhältnissen aber die Verwandtschaft ist, die das Zusammenkommen der Organismen bedingt, ist es gerechtfertigt, hier auch von einer »Verwandtenselektion« zu sprechen.⁴⁰⁷ Die Verwandtschaft als solches stellt allerdings nicht den kausalen Faktor für die Selektion dar, sondern sie bedingt nur die Häufung einer Verhaltensweise (des Altruismus) in einer Gruppe (s.u.).

Selbst W.D. Hamilton, einer der Begründer der Theorie der Verwandtenselektion, räumt später ein, dass seine in den 1960er Jahren vertretene Auffassung von der Verwandtenselektion als eine Alternative zur Gruppenselektion irreführend war und dass es sinnvoller ist, Verwandtenselektion als eine Form der Gruppenselektion anzusehen (»through a ›group-level‹ extension of his [i.e. G. Price's] formula I now had a far better understanding of group selection and was possessed of a far better tool for all forms of selection acting at one level or at many«).⁴⁰⁸ Hamilton formuliert 1975 eine allgemeine Analyse der Gruppenselektion auf der Grundlage der Price-Gleichung und hält dabei fest, dass Verwandtschaft lediglich *ein* Weg ist, eine Assoziation von genetisch ähnlichen Individuen zu bewirken (»kinship should be considered just one way of getting positive regression of genotype in the recipient [of altruistic behaviour], and [...] it is this positive regression that is vitally necessary for altruism«).⁴⁰⁹

Verschobene Geschlechterverhältnisse

Der bekannteste und am weitesten anerkannte Fall einer Gruppenselektion bleibt aber das in gruppenstrukturierten Populationen auftretende Phänomen der verschobenen Geschlechterverhältnisse.⁴¹⁰ Weil die Investition der Weibchen in die Fortpflanzung definitionsgemäß größer ist als die der Männchen, kann in Gruppen, in denen wenige Männchen die Befruchtung vieler Weibchen vornehmen, eine größere Nachkommenschaft erzeugt werden als in Gruppen mit einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis. Gruppenübergreifend stellt die Erzeugung eines zugunsten der Weibchen verschobenen Geschlechter-

terverhältnisses also wieder einen Selektionsvorteil dar, innerhalb jeder Gruppe haben allerdings die Weibchen einen Vorteil, die ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis produzieren, weil – gemäß einer auf R.A. Fisher zurückgehenden Argumentation⁴¹¹ – die von ihnen hervorgebrachten Männchen die Überzahl der Weibchen befruchten können.

Gruppenselektion mit Individuen als Bezugspunkten

Nach Sobers Definition der Gruppenselektion sind auch in dieser Form der Selektion die Individuen die Objekte der Selektion, sie bilden den *Bezugspunkt* (»benchmark«) der Selektion.⁴¹² Nicht Gruppen werden selektiert, sondern Individuen, allerdings aufgrund von Merkmalen der Gruppe, in der sie sich befinden. Selbst wenn die Mitgliedschaft in einer bestimmten Gruppe wiederum als eine Eigenschaft eines Individuums angesehen wird, bleibt es in der Gruppenselektion doch eine Gruppeneigenschaft, die der Selektion kausal zugrundeliegt.

Neben der Gruppenselektion mit den Organismen als den Objekten der Selektion, kann auch eine Gruppenselektion entworfen werden, in der Gruppenmerkmale nicht nur die Ursache des Selektionsprozesses bilden, sondern auch die Objekte, in der also die Gruppen selbst den Bezugspunkt der Selektion bilden.

Bestrafung der Egoisten

Bei allen guten Begründungen für die theoretische Möglichkeit von Gruppenselektion bleibt doch umstritten, wie wirksam sie empirisch tatsächlich ist. Das Hauptargument gegen die weite Verbreitung der Gruppenselektion bleibt ihre relative Schwäche im Vergleich zur Individualselektion: Die Individualselektion gegen die Altruisten in solchen Gruppen, in die Egoisten Eingang gefunden haben, gilt allgemein als eine viel stärkere Kraft als die Selektion zwischen den Gruppen.⁴¹³ Nach verbreiteter Auffassung ermöglichen allein Mechanismen einer Absenkung der Selektion gegen die Altruisten innerhalb einer Gruppe eine Ausbreitung des Altruismus durch Gruppenselektion. Verwirklicht sind Mechanismen dieser Art am deutlichsten in den sozialen Normen menschlicher Gemeinschaften: Die soziale Bestrafung von Egoisten (»altruistic punishment«) und Belohnung von biologischen Altruisten (»altruistic rewarding«), die ihren Fortpflanzungserfolg nicht maximieren, kann hier sogar zu einem kulturellen Vorteil der Altruisten innerhalb der Gruppe führen, der ihren biologischen Nachteil (aufgrund dessen sie als biologische Altruisten definiert sind) überwiegt⁴¹⁴ (↑Sozialverhalten/Altruismus).

Gruppenselektion und die »großen Transitionen«

Selbst wenn der Mechanismus der Gruppenselektion in der Gegenwart eher eine untergeordnete Rolle spielen würde, könnte er für die Entstehung der heutigen Lebensformen trotzdem von großer Bedeutung gewesen sein. R.E. Michod und S. Okasha schlagen in den letzten Jahren vor, die »großen Transitionen« in der Geschichte des Lebens (↑Fortschritt: Tab. 86) nach dem Modell der Gruppenselektion zu erklären.⁴¹⁵ In jeder dieser Transitionen entsteht aus der Kooperation von organisierten Systemen auf einer Ebene ein übergeordnetes organisiertes System auf höherer Ebene, aus der Kooperation von Zellen beispielsweise ein mehrzelliger Organismus. Durch die Kooperation der Einheiten der unteren Ebene bildet sich dabei ein neues ↑Individuum (und ein neuer ↑Organismus) auf übergeordneter Ebene. Es vollziehen sich also evolutionäre *Transitionen der Individualität* (Michod & Roze 1997: »transitions in individuality«).⁴¹⁶ In einer solchen Transition erfolgt eine zunehmende Arbeitsteilung unter den Einheiten auf den niederen Organisationsebenen, d.h. ihre Spezialisierung auf einzelne Komponenten der Fitness, und damit ein *Transfer der Fitness* von einer niedrigeren Organisationsebene auf eine höhere Organisationsebene (z.B. von den einzelnen Zellen auf den Mehrzeller).⁴¹⁷ Dieser Übergang kann zwar in vielen Fällen auch als Verwandtenselektion erklärt werden, weil die kooperierenden Zellen einen gemeinsamen Vorfahren haben und damit eng miteinander verwandt sind. In anderen Fällen, wie der Kooperation der Zellen der zellulären Schleimpilze, ist dies aber nicht der Fall (↑Individuum: Abb. 216). Die bloße Existenz solcher mehrzelliger Organismen kann damit als Beleg für die evolutionäre Wirksamkeit von Gruppenselektion gewertet werden: »individual organisms are co-operative groups, so are the product of group selection!« (Okasha 2005).⁴¹⁸

Artenselektion

Den Terminus »Artenselektion« (»species-selection«) führt der Genetiker H. de Vries 1905 ein. Er versteht darunter ausdrücklich eine Selektion zwischen Arten (»between species«), nicht zwischen Individuen innerhalb einer Art.⁴¹⁹ Auch im 19. Jahrhundert erscheint der Ausdruck bereits, allerdings in unspezifischer Bedeutung zur Bezeichnung einer Selektion, die nach Darwins Theorie zur Entstehung neuer Arten führt (Anonymus 1863: »Mr. Darwin's theory of the natural selection of species«⁴²⁰).

Eine Selektion auf der Ebene von Arten wird bis in die 1970er Jahre als eine Form der Gruppenselekti-

on betrachtet und von einigen der Hauptvertreter der Synthetischen Theorie als uneffizient im Vergleich zur Individualeselektion abgelehnt (s.o.).⁴²¹

S.M. Stanley verwendet den Begriff der Artenselektion (»species selection«) 1975 zur Beschreibung von Prozessen der Makroevolution.⁴²² Den Ausgangspunkt von Stanleys Betrachtung der Arten als Objekte der Selektion bildet E. Mayrs Feststellung, dass die Prozesse der Artbildung zumeist zufällig erfolgen (z.B. durch geografische Isolation) und Arten somit als »biologische Experimente« angesehen werden können.⁴²³ Die Artbildung ist damit eine den Mutationen analoge Quelle von Variabilität auf der Ebene der Makroevolution. Die unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeit von Arten und die Rate ihrer weiteren Spaltung in Tochterarten bilden den Typ der Selektion, der in der Artenselektion wirksam ist. Das Konzept wird besonders von S.J. Gould aufgegriffen und propagiert⁴²⁴; es ist aber umstritten.

Notwendig für die Anerkennung einer Artenselektion ist es nach Sobers Kriterium (s.o.), dass es Eigenschaften nicht von Individuen, sondern tatsächlich von Arten sind, die dem Mechanismus der Selektion kausal zugrunde liegen. Solche Eigenschaften betreffen z.B. die Verteilung von Merkmalen über die Individuen der Art (Polymorphismus), Bevölkerungsdichte oder Populationsgröße.⁴²⁵ Bei einigen Arten können die einzelnen Individuen ökologische Spezialisten, die Art als Ganze aber ein ökologischer Generalist sein (z.B. legen beim europäischen Kuckuck einzelne Individuen bevorzugt ihre Eier in die Nester einer bestimmten Vogelart, verschiedene Individuen haben sich aber auf sehr unterschiedliche Wirtsarten spezialisiert). Die Verteilung der Eigenschaften über die Individuen einer Art und andere Eigenschaften einer Art können für die evolutionäre Langlebigkeit einer Art von entscheidender Bedeutung sein. So stellt es allein schon einen Vorteil für eine Art dar, wenn sie häufig ist. Auch Variabilität und Anpassungsfähigkeit (»phylogenetische Plastizität«⁴²⁶) sind Eigenschaften von Arten, die ihrem Erfolg zugrunde liegen können. D. Jablonski vermutet 1987, dass die durchschnittliche Größe des geografischen Areals von Molluskenarten am Ende der Kreidezeit als Ergebnis einer Artenselektion zugenommen hat.⁴²⁷

Die Selektion auf der Ebene von Arten kann als ein besonderer Fall einer Selektion von taxonomischen Einheiten gesehen werden (»Kladenselektion«). Gegen diese Konzeption spricht u.a., dass taxonomische Einheiten sich nicht im eigentlichen Sinne fortpflanzen (weil sie definitionsgemäß monophyletische Gruppen sind) und sie damit auch keine Fitness aufweisen.⁴²⁸ Es stellt allerdings eine bemerkenswerte

Tatsache für sich dar, dass innerhalb einiger Kladen bestimmte Artmerkmale konstant auftreten; so sind z.B. in der artenreichen Gruppe der Wildebeest viele Arten Spezialisten, in der artenarmen Gruppe der Impala herrschen aber Generalisten vor.⁴²⁹

Verwandtenselektion

Der Ausdruck ›Verwandtenselektion‹ (›kin selection‹) wird von J. Maynard Smith 1964 geprägt. Er definiert sie als Evolution von Merkmalen, die das Überleben von nahen Verwandten eines Individuums fördern (›evolution of characteristics which favour the survival of close relatives of the affected individual‹).⁴³⁰ Ein Ergebnis der Verwandtenselektion sind nach Maynard Smith bereits die Einrichtungen zur Brutpflege, aber auch das Helfen von Verwandten bei der Aufzucht von deren Nachkommen oder die Entstehung der sterilen Kasten der sozialen Insekten. Das erste Auftreten von unterstützendem Verhalten für die Verwandten erklärt sich Maynard Smith mit Hilfe der genetischen Drift (↑Evolution), weil es innerhalb einer Gruppe nicht mittels Selektion entstehen könne. Allein im Vergleich zwischen Gruppen könne das altruistische Verhalten gegenüber Verwandten (abgesehen von den eigenen Nachkommen) einen Selektionsvorteil darstellen.

Ansätze der frühen Populationsgenetiker

Überlegungen zu einer Verwandtenselektion finden sich bereits 1914 in einer kurzen Notiz R.A. Fishers, in der er darstellt, dass ein im Krieg gefallener kinderloser Mann genetisch durch seine Neffen ersetzt werden kann.⁴³¹ Ausführlicher werden Gedanken zu diesem Thema Anfang der 1930er Jahre von Fisher und J.B.S. Haldane formuliert. Bei Fisher tauchen sie 1930 anlässlich seiner Diskussion der Evolution von Warnfärbungen (Aposematismus) auf. Eine Warnfärbung kann gemäß Fishers Argumentation für ein einzelnes Individuum ein Fitnessnachteil bedeuten, weil es gegenüber seinen Feinden auffälliger wird. Ist die Warnfärbung aber mit einer Giftigkeit verbunden, dann verleiht sie den ähnlich gefärbten (d.h. nahe verwandten) Individuen eines von einem Räuber gefressenen Individuums einen Schutz, sofern der Räuber lernfähig ist: »The selective potency of the avoidance of brothers will of course be only half as great as if the individual itself were protected; against this is to be set the fact that it applies to the whole of a possibly numerous brood.«⁴³² Später fordert Fisher ausdrücklich, es müssten bei der Bestimmung des reproduktiven Wertes, also des relativen Beitrages eines Individuums zur Menge von Individu-

en zukünftiger Generationen, neben seiner *direkten* Fortpflanzung und neben seiner Selbsterhaltung auch noch andere Effekte berücksichtigt werden, nämlich *indirekte* Effekte, die sich aus der Unterstützung der Reproduktion von Verwandten ergeben (›indirect effects in cases in which an animal favours or impedes the survival or reproduction of its relatives‹).⁴³³

Haldane diskutiert die Verwandtenselektion 1932 im Zusammenhang mit der Entstehung von altruistischem Verhalten und stellt den Mechanismus als eine Variante der Natürlichen Selektion dar: »[I]n so far as it makes for the survival of one's descendants and near relations, altruistic behaviour is a kind of Darwinian fitness, and may be expected to spread as the result of natural selection.«⁴³⁴ Besonders bekannt werden die späteren Kalkulationen Haldanes aus dem Jahr 1955, nach denen es sich selektiv auszahlt, für zwei eigene Kinder das eigene Leben aufs Spiel zu setzen, um deren Leben zu retten, weil damit die eigenen Gene mit gleicher Wahrscheinlichkeit weitergegeben werden.⁴³⁵

Hamiltons Theorie der Gesamtfitness

Eine ausgearbeitete systematische Form gewinnt die Theorie der Verwandtenselektion aber erst mit W.D. Hamiltons Arbeiten aus der Mitte der 1960er Jahre.⁴³⁶ Hamilton ersetzt 1964 das Konzept der ›darwinischen Fitness‹, das allein die eigenen Nachkommen betrifft, durch das der **Gesamtfitness** (›inclusive fitness‹)⁴³⁷, das nicht nur die eigenen Nachkommen berücksichtigt, sondern auch die durch das Verhalten eines Individuums erzeugten zusätzlichen Nachkommen seiner Verwandten (gewichtet mit dem Verwandtschaftsgrad). Nach Hamilton hat nicht die Maximierung der darwinschen Fitness, sondern die der Gesamtfitness die Organismen in der Evolution geformt. Erklärt werden kann mittels dieses Modells z.B. das Auftreten der sterilen Kasten bei sozialen Insekten: Weil die Arbeiterinnen einer Insektengemeinschaft eng mit der Königin und untereinander verwandt sind (im Falle der haplodiploiden Vererbung sogar enger mit ihren Schwestern als den eigenen Nachkommen), kann jede ihre Gesamtfitness durch die gemeinsame Unterhaltung des Nestes steigern, auch wenn sie sich selbst nicht fortpflanzt.

A. Grafen macht 1984 klar, dass viele geläufige Definitionen der Gesamtfitness, die sie als die Summe der eigenen und der durch Verwandten produzierten Nachkommen (gewichtet mit dem Verwandtschaftsgrad) bestimmen, fehlerhaft sind. Nur solche (eigenen und fremden) Nachkommen leisten einen Beitrag zur Fitness eines Individuums, die ohne sein Verhalten nicht existieren würden.⁴³⁸

Für die Gesamtfitness sind damit sowohl die direkten Nachkommen eines Individuums relevant als auch solche, die aufgrund des Verhaltens des Individuums von seinen Verwandten zusätzlich hervorgerufen wurden, weil auch diese die Häufigkeit des betreffenden Typus in der kommenden Generation vermehren. Die Gesamtfitness besteht damit aus zwei Komponenten: den Nachkommen eines Individuums (*direkte Fitness*), soweit sie durch die eigene Aktivität des Individuums und nicht durch das Verhalten von anderen Individuen (z.B. durch sogenannte »Helfer«) hervorgebracht wurden sowie den Nachkommen seiner Verwandten (*indirekte Fitness*), insoweit sie durch das Verhalten (das »Helfen«) des betreffenden Individuums hervorgerufen wurden.

Verwandtenselektion und Gruppenselektion

Das konzeptionelle Verhältnis der Verwandtenselektion zur Gruppenselektion ist seit den 1960er Jahren umstritten. J.L. Brown schlägt 1966 vor, die Selektion zwischen Gruppen, die aufgrund gemeinsamer Abstammung entstanden sind, (»lineage groups«) »Verwandtenselektion« zu nennen, während er die Selektion zwischen räumlich abgegrenzten Populationen als »Interpopulations-Selektion« (»interpopulation selection«) bezeichnet.⁴³⁹ Verschiedene Abstammung und räumliche Separation fungieren hier also als die beiden Formen der Abgrenzung der Selektionsseinheiten voneinander.

Auf der anderen Seite kann die Verwandtenselektion auch als Form der Gruppenselektion interpretiert werden (s.o.), insofern die Verwandtschaft in Form von Familienverbänden die Bildung von Gruppen aus Individuen mit gemeinsamen Merkmalen bedingen kann. In den Familienverbänden können sich dann auch solche Merkmale ausbreiten, die v.a. im Gruppenvergleich einen Vorteil verleihen (z.B. altruistische Verhaltensweisen). Gruppenselektion bildet nach dieser Lesart zumindest eine Komponente der Verwandtenselektion.⁴⁴⁰ Die Verwandtschaft stellt hier zwar die Ursache für die Gruppenbildung (im Familienverband) dar, und daher erscheint es auch gerechtfertigt, von einer »Verwandtenselektion« zu sprechen.⁴⁴¹ Der kausale Selektionsfaktor ist aber die Gruppenbildung von ähnlichen Individuen und nicht deren Verwandtschaft, so dass aus dieser Perspektive auch die Beschreibung als Gruppenselektion angemessen ist. Aus der Perspektive der Theorie der Gruppenselektion ist die Verwandtschaft insofern ein wichtiger Faktor, als sie einen wesentlichen Beitrag zur Erhöhung der Variation zwischen Gruppen beiträgt (wobei die Variation, nicht die Verwandtschaft der kausal wirksame Selektionsfaktor ist).⁴⁴²

Verwandtenselektion und Genselektion

R. Dawkins interpretiert die Verwandtenselektion im Sinne Hamiltons später als einen besonderen Fall der Genselektion und plädiert für die Aufgabe des Begriffs der Verwandtenselektion und des Konzepts der Gesamtfitness. Die Verwandtenselektion stellt danach diejenige Form der Genselektion dar, bei der das Vorkommen von ähnlichen Genen in verschiedenen Organismen über die Verwandtschaft wahrgenommen wird: »Offspring turn out to be only a special case of close genetic relatives with a high probability of sharing one's own genes«.⁴⁴³ Nicht die gemeinsame Abstammung der Gene (also die Verwandtschaft), sondern allein die Gleichheit der Gene zwischen mehreren Individuen liegt dem Mechanismus der Verwandtenselektion zugrunde. Die Verwandtschaft bildet nach Dawkins allein einen Indikator (wie ein »grüner Bart«) für die Präsenz der gleichen Gene in einem anderen Organismus. Das Konzept der Gesamtfitness beinhaltet damit keinen so revolutionären Gedanken, wie es zunächst scheint. Es liefert nur die konsequente Anwendung der Ermittlung von Fitnesswerten eines Merkmals durch die Bildung des Durchschnitts von der Fitness aller Organismen, die über das Merkmal verfügen.⁴⁴⁴

Genselektion

Den Ausdruck »Genselektion« verwenden S. Wright und T. Dobzhansky, zwei der Mitbegründer der Synthetischen Theorie der Evolution, bereits 1937 (Wright: »Mutation opposed by sufficiently strong genic selection«⁴⁴⁵; Dobzhansky: »mutation is opposed by a genic selection«⁴⁴⁶). In diesen frühen Verwendungen bezieht sich das Konzept aber nicht auf eine eigene Selektionsebene, sondern lediglich auf einen Maßstab für die Selektion auf der Ebene von Organismen (Dobzhansky: »The main assumption inherent in the theory of natural selection is that some hereditary types of a species may have a certain advantage over others in survival and reproduction. Mathematically, the simplest case is the so-called genic selection, when the gene allelomorphs *a* and *A* tend to be reproduced in each generation in the ratios (1-s) : 1«⁴⁴⁷). In der später dominanten Bedeutung zur Bezeichnung einer eigenen Selektionsebene wird der Ausdruck erst seit Mitte der 1960er Jahre mit den Arbeiten G.C. Williams' und später R. Dawkins' zu einem festen Terminus (Williams 1966: »genic selection«⁴⁴⁸; Dawkins 1976: »gene selection«⁴⁴⁹). Wenig später erscheint der Ausdruck *Genselektionismus* (»genic selectionism«)⁴⁵⁰, um die dahinter stehende Lehre auf den Begriff zu bringen.

Als der eigentliche Begründer der Theorie der Genselektion muss R.A. Fisher gelten, der bereits 1930 einzelnen Genen einen Fitnesswert zuschreibt. 1963 kommt W.D. Hamilton in seinen Bemühungen um die Entwicklung eines allgemeinen Modells zur evolutionären Erklärung altruistischen Verhaltens darauf zurück. Hamilton wendet sich dabei direkt gegen die Ebene des Organismus und spricht sich für die Ebene des Gens zur Erklärung eines Verhaltens aus. In einem einfachen Modell stellt er sich ein Gen *G* vor, das direkt »altruistisches Verhalten« verursacht und argumentiert, das entscheidende Kriterium für dessen Ausbreitung sei der Nutzen des Verhaltens für dieses Gen, nicht für den Organismus: »Despite the principle »survival of the fittest« the ultimate criterion which determine whether *G* will spread is not whether the behavior is to the benefit of the behavior but whether it is to the benefit of the gene.«⁴⁵¹ Später reformuliert Hamilton seine Erklärung allerdings, indem er die Ausbreitung eines Verhaltens in einer Population über das Konzept der Gesamtfitness (»inclusive fitness«; s.o.) auch auf der Ebene des Individuums erklärt (nach dem Modell der Verwandtenselektion). Mathematisch werden diese beiden Beschreibungen als äquivalent erkannt.⁴⁵²

Für die Etablierung der Genselektion als allgemein akzeptiertes Modell ist die Feststellung Williams' (1966) einflussreich, dass organische Anpassungen durch eine Selektion erklärt werden können, die für jeden genetischen Ort unabhängig wirkt.⁴⁵³

Dawkins 1976: »Das egoistische Gen«

Zu einer provokanten These wird das Modell der Genselektion durch R. Dawkins' Theorie des *egoistischen Gens* (»selfish gene«) von 1976 ausgebaut. Nach dieser Theorie sind die Körper der Organismen als bloße Vehikel ihrer Gene zu betrachten (»survival machines«).⁴⁵⁴ Anders als in der traditionellen Sicht, nach der die Gene ein Mittel für die Zwecke des Organismus sind, wird in Dawkins' Konzeption also umgekehrt der Organismus zu einem bloßen Mittel zur Erzeugung von Genen: »We see the world as a melting pot of replicators, selected for their power to manipulate the world to their own long term advantage. Individuals and societies are by-products.«⁴⁵⁵

Implizit ist diese Sicht bereits in der zeitgenössischen Polemik S. Butlers als Kritik an Darwin enthalten, nach der eine Henne bloß ein Mittel eines Eies zur Erzeugung weiterer Eier ist: »a hen is only an egg's way of making another egg« (1878).⁴⁵⁶ Explizit heißt es 1958 bei C.S. Pittendrigh, ein Organismus sei nichts anderes als ein Vehikel seines Genotyps (»in a very real sense the developed organism

is no more than a vehicle for its genotype«).⁴⁵⁷ E.O. Wilson schließt 1975 wieder an die Formulierung Butlers an: »the organism is only the DNA's way of making more DNA.«⁴⁵⁸ In eine geradezu ehrfurchtigi-ge Schwärmerie verfällt Dawkins, wenn er 1976 die Gene als die eigentlichen Akteure der Evolution beschreibt: »Sie [d.h. die Gene als Replikatoren] starben nicht aus, denn sie sind unübertroffene Meister in der Kunst des Überlebens. Doch dürfen wir sie nicht frei im Meer umhertreibend suchen; diese ungezwungene Freiheit haben sie seit langem aufgegeben. Heute drängen sie sich in riesigen Kolonien, sicher im Innern gigantischer, schwerfälliger Roboter, hermetisch abgeschlossen von der Außenwelt; sie verständigen sich mit ihr auf gewundenen, indirekten Wegen, manipulieren sie durch Fernsteuerung. Sie sind in dir und in mir, sie schufen uns, Körper und Geist; und ihr Fortbestehen ist der letzte Grund unserer Existenz. Sie haben einen weiten Weg hinter sich, diese Replikatoren. Heute tragen sie den Namen Gene, und wir sind ihre Überlebensmaschinen.«⁴⁵⁹

Dawkins verwendet in seinen populären Schriften eine Sprache, die sich vieler kühner Metaphern bedient: Ausdrücke aus verschiedenen Sprachbereichen werden in einer prägnanten Formulierung zusammengeführt, z.B. in seinen Leitbegriffen »egoistisches Gen« und »Überlebensmaschine«. Weil damit Begriffe aus dem Bereich des menschlichen Sozialverhaltens und der Biologie sorglos zusammengebunden werden, wird Dawkins auf rein sprachlicher Ebene »Sphärenvermischung« (Pörksen 1991) und eine Verletzung des »Postulats niveau-adäquater Terminologie« (von Holst & Saint-Paul 1960)⁴⁶⁰ vorgeworfen.⁴⁶¹ Als fragwürdig gilt insbesondere die Berechtigung für die Zuschreibung einer Handlungsaktivität zu den Genen.

Das hinter den polemisch geführten Debatten stehende wissenschaftstheoretische Problem betrifft die Frage, welche Ebene der Beschreibung die für einen Selektionsprozess angemessene ist. Für die Ebene des Gens spricht aus Williams' und Dawkins' Sicht zunächst die Konzipierung von Genen als »Replikatoren« (s.o.): Im Gegensatz zu Organismen, die einmalige Körper seien, bildeten ihre Gene Einheiten, die von einer Generation zur nächsten weitgehend unverändert weitergegeben werden. Bei Williams heißt es 1966, der Genotyp und der Phänotyp eines Organismus gehe zwar mit dessen Tod verloren, seine Gene erhielten sich aber, sofern er sich fortgepflanzt habe: »If there is an ultimate indivisible fragment it is, by definition »the gene« that is treated in the abstract discussions of population genetics.«⁴⁶² Williams und später Dawkins argumentieren darauf

aufbauend, dass allein Gene Einheiten der Selektion sein können, weil eine Selektionseinheit über das Leben des einzelnen Organismus hinaus Bestand haben müsse. Organismen können danach im Gegensatz zu Genen keine Einheiten der Selektion sein, weil sie sich nicht erhalten, weil sie keine »Replikatoren« sind, wie es bei Dawkins später heißt.⁴⁶³ Nach der Doktrin des Weismannismus gehen die Genotypen als direkte Kopien aus den Vorfahren hervor, die Phänotypen sind dagegen im Hinblick auf die Replikation Sackgassen, weil sie nicht direkt repliziert werden (↑Genotyp/Phänotyp: Abb. 188).⁴⁶⁴ Diese Argumentation ist allerdings insofern irreführend, als sie die Einheiten der Vererbung mit den Einheiten der Selektion verwechselt. Für das Vorliegen von Selektion ist überhaupt keine Gliederung des Vererbungsmechanismus in partikuläre Einheiten der Vererbung (Gene) notwendig (s.o.).

Prozess oder Perspektive?

Verschiedene Ansichten gibt es zu der Frage, ob die Genselektion einen bestimmten kausalen Prozess bezeichnet und damit als empirische These über ein Selektionsgeschehen zu verstehen ist oder ob sie lediglich eine bestimmte heuristisch besonders wertvolle Perspektive auf einen Prozess darstellt, der im Prinzip auch aus anderer Perspektive, z.B. der von Organismen oder Gruppen von Organismen, beschrieben werden kann. Williams und Dawkins tendieren bis Ende der 1970er Jahre zur ersten Alternative. So stellt Williams die Genselektion 1966 ausdrücklich als bessere Erklärung der empirischen Daten dar: Die Gruppenselektion sei »nicht wichtig« und Genselektion reiche zum Verständnis der Evolution aus (»only genic selection [...] need be recognized as the creative force in evolution«).⁴⁶⁵ Dawkins schließt sich 1976 dieser Auffassung an und präsentiert die Genselektion als eine konkurrierende und überlegene Theorie gegenüber dem Ansatz der Gruppenselektion.

1982 vertritt Dawkins dagegen eine andere Meinung und stellt die Genselektion nicht als faktischen Standpunkt (»factual position«), sondern als bloße Sichtweise (»a way of seeing facts«) vor.⁴⁶⁶ Die Selektion wirke parallel auf verschiedenen Ebenen, und es sei ein Kategorienfehler, die Genselektion als Alternative zur Gruppenselektion anzusehen.⁴⁶⁷ Denn auch Individual- und Gruppenselektion seien Wege, auf denen Gene sich in Populationen ausbreiten würden. Jeder Selektionsprozess könne daher aus genetischer Perspektive betrachtet werden.

Die Debatte zu diesen Fragen hält bis in die Gegenwart an. Weitgehend anerkannt ist es aber, dass die Genselektion zumindest für manche Phänomene

die allein angemessene Beschreibung ist, sie also einen spezifischen Prozess identifiziert. So besteht wenig Zweifel am Wert der Genselektion zur Erklärung des Vorhandenseins von nicht-codierenden, allein ihre eigene Reproduktion befördernden genetischen Elementen im Genom von Eukaryoten (s.u.). Und es besteht auch wenig Zweifel daran, dass die Genselektion in vielen Fällen eine heuristisch wertvolle Vorstellung ist, vor allem dann, wenn von einer Additivität der Genwirkungen ausgegangen werden kann (s.u.).

Weil ↑Evolution häufig als Veränderung von Genfrequenzen definiert ist, stellt die Ebene der Gene eine insofern besonders exponierte Analyseebene dar. In der bekannten Unterscheidung E. Sobers kann jeder Evolutionsschritt, der auf Selektion beruht, als eine *Selektion von* Genen beschrieben werden. Allerdings ist damit jeder Selektionsschritt nicht automatisch auch eine *Selektion für* Gene; der kausale Grund für die Selektion kann vielmehr auch auf einer anderen Ebene liegen als auf der der Gene.⁴⁶⁸ Anders gesagt: Wenn Evolution in Genfrequenzänderungen besteht, dann bilden Gene und ihre Häufigkeit die Währung der Selektion (»bookkeeping«) – deshalb müssen sich aber noch nicht alle Selektionsprozesse in kausaler Hinsicht auf der Ebene der Gene befinden.⁴⁶⁹

Der Genbegriff in der Genselektion

Fraglich ist bei der Konzipierung von Genen als Replikatoren allerdings, was mit einem ↑Gen« gemeint ist: Soll das gleiche Gen über mehrere Generationen weitergegeben werden, dann handelt es sich nicht um einen bestimmten individuellen Gegenstand (die Instanzierung oder das *token* eines Gens), sondern um einen *Typ* von Genen, also einen abstrakten Gegenstand.⁴⁷⁰ Als individueller Körper hat ein Gen damit so wenig Bestand über die Generationen hinweg wie ein Individuum. Werden die Gene als konkrete Bestandteile eines Organismus verstanden, die jeweils in sein physiologisches und genetisches Geschehen eingreifen, dann gehen sie auch mit ihm zugrunde. Als Typen einer gewissen Struktur weisen sie dagegen einen ähnlichen generationenübergreifenden Bestand auf wie die Organisationsstruktur eines Organismus, die von seinen Vorfahren ererbt ist und an seine Nachfahren vererbt wird. Aus dieser Perspektive hat das Argument von Williams und Dawkins, dass es die Gene sind, die die Einheit der Selektion abgeben, weil sie doch, im Gegensatz zum Organismus, über Generationen hinweg sich erhalten, seine Schwächen. Als konkreter materieller Körper erhält sich ein Gen nicht über Generationen. Allein in den kausalen Ketten, die über die Transkription andere

Gene erzeugen, die ihm gleichen oder ähneln, existiert ein Gen von einer Generation zur nächsten fort. Die Identität eines Gens besteht damit nicht in einer raum-zeitlich konkreten Instanziierung, sondern in der (strukturellen oder funktionalen) Ähnlichkeit mit anderen Instanziierungen, die zusammen einen Typ (»gene-kind«⁴⁷¹) bilden.

Die zumindest in einigen Fällen legitime Analyse von Selektionsprozessen auf der Ebene der Gene macht deutlich, dass nicht allein organisierte Systeme Einheiten der Selektion sein können. Gene sind die von einer Generation zur nächsten weitergegebenen Merkmalsträger eines Organismus. Sie sind damit zwar Komponenten eines organisierten Systems, aber nicht selbst organisiert, weil sie keine dynamischen Gefüge aus sich wechselseitig bedingenden Elementen darstellen. Grundlage der Selektion bildet also das Vorhandensein nur *einer* biologischen Grundfunktion, der Reproduktion. Ebenen der Selektion sind also immer Ebenen von reproduzierbaren (aber nicht immer organisierten) Einheiten, denen Eigenschaften zukommen, die für eine differenzielle Reproduktion kausal verantwortlich sind.

Additivität und epistatische Interaktionen

Gegen die Vorstellung einer Selektion auf der Ebene der Gene sind viele Einwände vorgebracht worden. E. Mayr argumentiert bereits seit den 1950er Jahren, dass die Selektion allein auf der Ebene von Phänotypen operiere.⁴⁷² Gemäß seiner Theorie der genetischen Relativität (↑Gen) entfaltet ein Gen seine Wirksamkeit immer nur im Zusammenhang mit anderen Genen.⁴⁷³ Die Gene liegen also in einem Organismus nicht wie die Bohnen in einem Korb nebeneinander, sondern sie müssen miteinander interagieren, um ihre Wirkung zu entfalten. Die Änderung von Genfrequenzen kann nach dieser Argumentation zwar eine *Wirkung* der Selektion sein, die *Ursache* und damit die Einheit der Selektion sind aber Unterschiede auf der Ebene der Individuen. In den Worten von S.J. Gould kann die Selektion die Gene nicht direkt »sehen« und herausgreifen – eine direkte Selektion sei immer nur über die Phänotypen von Individuen möglich.⁴⁷⁴ Außerdem können die Gene nach Mayr und Gould nicht von ihrem jeweiligen Kontext isoliert werden: Der Selektionswert eines Gens hänge von der Kombination mit anderen Genen ab, in der es auftrete.⁴⁷⁵ Es ist demnach also ein Genkomplex, und nicht ein einzelnes Gen, das selektiert wird.

Zwei Effekte der Kontextabhängigkeit der Wirksamkeit eines Gens werden meist unterschieden: Erstens werden viele Merkmale eines Organismus gleichzeitig von mehreren Genen beeinflusst (Poly-

genie), zweitens hängt die Wirkung eines Gens von seiner Wechselwirkung mit Genen an anderen Orten des Genoms ab (Epistasie). Beide Faktoren führen zu nicht einheitlichen Wirkungen eines Gens: In einem Kontext kann es fitnesssteigernd, in einem anderen fitnessmindernd wirken. Ein Gen hat nach dieser Argumentation also keine einheitliche kausale Rolle und damit auch keinen konstanten Fitnesswert. Wegen der weiten Verbreitung von Polygenie und Epistasie gilt vielen Autoren nicht ein einzelnes Gen, sondern der Genotyp als der einheitliche kausale Faktor. Nicht ein einzelnes Gen, sondern das Ensemble der Gene in ihrer Wechselwirkung sei die konstante kausale Einflussgröße, die den Selektionsprozess bewirke.

Auch E. Sober, der Selektion als einen kausalen Prozess versteht, der auf bestimmte Kräfte zurückzuführen ist, erscheinen die Fälle von epistatischen Interaktionen zwischen Genen und von Polygenie als problematisch für eine Erklärung im Rahmen der Genselektion.⁴⁷⁶ Denn in diesen Fällen könne der kausale Faktor, der die Differenz zwischen den selektierten Typen ausmacht, nicht einem einzelnen Gen, sondern nur einem Genkomplex zugeschrieben werden. Eine Beschreibung dieser Fälle auf der Ebene der Gene sei zwar möglich, aber diese Beschreibung würde die genauen kausalen Wege, die sich auf der Ebene der Individuen bewegen, verdecken. Sober knüpft damit wiederum die Frage, auf welcher Ebene die Selektion vorliegt, an das Vorliegen kausaler Selektionsmechanismen. Das Bestehen oder Fehlen von Selektionsmechanismen auf einer Ebene wiederum hält er für eine empirische Frage, so dass auch die Entscheidung, auf welcher Ebene eine Selektion vorliegt, eine empirische wird. Befindet sich die Eigenschaft, die den kausalen Grund für die Selektion abgibt, auf der Ebene der Gene, dann liegt eine Genselektion vor. Ist diese Eigenschaft aber ein Merkmal von Individuen oder Gruppen, dann handelt es sich um eine Individual- oder Gruppenselektion.⁴⁷⁷ Weil der kausale Faktor, der für die Selektion verantwortlich ist, sich nicht immer auf der Ebene der Gene befindet, ist nach Sober also nicht jede Selektion eine Selektion *für* genetische Eigenschaften; weil aber die Gene die elementare Einheit der Replikation sind, ist doch jede Selektion immer eine Selektion *von* Genen: Eine Selektion für Eigenschaften auf jeder Ebene wirkt sich *auch* auf die Gene aus.

Gegen diese Kritik an der Genselektion werden aber wiederum Einwände erhoben. Dass die Gene nicht direkt, sondern nur vermittelt über die Phänotypen selektiert werden, ändert wenig daran, dass sie doch auch eine Ursache von Reproduktionsun-

terschieden zwischen Individuen, und damit der Selektion sein können: Die von den Genen ausgehende Wirkungskette zu (differenzieller) Reproduktion von Individuen läuft nur vermittelt über die Phänotypen; diese indirekte (vermittelte) Wirksamkeit steht aber nicht dem entgegen, die Gene als (vermittelte) Ursachen zu konzipieren, wie Sober selbst bemerkt.⁴⁷⁸ Gegen die Annahme einer vollkommenen Kontextabhängigkeit von Genen wendet schon Williams 1966 ein, dass eine Selektion in kleinen Schritten nur vorstellbar ist, wenn einem Genort über verschiedene Kontexte hinweg ein bestimmter Fitnesswert (»Selektionskoeffizient«) zugeschrieben wird.⁴⁷⁹ Dawkins veranschaulicht dieses Argument mit einer Ruderboot-Analogie: In einem Wettbewerb zwischen Ruderbooten (den Phänotypen entsprechend) mit mehreren Rudern (Genen) und einer ständigen Neukombination von Rudern auf den Booten werde es zu einer Selektion der besten Ruderer kommen, auch wenn der Erfolg jedes einzelnen Ruderers im einzelnen Fall nicht nur von seinem eigenen Einsatz abhängt.⁴⁸⁰ Gezeigt ist damit, dass es in einigen Fällen zumindest möglich ist, die Gene als Ebene der Selektion anzusehen – aber noch nicht, dass dies immer die beste Betrachtung, im Sinne der angemessensten Repräsentation der kausalen Wege, ist.

Geneselektion und Frequenzabhängigkeit

E. Sober und andere argumentieren seit Anfang der 1980er Jahre dafür, dass es in manchen Situationen nicht angemessen ist, die Ebene der Gene als die Ebene der Selektion anzunehmen, sondern besser die des Individuums oder der Gruppe (s.o.).⁴⁸¹ Ein einfaches, viel diskutiertes Beispiel ist das der Fitnessüberlegenheit von heterozygoten Individuen im Vergleich zu homozygoten Individuen (»Heterosis«; ↑Vererbung). Dieser Fall ist z.B. bei der Sichelzellenanämie gegeben: In Gebieten mit Malaria haben beim Menschen diejenigen Individuen einen Vorteil, die heterozygot bezüglich eines Genorts sind, der die Form der Blutzellen bestimmt, weil sie dadurch weniger von Malaria befallen werden. Die Fitness eines Allels hängt hier also entscheidend von dem Kontext ab, in dem es sich befindet. Einem Allel kann daher kein konstanter Fitnesswert zugeschrieben werden, in einigen Situationen erhöht es die Fitness, in anderen mindert es sie. Für Sober bildet das Gen damit nicht den kausalen Faktor, der für die Selektion verantwortlich ist. Er argumentiert 1982 mit R. Lewontin vielmehr dafür, dass ein Gen nur dann als eine Selektionseinheit anzusehen ist, wenn ihm eine einheitliche kausale Rolle zugeschrieben werden kann. Wenn eine starke Kontextabhängigkeit in der Fitness

eines Gens vorliegt, dann würde nicht das Gen, sondern eine übergeordnete Ebene die Selektionsebene darstellen, so Sober und Lewontin (als allgemeines Prinzip formuliert: »if the fitness of X is context sensitive, then there is not selection for X; rather, there is selection at a level of organization higher than X«⁴⁸²). Oder, wie es Sober 1984 formuliert, Selektion für ein Gen liegt nur dann vor, wenn dieses Gen die Fitness in mindestens einem Kontext erhöht, aber in keinem vermindert (»To say that there is selection for a given gene at a particular locus is to say that possessing that gene is a positive causal factor in survival and reproduction. This, in turn, requires that the allele must not decrease fitness in any context, and must raise it in at least one«).⁴⁸³

Ähnlich wie Sober argumentiert 2006 S. Okasha. Er hält die Frage der Kontextabhängigkeit der Fitness von Genen allerdings nicht für relevant im Hinblick auf die Frage, ob ein Prozess der Genselektion vorliegt, weil er diese als intraorganismische Selektion definiert (s.u.). Die Kontextabhängigkeit der Fitness sei lediglich relevant für den heuristischen Wert und die Fruchtbarkeit der genzentrierten Perspektive auf Selektionsprozesse. Denn die Metapher von Genen als den eigentlichen Akteuren der Evolution sei umso angemessener, je geringer die Kontextabhängigkeit einer Genwirkung sei. Bei großer Abhängigkeit der Fitness eines Gens (oder Allels) von seiner Häufigkeit (wie im Falle der Heterosis) oder vom genetischen Kontext (wie bei starken epistatischen Interaktionen von Genen) sei das Bild von Genen als Akteuren zunehmend unplausibel. Der heuristische Wert der genzentrierten Sicht hänge also daran, dass Mayrs Modell der Bohnenkorbgenetik (s.o.) zumindest annähernd angemessen ist: »the heuristic utility of the gene's-eye view is greatest when the genotype-phenotype relation is simplest«.⁴⁸⁴

Vor diesem Hintergrund enthält die These der Genselektion also nicht nur eine Konzeptualisierung des Selektionsprozesses, sondern auch eine empirische Behauptung: dass es eine enge Beziehung zwischen phänotypischen Merkmalen und einzelnen gegeneinander isolierbaren Elementen auf genetischer Ebene gibt.⁴⁸⁵ Die Tragweite der Genselektion wird sich also auch daran erweisen, wie weit es gelingt, einzelne Gene abzugrenzen, denen über verschiedene (genetische) Kontexte hinweg konstante Fitnesswerte zugeschrieben werden können.

Geneselektion als innerorganismische Selektion

Seit Ende der 1990er Jahre setzt sich ein eingeschränkter, aber präziser Begriff der Genselektion durch, dem zufolge die Genselektion in dem Prozess

der Selektion von Genen innerhalb eines einzelnen Organismus besteht.⁴⁸⁶ Zum paradigmatischen Fall der Genselektion werden damit genetische Elementen im Genom eines Organismus, die offensichtlich keinen Beitrag zur Physiologie und insgesamt zur Fitness dieses Organismus leisten, sondern allein die eigene Reproduktion bewirken. Diese werden seit 1990 als *egoistische genetische Elemente* bezeichnet (Werren et al. 1990: »selfish genetic elements«).⁴⁸⁷ Vor allem für den großen Anteil hochrepetitiver und nicht-codierender Sequenzen im Genom der Eukaryonten wird eine genselektionistische Erklärung für ihre Entstehung gegeben. L.E. Orgel und F. Crick bezeichnen diese DNA-Abschnitte 1980 als *egoistische DNA* und als *ultimate Parasiten* (»Selfish DNA: the ultimate parasite«).⁴⁸⁸ Diese Elemente können als Teil des Genoms des Wirts beschrieben werden und wären dann Ausdruck eines intragenomischen Konflikts; aus funktionaler Perspektive angemessener erscheint es aber, sie nicht als Teil des Organismus anzusehen: Sie sind zwar in seine DNA integriert, funktional aber von ihm klar unterschieden.⁴⁸⁹

Andere Phänomene, die als Resultat einer innerorganismischen Selektion zu werten sind, betreffen dagegen nicht Parasiten, sondern innerorganismische Konflikte. Darunter gehört v.a. das Phänomen der *Segregationsverzerrung*, das seit Ende der 1920er Jahre beschrieben wird (Gershenson 1928⁴⁹⁰) und seit Ende der 50er Jahre diesen Namen trägt (Sandler et al. 1959: »segregation distortion«⁴⁹¹; Sandler & Novitski 1957: »meiotic drive«⁴⁹²).⁴⁹³ Eine Segregationsverzerrung betrifft Störungen des normalen Ablaufs der Meiose und tritt z.B. bei Mäusen⁴⁹⁴ oder bei der Fruchtfliege *Drosophila*⁴⁹⁵ als Ergebnis der Wirkung eines Gens auf. Bei männlichen Fliegen, die in Bezug auf dieses Gen heterozygot sind, verursacht das Gen eine Störung der Entwicklung der Samenzellen, die von seinem Allel auf dem homologen Chromosomen ausgeht, so dass das segregationsverzerrende Gen in 95-99% der gebildeten Spermien vorhanden ist. Männliche Fliegen, die homozygot in Bezug auf dieses Gen sind, sterben während ihrer Entwicklung oder können sich nicht fortpflanzen. Das Gen bewirkt also seine eigene Vermehrung auf Kosten der anderen Gene des Organismus. Seine Verbreitung kann damit als Ergebnis einer innerorganismischen Selektion erklärt werden, die der Selektion auf der Ebene des Gesamtorganismus entgegen gerichtet ist.

Selektionsprozesse auf der organismischen Ebene können zur Etablierung von Mechanismen führen, die eine Selektion auf der innerorganismischen Ebene unterdrücken. Zu diesen Mechanismen gehört die frühe Ausgliederung von Keimzellen in Form einer

»Keimbahn«, die bewirkt, dass alle somatischen Zellen nur durch ihre Kooperation mit den anderen Zellen ihre Fitness erhöhen können (↑Genotyp/Phänotyp).⁴⁹⁶ Auch die Entwicklung von Rekombinationsmechanismen wie der Sexualität wird in diesem Zusammenhang diskutiert: Die Rekombination kann eine Störung der Kopplung von Genen, die an der Segregationsverzerrung beteiligt sind, bewirken.⁴⁹⁷ Daneben bildet auch die Erzeugung eines hohen Verwandtschaftsgrades unter den Zellen durch Bildung von Klonen ein Mechanismus zur Unterdrückung innerorganismischer Konflikte. So kann z.B. die Tatsache der Weitergabe der Mitochondrien nur durch die Weibchen bei den meisten Tieren als ein Mechanismus der Unterdrückung einer Selektion auf der Ebene der Mitochondrien erklärt werden. Denn würden sie über die Keimzellen beider Geschlechter weitergegeben werden, dann bestünde eine größere Variation und Rekombination unter den Mitochondrien und würde damit eine stärkere Selektion auf ihrer Ebene etablieren.⁴⁹⁸ Diese Mechanismen der Unterdrückung von innerorganismischer Selektion durch Selektion auf organismischer Ebene könnten insgesamt dazu geführt haben, dass die Genselektion im Sinne einer innerorganismischen Selektion unter Genen ein relativ seltenes Phänomen darstellt.⁴⁹⁹

Eine prinzipielle Grenze: nicht-genetische Vererbung
Zumindest eine prinzipielle Grenze für die Anwendung des Modells der Genselektion lässt sich angeben: Mechanismen der Vererbung, bei denen Gene keine Rolle spielen oder gar nicht vorhanden sind. Die Weitergabe von Genen bildet sicher einen zentralen Kanal zur Herstellung einer Ähnlichkeit von Eltern und ihren Nachkommen. Prinzipiell sind aber auch andere Wege denkbar, etwa durch epigenetische Vererbung, Lernen oder kulturelle Prozesse.⁵⁰⁰ Weil diese Wege der nicht-genetischen »Vererbung« keine Änderung der Genfrequenzen beinhalten müssen, sind sie damit auch nicht adäquat von Modellen der Genselektion beschreibbar.⁵⁰¹

Rückkehr des Gens?

Gegen die Kritik in den 1980er Jahren verteidigen K. Sterelny und P. Kitcher 1988 den Genselektionismus und konstatieren, es gebe zwar alternative, gleich adäquate Repräsentationen eines Selektionsprozesses – eine in allen Fällen adäquate Repräsentation sei aber diejenige, die genetischen Eigenschaften eine kausale Wirksamkeit zuschreibe.⁵⁰² Der Vorteil dieser Beschreibungsebene liege v.a. darin, dass sie immer verfügbar sei: Jeder biologische Selektionsprozess lasse sich auf der Ebene der Gene beschrei-

ben, auch wenn es äquivalente Beschreibungen auf anderen Ebenen geben könne (»The virtue of the genic point of view, on the pluralist account, is not that it alone gets the causal structure right but that it is always available«).⁵⁰³ Denn für jede Selektion einer Eigenschaft auf einer Ebene über dem Gen (z.B. ein phänotypisches Merkmal eines Organismus) lasse sich eine Entsprechung auf genetischer Ebene angeben. Auch die von Sober und anderen angeführten Beispiele einer Selektion auf anderen Ebenen als der der Gene können nach Sterelny und Kitcher auf Genebene rekonstruiert werden. Der Vorteil der Heterozygotie könne z.B. als ein einfacher Fall von frequenzabhängiger Selektion auf der Ebene des Gens interpretiert werden: Das Sichelzellenallel wird in Gebieten mit Malaria positiv selektiert, wenn es selten ist. Die Selektion von Genen sei also immer – wie jede Selektion – relativ zu einem Hintergrund von Randbedingungen wirksam, im Falle der Gene bildeten auch die anderen Gene in einem Organismus einen Teil dieses Hintergrunds.

E.A. Lloyd wendet sich 2005 gegen diese Versuche einer Etablierung der Genselektion als der angemessenen Erklärungsebene für alle Selektionsprozesse. Auch wenn höhere Ebenen der Selektion explizit ausgeschlossen würden, kämen diese doch über die Berücksichtigung der genetischen Umwelt (»allelic environment«) eines Gens unter der Hand wieder zum Tragen.⁵⁰⁴ Zumindest für einige Fälle kann Lloyd dies nachweisen; nicht jede systematische Berücksichtigung des Kontexts muss aber zwangsläufig das implizite Einschleusen einer höheren Selektions-ebene einschließen.⁵⁰⁵

Mit einer verbreiteten Intuition, die aber kein sehr starkes theoriegebundenes Argument enthält, verteidigt A. Rosenberg die Angemessenheit der Beschreibung von Selektion auf anderen Ebenen als der der Gene: Er verweist auf unsere »praktischen Interessen«. Nomologische Verallgemeinerungen ermöglichen allein die Beschreibung auf der Ebene der Gene, und sie sei damit allein theoretisch angemessen; unsere praktischen, nichttheoretischen Interessen an ganzen Organismen, z.B. am Schutz unserer »Mitgeschöpfe«, würden aber auch die Beschreibung der Selektion auf anderen Ebenen als der Genebene rechtfertigen.⁵⁰⁶

Sexuelle Selektion

Die Selektion von Merkmalen, die in der Beziehung der Geschlechter zueinander von Bedeutung sind, schreibt C. Darwin einem besonderen Mechanismus zu, den er »sexuelle Selektion« nennt.⁵⁰⁷ Wie bei sei-

nen Überlegungen zur Natürlichen Selektion gibt es auch in dieser Hinsicht Vorläufer von Darwins Auffassungen (↑Geschlecht).⁵⁰⁸ Die sexuelle Selektion ist für Darwin von der Natürlichen Selektion unterschieden, weil es in ihr nicht um einen Kampf ums Dasein gehe, sondern allein um die unterschiedlichen Fortpflanzungsaussichten verschiedener Organismen (»the advantage which certain individuals have over others of the same sex and species solely in respect of reproduction«⁵⁰⁹). Die sexuelle Selektion stellt sich Darwin als eine Wahl der Männchen durch die Weibchen vor. 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.⁵¹⁰

Als eine besondere Kategorie der Selektion wird die sexuelle Selektion von Darwin angesehen, weil sie häufig zur Ausbildung von Merkmalen führt, die für das Überleben eines Organismus nachteilig sind (z.B. auffällige Farben und Formen).

Skepsis seitens Darwins Nachfolger

Ein Problem für diese Theorie besteht über lange Zeit in dem Mangel an empirischen Belegen für eine tatsächliche Wahl der Weibchen. Erst gegen Ende von Darwins Leben werden solche Evidenzen geliefert.⁵¹¹ Selbst von seinen Mitstreitern wird Darwins Trennung von natürlicher und sexueller Selektion aber meist abgelehnt. So spricht sich Wallace gegen Darwins Überzeugung aus, der zufolge die sexuelle Selektion einen ganz anderen Mechanismus darstelle als die Natürliche Selektion. Die auffälligen Unterschiede zwischen den Geschlechtern, v.a. der Vögel, erklärt er als Schutzanpassungen der Weibchen.⁵¹² Eine verbreitete funktionale Erklärung der auffälligen Färbungen stellt sie in den Zusammenhang der Erkennung der Artgenossen und deutet sie damit als reproduktiven Isolationsmechanismus.

Auch andere Anhänger Darwins am Ende des 19. Jahrhunderts stehen der Bedeutung der sexuellen Selektion skeptisch gegenüber: Der Experte für Tierfärbungen, E.B. Poulton, hält die sexuelle Selektion für relativ unwichtig in der Evolution und behauptet, sie sei immer der Natürlichen Selektion untergeordnet.⁵¹³ Poulton ist aber auch der Auffassung, dass die Färbungen und Gesänge der Vögel nicht allein als Zeichen der Arterkennung, sondern durchaus auch als Belege einer sexuellen Selektion zu werten seien. Den komplexen Färbungen und Gesängen der Vögel schreibt Poulton eine Schönheit (»beauty«) zu, die über die Erfordernisse der bloßen Arterkennung weit hinausgehe und nicht durch typische Natürliche Selektion erklärt werden könne.⁵¹⁴ Die Merkmale sind

nach Poulton also durch eine innerartliche Selektion aufgrund eines Sinns für das Schöne entstanden.

Die Skepsis gegenüber der sexuellen Selektion zieht sich bis ins 20. Jahrhundert und wird von den führenden Biologen, die die Partnerwahl bei Tieren untersuchen, geteilt. Bezweifelt wird insbesondere, dass die auffälligen Färbungen der Tiere regelmäßig und ausschließlich im Kontext einer sexuellen Selektion entstanden sind.⁵¹⁵ E. Mayr gibt 1972 als Erklärung für das verbreitete Phänomen des Sexualdimorphismus neben der sexuellen Selektion drei weitere Gründe an: (1) die physiologische Synchronisierung der Geschlechter vor der Paarung (»epigamische Selektion«), (2) reproduktive Isolation durch auffällige Artkennzeichen; (3) unterschiedliche ökologische Einnischung von Männchen und Weibchen.⁵¹⁶

Fisher (1930): »runaway-process«

Entgegen dieser allgemeinen Skepsis gegenüber der Wirksamkeit sexueller Selektion werden mit dem Aufkommen populationsgenetischer Modellierungen von Evolutionsprozessen Argumente für die mögliche Rolle der sexuellen Selektion in der Evolution gewonnen. Der Pionier der Populationsgenetik, R.A. Fisher, untersucht seit 1915 die evolutionären Konsequenzen sexuellen Präferenzverhaltens.⁵¹⁷ Nach Fishers Modell kann die Präferenz der Mitglieder eines Geschlechts für irgendein anfangs zufällig ausgewähltes Merkmal am anderen Geschlecht einen sich aufschaukelnden Selektionsprozess in Gang setzen, der bis zur extremen Ausprägung dieses präferierten Merkmals führt. Die Ausbildung dieser extremen Merkmale (meist der Männchen) kann also durch die Präferenzen der Weibchen erklärt werden; diese Präferenzen können im Laufe der Evolution parallel zur Veränderung der Männchen selbst immer extremer werden. Fisher spricht 1930 von einem *galoppierenden* oder *runaway-Prozess* (»runaway process«).⁵¹⁸ Die Selektion aufgrund der Präferenzen des einen Geschlechts kann der Selektionskomponente für das Überleben der Organismen entgegenwirken; es können also Merkmale bei den Mitgliedern des einen Geschlechts aufgrund der Präferenzen des anderen Geschlechts entstehen, die deren Überlebenswahrscheinlichkeit mindern (Darwin 1866: »beautiful for beauty's sake«⁵¹⁹ oder besser: »preference for preference's sake«). Die (sexuelle) Selektion aufgrund der Weibchenpräferenz für ein Merkmal bei einem Männchen, das selbst wieder Söhne hervorbringt, die dieses von den Weibchen präferierte Merkmale haben, kann theoretisch die Wirksamkeit der (Natürlichen) Selektion, die gegen dieses Merkmal gerichtet ist, weil es die Überlebens-

wahrscheinlichkeit der Männchen mindert, überkompensieren. Sexuelle und Natürliche Selektion können also einander entgegengesetzte Kräfte sein.⁵²⁰ Seit den 1960er Jahren aufgestellte Evolutionsmodelle zeigen, dass dieser Mechanismus tatsächlich wirksam sein kann.⁵²¹ Neben diesem Mechanismus thematisiert Fisher die sexuelle Selektion als einen möglichen Weg der Artbildung, der auch wirksam ist, wenn keine geografische Isolation vorliegt.⁵²²

Empirische Nachweise sexueller Selektion

Die Soziobiologie hat seit den 1970er Jahren das Vorliegen einer Wahl der Männchen durch die Weibchen (»female choice«) in vielen Situationen nachweisen können.⁵²³ Der tatsächliche Nachweis einer Wahl ist allerdings mit vielen methodischen Schwierigkeiten verbunden.⁵²⁴ Empirische Belege gibt es auch für die Minderung der Überlebenswahrscheinlichkeit von Männchen durch das Vorhandensein der von den Weibchen bevorzugten Merkmale. Deutlich ist dies z.B. in der bunten Färbung der Singvogelmännchen, die sie auffälliger für Räuber macht. A. Möller kann 1989 zeigen, dass bei Rauchschwalben Männchen mit langen Schwanzanhängen von den Weibchen bevorzugt werden, diese Anhänge aber das Fliegen und den Beutefang behindern.⁵²⁵ Die Weibchenwahl führt also zur Bildung von Merkmalen bei den Männchen, die eine Verminderung ihrer Überlebenswahrscheinlichkeit, aber eine Erhöhung ihrer Fortpflanzungswahrscheinlichkeit bedingen.

A. Zahavi baut Beobachtungen dieser Art zu einer allgemeinen Theorie aus, der zufolge die Männchen durch ihre behindernden Merkmale, welche von den Weibchen bevorzugt werden, ihre besondere Lebenstüchtigkeit beweisen. Zahavi bezeichnet diese Form der sexuellen Selektion als *Handikapselektion* (»selection for a handicap«). Durch ihr Überleben trotz der Behinderung demonstrieren die Männchen nach dieser Auffassung ihre »guten Gene«.⁵²⁶ Der Mechanismus der sexuellen Selektion nach dem Handikapprinzip kann unabhängig von dem auf Fisher zurückgehenden Prinzip der Runaway-Selektion wirksam sein.⁵²⁷ Eine Variante des Handikaps stellen solche Färbungen und Ornamente der Männchen dar, die den Weibchen Aufschluss über ihre Gesundheit und ihre Anfälligkeit für Parasiten geben können (»revealing handicaps«).⁵²⁸

Sexuelle Selektion und Anpassung

Ausgehend von dem bis in die 1960er Jahre hinein dominanten Paradigma, dem zufolge die Selektion »zum Wohl der Art« wirksam ist, stellt die sexuelle Selektion ein Problem dar, weil sie solche extremen

Merkmale hervorbringen kann, die die Überlebenswahrscheinlichkeit (zugunsten der Fortpflanzungswahrscheinlichkeit) der Organismen mindern. J.B.S. Haldane spricht 1932 davon, durch sexuelle Selektion könnten Merkmale entstehen, die für ein Individuum von Vorteil sind, für die Art aber von Nachteil (»biologically advantageous for the individual, but ultimately disastrous for the species«⁵²⁹; »they render the species as a whole less successful in coping with its environment«⁵³⁰). Im Anschluss daran beschreibt J. Huxley das mögliche Resultat der sexuellen Selektion als ein *biologisches Übel* (»a biological evil«⁵³¹; auch: »a real handicap in the struggle for individual existence«⁵³²). K. Lorenz geht davon aus, dass die Selektion aufgrund von »Rivalenkampf« und durch die »vom Weibchen getriebene geschlechtliche Zuchtwahl« zu Ergebnissen führen könne, »die der Art als solcher durchaus nicht nützlich sind«: »Die rein intra-spezifische Zuchtwahl kann zur Ausbildung von Formen und Verhaltensweisen führen, die nicht nur bar jedes Anpassungswertes sind, sondern die Arterhaltung direkt schädigen können«⁵³³.

Lorenz und mit ihm andere bezweifeln also, dass das Ergebnis der sexuellen Selektion als \uparrow Anpassung gelten kann.⁵³⁴ Von einigen Autoren wird unterschieden zwischen *adaptiver sexueller Selektion*, die eine Präferenz für überlebensdienliche Merkmale ist (sexuelle Selektion des »good sense«), und *nicht-adaptiver sexueller Selektion*, die eine Präferenz für überlebensschädliche Merkmale enthält (sexuelle Selektion des »good taste«).⁵³⁵ Auch die sexuelle Selektion stellt aber eine Komponente der Selektion insgesamt dar, und wenn \uparrow Anpassungen als Ergebnisse eines Selektionsprozesses definiert sind, dann müssen auch solche Merkmale, die die Überlebenswahrscheinlichkeit der Vorfahren gemindert, aber ihre Reproduktionsaussichten stärker befördert haben, als \uparrow Anpassungen bestimmt werden.

Sexuelle als Komponente Natürlicher Selektion

Nach der heute überwiegend vertretenen Auffassung bildet die sexuelle Selektion nicht eine eigenständige Form der Selektion, die neben der Natürlichen Selektion steht, sondern sie wird vielmehr als eine Komponente der Natürlichen Selektion konzipiert. Denn der differenzielle Paarungserfolg, auf dem die sexuelle Selektion beruht, wird als ein wesentlicher Bestandteil der Gesamtfitness verstanden. Es besteht auch kein Unterschied in der Messung oder Darstellung von sexueller und nicht-sexueller Selektion.⁵³⁶ Außerdem bildet die Widersprüchlichkeit der sexuellen Selektion mit den Ergebnissen der Selektion für das Überleben keine Besonderheit der sexuellen Se-

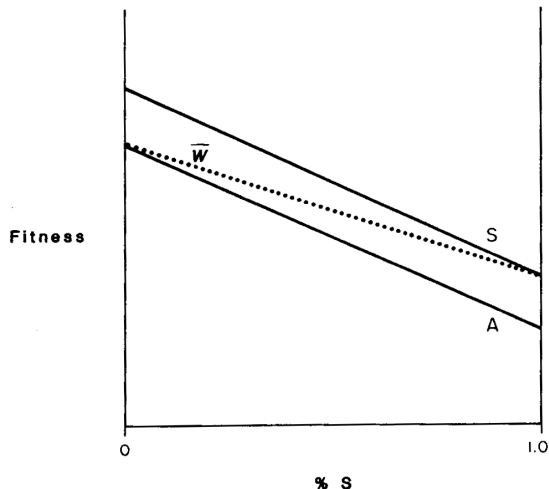


Abb. 475. Frequenzabhängiger Fitnessverlauf für einen verhaltensbiologischen Altruisten (A) und Egoisten (S). Individuen in einer reinen Population von Altruisten (in der Grafik ganz links) haben zwar eine größere mittlere Fitness (\bar{w}) als die Individuen in einer reinen Population von Egoisten; ein einzelner Egoist hat aber stets einen Selektionsvorteil gegenüber einem Altruisten. Bei alleiniger Selektion auf der Ebene der Individuen wird die mittlere Fitness in der Population also als Ergebnis der Selektion abnehmen, auch wenn sich zu jedem Zeitpunkt die Individuen mit der jeweils größeren Fitness stärker vermehren (aus Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 186).

lektion; vielmehr können auch andere Komponenten der Selektion in Opposition zueinander stehen, z.B. die Selektion für eine effiziente Nahrungsaufnahme und für den Schutz vor Feinden. Die Selektion für die Fortpflanzung steht schon deshalb in vielen Fällen mit der Selektion für das Überleben in Konflikt, weil die Fortpflanzung, sei sie sexuell oder asexuell, ein so aufwändiges Geschäft ist.

Intra- und intersexuelle Selektion

Seit den 1930er Jahren ist die Unterscheidung zwischen intra- und intersexueller Selektion verbreitet: Als *intrasexuelle Selektion* (»intrasexual selection«⁵³⁷) bestimmt J. Huxley 1938 die Selektion aufgrund der Konkurrenz der Individuen eines Geschlechts (meist der Männchen: »male-male competition«) um die Paarung mit den Individuen des anderen Geschlechts (meist den Weibchen) (»selection involving competition between individuals of one sex in the struggle for reproduction«⁵³⁸). Im Gegensatz dazu bezieht sich die *intersexuelle Selektion* (Howard 1974: »intersexual selection«⁵³⁹) oder *epigamische Selektion* (»epigamic selection«⁵⁴⁰),

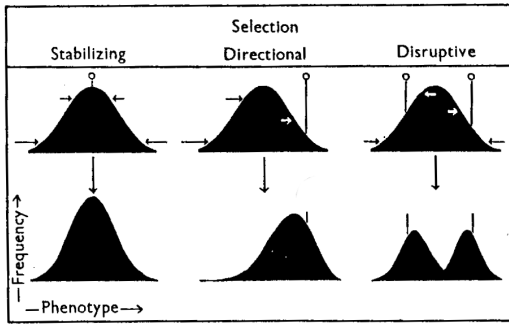


Abb. 476. Drei Formen der Selektion: Stabilisierende Selektion mit der Bevorzugung von Phänotypen mit einer mittleren Merkmalsausprägung (links), gerichtete Selektion mit der Förderung eines extremen Phänotyps (Mitte) und disruptive Selektion mit der Bevorzugung verschiedener extremer Phänotypen (aus Mather, K. (1953). *The genetical structure of populations. Symp. Soc. Exper. Biol.* 7, 66-95: 73).

wie Huxley sie anfangs nennt, auf die Auswahl der Individuen eines Geschlechts (meist der Männchen) durch Individuen des anderen Geschlechts (meist der Weibchen: »female choice«); bei der intersexuellen Selektion sind häufig sekundäre Geschlechtsmerkmale oder Balzverhalten beteiligt (»selection involving display-characters common to both sexes«⁵⁴¹). (Bezogen nicht auf die Wahl der Individuen eines Geschlechts durch die des anderen, sondern auf die Bevorzugung der Individuen eines Geschlechts als Beute durch einen Räuber erscheint der Ausdruck »intersexual selection« schon in den 1940er Jahren.⁵⁴²)

Die Verbreitung der intrasexuellen Selektion bei Männchen und der intersexuellen Selektion in Form einer Wahl durch die Weibchen erklärt R. Trivers 1972 mit zwei verschiedenen »Investitionsstrategien« bei beiden Geschlechtern: Die Männchen, die angefangen mit der relativ kleinen Größe des Samens weniger in die Brutpflege investieren als die Weibchen, maximieren ihren Fortpflanzungserfolg durch viele Paarungen und konkurrieren daher stark untereinander; die Weibchen, die viel in die Brutpflege investieren, maximieren ihren Fortpflanzungserfolg dagegen durch eine genaue Auswahl ihrer Paarungspartner.⁵⁴³ Die Kritik an dieser Argumentation wird unter der Bezeichnung »Concorde-Fehlschluss« bekannt (↑Geschlecht).

Stabilisierende, gerichtete und disruptive Selektion

Im Hinblick auf die Art der Veränderung der Population unter dem Einfluss der Selektion werden drei grundsätzliche Selektionstypen unterschieden (vgl.

Abb. 476): Bei der *stabilisierenden Selektion* (Fisher 1930: »stabilizing selection«) liegt eine selektive Bevorzugung des mittleren Typs vor, so dass die Population sich unter dem Einfluss der Selektion wenig ändert⁵⁴⁴; die *mobilisierende* oder *gerichtete Selektion* (Mather 1953: »directional selection«⁵⁴⁵) führt dagegen zu einer sukzessiven Veränderung der Population in eine Richtung. Bei der *disruptiven Selektion* (Mather 1953: »disruptive selection«) haben dagegen extreme Formen einen Vorteil gegenüber dem mittleren Phänotyp, so dass es zu einem Auseinanderfallen der Population kommen kann.⁵⁴⁶

Frequenzabhängige Selektion

Frequenzabhängige Selektion (»frequency-dependent selection«) liegt vor, wenn die Fitness eines Typus (des selektierten Objektes, z.B. eines Gens, eines Genotyps oder eines Individualmerkmals) von seiner Häufigkeit abhängt. Der Begriff wird 1960 von R. Lewontin und M.J.D. White eingeführt.⁵⁴⁷

Der Sache nach ist der Mechanismus der frequenzabhängigen Selektion bereits implizit in Darwins Divergenzprinzip enthalten, dem zufolge die Individuen des jeweils selteneren Typs in Konkurrenzsituationen einen Vorteil genießen, weil sie in der Nutzung der Ressourcen einem geringeren Konkurrenzdruck unterliegen (↑Phylogense).

Auch in R.A. Fishers Diskussionen der Mimikry und des Arguments für ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis (↑Geschlecht) von 1930 ist der Grundgedanke der frequenzabhängigen Selektion enthalten.⁵⁴⁸ Nach Fisher besteht bei den beiden bekanntesten Formen der ↑Mimikry ein jeweils umgekehrter Zusammenhang zwischen Häufigkeit und Selektionsvorteil: Während in der Bateschen Mimikry (nicht giftiger Nachahmer) die nachahmenden Organismen umso mehr Schutz genießen, je seltener sie sind, haben sie bei der Müllerschen Mimikry (giftiger Nachahmer) einen größeren Schutz, wenn sie häufig sind. Der allgemeine Zusammenhang von Häufigkeit und Selektion wird 1954 auch von J.B.S. Haldane formuliert: »the relative fitness of two genotypes may depend on their frequency«.⁵⁴⁹

Verschiedene Mechanismen können eine frequenzabhängige Selektion erzeugen. Bekannt sind solche Verhältnisse, bei denen die seltenere Variante einer Art von Organismen einen Vorteil genießt. Erzeugt wird dies z.B. durch die sogenannte *apostatische Selektion*, die durch *Suchbilder* (Tinbergen 1960: »searching images«⁵⁵⁰) eines Räubers hervorgerufen werden kann: Die Spezialisierung des Räubers auf den häufigsten Beutetyp bedingt einen Vorteil für

die selteneren Typen. Aufgrund des gleichen Mechanismus besteht ein erhöhter Schutz von heterogenen Populationen gegenüber Parasiten und pathogenen Erregern, denen eine physiologische Spezialisierung erschwert wird.⁵⁵¹ (Das Wort »Suchbild« geht im biologischen Kontext auf J. von Uexküll zurück, der darunter 1933 ein die Wahrnehmung leitendes Schema, ein besonderes »Merkbild« versteht; von Uexküll spricht daneben auch von einem »Suchton«; ↑Umwelt; Wahrnehmung.⁵⁵²) B. Clarke, der den Ausdruck »apostatische Selektion« 1962 prägt, gründet diese Form der Selektion auf dem selektiven Vorteil von solchen Phänotypen, die vom Durchschnittstyp abweichen (»selective advantage of phenotypes that stand out from the norm«⁵⁵³). Eine empirische und experimentelle Bestätigung findet die Theorie der apostatischen Selektion bei zahlreichen Arten.⁵⁵⁴

Nach dem bereits von Darwin vorgestellten Mechanismus kann frequenzabhängige Selektion selbst ohne Vermittlung über einen Räuber zu Stande kommen, z.B. durch inner- oder zwischenartliche Konkurrenz: Die jeweils seltenere Variante genießt einen Vorteil durch ihre geringere Konkurrenz auf der von ihr genutzten Ressource.⁵⁵⁵ Ein sich daraus ergebendes Resultat der frequenzabhängigen Selektion mit einer Bevorzugung des jeweils seltenen Typs stellt die Aufrechterhaltung einer genetischen Diversität in der Population dar (*balancierter Polymorphismus*; Ford 1940: »balanced polymorphism«⁵⁵⁶). Aber nicht nur der Vorteil der seltenen Phänotypen ist ein Fall von frequenzabhängiger Selektion; dies gilt ebenso für die Selektion des häufigen Phänotyps. Aufbauend auf dieser Vorstellung kann die frequenzabhängige Selektion als ein Modell für sympatrische Artbildung verwendet werden.⁵⁵⁷

Daneben wird frequenzabhängige Selektion als eine Voraussetzung für Gruppenselektion diskutiert, so wie sie E. Sober versteht: Durch diesen Selektionstyp kann sichergestellt werden, dass ein Gruppenmerkmal den entscheidenden kausalen Faktor in der Selektion von Individuen bildet (also die individuellen Fitnessunterschiede determiniert).⁵⁵⁸

Insgesamt ist das Konzept der frequenzabhängigen Selektion insofern bemerkenswert, als es eine Population als ein System von miteinander in Beziehung stehenden Individuen voraussetzt. Dies weist sie als einen Sonderfall der Selektion aus, denn in vielen Fällen der Selektion ist es ausreichend, die Population als ein bloßes Aggregat, und nicht als ein System von Organismen anzusehen.⁵⁵⁹ Das Vorliegen von frequenzabhängiger Selektion macht es unmöglich, die Fitness eines Organismustyps als eine intrinsische Eigenschaft anzusehen, denn der Reprodukti-

onserfolg eines Organismus hängt nicht allein von seinen Eigenschaften, sondern auch von den Eigenschaften der anderen Organismen ab (↑Anpassung/Fitness).⁵⁶⁰ Bereits Lewontin und White stellen fest, dass bei einer frequenzabhängigen Selektion der stabile Gleichgewichtspunkt der Selektion nicht mit einem Adaptationsmaximum zusammenfallen muss (»the stable equilibrium point may not coincide with an adaptive peak«).⁵⁶¹ Die mittlere Fitness der Individuen einer Population kann bei einer frequenzabhängigen Selektion also ab- und nicht zunehmen (vgl. Abb. 475).

Nicht-darwinsche Selektion

Der Terminus »nicht-darwinsche Selektion« wird zunächst von G.G. Simpson im Gegensatz zu »darwinscher Selektion« verwendet, um eine Selektion, die auf differenzieller Reproduktion und nicht auf differenzieller Mortalität beruht, zu bezeichnen (s.o.).⁵⁶²

Eine andere Bedeutung des Ausdrucks etabliert sich Mitte der 1950er Jahre: Haldane spricht allgemein von einer »nicht-darwinschen Selektion« (»Non-Darwinian Selection«), wenn eine frequenzabhängige Selektion vorliegt.⁵⁶³ Sie herrscht nach Haldane z.B. bei der Koevolution von Pflanzen (oder Tieren) und ihren Parasiten vor: Eine Pflanze produziert Abwehrstoffe in erster Linie gegen die häufigen, besonders schädlichen Parasiten, der Parasit auf der anderen Seite versucht der Abwehr der Pflanze zu entgehen, indem er auf neue Wege des Parasitismus ausweicht. Dieser dynamische Prozess verläuft nach Haldane zu schnell und reversibel, als dass er als echte Evolution bezeichnet werden könnte.

Eine ähnliche Form der Selektion bezeichnet G.B. Moment 1962 als *reflexive Selektion*, weil allein die Andersartigkeit von anderen Organismen selektiv bevorzugt wird, ohne dass damit eine nachhaltige Richtung der Entwicklung verbunden wäre.⁵⁶⁴ Moment sieht die Bedingungen für reflexive Selektion immer dann gegeben, wenn es gilt, einem Räuber zu entgehen, der mittels Suchbildern seine Beute macht. Die reflexive Selektion läuft damit also auf das Gleiche wie die apostatische Selektion hinaus (s.o.).

Den Terminus »reflexive Selektion« verwendet auch schon T. Gulick 1888. Er meint damit eine Selektion, bei der der Selektionserfolg von der Relation eines Organismus zu den anderen Mitgliedern seiner Population abhängt, bei der die Selektionsbedingungen also durch die Mitglieder einer Gruppe bestimmt werden. Als Beispiele dieser Art reflexiver, d.h. selbstbezoglicher Selektion nennt Gulick die sexuelle und soziale Selektion.⁵⁶⁵

Intraselektion

Der Terminus ›Intraselektion‹ wird 1894 von A. Weismann geprägt (›Nicht die einzelnen zweckmässigen Structures werden vererbt, sondern die Qualität des Materials, der Bausteine, aus elchen Intraselection sie in jedem Einzelleben neu wieder aufbaut‹⁵⁶⁶). Weismann entwickelt das dahinter stehende Konzept im Anschluss an W. Roux' Theorie der »Kampf der Theile« im Organismus. Nicht das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt, sondern die inneren Verhältnisse seiner Teile zueinander werden damit nach dem Modell der Selektion beschrieben. Weismann versteht die Intraselektion als Ergänzung zu Darwins Vorstellung der Selektion von ganzen Organismen, die er »Personalselektion« nennt. Eine Intraselektion ist nach Weismann auf verschiedenen Ebenen des Organismus wirksam; insbesondere unterscheidet er eine Selektion von Geweben (›Histonalselektion‹) und von Keimen (›Germinalselektion‹⁵⁶⁷). Letztere nimmt er als Erklärung für die Rückbildung rudimentärer Organe an: Durch die Konkurrenz der Anlagen um Ressourcen innerhalb des Keims bleiben einzelne, nicht verwendete Organe in der Entwicklung zurück. Die Annahme einer Intraselektion bildet nach Weismanns Auffassung einen wesentlichen Fortschritt gegenüber der darwinschen Selektionstheorie, weil sich die Veränderung der Organismen damit insgesamt schneller vollziehen könnten, insofern die Selektion nicht darauf angewiesen sei, »auf zufällige Variationen zu warten, sie produziert dieselben vielmehr selbst«.⁵⁶⁸ Auch die individuelle Anpassung von Organismen an die jeweiligen Lebensbedingungen erklärt Weismann nach dem Modell der Intraselektion: »Intraselektion bewirkt die Specialanpassung der Gewebe an die speciellen Entwicklungsbedingungen des einzelnen Individuums«.⁵⁶⁹

Weismanns Betrachtung der inneren Verhältnisse des Organismus als Geschehen der Selektion hat ihre Entsprechung in älteren Theorien, in denen die Veränderung der Organismen in der Evolution insgesamt als Ausdruck innerer Prozesse und weniger – wie bei Darwin – als Anpassung an äußere Faktoren interpretiert wird. Zu diesen älteren Theorien zählt z.B. C. Nägels Argumentation mit einem »Vervollkommungsprinzip« (↑Fortschritt).⁵⁷⁰ Bereits Darwin setzt sich mit dieser Kritik an seiner Theorie – insbesondere mit S.G. Mivarts in diesem Zusammenhang geprägten Begriff der »internen Kraft« (der Veränderung)⁵⁷¹ – auseinander. Als einzige interne Kraft will Darwin die Variabilität der Organismen zulassen; eine Kraft der (gerichteten) Veränderung lehnt er aber entschieden ab.⁵⁷²

Im 20. Jahrhundert wird unter der evolutionären ↑Anpassung meist die Veränderung der Organismen nach Maßgabe ihrer Umwelt verstanden; immer wieder wird aber auch betont, dass es daneben die Organisation des Organismus selbst ist, die seine Veränderung determiniert. L. von Bertalanffy spricht 1949 davon, die organischen Veränderungen im Laufe der Evolution würden durch die Gene und das Erbgut sowie »die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Organisation« »eingeschränkt«; die Entwicklung sei insgesamt durch »innere Faktoren« bestimmt.⁵⁷³

»Kritischen Evolutionstheorie«: »Binnenselektion«
Seit den frühen 1970er Jahren wird die Vorstellung einer Intraselektion von der senckenbergischen Arbeitsgruppe *Kritische Evolutionstheorie* unter neuem Vorzeichen ausgebaut.⁵⁷⁴ Den Ausgangspunkt des neuen Konzepts der inneren Selektion bilden konstruktionsmorphologische Untersuchungen. Der Organismus wird dabei als Konstruktion interpretiert, die aus wechselseitig aneinander angepassten Teilen besteht. Im Rahmen dieses Ansatzes kommt es zu einer vehementen Ablehnung der alten, Darwin zugeschriebenen Vorstellung von der Anpassung der Organismen an die Umwelt: »Mit der Vorstellung der Anpassung an die Umwelt ist jedes sinnvolle Organismus-Verständnis zerstört«, heißt es 1989 bei W.F. Gutmann.⁵⁷⁵ Nicht die Umwelt, sondern die Organismen selbst sind es nach dieser Theorie, die über ihr Überleben entscheiden, weil ihre Konstruktion interne Zwänge für jede mögliche Veränderung festlegt. Die an den Konstruktionsbedingungen des Organismus orientierte Selektion wird als **Binnen-selektion** (Wenzel 1982)⁵⁷⁶ oder **Internselektion** (Vogel 1985)⁵⁷⁷ bezeichnet und von der neodarwinistischen **Externselektion** (Weingarten 1993)⁵⁷⁸ abgegrenzt. Gutmann und Peters sprechen 1973 auch von der »intraorganismisch bestimmten Selektion« oder kurz der »intraorganismischen Selektion«.⁵⁷⁹ Nach der Definition des Selektionsbegriffs dieser Autoren sind die internen Verhältnisse des Organismus für die Selektion ebenso wichtig wie die Beziehung des Organismus zur Umwelt (vgl. Tab. 255). In Abweisung eines »auf den »Außenaspekt« eingeeengten Selektionsbegriffes« betonen Gutmann und Peters den »Innenaspekts« der Selektion.⁵⁸⁰ Die »inneren Anpassungen« seien letztlich sogar ausschlaggebend für die Selektion⁵⁸¹: »Ein Selektionsbegriff, der sich nur auf die Beziehung Organismus-Umwelt in irgendeiner Weise bezieht, ist deswegen a priori insuffizient«⁵⁸².

M. Weingarten nimmt diese Vorstellungen der Frankfurter Evolutionstheoretiker 1993 auf und be-

hauptet ebenfalls, dass der darwinschen Selektion (als Externselektion) eine Selektion anderen Typs vorgeordnet werden müsse: eine »Selektion in bezug auf die Existenzbedingungen von Organismen«.⁵⁸³ Denn die Einwirkung von Selektion auf eine Einheit sei nur möglich, wenn vorher die Lebensfähigkeit dieser Einheit sichergestellt werde. Dies sei ein Problem, das nichts mit der Außenbeziehung des Organismus zu tun habe, sondern allein die »innerorganismischen, funktionellen Zusammenhänge« betreffe. Weingarten stellt fest, »daß Organismen bestimmte konstruktive und funktionelle Bedingungen realisieren müssen, deren Einhaltung erst möglich macht, daß die Organismen im bezug auf die Lebensbedingungen selektiv bewertet werden können«.⁵⁸⁴ Darwins Theorie setzt nach Weingarten also bereits die Konstitution von Organismen voraus; Darwins Theorie sei eine Theorie der bloßen Veränderung von Eigenschaften eines Organismus, die »immer schon vorhanden sein müssen«, damit Evolution nach der Züchtungsanalogie verständlich werden könne.⁵⁸⁵ Vor Darwins externer Selektion stehe eine »vorgeordnete Selektion« der internen Verhältnisse (in einer Unterscheidung, die auf C. Nägeli zurückgeht: der »Organisationsmerkmale« im Gegensatz zu den »Anpassungsmerkmalen«; ↑Analogie; Homologie). Diese für den Organismus wesentliche Selektion ergebe sich aus Zwängen, die von der internen Organisation des Organismus stammten.⁵⁸⁶

Im Gegensatz zu Weismanns Intraselektion betrifft die konstruktionsmorphologische Binnen- oder Internselektion nicht eine Selektion von Teilen innerhalb eines Organismus, sondern wie die darwinsche Selektion einen generationenübergreifenden Prozess der Selektion von Organismen; sie stellt also – in der Terminologie Weismanns – auch eine Personalselektion dar.

Internselektion bei anderen Autoren

In vielen Theorieansätzen wird der Aspekt der inneren Strukturbedingungen des Organismus als wichtiges Moment der Selektion anerkannt, so in C.H. Waddingtons Analysen der »Kanalisation« der individuellen Entwicklung durch interne Faktoren (↑Entwicklung)⁵⁸⁷, in E. Mayrs »Relativitätstheorie« der Genwirkung mit der Betonung der genetischen Umwelt für den Selektionswert eines Gens (↑Gen)⁵⁸⁸ oder in R. Riedls »Systemtheorie der Evolution« (↑Evolution)⁵⁸⁹. Nicht die Umwelt, sondern die Organisation des Organismus selbst wird als Selektionsfaktor interpretiert. Neben der klassischen äußeren oder externen Selektion tritt die innere oder interne Selektion. Bereits in den 1960er Jahren nennen zu-

nächst L.L. White und später A. Koestler diese Form der Selektion, die jede Mutation betrifft, bevor sie der darwinschen Selektion unterliegt *Internselektion* (bei White 1960: »internal selection of genotypes during development«⁵⁹⁰). E. Jantsch charakterisiert beide Selektionsarten 1974 über ihre Wirkungsweise: »external selection works through competition; internal selection through coordination«.⁵⁹¹

Selbstselektion

Verwandt mit dem Konzept der Internselektion ist der Begriff der *Selbstselektion* (engl. »self-selection«). Im Sinne von »willkürlicher Wahl« tritt er außerhalb der Biologie bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts auf (Eden 1834).⁵⁹² Seit Ende des Jahrhunderts wird er in verschiedenen Zusammenhängen verwendet, z.B. in der Genetik im Sinne einer Selbststeuerung der Kombination von Merkmalen bei der Vererbung (Galton 1885: »each element selects its most suitable neighbor«⁵⁹³) oder in Bezug auf die Evolution des Menschen, insofern der Mensch seine Umwelt wählt, die Bedingungen seiner Reproduktion gestaltet und auf diese Weise die Grundlagen für die Selektion der eigenen Art setzt. In diesem letzteren Zusammenhang taucht der Begriff 1867 in einer Rezension eines Werks von J. Lubbock über die Evolutionsgeschichte des Menschen auf und wird auf die Ausbreitung von frühen Kulturtechniken wie dem Knacken von Nüssen bezogen und als eine Form der natürlichen Selektion verstanden (Kirk 1867: »This thorough self-selection is called »Natural Selection««).⁵⁹⁴ Später wird diese Vorstellung nicht selten im rassenideologischen Sinne vorgebracht.⁵⁹⁵

L. Wright bemerkt 1973, die natürliche Selektion selbst könne angemessen als »Selbstselektion« beschrieben werden, weil sie »automatisch« ablaufe, ohne dass es eine Entität gebe, welche die Selektion ausführe.⁵⁹⁶ Auch der Ausdruck *Autoselektion* wird in diesem Zusammenhang verwendet.⁵⁹⁷ In jüngerer Zeit wird der Begriff der Selbstselektion in erster Linie im Rahmen der soziologischen Systemtheorie eingesetzt (Luhmann 1984).⁵⁹⁸

Nachweise

- 1 Cicero, De finibus bonorum et malorum 2, 43; 3, 12.
- 2 Browne, T. (1646/58). Pseudodoxia Epidemica: 211 (III, 25).
- 3 Young, A. (1786). A ten days tour to Mr. Blakewell's. Annals of Agriculture and Other Useful Arts 6, 452-502: 480.
- 4 Anonymus (1793). Thoughts on what is called varieties, or different breeds of domestic animals. The Bee, or Literary Weekly Intelligencer 17, 113-124; 153-161; 232-240: 161.
- 5 a.a.O.: 240.
- 6 Pitt, W. (1796). General View of the Agriculture of the County of Stafford: 135.
- 7 Vgl. auch Sebright, J. (1809). The Art of Improving the Breeds of Domestic Animals: 5; Youatt, W. (1837). Sheep, their Breeds, Management and Diseases: 60; Richardson, H.D. (1844). Pigs: 51.
- 8 Matthew, P. (1831). Naval Timber and Arboriculture: 387 (Appendix); vgl. Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859), 155-159: 158; Wells, K.D. (1973). The historical context of natural selection: the case of Patrick Matthew. J. Hist. Biol. 6, 225-258; Dempster, W.J. (1983). Patrick Matthew and Natural Selection. Nineteenth Century Gentleman-Farmer, Naturalist and Writer.
- 9 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.
- 10 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde: II, 244.
- 11 Darwin, C. (1859). Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der vervollkommenen Rassen im Kampfe um's Daseyn (übers. v. H.G. Bronn, Stuttgart 1860): 10; vgl. Haeckel, E. (1863). Über die Entwicklungstheorie Darwins (Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwicklungslehre, Heft 1, Bonn 1878, 3-28): 19.
- 12 Darwin, C. (1859/66). Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein (hg. v. V. Carus, Stuttgart 1867).
- 13 Darwin, C. (1859/72). Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder Die Erhaltung der bevorzugten Rassen im Kampfe ums Dasein (übers. v. G. Gärtner, Halle 1892).
- 14 Darwin, C. (1859/72). Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der bevorzugten Rassen im Kampfe ums Dasein, 2 Bde. (übers. v. P. Seliger, Leipzig 1901).
- 15 Darwin, C. (1859/72). Die Entstehung der Arten durch Naturauserle oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampf ums Dasein (übers. v. R. Böhme, Berlin 1901-02).
- 16 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 138.
- 17 Vgl. Osborn, H.F. (1894/99). From the Greeks to Darwin. An Outline of the Development of the Evolution Idea: 55ff.
- 18 Aristoteles, Physica 198b (Übers. H. Wagner, Berlin 1967).
- 19 Vgl. Primavesi, O. (2010). Aristoteles oder Empedokles? Charles Darwin und Eduard Zeller über einen antiken Ansatz zur Evolutionstheorie. In: Hartung, G. (Hg.). Eduard Zeller. Philosophie- und Wissenschaftsgeschichte im 19. Jahrhundert, 25-65: 52.
- 20 Aristoteles, Metaphysica 985a5.
- 21 Zeller, E. (1879). Ueber die griechischen Vorgänger Darwin's. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1878, 111-124: 124.
- 22 Vgl. Sorabji, R. (1980). Necessity, Cause, and Blame. Perspectives on Aristotle's Theory: 178f.
- 23 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 307; 488f.
- 24 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 61.
- 25 Lukrez, De rerum natura V, 855ff.
- 26 a.a.O.: V, 558.
- 27 a.a.O.: V, 559.
- 28 a.a.O.: V, 795f.
- 29 a.a.O.: V, 808.
- 30 a.a.O.: V, 848.
- 31 a.a.O.: V, 923f.
- 32 a.a.O.: IV, 823-857.
- 33 Al-Ġāhiz (um 800). [Buch der Tiere] (dt. Arabische Geisteswelt, hg. v. C. Pellat, Zürich 1967, 210-298); Al-Bīrūnī (um 1000). [Indienbuch] (dt. In den Gärten der Wissenschaft, übers. v. G. Strohmaier, Leipzig 1988): 226; vgl. Dieterici, F. (1878). Der Darwinismus im zehnten und neunzehnten Jahrhundert; Haschmi, M.Y. (1971). Biologie bei al-Dschahiz, einem arabischen Naturphilosophen aus dem IX. Jh. Pagine di storia della medicina 15, 14-20; Bayrakdar, M. (1983). Al-Jahiz and the rise of biological evolutionism. The Islamic Quarterly, London.
- 34 Wilczynski, J.Z. (1959). On the presumed Darwinism of Alberuni eight hundred years before Darwin. Isis 50, 459-466; Strohmaier, G. (1988). In den Gärten der Wissenschaft: 299; Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 120.
- 35 Al-Bīrūnī (um 1000): 226; vgl. Sachau, E. (ed.) (1887). Alberuni's India, 2 vols.: I, 400 (entspricht S. 200 im arabischen Original).
- 36 ebd.
- 37 ebd.
- 38 Vgl. Wilczynski (1959): 461f.
- 39 Nachweise für Tab. 254: Empedokles nach Aristoteles, Physica 198b; Lukrez, De rerum natura (Übers. K. Büchner, Stuttgart 1973): 837f.; 855-859; Maupertuis, P.L.M. de (1750). Essai de cosmologie (Œuvres, Bd. 1, Lyon 1768, 1-78): 11; Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 419; Virey, J.-J. (1800). Histoire naturelle du genre humain, 2 Bde.: I, 53; 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, 425-439: 435f.; Matthew, P. (1831). Naval Timber and Arboriculture: 384f. (Appendix); Lyell, C. (1832).

- Principles of Geology, vol. 2: 34 (Kap. 2); Blyth, E. (1835). An attempt to classify the "varieties" of animals. *Mag. Nat. Hist.* 8, 40-53: 46.
- 40** Maupertuis, P.L.M. de (1750). *Essai de cosmologie* (Œuvres, Bd. 1, Lyon 1768, 1-78): 11; vgl. ders. (1751). *Système de la nature* (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 164 (§ XLV).
- 41** Diderot, D. (1749). *Lettres sur les aveugles* (Genf 1951): 42f.; vgl. Crocker, L.G. (1959). Diderot and eighteenth century french transformism. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). *Forerunners of Darwin, 1745-1859, 114-143*.
- 42** Vgl. Roger, J. (1963/71). *Les sciences de la vie dans la pensée française du XVIIe et XVIIIe siècle*: 471.
- 43** Vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 329.
- 44** Vgl. Lovejoy, A.O. (1910-11). Kant and evolution. *Popular Science Monthly* 78, 538-553; 79, 36-51 (auch in: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). *Forerunners of Darwin, 1745-1859, 173-206*).
- 45** Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 419.
- 46** a.a.O.: 420.
- 47** a.a.O.: 419.
- 48** Hutton, J. (1794). *An Investigation of the Principles of Knowledge and of the Progress of Reason, from Sense to Science and Philosophy* (Thoemmes 1999); vgl. Pearson, P.N. (2003). In retrospect. *Nature* 425, 665.
- 49** Lyell, C. (1832). *Principles of Geology*, vol. 2: 34 (Kap. 2).
- 50** Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: xiiiiff.; vgl. Eiseley, L. (1979). *Darwin and the Mysterious Mr. X*.
- 51** Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). *Evolution. The History of an Idea*: 165.
- 52** 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*, 425-439; vgl. Wells, K.D. (1973). William Charles Wells and the races of man. *Isis* 64, 215-225.
- 53** Blyth, E. (1835). An attempt to classify the "varieties" of animals. *Mag. Nat. Hist.* 8, 40-53; vgl. Eiseley, L. (1959). Charles Darwin, Edward Blyth, and the theory of natural selection. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 94-111; Schwartz, J.S. (1974). Charles Darwin's debt to Malthus and Edward Blyth. *J. Hist. Biol.* 7, 301-318; Mayr (1982): 489.
- 54** Matthew, P. (1831). *Naval Timber and Arboriculture*: 384 (Appendix).
- 55** Sebright, J. (1809). *The Art of Improving the Breeds of Domestic Animals*: 5.
- 56** Thomson, A. (1839). *Generation*. In: Todd, R. (ed.). *The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology*, 5 vols.: II, 424-480: 473.
- 57** Darwin, C. (1836-44). *Notebooks* (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, ed. Barrett, P.H. et al., Cambridge 1987): 375f. (D135).
- 58** Vgl. Limoges, C. (1970). *La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859)*; Herbert, S. (1971). Darwin, Malthus, and selection. *J. Hist. Biol.* 4, 209-218; Bowler (1984/89): 164.
- 59** Darwin (1836-44): 375 (D135); vgl. Colp, R. Jr. (1979). Charles Darwin's vision of organic nature: 'a force like a hundred thousand wedges'. *New York State J. Med.* 79, 622-629.
- 60** Vgl. Hodge, M.J. & Kohn, D. (1986). The immediate origins of natural selection. In: *The Darwinian Heritage*, 185-206: 199.
- 61** Darwin (1836-44): E 63.
- 62** Darwin, C. [1839]. [Questions for Mr. Wynne]; vgl. Gruber, H. (1974). Darwin on Man: 425; Hodge, M.J.S. (1992). Natural selection. historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 212-219: 215.
- 63** Darwin, C. [1841]. Notes on the habits of bees (Darwin Ms 46.2 der Cambridge University Library): 9; vgl. Cornell, J.F. (1984). Analogy and technology in Darwin's vision of nature. *J. Hist. Biol.* 17, 303-344: 341; Hodge (1992): 215.
- 64** Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: *Evolution by Natural Selection. Two Essays*, ed. G. de Beer, Cambridge 1958: 46; 80.
- 65** Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. In: *The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844* (Works, vol. 10, London 1986): 81.
- 66** a.a.O.: 79.
- 67** Darwin, C. [1856-58]. *Natural Selection* (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975).
- 68** Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 156.
- 69** a.a.O.: 63
- 70** ebd.
- 71** Vgl. Paul (1988): 418.
- 72** Vgl. Ghiselin, M. (1971-72). The individual in the Darwinian revolution. *New Literary History* 3, 113-134: 3, 123; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 486f.
- 73** Darwin, C. (1869). *On the Origin of Species*, 5th ed.: 566.
- 74** Darwin, C. (1860). [Brief an H.G. Bronn vom 14. Feb. 1860]. (Correspondence of Charles Darwin, vol. 8, Cambridge 1993): 82f.
- 75** Darwin, C. (1859/61). *On the Origin of Species*: 85.
- 76** Darwin, C. (1859). [Brief an A. Gray vom 29. Nov. 1859] (More Letters of Charles Darwin, 2 vols., London 1903, I, 126-127): 126.
- 77** Darwin, C. (1860). [Briefe an C. Lyell vom 6. Juni 1860 und 28. Sep. 1860] (Correspondence of Charles Darwin, vol. 8, Cambridge 1993): 242-244; 396f.
- 78** Vgl. Pörksen, U. (1986). *Deutsche Naturwissenschaftssprachen*: 134f.
- 79** Darwin, C. (1860). [Brief an A.R. Wallace vom 5. Juli 1866] (Correspondence of Charles Darwin, vol. 14, Cambridge 2004): 235f.
- 80** Fellmann, F. (1977). *Darwins Metaphern*. *Arch. Begriffsgesch.* 2, 285-297: 296.
- 81** Vgl. Beddall, B.G. (1969). Wallace, Darwin, and the theory of natural selection. *J. Hist. Biol.* 1, 261-323; McKinney, H.L. (1972). Wallace and Natural Selection; Brooks, J.L. (1984). Just Before the Origin: Alfred Russell Wallace's Theory of Evolution; Fichman, M. (1981). Alfred

Russell Wallace.

82 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): 34.

83 Vgl. Ruse, M. (1975). Charles Darwin and artificial selection. *J. Hist. Ideas* 36, 339-350; Evans, L.T. (1984). Darwin's use of the analogy between artificial and natural selection. *J. Hist. Biol.* 17, 113-140.

84 Vgl. McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. *Dialektik* 5, 27-43.

85 Wallace, A.R. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *J. Linn. Soc. Zool.* 3, 53-62: 61; ders. (1883). *Darwinism*: VI.

86 Spencer, H. (1864). *The Principles of Biology*, vol. 1: 444.

87 Wallace, A.R. (1866). [Brief an C. Darwin vom 2. Juli 1866]. (Correspondence of Charles Darwin, vol. 14, Cambridge 2004, 227-229).

88 Vgl. Paul, D.B. (1988). The selection of the "survival of the fittest". *J. Hist. Biol.* 21, 411-424: 416.

89 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 49.

90 Vgl. Kottler, M.J. (1985). Charles Darwin and Alfred Russell Wallace: two decades of debate over natural selection. In: Kohn, D. (ed.). *The Darwinian Heritage*, 367-432.

91 Vgl. Ridley, M. (1982). Coadaptation and the inadequacy of natural selection. *Br. J. Hist. Sci.* 15, 45-68.

92 Herbert, W. (1846). Local habitations and wants of plants. *J. Horticult. Soc.* 1, 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.

93 Wallace (1859): 28.

94 Lyell, C. (1832). *Principles of Geology*, vol. 2: 134.

95 Vgl. Egerton (1968): 252.

96 Manier, E. (1978). *The Young Darwin and His Cultural Circle*: 12.

97 Darwin, C. [1856-58]. *Natural Selection* (Charles Darwin's *Natural Selection*, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 188.

98 Vgl. Darwin, C. (1859). Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der vervollkommenen Rassen im Kampfe um's Daseyn (übers. v. H.G. Bronn, Stuttgart 1860).

99 a.a.O.: 66; 68; 75; 113; 139.

100 Darwin, C. (1859/66). Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein (hg. v. V. Carus, Stuttgart 1867): 82ff.

101 Vgl. Pörksen, U. (1986). *Deutsche Naturwissenschaftssprachen*: 137.

102 Wigand, A. (1874). *Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers*, Bd. 1: 99f.

103 Lorenz, K. (1963). *Das sogenannte Böse* (Stuttgart 1974): 30.

104 Hilty, C. (1896). Ueber Neurasthenie. *Politisches Jahrbuch der Schweizerischen Eidgenossenschaft* 10, 1-50: 10; vgl. auch Claaßen, W. (1904). [Rez. Fahlbeck, P.E. (1903). *Der Adel Schwedens und Finlands*]. *Archiv für Rassen-*

und Gesellschafts-Biologie 1, 303-309: 305; auch noch Zimmermann, W. (1953). *Evolution*: 532ff.; ders. (1959). *Die Phylogenie der Pflanzen*: 666.

105 Just, G. (1926). Spezielle Vererbungslehre. In: Brugsch, T. & Lewy, F.H. (Hg.) (1926). *Die Biologie der Person*, Bd. 1, 323-430: 355.

106 Wunderle, G. (1924). *Grundzüge der Religionsphilosophie*: 95.

107 Gill, T. (1897). Edward Drinker Cope, naturalist – a chapter in the history of science. *Science* 6, 225-243: 242; auch in *Amer. Nat.* 31 (1897), 831-863: 861; vgl. Cope, E.D. (1894). The energy of evolution. *Amer. Nat.* 28, 205-219: 205; ders. (1896). *The Primary Factors of Organic Evolution*: 474.

108 Bölsche, W. (1903). *Das Liebesleben in der Natur. Eine Entwicklungsgeschichte der Liebe*, Bd. 3: 297.

109 Kraitschek, G. (1923). [Rez. Baur, E., Fischer, E. & Lenz, F. (Hg.) (1921). *Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene*, Bd. 1. *Menschliche Erblichkeitslehre*]. *Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wien* 53, 88-90: 89.

110 Lochow, F. von (1929). Etwas über Forstpflanzenzüchtung. *Der Züchter* 1, 73-79: 74.

111 Zimmermann, W. (1941). [Rez. Haase-Bessell, G. (1941). *Der Evolutionsgedanke in seiner heutigen Fassung*]. *Biol. Zentralbl.* 61, 434-435: 434; ders. (1943). *Die Methoden der Phylogenetik*. In: Heberer, G. (Hg.). *Die Evolution der Organismen*, 20-56: 49; ders. (1949). *Erkenntnistheoretische Grundsätze der Phylogenetik*. *Stud. Gen.* 2, 41-52: 51; ders. (1953). *Evolution*: 531f.

112 Zimmermann (1953): 532; ders. (1960). *Die Auseinandersetzung mit den Ideen Darwins. Der »Darwinismus« als ideengeschichtliches Phänomen*. In: Heberer, G. & Schwanitz, F. (Hg.). *Hundert Jahre Evolutionsforschung*, 290-354: 347.

113 Zimmermann (1949): 51.

114 Zimmermann (1953): 533.

115 Lomoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859).

116 Gutmann, M. (1996). *Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand*: 73ff.

117 Canguilhem, G. (1959). Les concepts de »lutte pour l'existence« et de »sélection naturelle« en 1858: Charles Darwin et Alfred Russel Wallace (in: *Études d'histoire de philosophie des sciences*, Paris 1968, 99-111).

118 Darwin, C. (1868). *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols.: I, 3.

119 Vgl. Hodge, M.J.S. (1992). *Natural selection. historical perspectives*. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 212-219: 214.

120 Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 236.

121 Hodge (1992): 219.

122 Gutmann (1996): 33.

123 Janich, P. (2000). Where does biology get its object from? In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). *Organisms, Genes and Evolution*, 9-16: 12f.; 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: 23.

124 Marx, K. (1862). [Brief an F. Engels vom 18. Juni 1862] (MEW, Bd. 30, 248-249): 249.

125 Engels, F. (1875). [Brief an P.L. Lawrow vom 12.-17. Nov. 1875] (MEW, Bd. 34, 170).

126 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 127.

127 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.

128 Spencer, H. (1852). A theory of population. Deduced from the general law of animal fertility. *Westminster Rev.* 57, 468-501: 500.

129 Vgl. Engels, E.-M. (Hg.) (2009). Charles Darwin und seine Wirkung.

130 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 6.

131 Weismann, A. (1893). Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer.

132 Romanes, G.J. (1895). The Darwinism of Darwin and of the post-Darwinian schools. *Monist*, 6, 1-27.

133 Huxley, T.H. (1876). Three Lectures on Evolution (Collected Essays, vol. 4, London 1893, 46-138): 47f.; vgl. Bartholomew, M. (1975). Huxley's defence of Darwinism. *Ann. Sci.* 32, 525-535; Di Gregorio, M.A. (1981). Order or process of nature: Huxley's and Darwin's different approaches to natural selection. *Hist. Philos. Life Sci.* 3, 217-241.

134 Huxley, T.H. (1860). The Origin of Species (Collected Essays, vol. 2, London 1893, 22-79): 73ff.

135 Hardin, G. (1959). Nature and Man's Fate: 115.

136 Vgl. Vorzimmer, P.J. (1963). Charles Darwin and blending inheritance. *Isis* 54, 371-390.

137 Jenkin, F. (1867). The Origin of Species. *North Brit. Rev.* 46, 277-318; auch schon Bowen, F. (1860). Review. *Amer. J. Sci. Arts*: 500; vgl. Hull, D. (1973). Darwin and his Critics; Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 210f.

138 Vgl. Eiseley, L. (1959). Darwin's Century: 240.

139 Vgl. Bowler (1984/89): 198f.

140 Vgl. Hull, D.L. (2000). Why did Darwin fail? The role of John Stuart Mill. In: Creath, R. & Maienschein, J. (eds.). *Biology and Epistemology*, 48-63.

141 Bowler, P. (1988). The Non-Darwinian Revolution.

142 Vg. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 525ff.

143 Galton, F. (1875-77). Typical laws of heredity. *J. Roy. Inst.* 8, 282-301: 298; ders. (1889). Natural Inheritance: 95ff.

144 Galton, F. (1894). Discontinuity in evolution. *Mind N.S.* 3, 362-372; vgl. Cowan, R.S. (1972). Francis Galton's contributions to genetics. *J. Hist. Biol.* 5, 389-412.

145 Johannsen, W. (1903). Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien: 57.

146 Jennings, H.S. (1908). Heredity, variation, and evolution in protozoa, 2. Heredity and variation of size and form in Paramecium. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 47, 393-546; ders. (1910). Experimental evidence on the effectiveness of selection. *Amer. Nat.* 44, 136-145.

147 Pearl, R. & Surface, F. (1909). Is there a cumulative effect of selection? *Z. indukt. Abst.- Vererbungsl.* 2, 257-

275.

148 Yule, G.U. (1903). Professor Johannsen's experiments in heredity. *New Phytol.* 2, 235-242: 239; vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 96f.

149 Vgl. Provine (1971): 108; Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese. Entstehung und Philosophie der modernen Evolutionstheorie: 139.

150 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: §22-28; Bowler, P.J. (1983). The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900; ders. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. *J. Hist. Biol.* 38, 19-32.

151 Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie: 658.

152 Parr, A.E. (1926). Adaptogenese und Phylogenese. Zur Analyse der Anpassungserscheinungen und ihrer Entstehung: 12-14.

153 Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 201; so auch bereits in der 1. Aufl. von 1909: 263.

154 Castle, W.E. & MacCurdy, H. (1907). Selection and Cross-Breeding in Relation to the Inheritance of Coat-Pigments and Coat-Patterns in Rats and Guinea-Pigs. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 70: 2ff.

155 Hardy, G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49-50.

156 Weinberg, W. (1908). Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Ver. Vaterländ. Naturk. Württemberg* 64, 368-382.

157 Yule, G.U. (1902). Mendel's laws and their probable relations to intra-racial heredity. *New Phytol.* 1, 193-207; 222-238: 234f.; Nilsson-Ehle, H. (1909). Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. *Lunds Univers. Arsskr.*, NF Afd. 2, Bd. 5, Nr. 2, 1-122; East, E.M. (1910). A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. *Amer. Nat.* 44, 65-82.

158 Morgan, T.H. (1909). For Darwin. *Pop. Sci. Month.* 74, 367-380.

159 Norton, H.T.J. (1915). Table. In: Punnett, R.C., Mimicry in Butterflies: 155; vgl. Provine (1971): 138.

160 Vgl. Provine (1971): 140ff.

161 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection.

162 Fisher, R.A. (1953). The expansion of statistics. *J. Roy. Statist. Soc., Ser. A*, part 1, 116, 1-6: 5.

163 Vgl. auch Lennox, J.G. & Wilson, B.E. (1994). Natural selection and the struggle for existence. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 25, 65-80.

164 Wright, S. (1922). The effects of inbreeding and cross-breeding on guinea pigs. *Bull. U.S. Dep. Agric.* 1090 & 1121; vgl. Provine (1971): 161f.

165 Fisher, R.A. & Ford, E.B. (1947). The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia domimula*. *Heredity* 1, 43-74.

166 Wright, S. (1949). Adaptation and selection. In: Jepsen, G.L., Simpson, G.G. & Mayr, E. (eds.). *Genetics, Paleontology, and Evolution*, 365-389: 369.

167 Dobzhansky, T. (1943). Genetics of natural populations, IX. Temporal changes in the composition of populati-

- ons of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 28, 162-186; Wright, S. & Dobzhansky, T. (1946). Genetics of natural populations, XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 31, 125-150; Cain, A.J. & Sheppard, P.M. (1950). Selection in the polymorphic land snail *Cepea nemoralis*. Heredity 4, 275-294; dies. (1954). Natural selection in *Cepea*. Genetics 39, 89-116; Clarke, C.A. (1961). Blood groups and diseases. Progr. Med. Gen. 1, 81-119; vgl. Beatty, J. (1987). Dobzhansky and drift: facts, values, and chance in evolutionary biology. In: Krüger, L. (ed.). The Probabilistic Revolution, vol. 2, 271-311; ders. (1992). Random drift. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 273-281: 277.
- 168** Cain, A.J. (1951). So-called non-adaptive or neutral characters in evolution. Nature 168, 424; ders. (1951). Non-adaptive or neutral characters in evolution. Nature 168, 1049.
- 169** Gould, S.J. (1983). The hardening of the modern synthesis. In: Grene, M. (ed.). Dimensions of Darwinism, 71-93.
- 170** Lamotte, M. (1959). Polymorphism of natural populations of *Cepea nemoralis*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 65-84.
- 171** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 136; vgl. Brush, S.G. (2009). Choosing Selection. The Revival of Natural Selection in Anglo-American Evolutionary Biology, 1930-1970: 39.
- 172** L'Héritier, Neefs, Y. & Teissier, G. (1937). Aptérisme des insectes et sélection naturelle. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 204, 907-909.
- 173** 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.
- 174** Quayle, H.J. (1922). Resistance of certain scale insects in certain localities to hydrocyanic acid fumigation. Journal of Economic Entomology 15, 400-404; ders. (1938). The development of resistance to hydrocyanic acid in certain scale insects. Hilgardia 11, 183-210; vgl. Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 171; Ceccatti, J.S. (2009). Natural selection in the field. Insecticide resistance, economic entomology, and the evolutionary synthesis, 1914-1951. Amer. Philos. Soc. Trans. 99, 199-217.
- 175** Tutt, J.W. (1890-91). Melanism and melanochroism in British Lepidoptera. Entomologists' Record 1 & 2; ders. (1896). British Moths; vgl. Owen, D.F. (1997). Natural selection and evolution in moths: homage to J. W. Tutt. Oikos 78, 177-181.
- 176** Haldane, J.B.S. (1924). A mathematical theory of natural and artificial selection, part 1. Trans. Camb. Philos. Soc. 22, 19-41; Kettlewell, H.B.D. (1955). Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. Heredity 9, 323-342; ders. (1956). Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. Heredity 10, 287-302; ders. (1973). The Evolution of Melanism.
- 177** Majerus, M.E.N. (1998). Melanism. Evolution in Action. **178** Hooper, J. (2002). Of Moths and Men; Wells, J. (2000). Icons of Evolution: Science or Myth? Why Much of What we Teach about Evolution is Wrong.
- 179** Coyne, J.A. (2002). Evolution under pressure. Nature 418, 19-20; Rudge D.W. (2003). Judith Hooper's *Of Moths and Men*: intrigue, tragedy and the peppered moth. J. Hist. Biol. 36, 207-209; ders. (2005). Did Kettlewell commit fraud? Re-examining the evidence. Public Underst. Sci. 14, 249-268.
- 180** Majerus (1998); ders. (2009). Industrial melanism in the peppered moth, *Biston betularia*: an excellent teaching example of Darwinian evolution in action. Evolution: Education and Outreach 2, 63-74; Grant, B.S. (1999). Fine tuning the peppered moth paradigm. Evolution 53, 980-984; de Roode, J. (2007). The moths of war. New Sci. 8, 46-49; Cook, L.M. & Turner, J.R.G. (2008). Decline of melanism in two British moths: spatial, temporal and inter-specific variation. Heredity 101, 483-489.
- 181** Vgl. Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild; Brush, S.G. (2009). Choosing Selection. The Revival of Natural Selection in Anglo-American Evolutionary Biology, 1930-1970.
- 182** Nachweise für Tab. 255: 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): 34; Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 444; Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 63; 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: 418; Weismann, A. (1909). Die Selektionstheorie. Eine Untersuchung: 3; vgl. ders. (1893). Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer: 59; Siemens, H.W. (1917/23). Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre: 56; Lerner, I.M. & Dempster, E.R. (1948). Some aspects of evolutionary theory in the light of recent work on animal breeding. Evolution 2, 19-28: 19; Muller, H.J. (1949). The Darwinian and modern conceptions of natural selection. Proc. Amer. Philos. Soc. 93, 459-470: 460; Anonymus (1967). Selektion In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). Brockhaus ABC Biologie: 758; Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; Ruse, M. (1971). Natural selection in the origin of species. Hist. Philos. Sci. 1, 311-351: 335; Gutmann, W.F. & Peters, D.S. (1973). Konstruktion und Selektion: Argumente gegen einen morphologisch verkürzten Selektionismus. Acta Biotheor. 22, 151-180: 158; Ayala, F.J. (1978). The mechanism of evolution. Sci. Amer. 239, 56-69: 56; Futuyama, D.J. (1979). Evolutionary Biology: 292; Hull, D. (1980). Individuality and selection (in: The Metaphysics of Evolution, Albany 1989, 89-109): 96; Bradie, M. & Gromko, M. (1981). The status of the principle of natural selection. Nature and System 3, 3-12: 8; Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 14; 100; Anonymus (1986). Selektion. In: Bogenrieder, A. (Hg.) (1983-87). Lexikon der Biologie, 8 Bde.: VII, 396-401: 396f.; Mayr, E. (1991). One Long Argument. Charles Dar-

- win and the Genesis of Modern Evolutionary Thought: 183; McLaughlin, P. (1995). Selektion. In: Mittelstraß, J. (Hg.). Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Bd. 3, 764-765: 764; Walsh, D.M. (1998). The scope of selection: Sober and Neander on what natural selection explains. *Australas. J. Philos.* 76, 250-264: 252; Hull, D., Langman, R. & Glenn, S. (2001). A general account of selection: biology, immunology and behaviour. In: Hull, D. (ed.). *Science and Selection. Essays on Biological Evolution and the Philosophy of Science*, 49-93: 53; Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. *Philos. Sci.* 69, 452-473: 453; Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2006). Making Sense of Evolution. *The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology*: 17; Brockhaus. *Enzyklopädie in 30 Bänden*, 21. Aufl. 2006, Bd. 25: 5.
- 183** Knight, F.H. (1925). [Rez. McDougall, W. (1924). *Ethics and Modern World Problems*]. *Polit. Sci. Quart.* 40, 138-140: 139; Lorimer, F., Dublin, L.I. & Engle, E.T. (1933). Discussion of the differential fertility of social classes. *Social Forces* 12, 39-47: 40; Lamson, H.D. (1935). Differential reproduction in China. *Quart. Rev. Biol.* 10, 308-321.
- 184** Danforth, C.H. (1934). Genetics and anthropology. *Science* 79, 215-331: 218.
- 185** Lerner, I.M. & Dempster, E.R. (1948). Some aspects of evolutionary theory in the light of recent work on animal breeding. *Evolution* 2, 19-28: 19.
- 186** Muller, H.J. (1949). The Darwinian and modern conceptions of natural selection. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 93, 459-470: 460.
- 187** Simpson, G.G. (1949). The Meaning of Evolution (London 1950): 221; vgl. ders. (1949.2). Essay-review on recent works on evolutionary theory by Rensch, Zimmermann, and Schindewolf. *Evolution* 3, 178-184: 182.
- 188** Simpson (1949): 222.
- 189** a.a.O.: 224; 258; 268; vgl. aber: Mahner, M. (1994). Phänomenalistische Erblast in der Biologie. *Biol. Zentralbl.* 113, 435-448: 443.
- 190** Simpson (1949): 268.
- 191** Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 138.
- 192** ebd.; vgl. ders. (1947). The problem of plan and purpose in nature. *Sci. Monthly* 64, 481-495: »Darwinian selection«.
- 193** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 62.
- 194** a.a.O.: 81.
- 195** Anonymus (1870). The professor's prophecy. In: Punch 8, 192; Macdonald, G. (1875). Malcolm: 83; Minot, C.S., Lucas, F.A. & Farrand, L. (1896). [Rez. Eimer's Evolution of Butterflies]. *Science* 3, 26-30: 27.
- 196** Atkinson, B. (1880). The influence of art in daily life, v. dress. In: MacLeod, D. (ed.). *Good Words for 1880*, 777-784: 777.
- 197** Eimer, T. (1895). Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen, Bd. 2: III.
- 198** Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982). Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiol.* 8, 4-15: 12; Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory: 611.
- 199** Lankester, E.R. (1896). Are specific characters useful? *Nature* 54, 245-246: 245.
- 200** Endler, J.A. (1992). Natural selection: current usages. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 220-224: 221.
- 201** Anonymus (1911). The "net value" of a life insurance contract. *Harvard Law Rev.* 24, 662-664: 663; Notestein, F.W. (1931). Differential age at marriage according to social class. *Amer. J. Sociol.* 37, 22-48: 31.
- 202** Pearson, K. (1895). Contributions to the mathematical theory of evolution, III. Regression, heredity, and panmixia (Abstract). *Proc. Roy. Soc. Lond.* 59, 69-71: 69.
- 203** Pearson, K. (1896). Contributions to the mathematical theory of evolution. Note on reproductive selection. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 59, 300-305: 305.
- 204** Schallmayer, W. (1907). Vererbung und Auslese als Faktoren zu Tüchtigkeit und Entartung der Völker: 18.
- 205** Schallmayer, W. (1908). [Rez. Rutgers, J. (1908). *Rassenverbesserung, Malthusianismus und Neumalthusianismus*]. *Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie* 5, 827-835: 834.
- 206** Schallmayer, W. (1908). Was ist von unserem sozialen Versicherungswesen für die Erbqualitäten der Bevölkerung zu erwarten? *Zeitschrift für soziale Medizin, Medizinalstatistik, Arbeitsversicherung, soziale Hygiene und die Grenzfragen der Medizin und Volkswirtschaft* 3, 27-65: 54.
- 207** Schallmayer, W. (1909). Die Politik der Fruchtbarkeitsbeschränkung. *Zeitschrift für Politik* 2, 391-439: 422; vgl. 427; 433.
- 208** Schallmayer, W. (1910). Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung: 36.
- 209** Siemens, H.W. (1917/23). Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre: 55.
- 210** Siemens, H.W. (1917/23). Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre (engl. *Race Hygiene and Heredity*, transl. by L.F. Barker, New York 1924): 86.
- 211** Siemens (1917/23): 55.
- 212** Huxley, J.S. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*: xix; vgl. auch Jacobi, A. (1999). Kooperative Tabusuche. Ein neuer metaheuristischer Ansatz, entwickelt und dargestellt auf der Grundlage von Tourenplanungsproblemen: 84.
- 213** Salt, G.W. (1952). The relation between metabolism to climate in three finches of the genus *Carpodacus*. *Ecol. Monogr.* 22, 121-152: 124.
- 214** Merritt-Emlen, J. (1970). Age specificity and ecological theory. *Ecology* 51, 588-601: 595.
- 215** Vgl. auch Nissen, V. (1994). Evolutionäre Algorithmen. Darstellung, Beispiele, betriebswirtschaftliche Anwendungsmöglichkeiten: 194: »Selektion zur Reproduktion und Selektion für's Überleben«.
- 216** Eibl, K. (2009). Vom Ursprung der Kultur im Spiel. Ein evolutionsbiologischer Zugang. In: Anz, T. & Kaulen, H. (Hg.). *Literatur als Spiel. Evolutionsbiologische, ästhetische und pädagogische Aspekte*, 11-26: 13.
- 217** Thompson, P.E. & Winder, C.V. (1947). Analysis of saurian malarial infections as influenced by temperature. *The Journal of Infectious Diseases* 81, 84-95: 91; vgl. Gei-

- ringer, H. (1949). On some mathematical problems arising in the development of Mendelian genetics. *J. Amer. Stat. Assoc.* 44, 526-547: 544; Karlin, S. (1968). Equilibrium behaviour of population genetic models with non-random mating. Part II: Pedigrees, Homozygosity and stochastic models. *J. appl. Probab.* 5, 487-566: 528.
- 218** Dahlberg, G. (1947). *Mathematical Methods for Population Genetics*: 46.
- 219** Siemens, H.W. (1917/23). *Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre* (engl. *Race Hygiene and Heredity*, transl. by L.F. Barker, New York 1924): 86.
- 220** ebd.; Karlin (1968): 528.
- 221** Castle, W.E. (1916). Can selection cause genetic change? *Amer. Nat.* 50, 248-256: 249.
- 222** Osborn, H.F. (1895). The hereditary mechanism and the search for the unknown factors of evolution. *Amer. Nat.* 29, 418-439: 434; Huxley, J.S. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 16; Fisher, R.A. (1915). The evolution of sexual preference. *Eugen. Rev.* 7, 184-192: 185.
- 223** Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*: 27.
- 224** Dobzhansky, T. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). *Evolutionary Biology*, vol. 2, 1-34: 7.
- 225** Fisher (1930): 27.
- 226** Anonymus (1919). Age and fertility in fowls. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 38, 240.
- 227** Romanes, G.J. (1895). Darwin and After Darwin, vol. 2. Post-Darwinian Questions, Heredity and Utility: 63; Watkins, G.P. (1900). Psychological life in Protozoa. *Amer. J. Psychol.* 11, 166-180: 170.
- 228** Romanes, G.J. (1895). Darwin and After Darwin, vol. 2. Post-Darwinian Questions, Heredity and Utility: 141 (dt. Darwin und nach Darwin, Leipzig 1895: 72); vgl. Mills, W. (1896). Prof. C. Lloyd Morgan on instinct. *Science* 3, 355-356: 356.
- 229** Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 159.
- 230** Bunge, M. (1979). *Treatise on Basic Philosophy*, vol. 4. *Ontology II: A World of Systems*: 104.
- 231** Fisher, R.A. (1953). The expansion of statistics. *J. Roy. Statist. Soc., Ser. A, Part 1*, 116, 1-6: 5.
- 232** Birch, L.C. (1957). The meanings of competition. *Amer. Nat.* 91, 5-18: 13.
- 233** 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; ders. (1980). Adaptation. In: Sober, E. (ed.) (1984). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, 235-251: 244.
- 234** Lewontin (1970): 1; vgl. Sober, E. (1984). The Nature of Selection. *Evolutionary Theory in Philosophical Focus*: 195.
- 235** Sober (1984): 195.
- 236** Weismann, A. (1902/04). *Vorträge über Deszendenztheorie*, 2 Bde.: I, 47.
- 237** Schmalhausen, I.I. (1941). Die stabilisierende Auslese und ihr Platz unter den Evolutionsfaktoren. *Z. allg. Biol.* [russ.] Nr. 2; ders. (1958.1). *Grundlagen des Evolutionsprozesses vom kybernetischen Standpunkt*. *Probl. Kybern.* 4 (1964), 151-188; ders. (1958.2). Die Steuerungsmechanismen des Evolutionsprozesses. *Sowjetwiss. Naturwiss. Beitr.* 1959, H. 2, 124-140; ders. (1961). Die Integration der biologischen Systeme und ihre Autoregulation. *Sowjetwiss. Naturwiss. Beitr.* 1961, H. 11, 1127-1155.
- 238** Schmalhausen (1958.2): 125.
- 239** a.a.O.: 139.
- 240** Bajema, C.J. (1971). *Natural Selection in Human Populations*: 2.
- 241** Cizek, F. & Hodanova, D. (1971). Evolution als Selbstregulation: 233.
- 242** Manier, E. (1971). Functionalism and the negative feedback model in biology. *Bost. Stud. Philos. Sci.* 8, 225-240: 231.
- 243** Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*: 22f.; vgl. Ruse, M. (1973). *The Philosophy of Biology*: 179f.
- 244** Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. *Bost. Stud. Philos. Sci.* 84, 43-135: 127f.; ders. (1986). *Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things*: 106.
- 245** Faber (1986): 106.
- 246** ebd.
- 247** a.a.O.: 114.
- 248** Faber (1984): 92.
- 249** a.a.O.: 134.
- 250** a.a.O.: 90.
- 251** Riedl, R. (1975). *Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution*.
- 252** Schmidt, F. (1985). *Grundlagen der kybernetischen Evolution – eine neue Evolutionstheorie*; ders. (1988). *Grundlagen der Theorie der kybernetischen Evolution*. In: ders. (Hg.). *Neodarwinistische oder kybernetische Evolution?*, 46-57.
- 253** Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 648; vgl. ders. (1951). *Teleologisches Denken*: 97.
- 254** Hartmann (1950): 667.
- 255** Cairns-Smith, A.G. (1965). The origin of life and the nature of the primitive gene. *J. theor. Biol.* 10, 53-88; ders. (1969). An approach to a blueprint for a primitive organism. In: Waddington, C.H. (ed.). *Towards a Theoretical Biology*, vol. 1. *Prolegomena*, 57-66; ders. (1971). *The Life Puzzle. On Crystals and Organisms and on the Possibility of a Crystal as an Ancestor*.
- 256** Dawkins, R. (1986). *The Blind Watchmaker*: 148ff.
- 257** Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 215.
- 258** a.a.O.: 216.
- 259** Faber (1986): 113; vgl. ders. (1984): 134.
- 260** Vrba, E.S. & Gould, S.J. (1986). The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiol.* 12, 217-228: 217; vgl. Gould, S.J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*: 659.
- 261** Futuyma, D.J. (1979). *Evolutionary Biology*: 292.
- 262** Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. *Philos. Stud.* 40, 147-176: 166;

- vgl. ders. (1984). *The Nature of Selection*: 100f.
- 263** Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). *Sex and Death. An Introduction to Philosophy of Biology*: 77f.
- 264** McLaughlin, P. (2001). *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*: 159.
- 265** McLaughlin, P. (2007). On selection of, for, with, and against. In: Machamer, P. & Wolters, G. (eds.). *Thinking about Causes. From Greek Philosophy to Modern Physics*, 265-283: 267; 276.
- 266** Neander, K. (1988) What does natural selection explain? Correction to Sober. *Philos. Sci.* 55, 422-426; dies. (1995.1). Pruning the tree of life. *Br. J. Philos. Sci.* 46, 59-80; dies. (1995.2). Explaining complex adaptations: a reply to Sober's "Reply to Neander". *Brit. J. Philos. Sci.* 46, 583-587.
- 267** Sober (1984): 147ff.; ders. (1995). Natural selection and distributive explanation: a reply to Neander. *Brit. J. Philos. Sci.* 46, 384-397.
- 268** Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 81; ders. (2001). The two faces of fitness. In: Singh, R., Paul, D., Crimbas, C. & Beatty, J. (eds.). *Thinking about Evolution*, 309-321: 310.
- 269** Walsh, D.M. (2004). Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate. *Synthese* 138, 337-361: 347f.
- 270** Neander (1995.1): 71ff.
- 271** Matthen, M. (1999). Evolution, Wisconsin style: selection and the explanation of individual traits. *Brit. J. Philos. Sci.* 50, 143-150; vgl. Forber, P. (2005). On the explanatory role of natural selection. *Biol. Philos.* 20, 329-342.
- 272** Sober (1995); vgl. Walsh, D.M. (1998). The scope of selection: Sober and Neander on what natural selection explains. *Australas. J. Philos.* 76, 250-264: 254f.; Lewens, T. (2001). Sex and selection: a reply to Matthen. *Brit. J. Philos. Sci.* 52, 589-598.
- 273** Vgl. Ettinger, L., Jablonka, E. & McLaughlin, P. (1990). On the adaptations of organisms and the fitness of types. *Philos. Sci.* 57, 499-513.
- 274** Glodeck, P. (1968). Review: Herrendorfer, D. et al. (1967). *Gleichzeitige Selektion nach mehreren Merkmalen und deren Anwendung in der Pflanzen- und Tierzucht*. *Biometrics* 24, 731.
- 275** Naroll, R. & Divale, W.T. (1976). Natural selection in cultural evolution. warfare versus peaceful diffusion. *Amer. Ethnol.* 3, 97-129: 99.
- 276** Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. *Philos. Sci.* 69, 452-473: 460; Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's 'ultimate/proximate' distinction reconsidered and reconstructed. *Biol. Philos.* 18, 553-565: 562.
- 277** Sober (1984): 14; 141.
- 278** Shapiro, L. & Sober, E. (2007). Epiphenomenalism – the do's and the don'ts. In: Machamer, P. & Wolters, G. (eds.). *Thinking about Causes. From Greek Philosophy to Modern Physics*, 235-264: 255f.
- 279** Gillespie, J.H. (1974). Natural selection for within-generation variance in offspring number. *Genetics* 76, 601-606: 604f.; vgl. ders. (1976). A general model to account for enzyme polymorphism in natural populations. II. Characteristics of the fitness function. *Amer. Nat.* 110, 809-821.
- 280** Walsh, D.M. (2000). Chasing shadows: natural selection and adaptation. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 31, 135-153: 139.
- 281** a.a.O.: 140.
- 282** Walsh, Lewens & Ariew (2002): 453; vgl. Walsh, D.M. (2003). Fit and diversity: explaining adaptive evolution. *Philos. Sci.* 70, 280-301; ders. (2007) The pomp of superfluous causes: The interpretation of evolutionary theory. *Philos. Sci.* 74, 281-303; ders. (2007). Fitness, discreteness and compositionality [Vortrag]. 2007 Meeting of the International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology (ISHPSSB) in Exeter.
- 283** Matthen, M. & Ariew, A. (2002). Two ways of thinking about fitness and natural selection. *J. Philos.* 99, 55-83: 74.
- 284** Matthen, M. & Ariew, A. (2009). Selection and causation. *Philos. Sci.* 76, 201-224: 216.
- 285** Stephens, C. (2004). Selection, drift, and the "forces" of evolution. *Philos. Sci.* 71, 550-570; Bouchard, F. & Rosenberg, A. (2004). Fitness, probability and the principles of natural selection. *Br. J. Philos. Sci.* 55, 693-712.
- 286** Brandon, R.N. & Ramsey, G. (2007). What's wrong with the emergentist statistical interpretation of natural selection and random drift? In: Hull, D.L. & Ruse, M. (ed.). *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, 66-84.
- 287** Peirce, C.S. (1877). The fixation of belief. *Pop. Sci. Month.* 12, 1-15: 15 (CP 5.364).
- 288** Vgl. Grene, M. (1961). Statistics and selection. *Br. J. Philos. Sci.* 12, 25-42: 35f.; Ariew, A. (2005). Darwin's natural selection and "neo-Darwinism": some crucial differences. Vortrag im Workshop "Philosophy of Biology", Sterling, 14.5.2005.
- 289** Lewontin, R.A. (1974). *The Genetic Basis of Evolutionary Change*: 15f.
- 290** Moran, P.A.P. (1964). On the nonexistence of adaptive topographies. *Ann. Hum. Genet.* 27, 383-393; Karlin, S. (1975). General two-locus selection models: some objectives, results and interpretations. *Theor. Pop. Biol.* 7, 364-398.
- 291** Hammerstein, P. (1996). Darwinian adaptation, population genetics and the streetcar theory of evolution. *J. Math. Biol.* 34, 511-532; vgl. aber Weissing, F.J. (1996). Genetic versus phenotypic models of selection: can genetics be neglected in a long-term perspective? *J. Math. Biol.* 34, 533-555.
- 292** Price, G. (1970). Selection and covariance. *Nature* 227, 520-521; Price, G. (1972). Extension of covariance selection mathematics. *Ann. Human Genet.* 35, 485-490.
- 293** Frank, S. (1995). George Price's contributions to evolutionary genetics. *J. theor. Biol.* 175, 373-388: 374; ders. (1997). The Price equation, Fisher's fundamental theorem, kin selection, and causal analysis. *Evolution* 51, 1712-1729; ders. (1998). *Foundations of Social Evolution*: 13.
- 294** Price, G. [ca. 1971]. The nature of selection. *J. theor. Biol.* 175 (1995), 389-396: 389.
- 295** Hamilton, W.D. (1975). Innate social aptitudes of

- man: an approach from evolutionary genetics. In: Fox, R. (ed.). *Biosocial Anthropology*, 133-155; Wade, M.J. (1980). Kin selection: its components. *Science* 210, 665-666; Seger, J. (1981). Kinship and covariance. *J. theor. Biol.* 91, 191-213.
- 296** Vgl. Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 18ff.
- 297** Frank (1995): 376; ders. (1997): 1713.
- 298** Nunney, L. (1985). Group selection, altruism, and structured-deme models. *Amer. Nat.* 126, 212-230; Heisler, I.L. & Damuth, J. (1987). A method for analyzing selection in hierarchically structured populations. *Amer. Nat.* 130, 582-602; 587; Okasha, S. (2004). Multi-level selection, covariance and contextual analysis. *Brit. J. Philos. Sci.* 55, 481-504; ders. (2006): 85f.; 93.
- 299** Okasha (2004); ders. (2006): 94.
- 300** Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 279; vgl. 308.
- 301** Okasha (2006): 56.
- 302** a.a.O.: 95.
- 303** Kritisch: Godfrey-Smith, P. (2008). Varieties of population structure and the levels of selection. *Brit. J. Philos. Sci.* 59, 25-50: 37f.
- 304** 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): 10; 15.
- 305** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 194 und passim.
- 306** Vgl. z.B. Baur, E. (1925). Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. *Z. indukt. Abst.- Vererbungsleh.* 37, 107-115: 108.
- 307** Vgl. Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild: 5.
- 308** Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*: vii.
- 309** 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. London Ser. B* 205, 581-598: 594.
- 310** Nachweise für Tab. 257: Matthew, P. (1860). [Letter]. *Gardener's Chronicle* 13. April 1860 (zit. n. Darwin, C. (1859/61). *On the Origin of Species*): xv; Spencer, H. (1864). *The Principles of Biology*, vol. 1: 445; Wallace, A.R. (1866). [Brief an C. Darwin vom 2. Juli 1866]. (Correspondence of Charles Darwin, vol. 14, Cambridge 2004, 227-229): 228; Müller, F.M. (1887). *The Science of Thought*: 100; Eimer, G.T.H. (1897). *Die Entwicklung der Arten*, Bd. 2. Orthogenese der Schmetterlinge: 87; Plate, L. (1908). *Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung*. Ein Handbuch des Darwinismus: 122; Bertalanffy, L. von (1949). *Das biologische Weltbild*. Erster Band. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 90; Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 646; Cannon, H.G. (1958). *The Evolution of Living Things*: 82; Waddington, C.H. (1960). Evolutionary adaptations. In: Tax, S. (ed.). *The Evolution of Life*, 381-402: 385; Smart, J.J.C. (1963). *Philosophy and Scientific Realism*: 59; Manser, A.R. (1965). The concept of evolution. *Philosophy* 40, 18-34: 19; 32; Chomsky, N. (1968). *Language and Mind*: 83; Popper, K.R. (1974). Darwinism as a metaphysical research programme. In: Schilpp, P.A. (ed.). *The Philosophy of Karl Popper*, vol. 1, 133-143: 134; Peters, R.H. (1976). Tautology in evolution and ecology. *Amer. Nat.* 110, 1-12: 2; 11; Schaffner, K.F. (1993). *Discovery and Explanation in Biology and Medicine*: 359; Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 71; 72; Fodor, J.A. & Piatelli-Palmarini, M. (2010). *What Darwin Got Wrong*: 135; vgl. 159.
- 311** Manser, A.R. (1965). The concept of evolution. *Philosophy* 40, 18-34: 34; vgl. Barker, A.D. (1969). An approach to the theory of natural selection. *Philosophy* 44, 271-290.
- 312** Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 74.
- 313** Smart, J.J.C. (1963). *Philosophy and Scientific Realism*: 59.
- 314** Fodor, J.A. & Piatelli-Palmarini, M. (2010). *What Darwin Got Wrong*: 136.
- 315** Vgl. auch Futuyma, D.J. (2010). Two critics without a clue. *Science* 328, 692-693.
- 316** Rosenberg, A. (2006). *Darwinian Reductionism. Or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology*: 156.
- 317** Vgl. Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*.
- 318** Collias, N.E. (1944). Aggressive behavior among vertebrate animals. *Physiol. Zool.* 17, 83-123: 107.
- 319** Grant, V. (1963). *The Origin of Adaptations*: Kap. 10: »Levels of Selection«; Lewontin, R. (1970). The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1, 1-18: 15; Hull, D. (1980). Individuality and selection (In: ders., *The Metaphysics of Evolution*, Albany 1989, 89-109): 93.
- 320** Webber, H.J. (1896). Plant breeding. In: *The Western New York Horticultural Society, Proceedings of the Forty-First Annual Meeting*, 31-40: 33.
- 321** Anonymus (1899). Improving plants by selection. *The Garden. An Illustrated Weekly Journal of Gardening in All its Branches* 56, 319.
- 322** Webber, H.J. (1905). The principles of selection and isolation in improving varieties. *Biol. Bull. Marine Biol. Lab.* 8, 245.
- 323** Baldwin, J.M. (1902). *Development and Evolution Including Psychophysical Evolution*: 26; vgl. 30f.
- 324** Baldwin, J.M. (1909). *Darwin and the Humanities*: 46.
- 325** Anonymus (1911). [Note on the Annual Meeting of the Entomological Society of London]. *Nature* 85, 416.
- 326** Sturtevant, A.H. (1938). Essays on evolution, II. On the effect of selection on social insects. *Quart. Rev. Biol.* 13, 74-76: 75; Emerson, A.E. (1943). *Ecology, evolution and society*. *Amer. Nat.* 77, 97-118: 116.
- 327** Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature* 201, 1145-1147: 1145; vgl. Collias (1944): 108; Lewontin (1970): Titel.
- 328** Slobodkin, L.B. & Rapaport, A. (1974). An optimal strategy of evolution. *Quart. Rev. Biol.* 49, 181-200: 184.
- 329** Vgl. Okasha (2006): 41f.
- 330** Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 368.
- 331** Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene* (dt. *Das egoistische Gen*, Berlin 1978): 18.
- 332** a.a.O.: 23; vgl. ders. (1978). Replicator selection and the extended phenotype. *Z. Tierpsychol.* 47, 61-76; ders.

- (1982). Replicators and vehicles (in: Brandon, R.N. & Burian, R.M. (eds.). *Genes, Organisms, Populations. Controversies over the Units of Selection*, Cambridge 1984, 161-180).
- 333** Hull (1980): 96.
- 334** ebd.
- 335** Lewontin, R.C. (1993). *Biology as Ideology. The Doctrine of DNA*: 48.
- 336** 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: 245.
- 337** Vgl. Godfrey-Smith, P. (2000). The replicator in retrospect. *Biol. Philos.* 15, 403-423; Okasha (2006): 15ff.; 76ff.
- 338** Vgl. Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*: 37f.; Avital, E. & Eablonka, E. (2000). *Animal Traditions*; Henrich, J. & Boyd, R. (2002). On modeling cognition and culture: why cultural evolution does not require replication of representations. *J. Cogn. & Culture* 2, 87-112.
- 339** Kritisch dazu: Walsh, D.M. (2004). *Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate*. *Synthese* 138, 337-361.
- 340** Darlington, P.J. (1972). Nonmathematical concepts of selection, evolutionary energy, and levels of evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69, 1239-1243: 1239; vgl. auch Wimsatt, W.C. (1980). The units of selection and the structure of the multi-level genome. *Philosophy of Science Association* 1980, vol. 2, 122-183: 124; Brandon, R. (1982). The levels of selection. *Philosophy of Science Association* 1982, vol. 1, 315-323: 320; Heisler, I.L. & Damuth, J. (1987). A method for analyzing selection in hierarchically structured populations. *Amer. Nat.* 130, 582-602: 583.
- 341** Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 258f.
- 342** Vgl. Okasha (2006): 76ff.
- 343** Sober (1984): 255ff.
- 344** Walton, D. (1991). The units of selection and the bases of selection. *Philos. Sci.* 58, 417-435.
- 345** Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 341.
- 346** Sober (1984): 255ff.
- 347** Brandon, R. (1990). *Adaptation and Environment*: 83f.; Sober, E. (1992). Screening-off and the units of selection. *Philos. Sci.* 59, 142-152; Brandon, R. et al. (1994). Sober on Brandon on screening-off and the levels of selection. *Philos. Sci.* 61, 475-486; McClamrock, R. (1995). Screening-off and the levels of selection. *Erkenntnis* 42, 107-112; Steen, W.J. van der (1996). Screening-off and natural selection. *Philos. Sci.* 63, 115-121.
- 348** Sober, E. & Wilson, D.S. (1994). A critical review of philosophical work on the units of selection problem. *Philos. Sci.* 61, 534-555: 546.
- 349** Lloyd, E.A. (1992). Unit of selection. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 334-340: 337f.; dies. (2001). Units and levels of selection. An anatomy of the units of selection debates. In: Singh, R., Krimbas, C., Paul, D. & Beatty, J. (eds.). *Thinking About Evolution. Historical, Philosophical and Political Perspectives*, 267-291.
- 350** Vgl. 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.
- 351** Walsh, D.M. (2004). *Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate*. *Synthese* 138, 337-361.
- 352** Pearson, K. (1894). *Socialism and natural selection (The Chances of Death, and Other Studies in Evolution*, 2 vols.: I, 103-139): 128.
- 353** Pearson, K. & Filon, L.N.G. (1898). Mathematical contributions to the theory of evolution, IV. On the probable errors of frequency constants and on the influence of random selection on variation and correlation. *Philos. Trans. Roy. Soc. London Ser. A* 191, 229-311: 278.
- 354** Pearson (1894): 129.
- 355** a.a.O.: 130.
- 356** Wynne-Edwards, V.C. (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*: 18.
- 357** Vgl. Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature* 201, 1145-1147.
- 358** a.a.O.: 1145.
- 359** Powell, J.W. (1879). *Outlines of sociology*. *Trans. Anthropol. Soc. Washington* 1, 106-129: 122.
- 360** Anonymus (1861). [Rez. Bree, M.R. (1860). *Species not Transmutable, nor the Result of Secondary Causes; being a Critical Examination of Mr Darwin's Work entitled "Origin and Variation of Species"*]. *Edinburgh New Philosophical Journal* 8, 128-133: 133.
- 361** Osborn, H.F. (1890). The paleontological evidence for the transmission of acquired characters. *Science* 15, 110-111: 111.
- 362** Gomplowicz, L. (1896). *Darwinismus und Sociologie*. *Die Zeit (Wien)* 6 (Nr. 71), 81-83: 83; vgl. auch Hanisch, M. (1899). *Der Kampf ums Dasein und die Socialpolitik*: 68.
- 363** Münsterberg, H. (1900). *Grundzüge der Psychologie*, Bd. 1: 481.
- 364** Steinmetz, S.R. (1907). *Die Philosophie des Krieges*: 263.
- 365** a.a.O.: 265; vgl. Steinmetz, S.R. (1906). *Bedeutung und Tragweite der Selektionstheorie in den Sozialwissenschaften*. *Zeitschrift für Socialwissenschaft* 9, 419-480; 547-554; 627-642: 460; 547.
- 366** Schallmayer, W. (1910). *Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung*: 250ff.
- 367** Zimmermann, W. (1960). *Die Auseinandersetzung mit den Ideen Darwins. Der »Darwinismus« als ideengeschichtliches Phänomen*. In: Heberer, G. & Schwanitz, F. (Hg.). *Hundert Jahre Evolutionsforschung*, 290-354: 348, vgl. ders. (1959). *Die Phylogenie der Pflanzen*: 665.
- 368** Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 162f.; 97f.
- 369** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 236.
- 370** a.a.O.: 87.
- 371** a.a.O.: 202.
- 372** Spencer, H. (1879). *The Data of Ethics*: 201 (§75).
- 373** a.a.O.: 203.
- 374** ebd.

- 375** Carr-Saunders, A. (1922). The Population Problem. A Study in Human Evolution: 223.
- 376** Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection: 50.
- 377** ebd.; vgl. Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 115f.
- 378** Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 325.
- 379** Wright, S. (1945). Tempo and mode in evolution: a critical review. *Ecology* 26, 415-419: 416.
- 380** Wright, S. (1980). Genic and organismic selection. *Evolution* 34, 825-834.
- 381** Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 694.
- 382** Wilson, D.S. (1983). The group selection controversy: history and current status. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 159-187: 165f.
- 383** Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 92.
- 384** a.a.O.: 97.
- 385** a.a.O.: 115.
- 386** a.a.O.: 93.
- 387** a.a.O.: 146ff.
- 388** Wilson (1983): 172ff.; Sober (1984): 342ff.
- 389** Lewontin, R. (1970). The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1, 1-18: 14f.
- 390** Alexander, R.D. & Borgia, G. (1978). Group selection, altruism, and the levels of organization of life. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9, 449-474.
- 391** Vgl. Wilson, R.A. (2003). Pluralism, entwinement, and the levels of selection *Philos. Sci.* 70, 531-552.
- 392** Maynard Smith, J. (1976). Group selection. *Quart. Rev. Biol.* 51, 277-283; Wade, M.J. (1978). A critical review of the models of group selection. *Quart. Rev. Biol.* 53, 101-114: 110.
- 393** Vgl. Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection; Maynard Smith, J. (1978). The Evolution of Sex.
- 394** Rainey, P.B. & Rainey, K. (2003). Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations. *Nature* 425, 72-74.
- 395** Packer, C. & Heinsohn, R. (1996). Lioness leadership. *Science* 271, 1215-1216.
- 396** Wilson, D.S. & Wilson, E.O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Quart. Rev. Biol.* 82, 327-348: 335.
- 397** Wilson, D.S. (1975). A theory of group selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 72, 143-146: 144; ders. (1983). The group selection controversy: history and current status. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 159-187; Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others*: 94ff.
- 398** Dugatkin, L.A. & Reeve, H.K. (1994). Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. *Adv. Stud. Behav.* 23, 101-133; Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 168f.
- 399** Wilson, D.S. (1979). Structured demes and trait-group variation. *Amer. Nat.* 113, 606-610: 608.
- 400** Nunney, L. (1985). Group selection, altruism, and structured-deme models. *Amer. Nat.* 126, 212-230; ders. (2000). Altruism, benevolence and culture. In: Katz, L.D. (ed.). *Evolutionary Origins of Morality*, 231-236.
- 401** Fletcher, J.A. & Zwick, M. (2004). Strong altruism can evolve in randomly formed groups. *J. theor. Biol.* 228, 303-313.
- 402** Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 238.
- 403** a.a.O.: 330; vgl. 280; Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others*: 26.
- 404** Sober, E. & Wilson, D.S. (1994). A critical review of philosophical work on the units of selection problem. *Philos. Sci.* 61, 534-555: 550.
- 405** Sober (1984): 258f.
- 406** a.a.O.: 327.
- 407** Vgl. Maynard Smith, J. (1987). Reply to Sober. In: Dupré, J. (ed.). *The Latest and the Best. Essays on Evolution and Optimality*, 147-149.
- 408** Hamilton, W.D. (1996). Spite and Price. Selfish and spiteful behavior in an evolutionary model. In: *Narrow Roads of Gene Land. Collected Papers*, 171-176: 173; vgl. Schwartz, J. (2000). Death of an altruist. *Lingua Franca. The Review of Academic Life* 10 (5), 51-61.
- 409** Hamilton, W.D. (1975). Innate social aptitudes of man: an approach from evolutionary genetics (in: *Narrow Roads of Gene Land. Collected Papers*, Oxford 1996, 329-351): 337
- 410** Vgl. Colwell, R. (1981). Group selection is implicated in the evolution of female-biased sex ratios. *Nature* 190, 401-404; Wilson, D.S. & Colwell, R. (1981). Evolution of sex ratios in structured demes. *Evolution* 35, 882-897.
- 411** Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection.
- 412** Sober (1984): 279; vgl. 308.
- 413** Aoki, M. (1982). A condition for group selection to prevail over counteracting individual selection. *Evolution* 36, 832-842.
- 414** Henrich, J. & Boyd, R. (2001). Why people punish defectors – weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. *J. theor. Biol.* 208, 79-89; Gintis, H. (2003). The hitchhiker's guide to altruism: gene-culture coevolution and the internalization of norms. *J. theor. Biol.* 220, 407-418; Boyd, R. et al. (2003). The evolution of altruistic punishment. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 100, 3531-3535.
- 415** Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. *Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*: 155ff.; Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 178.
- 416** Michod, R.E. & Roze, D. (1997). Transitions in individuality. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 264, 853-857; vgl. Michod, R.E. & Nedelcu, A.M. (2003). On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. *Integrative and Comparative Biology* 43, 64-73.
- 417** Michod, R.E. (2005). On the transfer of fitness from the cell to the multicellular organism. *Biol. Philos.* 20, 967-987: 988.
- 418** Okasha, S. (2005). Maynard Smith on the levels of selection question. *Biol. Philos.* 20, 989-1010: 1008.
- 419** de Vries, H. (1905). Species and Varieties. Their Origin by Mutation: 744; vgl. Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory: 448.
- 420** Anonymus (1863). [Rez. Kingsley, C. (1863). The

Water-Babies]. *The Living Age* 77, 567-569: 567.

421 Vgl. Fisher, R.A. (1930/58). *The Genetical Theory of Natural Selection*: 50; Williams (1966): 115f.

422 Stanley, S.M. (1975). A theory of evolution above the species level. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 72, 646-650: 648; vgl. ders. (1979). *Macroevolution. Pattern and Process*: 186.

423 Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 621.

424 Gould, S.J. (1980). Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiol.* 6, 119-130; ders. (2002).

425 Vgl. Vrba, E. (1984). What is species selection? *Syst. Zool.* 33, 318-328: 325.

426 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). *Sex and Death*: 210.

427 Jablonski, D. (1987). Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of cretaceous mollusks. *Science* 238, 360-363.

428 Vgl. Okasa, S. (2003). Does the concept of "clade selection" make sense? *Philos. Sci.* 70, 739-751.

429 Vrba, E.S. (1995). Species as habitat-specific complex systems. In: Lambert, D.M. & Spencer, H.G. (eds.). *Speciation and the Recognition Concept*, 3-44.

430 Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature* 201, 1145-1147: 1145.

431 Fisher, R.A. (1914). Some hopes of a eugenist. *Eugen. Rev.* 5, 309-315.

432 Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*: 159.

433 Fisher, R.A. (1930/58). *The Genetical Theory of Natural Selection*: 27.

434 Haldane, J.B.S. (1932). *The Causes of Evolution* (Princeton 1990): 71.

435 Haldane, J.B.S. (1955). Population genetics. *New Biol.* 18, 34-51: 44.

436 Hamilton, W.D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *Amer. Nat.* 97, 354-356; ders. (1964). The genetical evolution of social behaviour, I; II. *J. theor. Biol.* 7, 1-52.

437 Hamilton (1964): 8.

438 Grafen, A. (1984). Natural selection, kin selection and group selection. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 62-84: 68f.

439 Brown, J.L. (1966). Types of group selection. *Nature* 211, 870.

440 Wade, M.J. (1980). Kin selection: its components. *Science* 210, 665-667.

441 Maynard Smith, J. (1987). Reply to Sober. In: Dupré, J. (ed.). *The Latest and the Best. Essays on Evolution and Optimality*, 147-149.

442 Vgl. Wilson, D.S. & Wilson, E.O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Quart. Rev. Biol.* 82, 327-348: 335; 340.

443 Dawkins, R. (1978). Replicator selection and the extended phenotype. *Z. Tierpsych.* 47, 61-76: 62; vgl. ders. (1982). *The Extended Phenotype*: 144.

444 Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 338.

445 Wright, S. (1937). The distribution of gene frequencies in populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 23, 307-320: 310; vgl. 313; 317.

446 Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of*

Species: 178.

447 a.a.O.: 176.

448 Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*: 96; Sober, E. & Lewontin, R.C. (1982). Artifact, cause and genic selection. *Philos. Sci.* 49, 157-180.

449 Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene* (Oxford 1989): 7 (dt. *Das egoistische Gen*, Berlin 1978: 9); Bonner, J.T. (1977). The biological basis of culture. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 123, 219-221: 219.

450 Sober, E. & Lewontin, R.C. (1983). Reply to Rosenberg on genic selectionism. *Philos. Sci.* 50, 648-650.

451 Hamilton, W.D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *Amer. Nat.* 97, 354-356: 354.

452 Michod, R.E. (1982). The theory of kin selection. *Ann. Rev. Evol. Syst.* 13, 23-55; Hamilton, W.D. (1996). *Narrow Roads of Gene Land*, vol. 1. *Evolution of Social Behaviour*.

453 Williams (1966): 57.

454 Dawkins (1976).

455 Dawkins, R. (1978). Replicator selection and the extended phenotype. *Z. Tierpsych.* 47, 61-76: 73.

456 Butler, S. (1878). *Life and Habit*: 134; vgl. Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). *Behavior and Evolution*, 390-416: 398.

457 Pittendrigh (1958): 398.

458 Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology. The New Synthesis*: 3.

459 Dawkins (1976; dt. 1978): 23.

460 Holst, E. von & Saint-Paul, U. von (1960). Vom Wirkungsgefüge der Triebe. *Naturwiss.* 18, 409-422: 420.

461 Pörksen, U. (1991). „Das egoistische Gen“. Goethes Warnung vor der Sphärenvermengung, Darwins Skepsis und die Metaphorik in der heutigen Biologie. In: ders. (1994). *Wissenschaftssprache und Sprachkritik*, 131-147: 140; 142.

462 Williams (1966): 24.

463 Dawkins, R. (1982). *The Extended Phenotype*: 97.

464 Vgl. Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). *Sex and Death*: 65.

465 Williams (1966): 123f.

466 Dawkins, R. (1982). *The Extended Phenotype*: vi.

467 Dawkins, R. (1982). Replicators and vehicles (in: Brandon, R.N. & Burian, R.M. (eds.). *Genes, Organisms, Populations. Controversies over the Units of Selection*, Cambridge 1984, 161-180): 162.

468 Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 247.

469 Gould, S.J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*: 632ff.; Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*: 158ff.

470 Vgl. Wimsatt, W. (1980). Reductionist research strategies and their biases in the units of selection controversy. In: Nickles, T. (ed.). *Scientific Discovery. Case Studies*, 213-259; Sober (1984): 251f.

471 Sober (1984): 252.

472 Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 184.

473 Mayr, E. (1959). Where are we? Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 24, 1-14; vgl. Winter, W. de (1997). The beanbag genetics controversy: towards a synthesis of oppo-

- sing views. *Biol. Philos.* 12, 149-184.
- 474** Gould, S.J. (1980). The Panda's Thumb: 90.
- 475** Mayr (1963): 296; Gould (1980): 91.
- 476** Sober (1984): 313.
- 477** a.a.O.: 255ff.
- 478** a.a.O.: 229f.
- 479** Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*: 56f.
- 480** Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene* (dt. *Das egoistische Gen*, Berlin 1978): 100ff.
- 481** Sober, E. & Lewontin, R.C. (1982). Artifact, cause and genic selection. *Philos. Sci.* 49, 157-180; Sober (1984): 241ff.; ders. (1990). The poverty of pluralism: a reply to Sterelny and Kitcher. *J. Philos.* 87, 151-158; ders. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*.
- 482** Sober & Lewontin (1982): 169; vgl. die ähnliche Bedingung bei Wimsatt, W. (1980). Reductionist research strategies and their biases in the units of selection controversy. In: Nickles, T. (ed.). *Scientific Discovery: Case Studies*, 213-259: 236.
- 483** Sober (1984): 302.
- 484** Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*: 172.
- 485** Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). *Sex and Death*: 93.
- 486** Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). *The Major Transitions in Evolution*; Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others*; Gould, S.J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*; Okasha (2006): 147.
- 487** Werren, J.H., Nur, U. & Wu, C.-I. (1990). Selfish genetic elements. *Trends Ecol. Evol.* 3, 297-302; Hurst, L.D. & Werren, J.H. (2001). The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution. *Nature Rev.* 2, 597-602; Burt, A. & Trivers, R. (2006). *Genes in Conflict*.
- 488** Orgel, L.E. & Crick, F.H.C. (1980). Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284, 604-607; vgl. Doolittle, W.F. & Sapienza, C. (1980). Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284, 601-603.
- 489** Maynard-Smith & Szathmáry (1995).
- 490** Gershenson, S. (1928). A new sex ratio abnormality in *Drosophila obscura*. *Genetics* 13, 488-507.
- 491** Sandler, L., Hiraizumi, Y. & Sandler, I. (1959). Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*, I. The cytogenetic basis of segregation distortion. *Genetics* 44, 233-250; Sandler, L. & Hiraizumi, Y. (1959). Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*, II. Genetic variation at the segregation-distorter locus. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 45(9) 1412-1422: 1413.
- 492** Sandler, L. & Novitski, E. (1957). Meiotic drive as an evolutionary force. *Amer. Nat.* 91, 105-110.
- 493** Vgl. Lyttle, T.W. (1991). Segregation distorters. *Ann. Rev. Gen.* 25, 511-557.
- 494** Lewontin, R. & Dunn, L.C. (1960). The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse. *Genetics* 45, 705-722; Pomiankowski, A. & Hurst, L.D. (1993). Siberian mice upset Mendel. *Nature* 363, 396-397.
- 495** Vgl. Crow, J.F. (1979). Genes that violate Mendel's rules. *Sci. Amer.* 240(2), 134-146.
- 496** Buss, L.W. (1987). *The Evolution of Individuality*.
- 497** Haig, D. & Grafen, A. (1991). Genetic scrambling as a defence against meiotic drive. *J. theor. Biol.* 153, 531-5558.
- 498** Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*: 152f.
- 499** a.a.O.: 153.
- 500** Vgl. Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2005). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*.
- 501** Okasha (2006): 158f.
- 502** Sterelny, K. & Kitcher, P. (1988). The return of the gene. *J. Philos.* 85, 339-361: 358.
- 503** a.a.O.: 359.
- 504** Lloyd, E. (2005). Why the gene will not return. *Philos. Sci.* 72, 287-310: 305.
- 505** Vgl. Godfrey-Smith, P. (2008). Varieties of population structure and the levels of selection. *Brit. J. Philos. Sci.* 59, 25-50.
- 506** Rosenberg, A. (1994). *Instrumental Biology or the Disunity of Science*: 102f.
- 507** Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 88; ders. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.
- 508** Vgl. Aiken, R.B. (1982). *Theories of sexual difference. The sexual selection hypothesis and its antecedents, 1786-1919*. *Quaest. Entomol.* 18, 1-14; Bajema, C.J. (ed.) (1984). *Evolution by Sexual Selection Theory Prior to 1900*.
- 509** Darwin, C. (1871/74). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*: 209.
- 510** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 89.
- 511** Vgl. Van Dyck, W. (1882). On the modification of a race of Syrian street dogs by sexual selection with a preliminary notice by Charles Darwin. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 25, 367-370.
- 512** Wallace, A.R. (1889/1905). *Darwinism*: 274ff.
- 513** Poulton, E.B. (1896). *Charles Darwin and the Theory of Natural Selection*: 79; 188.
- 514** Poulton, E.B. (1890). *The Colours of Animals, their Meaning and Use*: 316.
- 515** Vgl. Richards, O.W. (1927). Sexual selection and allied problems in the insects. *Biol. Rev.* 2, 298-360: 300; Huxley, J.S. (1938). The present standing of the theory of sexual selection. In: Beer, G.R. de (ed.). *Evolution*, 11-42; Cronin, H. (1991). *The Ant and the Peacock. Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today*.
- 516** Mayr, E. (1972). Sexual selection and natural selection (in: *Evolution and the Diversity of Life*, Cambridge 1976, 73-87): 82-84; vgl. Cronin, H. (1992). Sexual selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 286-293: 287.
- 517** Fisher, R.A. (1915). The evolution of sexual preference. *Eugen. Rev.* 7, 184-192: 187.
- 518** Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*: 137; vgl. Ringo, J.M. (1977). Why 300 species of Hawaiian *Drosophila*? The sexual selection hypothesis. *Evolution* 31, 694-696: 695; West-Eberhard, M.J. (1979). Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 123, 222-234: 228.

- 519** Darwin, C. (1859/66). On the Origin of Species: 240.
- 520** Fisher (1915): 187; vgl. Arnold, S.J. (1983). Sexual selection: the interface of theory and empiricism. In: Bateson, P. (ed.). *Mate Choice*, 67-107.
- 521** O'Donald, P. (1962). The theory of sexual selection. *Heredity* 17, 541-552; ders. (1980). Genetic Model of Sexual Selection; Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic characters. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 78, 3721-3725; Kirkpatrick, M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36, 1-12; Seger, J. (1985). Unifying genetic models for the evolution of female choice. *Evolution* 39, 1185-1193.
- 522** Fisher (1930): 131.
- 523** Vgl. Andersson, M. (1982). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299, 818-820; ders. (1994). Sexual Selection; Harvey, P.H. & Bradbury, J.W. (1991). Sexual selection. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). *Behavioural Ecology*, 203-233.
- 524** Halliday, T.R. (1983). The study of mate choice. In: Bateson, P. (ed.). *Mate Choice*, 3-32.
- 525** Möller, A. (1989). Viability costs of mail tail ornaments in a swallow. *Nature* 339, 132-135.
- 526** Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. *J. theor. Biol.* 53, 205-214.
- 527** Grafen, A. (1990). Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J. theor. Biol.* 144, 473-516.
- 528** Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science* 218, 384-387.
- 529** Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 65.
- 530** a.a.O.: 68.
- 531** Huxley, J.S. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*: 484.
- 532** ebd.
- 533** Lorenz, K. (1963). *Das sogenannte Böse* (Stuttgart 1974): 46.
- 534** Mayr, E. (1983). How to carry out the adaptationist program. *Amer. Nat.* 121, 324-334: 324.
- 535** Kirkpatrick, M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36, 1-12: 10; Andersson, M.B. & Bradbury, J.W. (1987). Introduction. In: dies. (eds.). *Sexual Selection*, 1-8: 2-4; Cronin, H. (1992). Sexual selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 286-293: 292.
- 536** Vgl. Arnold, S.J. & Wade, M.J. (1984). On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38, 709-719; Endler, J.A. (1986). *Natural Selection in the Wild*; Clutton-Brock, T.H. (ed.) (1988). *Reproductive Success*.
- 537** 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: 429; Bateman, A.J. (1948). Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2, 349-368.
- 538** Huxley (1938): 431.
- 539** Howard, R.D. (1974). The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution* 28, 428-438: 428.
- 540** Huxley (1938): 431.
- 541** ebd.
- 542** Popham, E.J. (1943). Further experimental studies of the selective action of predators. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 112 A, 105-117.
- 543** Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man*, 136-179.
- 544** Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 166; Schmalhausen, I.I. (1939). Wege und Gesetzmäßigkeiten des Evolutionsprozesses (russ.); ders. (1941). Die stabilisierende Auslese und ihr Platz unter den Evolutionsfaktoren. *Z. allg. Biol. (russ.)* Nr. 2; ders. (1946). Faktory évoljucii. Teorija stabilizirujuščego ožbora. (engl. Factors of Evolution. The Theory of Stabilizing Selection, Philadelphia 1949); Mather, K. (1953). The genetical structure of populations. *Symp. Soc. Exper. Biol.* 7, 66-95: 73.
- 545** Mather (1953): 73.
- 546** ebd.; Thoday, J.M. (1958). Effects of disruptive selection: the experimental production of a polymorphic population. *Nature* 181, 1124-1125; Maynard Smith (1962).
- 547** Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. *Evolution* 14, 116-129: 128; vgl. Clarke, B. & O'Donald, P. (1964). Frequency dependent selection. *Heredity* 19, 201-206; Kojima, K. (1971). Is there a constant fitness value for a given genotype? No! *Evolution* 25, 281-285; Ayala, F.J. & Campbell, C.A. (1974). Frequency-dependent selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5, 115-138.
- 548** Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 142f.; 146ff.
- 549** Haldane, J.B.S. (1954). The statics of evolution. In: Huxley, J., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). *Evolution as a Process*, 109-121: 116.
- 550** Tinbergen, N. (1960). The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. *Arch. Neerl. Zool.* 13, 265-336.
- 551** Vgl. Haldane, J.B.S. (1932). Human evolution: past and future. In: Jepsen, J., Mayr, E. & Simpson, G.G. (eds.). *Genetics, Paleontology, and Evolution*, 405-418.
- 552** Uexküll, J. von (1933). Das Führhundproblem. *Zeitschrift für angewandte Psychologie* 45, 46-53: 50; ders. & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten (Hamburg 1956): 83.
- 553** Clarke, B. (1962). Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. In: Nichols, D. (ed.). *Taxonomy and Geography*. Systematics Association, London, 47-70: 59.
- 554** Vgl. Tinbergen (1960); auch schon: Popham, E.J. (1941). The variation in the color of certain species of *Arctocoris* (Hemiptera: Corixidae) and its significance. *Proc. Zool. Soc. Lond. A* 111, 135-172.
- 555** Vgl. Ayala, F. (1971). Competition between species: frequency dependence. *Science* 171, 820-824; Roughgarden, J. (1971). Density-dependent selection. *Ecology* 52, 453-468.
- 556** Ford, E.B. (1940). Polymorphism and taxonomy. In: Huxley, J. (ed.). *The New Systematics*, 493-513: 493f.; ders. (1945). Polymorphism. *Biol. Rev.* 20, 73-88: 73; Clarke (1962).

- 557** Vgl. Clarke (1962); Maynard Smith, J. (1962). Disruptive selection, polymorphism, and sympatric speciation. *Nature* 195, 60-62.
- 558** Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*: 324f.
- 559** Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*: 332.
- 560** Krimbas, C.B. (2004). On fitness. *Biol. Philos.* 19, 185-203: 198f.
- 561** Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. *Evolution* 14, 116-129: 128.
- 562** Simpson, G.G. (1953). *The Major Features of Evolution*: 138.
- 563** Haldane, J.B.S. (1954). The statics of evolution. In: Huxley, J., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). *Evolution as a Process*, 109-121: 115.
- 564** Moment, G.B. (1962). Reflexive selection: a possible answer to an old puzzle. *Science* 136, 262-263.
- 565** Gulick, T. (1888). Divergent evolution through cumulative segregation. *J. Linn. Soc. Zool.* 20, 189-274: 200f.
- 566** Weismann, A. (1894.1). Äussere Einflüsse als Entwicklungsreize: 9; vgl. 10; 15; ders. (1894.2). [The effect of external conditions upon development. *Nature* 50, 31; (1902/04). *Vorträge über Deszendenztheorie*, 2 Bde.: I, 196 (XII); ders. (1902/13). *Vorträge über Deszendenztheorie*, 2 Bde.: I, 198; vgl. *Regelmann, J.-P.* (1985). Interne Aspekte der Selektion als darwinistische Perspektive: Bemerkungen über historische Hintergründe und aktuelle Legitimation eines senckenbergischen Konzepts. *Aufs. Red. senckenb. naturf. Ges.* 35, 75-92.
- 567** Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selektion. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation.
- 568** a.a.O.: 44; vgl. Weingarten, M. (1992). Organismuslehre und Evolutionstheorie: 129.
- 569** Weismann (1894.1): 10.
- 570** Nägeli, C. (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 30.
- 571** Mivart, S.G. (1871). *The Genesis of Species*.
- 572** Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 180f.; 201f.
- 573** Bertalanffy, L. von (1949). *Das biologische Weltbild*, 1. Bd. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 102.
- 574** Gutmann, W.F. & Peters, D.S. (1973). Konstruktion und Selektion: Argumente gegen einen morphologisch verkürzten Selektionismus. *Acta Biotheor.* 22, 151-180.
- 575** Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 15.
- 576** Wenzel, M. (1982). Goethe und Darwin: 511; ders. (1985). Das Konzept der Binnenselektion – eine Ergänzung des Darwinschen Selektionsbegriffes? *Aufs. Red. senckenb. naturf. Ges.* 35, 72-74.
- 577** Vogel, K. (1985). „Punctuated equilibria“ und Interneselektion. *Aufs. Red. senckenb. naturf. Ges.* 35, 93-96.
- 578** Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?: 38.
- 579** Gutmann & Peters (1973): 162.
- 580** a.a.O.: 176.
- 581** a.a.O.: 163
- 582** a.a.O.: 162.
- 583** Weingarten (1993): 43.
- 584** ebd.
- 585** a.a.O.: 45.
- 586** a.a.O.: 55.
- 587** Waddington, C.H. (1957). *The Strategy of the Genes. A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*: 26ff.
- 588** Mayr, E. (1955). Integration of genotypes: synthesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20, 327-333: 333; vgl. ders. (1954). Change of genetic environment and evolution. In: Huxley, J.S., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). *Evolution as a Process*, 157-180: 164.
- 589** Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 297f.; vgl. Wuketits, F.M. (1978). Wissenschaftstheoretische Probleme der modernen Biologie: 150f.
- 590** White, L.L. (1960). Developmental selection of mutation. *Science* 132, 954; ders. (1965). Internal Factors in Evolution: 7; 10f.; 110; Koestler, A. (1967). *The Ghost in the Machine*: 132.
- 591** Jantsch, E. (1974). Organising the human world. An evolutionary outlook. *Futures* 6, 4-15: 5.
- 592** Eden, T. (1834). *Outlines of a New System of Philo-sophy*: 201.
- 593** Galton, F. (1885). Opening address. *Nature* 32, 507-510: 510; [ders.] (1885). Types and their inheritance. *Science* 6, 268-274: 273.
- 594** Kirk (1867). [Rez. Lubbock, J. (1865). *Pre-historic Times, as Illustrated by Ancient Remains, and the Manners and Customs of Modern Savages*]. *The Day Star* 2, 246-252: 247; auch in ders. (1868). [Rez.]. *Forward. A Monthly Magazine of Liberal Evangelical Theology and Practical Christianity* 1, 126-132: 127; vgl. im rezensierten Werk: 473ff.
- 595** Montgomery, E. (1894). Ethics and biology. *Int. J. Ethics* 5, 44-63: 56.
- 596** Wright, L. (1973). Functions. *Philos. Rev.* 82, 139-168: 164.
- 597** Goldscheid, R. (1911). Höherentwicklung und Menschenökonomie. *Grundlegung der Sozialbiologie*: 491.
- 598** Luhmann, N. (1984). *Soziale Systeme. Grundriß einer allgemeinen Theorie*: 589; Lipp, W. (1987). Autopoiesis biologisch, Autopoiesis soziologisch. Wohin führt Luhmanns Paradigmawechsel? *Kölner Z. Soziol. Sozialpsychol.* 39, 452-470: 463.

Literatur

- Zirkle, C. (1941). Natural Selection before the "Origin of Species". *Proc. Amer. Philos. Soc.* 84, 71-123.
- Lerner, I.M. (1959). The concept of natural selection: a centennial view. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 173-182.
- Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859).
- Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. *Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-59.*
- Sober, E. (1984). The Nature of Selection. *Evolutionary Theory in Philosophical Focus.*
- Young, R.M. (1985). Darwin's Metaphor. *Nature's Place in Victorian Culture.*
- Gayon, J. (1992). Darwin et l'après Darwin: une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle.
- Hodge, M.J.S. (1992). Natural selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 212-219.
- Cronin, H. (1992). Sexual selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 286-293.
- Brush, S.G. (2009). Choosing Selection. *The Revival of Natural Selection in Anglo-American Evolutionary Biology, 1930-1970.*

Sozialverhalten

Das Wort ›Sozialverhalten‹ (engl. »social behaviour«) erscheint vereinzelt seit Mitte des 18. Jahrhunderts. D. Hartley gebraucht es 1749 für ein menschliches Handeln, das das Wohl der Mitmenschen im Auge hat (»benevolence«).¹ Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck allein auf den Menschen bezogen, er wird aber insgesamt selten gebraucht.²

Der bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts im Deutschen geläufige Ausdruck zur Bezeichnung der Sache ist das Wort *Vergesellschaftung*. Als Verb erscheint es in Bezug auf Tiere bereits Mitte des 18. Jahrhunderts³; als Substantiv knapp ein Jahrhundert später (von Middendorff 1843: »Vergesellschaftungen der Thiere unter einander«⁴).

Biologische Verwendung seit 1900

Erst Ende des 19. Jahrhunderts wird das Wort ›Sozialverhalten‹ aus der humanwissenschaftlichen Besetzung gelöst und in Bezug auf Tiere verwendet (Morgan 1900: »The Evolution of Social Behaviour«⁵). Ein regelmäßiger Gebrauch durch Biologen setzt erst in den 1920er Jahren mit dem Insektenforscher W.M. Wheeler und seinen Untersuchungen zum »sozialen Leben der Insekten« ein.⁶ Seit den 1930er Jahren wird es üblich, nicht nur das Verhalten von Insekten in ihren hoch organisierten »Staaten«, sondern auch anderer Tiere als ›Sozialverhalten‹ zu bezeichnen.⁷

Von deutschsprachigen Biologen wird der Terminus erst seit Mitte des 20. Jahrhunderts verwendet (Ringleben 1942: »das Sozialverhalten der Vögel zur Brutzeit innerhalb der Lebensgemeinschaft«⁸). K. Lorenz und N. Tinbergen sprechen seit den frühen 1950er Jahren von dem *sozialen Verhalten* bei Tieren.⁹ Als ›sozial‹ bezeichnet Lorenz einige Tiere, z.B. Dohlen, schon seit den frühen 1930er Jahren.¹⁰ Lorenz thematisiert das soziale Verhalten v.a. hinsichtlich der Auslösemechanismen von Verhalten, die von Reizen der Artgenossen ausgehen. Tinbergen bestimmt soziale Verhaltensweisen funktional als solche, die »der Erhaltung der Art dienen« und nicht »dem handelnden Individuum selbst nützen«¹¹.

Um das biologische Sozialverhalten der Tiere von

Kolonie (Varro 37 v. Chr.)	380
Egoismus (Kant 1798)	381
Altruismus (Comte 1851)	381
Coenobium (Braun 1855)	380
Brutrevier (Altum 1857)	391
Sozialbiologie (Kettell 1859)	394
Plasmodium (Cienkowski 1863)	380
Syncytium (Haeckel 1870)	380
Sozialverhalten (Lloyd Morgan 1900)	378
Hackordnung (Schjelderup-Ebbe 1922)	391
Territorialverhalten (Erickson 1931)	391
Dominanz (Maslow 1935)	390
Reviervverhalten (Anonymus 1944)	391
Spieltheorie (von Neumann & Morgenstern 1944)	395
Soziobiologie (Scott 1946)	393
Radfahrer-Reaktion (Grzimek 1949)	391
Aggregationsverband (von Denffer 1957)	380
eusozial (Batra 1966)	392
reziproker Altruismus (Trivers 1971)	387
evolutionär stabile Strategie (Maynard Smith & Price 1973)	396
Pseudoaltruismus (Pianka 1974)	390
Biosozialverhalten (Tembrock 1982)	378

dem kulturellen des Menschen zu unterscheiden, führt G. Tembrock 1982 den Terminus **Biosozialverhalten** ein.¹² Grundlage des Biosozialverhaltens sind nach Tembrock »Partneransprüche und kommunikative Ansprüche«; das »Wesen des Biosozialverhaltens« sieht er dadurch bestimmt, dass die Partneransprüche »mehr oder weniger unspezifisch sind, also nicht durch eine bestimmte Motivation in ihrer Funktion festgelegt«.¹³

Enge und weite Bedeutung

Seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird in der Vergleichenden Verhaltensforschung ein enger und ein weiter Begriff des Sozialverhaltens unterschieden. Nach K. Immelmann bezeichnet die weite Bedeutung ein »auf den Artgenossen gerichtetes Verhalten«; der Begriff besage lediglich »daß die betreffenden Verhaltensweisen Aufgaben innerartlicher Verständigung erfüllen«, damit werden auch Balz, Brutpflege und (innerartliche) aggressive Auseinandersetzungen als Formen des Sozialverhaltens verstanden. Die enge Bedeutung bindet die Kategorie dagegen an das Vorliegen von »Gruppenverhalten«.¹⁴ Eigentliches Sozialverhalten liegt danach vor, wenn ausgewachsene Organismen die räumliche Nähe zu anderen Organismen aufsuchen und aufrechterhalten. Eine Interaktion zwischen den miteinander lebenden Organismen muss dabei nicht direkt vorliegen, sondern kann allein vermittelt erfolgen. So kann das Zusammenleben in einer Herde die Funktion des Schutzes haben, indem die Herdenmitglieder für

Ein Sozialverhalten ist ein Verhalten, das die Wahrscheinlichkeit des Überlebens und Fortpflanzens des sich verhaltenden Organismus zugunsten mindestens eines anderen Organismus mindert. In evolutionstheoretischer Perspektive deutet das Vorhandensein von Sozialverhalten darauf hin, dass neben der Ebene des Individuums andere Ebenen der Organisation, z.B. die des Gens oder der Gruppe, entscheidende Selektions-ebenen darstellen.

einen Organismus eine Art Schutzschild bilden. Sozialverhalten muss daher auch nicht mit Altruismus einhergehen: »the selfish avoidance of a predator can lead to aggregation«, wie W.D. Hamilton 1971 bemerkt.¹⁵ Intentionalität oder Bewusstsein bilden nach der im 20. Jahrhundert geläufigen Begriffsverwendung keinen notwendigen Bestandteil von sozialem Verhalten.

Aristoteles

Aristoteles unterscheidet ausdrücklich zwischen einzellebenden und gruppenbildenden Lebewesen; innerhalb der zweiten differenziert er weiter zwischen Tieren, die in losen Verbänden leben (z.B. Tauben, Schwäne und viele Fische), und staatenbildenden Lebewesen (»πολιτικά«), die ein gemeinsames Ziel verfolgen (z.B. Bienen, Wespen, Ameisen und der Mensch).¹⁶ Die Gemeinschaften der Tiere sind für Aristoteles auf Lustgewinn und gegenseitigen Nutzen ausgerichtet; die höchste Form der Gemeinschaft, die aus gemeinsamer Teilhabe an dem Guten erfolge, gebe es bei Tieren nicht.¹⁷ Vereinzelt beschreibt Aristoteles detailliert Verhaltensweisen von Tieren, die anderen zugutekommen, z.B. das Stützen von verletzten Artgenossen bei Delphinen.¹⁸

Formen und Funktionen

Umfangreiche Darstellungen zu Vielfalt und Typen des Sozialverhaltens bei Tieren erscheinen seit Mitte des 19. Jahrhunderts.¹⁹ Eine besondere Aufmerksamkeit findet dabei der Vergleich der Tierassoziationen mit den menschlichen Gesellschaften und im Anschluss daran die methodische Unterscheidung von Biologie und Soziologie.

C. Darwin beurteilt 1871 Tiere vieler Arten als »sozial« (»Animals of many kinds are social«).²⁰ Er bezieht dies allein auf das aggregierte Auftreten von Individuen einer Art. Als Motivation dafür nimmt Darwin nicht die (selbstlose) Unterstützung der Artgenossen an, sondern individuelle Vorteile, wie Schutz vor Räubern durch Warnung über die Artgenossen oder wechselseitige Körperpflege.

C. Letourneau unterteilt 1894 die sozialen Verbände der Tiere (»sociétés animales«) in anarchische Horden (»hordes anarchiques«) ohne eine soziale Organisation (Pferde, Bison) und echte Sozietäten mit funktionaler Differenzierung zwischen den Individuen und damit der Existenz eines sozialen Organismus (»organisme social«) (die Staaten der sozialen Insekten). Von letzteren behauptet er, sie seien komplexer als manche menschliche Gesellschaften.²¹

Vor einem evolutionstheoretischen Hintergrund stellt ein für das betreffende Individuum nicht funkti-

onales, d.h. sich selbst schädigendes Sozialverhalten ein besonderes Problem dar. Evolutionstheoretisch erklärt werden kann ein derartiges »altruistisches« Verhalten (s.u.) durch die Annahme von Ebenen der Selektion unterhalb oder oberhalb des Individuums (z.B. der Gene oder Gruppen) (↑Selektion).

Seit den 1960er Jahren werden mathematische Modelle zur Entstehung und Stabilisierung von Sozialverhalten entwickelt, die unter dem Schlagwort der *sozialen Evolution* bis in die Gegenwart weiterentwickelt werden.²² Spieltheoretisch lässt sich ermitteln, unter welchen Bedingungen die Strategie der *Kooperation* unter Organismen gegenüber anderen Strategien sich erfolgreich etablieren und in der Population ausbreiten kann (»evolutionär stabile Strategien«, s.u.).

Systematische Klassifikationen

Einen Versuch der systematischen Klassifikation der »Formen der Vergesellschaftung« von Tieren legt P. Deegener 1918 vor. Er gliedert die Tiergesellschaften u.a. nach der Zusammensetzung (Mitglieder gleicher oder verschiedener Arten) und nach der Art des Nutzens für die Mitglieder (ohne Nutzen, wechselseitig oder einseitig) (vgl. Tab. 260).

Eine hierarchische Klassifikation mit der Unterscheidung von sieben Ebenen des Sozialverhaltens gibt W.M. Wheeler in seinem Klassiker über »Die sozialen Insekten« (1927). Maßstab der Klassifikation ist der Grad der »Intimität« zwischen der Mutter und ihren Nachkommen, der sich v.a. an dem Ausmaß festmacht, in dem die Mutter ihre Nachkommen mit Nahrung versorgt und vor schädlichen Umwelteinflüssen schützt. Die einfachen Formen der Brutfürsorge – z.B. die Ablage der Eier auf geeigneten Nahrungssubstraten, die Herstellung solcher Substrate oder das Verteidigen der Nachkommen durch das Verbleiben der Mutter in der Nähe des Nests – bezeichnet Wheeler als *infrasozial* (»infrasocial«); liegt ein aktives Füttern der Jungen mit vorbereiteter Nahrung vor, spricht er von *subsozial* (»subsocial«); das eigentlich *soziale* Verhalten liegt in der Einteilung Wheelers erst dann vor, wenn eine *Kooperation* der Nachkommen bei der Aufzucht weiteren Nachwuchses vorliegt, also eine Lebensgemeinschaft von Mutter und Nachkommen besteht.²³ Wheeler ist darüber hinaus der Auffassung, in jedem Organismus liege etwas fundamental Soziales, insofern jeder Organismus zumindest in Phasen seines Lebens mit anderen Organismen assoziiert und Teil einer Biozönose ist.²⁴

G. Tembrock schlägt 1997 in einer einfachen Einteilung vor, fünf Typen von Biosozialverhalten zu

1	Akzidentielle Vergesellschaftungen (Assoziationen): kein Nutzen für die Mitglieder
1.1	Homotypische Assoziationen: Mitglieder gleicher Arten
1.1.1	Kormogene Assoziationen: Kolonien
1.1.1.1	Primäre Kolonien: Vergesellschaftung von Geburt an
1.1.1.2	Sekundäre Kolonien: nachträglicher Zusammenschluss
1.1.2	Assoziationen freier Individuen
1.1.2.1	Primäre Assoziationen
1.1.2.2	Sekundäre Assoziationen
1.2	Heterotypische Assoziationen: Mitglieder verschiedener Arten
2	Essentielle Vergesellschaftungen (Sozietäten): mind. für einige nützlich
2.1	Homotypische Sozietäten
2.1.1	Kormogene Sozietäten: Kolonien
2.1.1.1	Primäre Kolonien
2.1.1.2	Sekundäre Kolonien
2.1.2	Sozietäten freier Individuen
2.1.2.1	Familienverbände: genetische Basis
2.1.2.1.1	Primäre Sozietäten: Familien
2.1.2.1.2	Sekundäre Sozietäten
2.1.2.2	Sozietäten ohne genetische Basis
2.2	Heterotypische Sozietäten
2.2.1	Reziproke Sozietäten: wechselseitiger Nutzen
2.2.1.1	Sexuelle Verbindungen
2.2.1.2	Nicht-sexuelle Verbindungen
2.2.2	Irreziproke Sozietäten: einseitiger Nutzen

Tab. 260. Einteilung der Gesellschaftsformen bei Tieren (nach Deegener, P. (1918). *Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche*).

unterscheiden: (1) *Solitäre Lebensweise*: Die Verteilung der Individuen im Raum ist hauptsächlich durch den Lebensraum, und nicht die Beziehung zu anderen Individuen bedingt; Annäherungen zwischen Individuen ergeben sich aus »motivationspezifischen Verhaltensinteraktionen«, z.B. aufgrund von Paarungs- oder Brutpflegebeziehungen. (2) *Konglobationen*: Temporäre Aggregationen von Individuen einer Art entstehen aus gleich gerichteten Ansprüchen an den Lebensraum (z.B. Ansammlungen von Schmetterlingen zur Flüssigkeitsaufnahme). (3) *Subsoziale Lebensweise*: Periodische Gruppierungen ergeben sich als gleichgerichtete Anpassungen der Individuen an die ökologischen Bedingungen, dabei kommt es zu »elementaren Interaktionen und Koordinationen zwischen Individuen« (z.B. Schlafgemeinschaften bei Vögeln); zwei Untertypen: (3.1) *Aggregationen*: Die Ansammlung von Individuen an einem Ort sind durch

spezifische Attraktivsubstanzen (Aggregationspheromone) bedingt (z.B. Aggregation von Feuerwanzen); (3.2) *Tiergemeinschaften*: Ansammlungen von Individuen an einem Ort, bei denen eine bestimmte Funktion im Mittelpunkt steht (z.B. »Wandergesellschaften«). (4) *Präsoziale Lebensweise*: Es besteht ein zeitweises Zusammenleben von Individuen, das durch Sexualbeziehungen oder Brutvorsorge bedingt ist, bei dem aber die Interaktion nicht auf die Funktionen der Kopulation und bloße Vorsorge für die Brut beschränkt ist (z.B. das Zusammenleben von Eltern und Nachkommen bei den Totengräbern). (5) *Eusoziale Lebensweise*: Individuen verschiedener Generationen leben dauerhaft zusammen, weil »Sexual- und Pflegepartnerschaft« sich miteinander verbunden haben (z.B. die »Staaten« der eusozialen Insekten).²⁵

Elementare Formen

Eine basale Form des Sozialverhaltens besteht in der koordinierten Aktion von mehreren Artgenossen. Die dazu notwendige Kommunikation und Motivations-synchronisation bringt K. Lorenz 1935 auf den Begriff der *Stimmungsübertragung*.²⁶ Diese liege z.B. bei einem Schwarm von Vögeln vor, die gemeinsam von einem Ort losfliegen (↑Gefühl).

Einfachste soziale Verbände von Zellen finden sich bereits bei Algen und niederen Pilzen. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts entwickelt sich eine Terminologie zur Unterscheidung verschiedener Typen dieser Verbände (vgl. Tab. 261). Unterschieden werden (1) **Kolonien** (von Siebold 1849)²⁷, d.h. Verbindungen von Zellen, die nach ihrer Bildung zu einer Einheit verbunden bleiben (z.B. bei der Algengattung *Volvox*, den »Kugelthieren« oder »Gesellschaftskugeln«, wie C.G. Ehrenberg sie 1838 nennt²⁸), (2) **Coenobien** (Braun 1855: »consociatio e cellulis (gonidiis) pluribus, originibus distinctis composita«)²⁹ oder **Aggregationsverbände** (von Denffer 1957)³⁰, d.h. ein sekundärer Verbund von Zellen, die vorher als freibewegliche Individuen existiert haben (z.B. beim Schleimpilz *Dictyostelium*), (3) **Syncytien**, d.h. vielkernige Plasmamassen, die durch Kernteilungen mit ausbleibender Zellteilung entstanden sind (zuerst 1870 eingeführt von E. Haeckel für das Ektoderm der Kalkschwämme, das »aus ursprünglich getrennten Zellen durch nachträgliche Verschmelzung derselben entstanden« ist³¹; 1872: »Syncytium nenne ich bei den Kalkschwämmen die ganze Gewebsmasse, welche durch die Verschmelzung der Geisselzellen des Exoderms der Flimmerlarve entstanden ist, mit Ausschluss der darin gebildeten Kalknadeln«³²), und (4) **Plasmodien** (Cienkowski 1863), d.h. vielkernige, aber nicht zellulär gegliederte Körper, die durch Ver-

schmelzung von zuvor freibeweglichen Stadien entstanden sind (bei Schleimpilzen)³³.

Eine bis in die Antike zurückreichende Begriffsgeschichte weist das Wort »Kolonie« auf (abgeleitet von lat. »colere« »bebauen, Land bewirtschaften«). Es bezieht sich vorwiegend auf neu gegründete Siedlungen des Menschen außerhalb des geschlossenen Siedlungsgebietes einer Volksgruppe oder eines politischen Verbundes (im Sinne von Pflanz- oder Tochterstädten). Neben dieser auf den Menschen bezogenen Bedeutung (seit Catull und Vergil: »colonia«³⁴) erscheint der Ausdruck im klassischen Latein auch in Bezug auf Tiere, nämlich die neu gegründeten Stöcke von Honigbienen (Varro: »progenium ut in coloniam emittente volunt«³⁵).

Egoismus/Altruismus

»Altruismus« (frz. »altruisme«, abgeleitet von lat. »alter« »der Andere«) ist ein Wort, das A. Comte Mitte des 19. Jahrhunderts einführt (s.u.). Comte versteht es parallel zu dem älteren »Egoismus«, das zu Beginn des 18. Jahrhunderts in Frankreich aufkommt und zunächst erkenntnistheoretisch im Sinne von »Solipsismus« und erst gegen Ende des Jahrhunderts in einem ethischen Sinne als allein am Eigennutz orientiertes Handeln verstanden wird.³⁶ Auch die terminologische Entgegensetzung von Altruismus und Egoismus im ethischen Kontext erscheint erst Ende des 19. Jahrhunderts.³⁷

Eigennutz als mächtiges Erklärungsprinzip

Geistesgeschichtlich reicht die Entstehung des Konzepts des Altruismus bis weit hinter Comte und die moderne Soziologie zurück. Seine Wurzeln liegen in den verschiedenen religiösen Traditionen, z.B. im christlichen Gebot der Nächstenliebe. Komplex ist die begriffliche Situation, weil sich im sozialen Handeln des Menschen Oberflächen- und Tiefenstrukturen der Motivation überlagern, so dass eine Diagnose von Egoismus und Altruismus nicht leicht möglich ist. Der Egoismus kann im Gewand des Altruismus

Grouping pattern	Examples
I. KIN GROUPS	
A. Clones: groups formed by asexual reproduction of sessile colonial invertebrates, typically in permanent physical contact	colonial coelenterates
B. Families: groups formed by one or two parents and their most recent offspring	goose and swan families
C. Extended families: groups formed from families by failure of many offspring to leave parents	prairiedogs (<i>Cynomys</i>) some primate groups Mexican jay (<i>Aphelocoma ultramarina</i>)
II. MATING GROUPS	
A. Pairs: monogamous groups of two	scrub jay (<i>Aphelocoma coerulescens</i>) lar gibbon (<i>Hylobates lar</i>) red deer (<i>Cervus elephas</i>)
B. Harems: groups in which a male attempts to keep females together and away from other males, with or without cooperation of females	
C. Leks: groups formed by attraction of males (and subsequently females) to a communal mating ground; eggs or young produced elsewhere	lek birds and mammals hilltopping butterflies Hawaiian <i>Drosophila</i>
D. Spawning groups: groups of both sexes formed at localized spawning grounds; no provisioning of young	many fishes and amphibians
III. COLONIAL GROUPS	
A. Groups formed by colonial nesting of pairs or one-male harems; young provisioned at nest	tricolored blackbird (<i>Agelaius tricolor</i>) many sea birds some bats and seals
IV. SURVIVAL GROUPS	
A. Groups formed by aggregation of randomly related, usually nonbreeding individuals who are mutually attracted by each other	foraging flocks night roosts of New World blackbirds ducks and geese herding mammals fish schools
V. COINCIDENTAL GROUPS	
A. Groups formed by physical factors acting on migrating or moving animals	hawks migrating along a mountain ridge land birds migrating through a mountain pass whelks on a sheltered ocean rock stream-surface insects on a calm eddy bears at a garbage dump
B. Groups formed by attraction to a common resource, such as food or water	

Abb. 477. Formen der Gruppenbildung bei Tieren (aus Brown, J.L. (1975). *The Evolution of Behavior*: 73).

erscheinen; und der bessere Altruismus kann sich aus dem Egoismus ergeben. Den ersten Teil dieser Verflechtung bringt La Rochefoucault 1664 mit einer Sentenz auf den Punkt: »Der Eigennutz spricht jede Sprache und spielt jede Rolle, selbst die der Uneigennützigkeit« (»L'intérêt parle toutes sortes de langues, et joue toutes sortes de personnages, même celui de désintéressé«).³⁸

Der zweite Teil der Verflechtung, der Altruismus als Folge des Egoismus, bildet seit dem frühen 18. Jahrhundert eine besonders im ökonomischen Denken verbreitete Denkfigur. Das Streben nach Eigennutz stellt danach die eigentliche Basis des ökonomischen Wohlstands dar, und erweist sich damit als ein mächtiges Erklärungsprinzip nicht nur für individuell vorteilhaftes Verhalten, sondern auch für sozial nützlich. So sieht der englische Schriftsteller

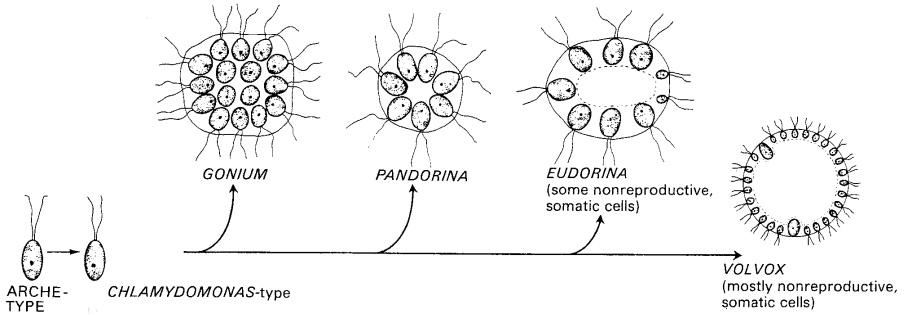


Abb. 478. Schema von Entwicklungswegen der Mehrzelligkeit aus einzelligen Formen innerhalb einer Gruppe von Grünalgen (Volvocinae). Die Zellen innerhalb der Kolonien bleiben weitgehend getrennt voneinander; Zytoplasmaverbindungen bestehen allenfalls in begrenzten Phasen des Entwicklungszyklus (aus Pickett-Heaps, J.D. (1975). *Green Algae*: 527).

B. Mandeville in seiner berühmten »Bienenfabel« (1705/14), in dem Verhalten der Bienen ein egoistisches Verhalten, das aber letztlich den besten Garant für die Erzeugung und Erhaltung des Gemeinwohls abgibt – »private vices, publick benefits«, wie es im Untertitel heißt. So wie bei den Bienen, sei auch in der Ordnung der menschlichen Ökonomie der Egoismus, also das nicht-tugendhafte Handeln, die beste Grundlage für die öffentliche Wohlfahrt: »Thus every Part was full of Vice,/ Yet the whole Mass a Paradise [...] The Worst of all the Multitude/ Did something for the Common Good.«³⁹ Indem der Einzelne seinen Bedürfnissen nach Macht, Besitz, Ansehen und Sinnenlust nachgehe, begeben er sich in einen Wettstreit mit den anderen und schaffe so den Reichtum für sich, der auch der Gesellschaft am meisten nütze. Selbst die Laster des Menschen und sogar die reine Destruktion von Wertgegenständen habe etwas Positives, denn sie gebe anderen Menschen Arbeit und vermehre damit letztlich den Nationalreichtum. Allerdings schränkt Mandeville seine paradox anmutende These – Werterzeugung durch

Wertzerstörung, oder allgemein: das (soziale) Bewirken des Guten durch das (private) Verfolgen des Schlechten – in seinen ausführlichen Erläuterungen auch wieder ein. So heißt es in seiner Abhandlung »A Search into the Nature of Society«, der Mensch müsse durch eine äußere Staatsgewalt (»Superior Force«) oder auch eine Überzeugung zu einem altruistischen Wesen gemacht werden: »a Disciplin'd Creature, that can find his own Ends in Labouring for others.«⁴⁰ Der unkontrollierte Egoismus führt auch bei Mandeville zu keiner geordneten Gesellschaft, sondern fordert eine ihn kultivierende politische oder moralische Herrschaft.

Bekanntester Ausdruck findet die Ableitung des sozial Zuträglichen aus dem individuell Vorteilhaften in der ökonomischen Theorie A. Smiths aus dem Jahr 1776: »every individual [...] intends only his own gain, and he is in this, as in many other cases, led by an invisible hand to promote an end which was not part of his intentions. Nor is it always the worse for the society that it was no part of it. By pursuing his own interest he frequently promotes that of

		Abgrenzung der Zellen gegeneinander	
		Abgrenzung durch Zellwände oder Zellmembranen	ungegliederte Plasmamasse mit mehreren Zellkernen
Verhältnis von Zeitpunkt der Bildung und Verbindung	primäre Verbindung: Zellen bleiben nach der Entstehung miteinander verbunden (»kongenital«)	Kolonie (von Siebold 1849)	Syncytium (Haeckel 1872)
	sekundäre Verbindung nach vorübergehender freier Lebensweise der Zellen (»postgenital«)	Aggregationsverband (von Denffer 1958) Coenobium (Braun 1855)	Plasmodium (Cienkovski 1863)

Tab. 261. Formen der Verbindung einzelliger Organismen.

the society more effectually than when he really intends to promote it. I have never known much good done by those who affected to trade for the publick good«. ⁴¹

Comtes Begriffseinführung

In seiner strengen Wissenschaftssystematik führt Comte das Konzept des Altruismus 1851 im Rahmen der Biologie ein. ⁴² Bereits bei Tieren sieht er ein Brutpflege- und Sozialverhalten verwirklicht, das er auf eine »Sympathie« zurückführt und das seiner Meinung nach über eine egoistische Orientierung an der eigenen Selbsterhaltung hinausgeht. ⁴³ In soziologischer Perspektive entwickelt Comte das Prinzip des Altruismus ausgehend von dem Verhältnis der Wechselseitigkeit der Mitglieder eines sozialen Systems, und nicht unter Bezug auf eine übergeordnete Instanz, der gegenüber Pflichten bestehen (z.B. einem Gott). Comte bezieht den Begriff des Altruismus nicht nur auf soziale Phänomene, sondern auch auf das Verhältnis des Individuums zu seiner Umwelt: Er argumentiert, der Altruismus ermögliche eine größere und stabilere Einheit als der Egoismus; die Angewiesenheit des Individuums auf seine Umwelt mache es erforderlich, dass es in Harmonie mit dieser lebe. ⁴⁴ Der Altruismus ist gleichsam der bessere Egoismus, so lässt sich Comtes Position hier umschreiben.

Spencer: Altruismus versus Egoismus

Nach Comtes Prägung verbreitet sich das Wort »Altruismus« in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. So wird es von H. Spencer übernommen (vgl. Tab. 262) – er spricht von »altruistic sentiments« ⁴⁵ oder »altruistic activities« ⁴⁶ – und ebenfalls in Bezug auf Tiere verwendet: Bei den Kasten der sozialen Insekten (»social insects«) sind die Verhaltensweisen, die eine Selbstopferung eines Individuums für die Gruppe einschließen, für Spencer als altruistisch zu werten: »nature is constitutionally so modified that altruistic activities become one with egoistic activities«. ⁴⁷ »Altruismus« ist für Spencer nicht nur ein Prinzip zur Klassifikation von Verhaltensweisen, es bildet für ihn vielmehr ein basales Prinzip der Biologie überhaupt, das bereits seit den Ursprüngen des Lebens wirksam ist: »from the dawn of life, altruism has been no less essential than egoism. Though primarily it is dependent on egoism, yet secondarily egoism is dependent on it«. ⁴⁸ Bereits die Akte der Fortpflanzung (wie die Abgabe von Ei- und Samenzellen) und der Brutpflege stellen für Spencer Akte des Altruismus dar, weil sie nicht dem Individuum, von dem sie ausgehen, sondern allein seinen Nachkommen nützen. Vor diesem Hintergrund hält Spencer den Altruismus für



Abb. 479. Erwachsene Moschusochsen bilden einen Abwehrring gegen ein angreifendes Wolfsrudel und schützen auf diese Weise die Mütter und Jungen in der Mitte des Rings (aus Edmunds, M. (1974). *Defence in Animals*: 151).

ein ebenso basales Prinzip wie die Selbsterhaltung: »Self-sacrifice [...] is no less primordial than self-preservation. Being in its simple physical form absolutely necessary for the continuance of life from the beginning; and being extended under its automatic form, as indispensable to maintenance of race in types considerably advanced«. ⁴⁹ Durch ihre Wirksamkeit im Sinne der Erhaltung der Art leiste der Altruismus eine Selbstreinigung der Art (»every species is continually purifying itself from the unduly egoistic individuals«). ⁵⁰

Eine ähnlich grundlegende Rolle wie für die Biologie schreibt É. Durkheim 1893 dem Altruismusbegriff für die Soziologie zu. Ohne Altruismus gibt es nach Durkheim überhaupt keine Gesellschaft, weil diese auf einer wechselseitigen Bezogenheit ihrer Mitglieder beruhe: »Partout où il y a des sociétés, il y a de l'altruisme, parce qu'il y a de la solidarité«. ⁵¹ Hinsichtlich der Konstitution des Gegenstandes ähneln sich Soziologie und Biologie für Durkheim, insofern ihre Grundbegriffe, d.h. »Gesellschaft« und »Organismus«, jeweils eine Einheit aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen sind, die für den Zusammenhalt des Ganzen wirken, d.h. altruistisch operieren.

Darwin: Evolution des Altruismus

Eine besondere Herausforderung stellt die Erklärung altruistischen Verhaltens im Rahmen von evolutionstheoretischen Ansätzen dar. C. Darwin macht seit 1859 darauf aufmerksam, dass Organismen über Merkmale und Verhaltensweisen verfügen, die ihrem eigenen Überleben und ihrer eigenen Fortpflanzung nicht dienlich sind, aber der Gruppe, der sie angehören, nützen (er verwendet in diesem Zusammenhang das Wort »Altruismus« allerdings nicht). Die Erklärung, die Darwin für altruistisches Verhalten gibt, folgt der Logik der Gruppenselektion (↑Selektion). Für die Evolution des Menschen argumentiert er etwa, dass moralisches Handeln zwar einen individuellen Nachteil bedeuten könne; in der Konkurrenz mehrerer Stämme miteinander verleihe es aber sol-

»If we define altruism as being all action which, in the normal course of things, benefits others instead of benefiting self, then, from the dawn of life, altruism has been no less essential than egoism. Though primarily it is dependent on egoism, yet secondarily egoism is dependent on it« (Spencer 1879, 201).

»It can be shown mathematically that in general qualities which are valuable to society but usually shorten the lives of their individual possessors tend to be extinguished by natural selection in large societies [...]. But psychologists are perhaps right in regarding social life as an extension of family life [...]. For in so far as it makes for the survival of one's descendants and near relations, altruistic behaviour is a kind of Darwinian fitness, and may be expected to spread as the result of natural selection« (Haldane 1932, 131).

»Altruistic behavior can be defined as behavior that benefits another organism, not closely related, while being apparently detrimental to the organism performing the behavior, benefit and detriment being defined in terms of contribution to inclusive fitness« (Trivers 1971, 35).

»Altruistic social behavior is that in which an animal enhances the productivity [i.e., fitness] of another individual (in its colony) at the expense of its own productivity« (Lin & Michener 1972, 133).

»[S]elf-destructive behavior performed for the benefit of others« (Wilson 1975, 578).

»An entity, such as a baboon, is said to be altruistic if it behaves in such a way as to increase another such entity's welfare at the expense of its own. Selfish behavior has exactly the opposite effect. »Welfare« is defined as »chance of survival« (Dawkins 1976, 4).

»Altruism involves the sacrifice of fitness on the part of a set of individuals (the altruists) in order to increase the fitness of another set of individuals within the group« (Uyenoyama & Feldman 1980, 381).

»Acting in the interest of others at a personal cost in terms of chances of survival and reproduction« (Krebs & Davies 1981, 26).

»When an actor's behavior increases a recipient's direct fitness at the expense of the actor's direct fitness, the behavior is *altruistic*. When an actor's behavior increases a recipient's direct fitness and also increases the actor's direct fitness, the behavior is *cooperative*« (Wittenberger 1981, 76).

»An altruistic trait reduces the fitness of organisms that possess it while benefitting the group in which it occurs« (Sober & Wilson 1994, 535).

»[Altruistic] behavior increases the fitness of the group and decreases the relative fitness [...] within the group« (Sober & Wilson 1998, 143).

chen Stämmen einen Vorteil, in denen viele altruistische Menschen vereint seien.⁵² Ähnlich argumentiert er in Bezug auf die sterilen Kasten der sozialen Insekten, von denen er sagt, sie seien für die Gemeinschaft nützlich (»profitable to the community«⁵³). Das für die Gruppe nützliche Verhalten führt Darwin auf ein Gefühl der Sympathie (»sympathy«) zurück. Dieses Gefühl breite sich allgemein als Folge der natürlichen Selektion in Gruppen aus, weil es für diese Gruppen nützlich sei (»for those communities, which included the greatest number of the most sympathetic members, would flourish best and rear the greatest number of offspring«).⁵⁴

Altruismus und Verwandtenselektion

Im 20. Jahrhundert erfolgt eine Erklärung des verbreiteten Altruismus von Organismen zunächst ausgehend von Überlegungen zur Verwandtenselektion (↑Selektion). J.B.S. Haldane stellt 1932 fest, altruistisches Verhalten könne die darwinsche Fitness erhöhen, weil es die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit naher Verwandter befördere: »in so far as it makes for the survival of one's descendants and near relations, altruistic behaviour is a kind of Darwinian fitness, and may be expected to spread as the result of natural selection«.⁵⁵ Altruistisches Verhalten kann nach Haldane besonders in kleinen Populationen entstehen, in denen die Vorteile des Altruismus für die Population die Nachteile für jedes einzelne Individuum überwiegen. Weil auch die Durchsetzung des Altruismus auf Gruppenebene das Resultat von Selektion sein kann, hält Haldane diesen Altruismus in gewisser Weise für egoistisch (»A great deal of human conduct which we call altruistic is egoistic from the point of view of natural selection«⁵⁶).

Altruismus und Genselektion

Zu einem festen Terminus wird der Begriff des Altruismus im Programm der Soziobiologie (s.u.). Er wird in diesem Kontext definiert als ein selbstschädigendes oder sogar selbstzerstörendes Verhalten zum Nutzen anderer (Wilson 1975; vgl. Tab. 262).⁵⁷ Im engeren evolutionsbiologischen Zusammenhang wird besonders solches Verhalten als »altruistisch« bezeichnet, das nicht auf die Vermehrung der Anzahl der eigenen, sondern anderer Nachkommen gerichtet ist. Ein Problem stellt der so definierte Altruismus im Rahmen eines auf das Individuum bezogenen selektionstheoretischen Ansatzes dar. Es bildet daher weitgehend das Programm der Soziobiologie, diese Frage zu beantworten: »how can altruism, which by definition reduces personal fitness, possibly evolve by natural selection?« (Wilson 1975).⁵⁸

Tab. 262. Definitionen des Altruismusbegriffs.

Die selektionstheoretische Standardantwort auf diese Frage lautet seit Darwin, dass andere Selektionsebenen als die des Individuums im Spiel sind. Seit A. Weismann sind es besonders die »Keimzellen«, die in das Zentrum der Aufmerksamkeit rücken, weil ihnen eine über das Leben des Individuums hinausgehende Existenz zugeschrieben werden kann (↑Genotyp/Phänotyp). Im Anschluss an Weismann bedient sich schon S. Freud 1920 der anthropologisierenden Rede vom *Narzissmus der Keimzellen*, indem er »die in der Psychoanalyse gewonnene Libidotheorie auf das Verhältnis der Zellen zu einander übertragen« will.⁵⁹ In einem Organismus seien die Zellen so organisiert, dass der Todestrieb der einen Zelle durch die Lebens- oder Sexualtriebe der anderen neutralisiert werde, so dass sie wechselseitig ihr Überleben gewährleisten würden. Nur die Keimzellen und bösartige Geschwüre fallen nach Freud aus diesem Wechselspiel der Triebe heraus, weil bei ihnen der Eros keinen Gegenspieler finde, so dass sie als »narzißtisch« zu bezeichnen seien.⁶⁰ Der Narzissmus der Keimzellen steht damit aber am Anfang des altruistischen Verhaltens, weil er über die Fortpflanzung das Fortbestehen der arttypischen Organisation eines Individuums über die Grenzen des Individuums hinaus ermöglicht.

Mit der Begründung der genzentrierten Selektionstheorien in den 1920er und 30er Jahren durch R.A. Fisher und die anderen Gründungsväter der synthetischen Theorie der Evolution (↑Selektion) wird es üblich, die Gene als die entscheidende Ebene der Selektion anzunehmen. Bei N. Hartmann heißt es 1950, das »Keimplasma« gehöre zu den zweckmäßigen Einrichtungen des Organismus, »auf die in erster Linie der Züchtungsprozeß sich richtet.«⁶¹ Und richtungweisend für die spätere Entwicklung formuliert W.D. Hamilton 1963, das letzte Kriterium für den selektiven Erfolg eines Verhaltens sei nicht der Nutzen für das Individuum, von dem das Verhalten ausgeht, sondern der Nutzen für das Gen, das diesem Verhalten zugrunde liege: »Despite the principle of ›survival of the fittest‹ the ultimate criterion which determines whether [the gene] G will spread is not whether the behavior is to the benefit of the behavior but whether it is to the benefit of the gene G.«⁶²

Diesen Gedanken aufnehmend definiert R. Dawkins 1976 die Begriffe ›Altruismus‹ und ›Egoismus‹ rein behavioristisch in Bezug auf die Effekte eines Verhaltens: ›Altruistisch‹ verhält sich eine Entität nach Dawkins, wenn sie die Überlebenschance einer anderen Entität auf Kosten der eigenen erhöht (vgl. Tab. 262).⁶³ In späteren Definitionen wird weniger das individuelle Überleben

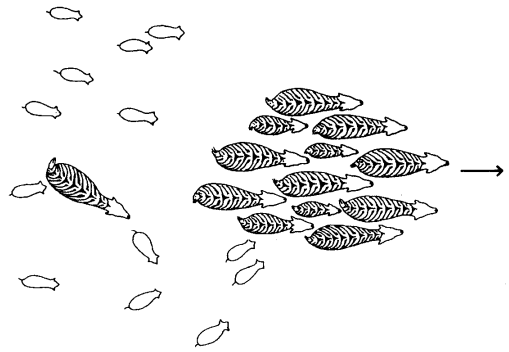


Abb. 480. Sozialverhalten von Hyänen bei der Jagd und von Zebras bei der Verteidigung. Die Hyänen greifen die Zebras von verschiedenen Seiten an; die Zebras verteidigen sich, indem sie ihre Fohlen in die Mitte nehmen; der zurückbleibende Zebrahyangst lenkt die Hyänen außerdem ab und geht zur Verteidigung zum Gegenangriff über (nach einer Vorlage von Kruuk, aus Edmunds, M. (1974). *Defence in Animals*: 282).

als vielmehr die Reproduktion, d.h. die Fitness als Grundlage für die Beurteilung eines Verhaltens als egoistisch oder altruistisch verstanden (vgl. Tab. 262). Indem auf diese Weise die Fitness ausschlaggebend ist, bilden alle Verhaltensweisen, die die Reproduktion eines Organismus auch auf Kosten des eigenen Überlebens fördern (also z.B. das Verhalten der Brutpflege), keine Formen des altruistischen Verhaltens.

In selektionstheoretischer Perspektive liefert die Zuschreibung von egoistischen Strategien auf anderen Ebenen als der des Individuums die Möglichkeit, den Altruismus auf der Ebene des Individuums zu erklären. Der phänotypische Altruismus wird durch den genotypischen Egoismus erklärt. Würde allein eine Selektion auf der Ebene des Individuums angenommen, könnte sich definitionsgemäß keine auf dieser Ebene altruistische Strategie durchsetzen. Die Annahme einer Selektion auf genetischer Ebene ermöglicht dagegen in vielen Fällen eine elegante Erklärung – umstritten ist lediglich, ob sie stets die beste Ebene der Erklärung liefert oder ob nicht in manchen Fällen die kausalen Faktoren der Selektion auf Ebenen oberhalb des Gens liegen (↑Selektion/Genselektion).

Gene als Akteure?

Als besonders problematisch wird an den provozierenden Thesen Dawkins' v.a. die Zuschreibung einer Aktivität zu den Genen empfunden. Es ist in diesem Zusammenhang von einem *genetischen Agentum* (Burian 1978: »genetic agency«)⁶⁴ oder

Benefits	Costs
<ol style="list-style-type: none"> 1. Reproduction <ol style="list-style-type: none"> a. Aid in finding a mate b. Aid in rearing young 2. Avoiding predation <ol style="list-style-type: none"> a. Greater alertness to predators b. Ability to defend against predators c. "Selfish herd" effects d. Glutting of predator appetites e. Confusion effects 3. Gathering food <ol style="list-style-type: none"> a. More searchers to help find food b. Use of information obtained by others c. Ability to take on larger or more difficult prey 4. Social facilitation and conditioning the environment <ol style="list-style-type: none"> a. Synchronization of activities b. Conditioning of the environment 5. Intraspecies competition <ol style="list-style-type: none"> a. Dominance of individuals in groups over solitaries or those in smaller groups 6. Division of Labor <ol style="list-style-type: none"> a. Greater efficiency of the social unit—and hence of each member 7. Social transmission of information <ol style="list-style-type: none"> a. Gain in information from the experience of others, without comparable risks 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Reproduction <ol style="list-style-type: none"> a. Competition with others b. Competition with others and also misdirected parental care toward a nonrelative 2. Avoiding predation <ol style="list-style-type: none"> a. Greater conspicuousness to predators b. Becoming more efficient target for predators 3. Achieving predation <ol style="list-style-type: none"> a. Chance of warning prey b. Need to divide any food obtained 4. Social facilitation and conditioning the environment <ol style="list-style-type: none"> a. Environmental pollution b. Disease and parasite transmission 5. Intraspecies competition <ol style="list-style-type: none"> a. Greater competition within each group 6. Division of labor <ol style="list-style-type: none"> a. Possible reduced fitness of those less specialized for reproduction 7. Social transmission of information <ol style="list-style-type: none"> a. Opportunity of being deceived or manipulated

Abb. 481. Kosten und Nutzen des Lebens in sozialen Verbänden (aus Barash, D.P. (1977/82). *Sociobiology and Behavior*: 205).

einem *genetischen Animismus* (Koslowski 1999: »genetic animism«)⁶⁵ die Rede. Verteidigt wird die Rede vom »Altruismus« oder »Egoismus« der Gene auf der Grundlage der spezifischen, rein behavioristischen Definition, die diese Verhaltensmuster als Ergebnis einer Strategie analysiert, welche sich aus der Überlagerung mehrerer Ebenen der Selektion ergibt. Einen Akteursstatus erhalten die Gene dabei ebenso wie Individuen oder Gruppen einfach als Konsequenz ihrer Behandlung als Entitäten, die sich auf einer Selektionsebene befinden. Intentionalität oder Bewusstsein muss den Genen im Rahmen dieser Analyse nicht zugeschrieben werden. Die Berechtigung ihrer Beschreibung als »egoistisch« oder »altruistisch« ergibt sich allein aus ihrer kausalen Verantwortlichkeit für spezifische Verhaltensweisen. In der Kritik von Dawkins wird allerdings vielfach bestritten, dass eine psychologie- und intentionalitätsfreie Umdefinition der Konzepte möglich ist. Vielen Autoren gilt der Begriff des Egoismus als unlösbar eng mit der Annahme von Motiven und intentionalen Einstellungen verbunden, so dass die Rede von egoistischen Genen als semantischer Unsinn erscheint: »Genes cannot be selfish or unselfish, any more than atoms can be jealous, elephants abstract or biscuits teleological« (Midgley 1979).⁶⁶

Problematisch ist an der Erklärung des phänotypischen Altruismus durch den Egoismus der Gene daneben der Genbegriff. E. Neumann-Held wirft Dawkins 1998 die Vermengung zweier Genbegriffe vor: des explizit verwendeten »evolutionstheoretischen Genbegriffes« und des implizit im Hintergrund stehenden »klassisch-molekularen Genkonzeptes«.⁶⁷ Nach ersterem sind Gene die Teile eines Organismus, die selektionsrelevante Unterschiede zwischen den Individuen einer Population bewirken; nach dem zweiten ist ein Gen ein Abschnitt in der Erbsubstanz eines Organismus, der eine entscheidende Wirkung in der Entwicklung des Organismus entfaltet. Im Rahmen der Selektionstheorie gibt es allerdings auch gute Gründe dafür, an einem einheitlichen Genbegriff festzuhalten, der die beiden heterogenen Aspekte von Genen als Vererbungs- und Selektionseinheiten zusammenhält. Denn gerade der evolutionstheoretische Genbegriff ist darauf angewiesen, etwas zu bezeichnen, das sowohl materiell in einem einzelnen Organismus verankert ist und über die Generationen weitergegeben wird, als auch aufgrund seiner Wirkungen in einem Organismus sich in einer Population ausbreiten kann (↑Gen).

Reziproker Altruismus

Neben der durch Gen- und Verwandtenselektion (\uparrow Selektion) stabilisierten Formen des Altruismus kann dieser sich auch in solchen Gruppen durchsetzen, in denen er auf Wechselseitigkeit beruht, in denen ein individuelles Wiedererkennen der Gruppenmitglieder möglich ist und eine hohe Wahrscheinlichkeit des erneuten Kontakts besteht. R. Trivers führt für diese Form des Altruismus 1971 den Terminus **reziproker Altruismus** (\gg reciprocal altruism \ll) ein.⁶⁸ In kleinen Populationen, in denen eine große Wahrscheinlichkeit für jedes Individuum besteht, mit den gleichen Individuen mehrmals zu interagieren, kann auf die Voraussetzung des individuellen Wiedererkennens sogar verzichtet werden.⁶⁹ Empirisch sind dafür bei verschiedenen Arten, v.a. bei Affen, Belege gefunden worden.⁷⁰

Der Sache nach erkennt bereits C. Darwin darin einen möglichen Mechanismus für die Entstehung sozialen Verhaltens: Jedes einzelne Individuum könne aus Erfahrung lernen, dass die Unterstützung anderer die Bereitschaft der Hilfe anderer motiviere (\gg if he aided his fellow-men, he would commonly receive aid in return \ll).⁷¹ Einen anderen Mechanismus für die Entstehung sozialen Verhaltens sieht Darwin in der *sozialen Kontrolle*, die altruistische Verhaltensweisen hoch schätzt (\gg praise and blame \ll).⁷²

Nach vielen Definitionen des Altruismus bildet der so genannte »reziproke Altruismus« allerdings keine Form des Altruismus, sondern entweder einen Egoismus oder eine Form der Kooperation (vgl. z.B. die Definition von Wittenberger 1981 in Tab. 262).

Schwacher und starker Altruismus

Die biologische Standardauffassung des Altruismus definiert diesen als ein Verhalten (oder eine Verhaltensstrategie), das die Fitness eines Organismus mindert, die Fitness von anderen Organismen seiner Gruppe aber steigert (vgl. Tab. 262). D.W. Wilson bezeichnet die Form des Altruismus, die über solche Definitionen festgelegt ist, 1979 als »starken Altruismus« und grenzt diesen von einem »schwachen Altruismus« ab, bei dem die Fitness des betreffenden Individuums nur relativ zu seinen Gruppengenossen abnimmt, absolut gesehen aber zunehmen kann.⁷³ Starker Altruismus kann (im Gegensatz zum schwachen Altruismus) allein durch Gruppenselektion entstehen und ist anfällig für Betrüger; seine Entstehung setzt daher das Vorhandensein von Mechanismen der Bestrafung (\gg policing \ll) voraus.⁷⁴

Umstritten ist, ob Altruismus durch Verwandtenselektion entstandene Verhaltensformen oder sogar Verhalten, das die Sorge um die eigenen Nachkom-

Genselektion

Die Selektion auf der Ebene der Gene hat einen größeren Einfluss auf die Ausbreitung des Verhaltens als die Selektion auf der Ebene der Individuen, so dass die Kosten für die Individuen überkompensiert werden (hier auch Verwandtenselektion, z.B. Kooperation unter Geschwistern).

Gruppenselektion

Die Selektion auf der Ebene von Gruppen hat einen Einfluss auf die Ausbreitung des Verhaltens, so dass die Kosten des Verhaltens für die Individuen überkompensiert werden (z.B. Kooperation von Löwinnen bei der Jagd).

Individualeselektion

Nutzen-Rückgabe (\gg return benefit \ll)-Altruismus

Das altruistische Verhalten eines Organismus, das mit anfänglichen Kosten verbunden ist, hat gleichzeitig einen Nutzen für diesen Organismus, der die Kosten übersteigt (z.B. Fische, die ihre Putzerfische vor Feinden warnen).

Reziproker Altruismus

Das altruistische Verhalten wird von einem anderen Organismus mit einem altruistischen Verhalten beantwortet, das dem ersten einen Vorteil bringt, der dessen Kosten für das eigene Verhalten übersteigt (z.B. gegenseitige Unterstützung von Pavianen in Rivalenkämpfen).

Tab. 263. Mechanismen, die eine Selektion für Altruismus auf Individualebene ermöglichen.

men betrifft (Brutpflege), einschließen soll. Für einen Einschluss dieser Formen argumentiert D. McFarland 1985.⁷⁵ In anderen Definitionen sind diese aber ausdrücklich ausgeschlossen, insofern altruistisches Verhalten durch Minderung der *Gesamtfitness* (\gg inclusive fitness \ll) eines Organismus definiert ist (z.B. Trivers 1971; vgl. Tab. 262), die Unterstützung der Verwandten aber nicht die Gesamtfitness, sondern nur die Individualfitness mindert.

Die verschiedenen Möglichkeiten zur Definition des Altruismus sind z.T. äquivalent zueinander, weisen aber auch Unterschiede auf, die nur in mathematischen Analysen präzise zu beschreiben sind. Unterschieden sind die Ansätze v.a. darin, welche Einheiten als Nutznießer der Selektion zugelassen sind, ob also z.B. Gruppen von Individuen oder nur die Individuen selbst Nutznießer sein können. Nach einer von B. Kerr und P. Godfrey-Smith 2002 vorgeschlagenen Terminologie können solche Ansätze, die Gruppen als Nutznießer ansehen (ihnen also Fitnesswerte zugeschrieben werden), als *kollektivistisch* bezeichnet werden (\gg collective approach \ll); werden nur Individuen Fitnesswerte zugeschrieben, besteht dagegen ein *kontextualistischer Ansatz* (\gg contextual

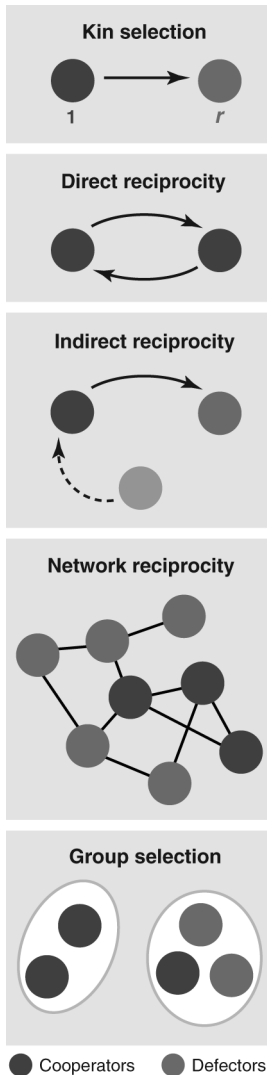


Abb. 482. Fünf Mechanismen für die Evolution von Kooperation. Die Verwandtenselektion beruht auf der durch Verwandtschaft bedingten Ähnlichkeit zwischen dem Akteur und dem Nutznießer eines Verhaltens; die direkte Reziprozität setzt ein wiederholtes Zusammentreffen der Akteure voraus; die indirekte Reziprozität beruht auf der sozialen Reputation der Individuen; Netzwerke der Reziprozität führen zu einer Stabilisierung der Kooperation, wenn die kooperierenden Individuen häufiger untereinander als mit nicht-kooperierenden interagieren; Gruppenselektion beruht auf der Selektion nicht nur auf Ebene von Individuen, sondern auch von Gruppen (aus Nowak, M.A. (2006). *Five rules for the evolution of cooperation*. *Science* 314, 1560-1563: 1562).

approach«).⁷⁶ Darauf aufbauend unterscheiden die Autoren zwischen drei grundsätzlichen Typen des Altruismus: In der *Individuen-zentrierten Interpretation des Altruismus* (»I-C altruism«) sind allein andere Individuen Nutznießer; in der *Fokalen-Komplement-Interpretation des Altruismus* (»F-C altruism«) sind es die anderen Individuen einer Gruppe, die die Nutznießer des altruistisch sich verhaltenden Individuums sind; und in der *Mehrebenen-Interpretation des Altruismus* (»ML-altruism«) ist es die gesamte Gruppe, der das sich altruistisch verhaltende Individuum angehört, die einen Nutzen erfährt (Wilson's »schwachem Altruismus« entsprechend, weil hier auch das sich altruistisch verhaltende Individuum durch sein Verhalten eine Steigerung seiner Individuallfitness erzielen kann).⁷⁷

Kooperation als »drittes Prinzip der Evolution«?

Weil der evolutionäre Mechanismus der Selektion auf ↑Konkurrenz beruht, kann die weite Verbreitung des Phänomens der Kooperation (insbesondere in den »großen Transitionen« in der Evolution des Lebens; ↑Fortschritt: Tab. 86) als eine biologisch erstaunliche Tatsache erscheinen. Tatsächlich lassen sich aber mehrere Mechanismen beschreiben, die eine Erklärung für Kooperation ermöglichen (vgl. Abb. 482). Wird die Kooperation als ein eigenständiger Evolutionsfaktor verstanden, dann könnte sie als »drittes Prinzip der Evolution« neben Mutation und Variation gestellt werden, wie dies M.A. Nowak 2006 vorschlägt: »Perhaps the most remarkable aspect of evolution is its ability to generate cooperation in a competitive world. Thus, we might add »natural cooperation« as a third fundamental principle of evolution beside mutation and natural selection.«⁷⁸ Allerdings spielt in den verschiedenen Mechanismen zur Generierung von Kooperation wiederum die Selektion eine wichtige Rolle. Die Selektion ist also auch ein integraler Faktor zur Erklärung von Kooperationsphänomenen, und die Kooperation steht damit nicht als unabhängiges Prinzip neben der Selektion.

Altruismus des Menschen

Hinsichtlich seiner Mechanismen und seiner Konsequenzen unterscheidet sich der in menschlichen Gemeinschaften verbreitete Altruismus von dem bei den meisten anderen Arten realisierte. Die Mechanismen sind verschieden, weil der menschliche Altruismus nicht über Verwandten- oder Genselektion stabilisiert sein muss, sondern auf einer ganz eigenen sozialen Dynamik beruht. Er basiert im Wesentlichen auf Mechanismen der sozialen Bestrafung von Egoisten und Belohnung von Altruisten.⁷⁹ Bereits Darwin verweist

auf solche Erklärung von Verhaltensmustern durch soziale Anerkennung und Ächtung (»praise and blame«; s.o.). In quantitativen selektionstheoretischen Modellierungen kann gezeigt werden, dass sich altruistische Verhaltensweisen in einer Population ausbreiten, wenn Mechanismen der sozialen Förderung von Altruisten (»altruistic rewarding«) und Bestrafung von Egoisten (»altruistic punishment«) etabliert sind – selbst wenn diese mit sozialen Kosten verbunden sind (weil das Belohnen und Bestrafen aufwändig ist).⁸⁰ In ihren Konsequenzen können diese sozialen Mechanismen zu einer Emanzipation des Verhaltens von den biologisch universalen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung und zur Stabilisierung von Handlungsmustern führen, die die funktionale Ordnung der Biologie überschreiten (↑Mensch).

Altruismus und Ethik

Die Erklärung des Gemeinsinns im Verhalten der Organismen durch die evolutionstheoretischen Modelle der Verwandtenselektion und des reziproken Altruismus werden seit den 1980er Jahren von vielen Biologen als entscheidender biologischer Ansatz zum Verständnis auch der menschlichen Moral verstanden.⁸¹ Kritisch wird demgegenüber eingewandt, mit den evolutionstheoretischen Modellen könne doch der entscheidende Aspekt der menschlichen Moral, der Momente der Reflexion und Einsicht einschließt, nicht erfasst werden. Die Ethik besteht nach dieser Auffassung nicht allein in der Beschreibung der Konformität einer Handlung mit einem Gesetz, sondern schließt eine Reflexion auf die Bestimmungsgründe der Handlung ein. In diesem Sinne bemerkt R. Mattern 1978, das menschliche altruistische Verhalten sei ethisch nur insofern, als es auf *Intentionen* und bewussten *Motiven* beruhe (»human altruistic behavior counts as ethical only because it is done with the *intention* and *primary motive* of benefiting other individuals«).⁸² Als »moralisch« weise sich ein altruistisches Verhalten aufgrund seiner Motive aus, unabhängig davon, ob die angestrebten Ziele auch verwirklicht würden; im biologischen Fall erweise sich der Altruismus dagegen allein in den tatsächlichen Konsequenzen des Verhaltens.⁸³

Eine der klassischen philosophischen Positionen zur Rechtfertigung dieser Differenzierung zwischen biologischem und moralischem Altruismus ist die Philosophie I. Kants. Im Rahmen von Kants deontologischer Ethik enthält die bloße Konformität einer Handlung mit einem Gesetz noch keine moralische Dimension: »Denn bei dem, was moralisch gut sein soll, ist es nicht genug, daß es dem sittlichen Gesetze gemäß sei, sondern es muß auch um desselben willen

geschehen«.⁸⁴ Und Kant weiter: »wenn vom moralischen Werthe die Rede ist, es nicht auf die Handlungen ankommt, die man sieht, sondern auf jene innere Principien derselben, die man nicht sieht«.⁸⁵ Denn: »Der gute Wille ist nicht durch das, was er bewirkt oder ausrichtet, nicht durch seine Tauglichkeit zur Erreichung irgend eines vorgesetzten Zweckes, sondern allein durch das Wollen, d.i. an sich, gut.«⁸⁶

Fraglich ist aber darüber hinaus, ob der Altruismus im Handeln oder Verhalten überhaupt in die Nähe von Moral gerückt werden sollte. Kritisch setzt sich u.a. F. Nietzsche mit dem Altruismus als Basis einer Ethik auseinander, pointiert in seiner These, der Altruismus sei nur die »verlogenste Form des Egoism«.⁸⁷ Und auch von anderer Seite wird der Altruismus als Ansatz für die Grundlegung der Ethik kritisiert. So bezweifelt M. Scheler 1915, dass eine Ethik allein auf dem Prinzip des Altruismus begründet werden könne, weil mit ihm nicht der einer Ethik zugrunde liegende Wertcharakter der Person begründet werden könne, sondern bereits vorausgesetzt sei.⁸⁸

»Altruismus ohne Moral«

Manche biologische Autoren, wie bereits Dawkins 1976, betonen ausdrücklich, dass mit dem von ihnen verwendeten Begriff des Altruismus keine Motivation unterstellt werden solle, sondern allein ein Verhaltensmuster beschrieben werde.⁸⁹ Das evolutionstheoretische Verständnis des Altruismus sei damit klar von den psychologischen und moralischen Definitionen unterschieden.⁹⁰

Weil aber der außerbiologische Gebrauch des Ausdrucks doch der dominante ist, fragt sich, ob die biologische Wortverwendung überhaupt legitim ist. Schon R. Trivers stellt 1971 fest, alle selektionstheoretischen Modelle, die auf eine Erklärung der Evolution des Altruismus gerichtet sind, seien so konstruiert, dass sie *den Altruismus aus dem Altruismus herausnehmen* (»designed to take the altruism out of al-

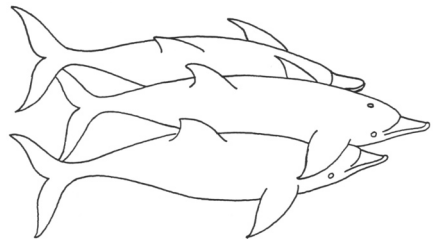


Abb. 483. Zwei Delphine stützen einen verletzten *Artgenossen* (aus Siebenaler, J.B. & Caldwell, D.K. (1956). *Cooperation among adult dolphins*. *J. Mammalog.* 37, 126-128: 128).

truism«).⁹¹ Anderen Biologen erscheint der Ausdruck für ihre Zwecke daher auch unglücklich (er sei ein »misnomer«): Ein echter Altruismus als Hilfe gegenüber Nicht-Verwandten ohne Aussicht auf Erwidern komme biologisch nur als Ausnahme vor und finde sich regelmäßig allein beim Menschen (»Altruism in the strict sense of the promotion of other's welfare, without reward, is really unknown (except as accidents or as culturally conditioned phenomena in man)«).⁹² Konsequenz kann daher behauptet werden, dass es einen *biologischen* Altruismus eigentlich nicht gebe (West-Eberhard 1975: »there is ultimately no such thing as biological altruism«⁹³). Der echte Altruismus sprengt gerade den durch die Selektionstheorie gegebenen funktionalistischen Deutungsrahmen der organischen Natur. Seit den 1930er Jahren wird von Haldane und anderen die Frage diskutiert, inwiefern »Evolution des Altruismus« biologisch gesehen überhaupt ein Widerspruch in sich ist, weil die Strategie des Altruismus so definiert ist, dass sie gegenüber der Alternativstrategie des Egoismus einen Selektionsnachteil bedeutet.⁹⁴ Die biologische Antwort auf diese vermeintliche Paradoxie wird meist durch Modelle der Mehrebenenselektion gegeben (↑Selektion): Ein auf einer Ebene als Altruismus erscheinendes Verhalten leistet einen Beitrag zur Stabilisierung einer Selektionseinheit auf einer anderen Ebene und kann sich damit in der Population ausbreiten.

Im Gegensatz zum echten, kulturell bedingten Altruismus des Menschen (↑Kulturwissenschaft/Evolutionäre Ethik) könnte das in der Soziobiologie beschriebene auf das Wohl der Gruppe gerichtete Verhalten mit anderen Begriffen benannt werden, z.B. als *Altruismus der Nutzenrückgabe* (Trivers 1985: »return benefit altruism«)⁹⁵ oder als *Pseudoaltruismus* (Pianka 1974: »pseudo-altruism«⁹⁶; soziologisch erscheint der Ausdruck schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts⁹⁷). M. Ruse schlägt vor, die im Rahmen der biologischen Evolutionstheorie thematisierten Phänomene nur in Anführungszeichen als einen »Altruismus« zu bezeichnen und sie von dem »Altruismus im buchstäblichen Sinne«, d.h. einem »uneigennützigem ›Geben, weil es richtig ist‹«, zu unterscheiden.⁹⁸

Gänzlich eliminiert ist im soziobiologischen Altruismusverständnis nicht nur das für den menschlichen Altruismus zentrale Element der Motivation, sondern auch das der Begründung und Legitimation von Handlungen. Insofern Begründung und Legitimation ein wesentliches Element des moralischen Altruismus bilden, zielt der biologische Altruismus auf einen »*Altruismus ohne Moral*« (Tugendhat 2000).⁹⁹ Der moralische Altruismus schließt dem-

gegenüber die innere Repräsentation einer Pluralität von Handlungsalternativen, zwischen denen bewusst gewählt werden kann, ein. Weil allein der Mensch als Ergebnis einer kulturellen Evolution über eine Sprache verfügt, in der die Handlungsalternativen propositional repräsentiert werden können, lässt sich seine »Sonderstellung« unter den Lebewesen mit guten Argumenten verteidigen, und es lässt sich von ihm sagen, er sei »vermutlich die einzige Spezies, die eine Genetik besitzt, die selbstloses, echtes altruistisches Verhalten fördert« (Fehr & Renninger 2004).¹⁰⁰

Dominanz

Soziale Dominanz (engl. »social dominance«) liegt vor, wenn die kompetitive soziale Interaktion zwischen Organismen regelmäßig mit der Überlegenheit eines der beteiligten Akteure endet. Bereits die frühen Tierethologen verwenden den Ausdruck Ende des 19. Jahrhunderts. So spricht A.H. Thompson 1887-88 in einer Diskussion von körperlichen Auseinandersetzungen bei Tieren von *dominanten* Arten (»dominant species«).¹⁰¹ Der Ausdruck wird seit Ende des 19. Jahrhunderts im sozialwissenschaftlichen und rassenideologischen Kontext verwendet.¹⁰²

Mitte der 1930er Jahre wird er in die Verhaltensforschung eingeführt und als eine Form der sozialen Interaktion von Organismen einer Art verstanden. A.H. Maslow definiert »Dominanz« als Verhalten eines ranghöheren Organismus, das unabhängig von ähnlichem Verhalten rangniedriger Organismen ist. Das Verhalten eines subordinierten Individuums ist demgegenüber erzwungen, modifiziert oder verhindert durch das Verhalten eines dominanten Individuums. Eine andere Möglichkeit der Definition der Dominanz sieht Maslow in der Angabe von charakteristischen Verhaltensweisen, die allein von dominanten Individuen gezeigt werden.¹⁰³ Genauer studiert wird das Phänomen der sozialen Dominanz zunächst bei Affen, v.a. den hoch sozialen Pavianen. Seit den frühen 1920er Jahren werden entsprechende Verhaltensweisen auch bei Vögeln beschrieben und zunächst als *Despotie* oder *Despotismus* bezeichnet.¹⁰⁴ Der Begriff der sozialen Dominanz setzt sich aber in der Anwendung auf das Verhalten anderer Tiere als Affen bereits in den 1930er Jahren durch.¹⁰⁵

Neben den erwähnten Definitionen existiert eine Vielzahl weiterer Bestimmungsversuche der Dominanz.¹⁰⁶ Nach M.P. Crawfords Vorschlag von 1939 liegt Dominanz vor, wenn ein Individuum regelmäßig als Sieger aus Konflikten hervorgeht.¹⁰⁷ N.E. Collias bestimmt sie 1944 als die Festlegung des Verhaltens von anderen Organismen durch das dominante

Individuum.¹⁰⁸ T.E. Rowell sieht die Dominanz 1974 als die Vorhersagbarkeit der kompetitiven Interaktion von Organismen und betont den Einfluss des Lernens in den durch Dominanz gekennzeichneten Wechselwirkungen.¹⁰⁹

Eine einfache Form der sozialen Ordnung, die sich in einer festgefügtten Dominanzhierarchie äußert, ist die **Hackordnung**. Sie findet sich z.B. bei Hühnervögeln; T. Schjelderup-Ebbe prägt den Ausdruck 1922 in einer Analyse des Verhaltens von Haushühnern.¹¹⁰ Auch für das Gruppenverhalten zahlreicher Säugtiere lässt sich eine solche Ordnung bestimmen; das Verhalten der Gruppenmitglieder wird in einigen Fällen als **Radfahrer-Reaktion** beschrieben: »nach oben buckeln und nach unten treten« (Grzimek 1949).¹¹¹

Revierverhalten

Das Wort »Revier« ist über mniederl. »riviere« und altfranz. »rivière« aus dem lat. »riparia« »das am Ufer Befindliche« entlehnt und hat die allgemeine Bedeutung von »Gegend, Gebiet« angenommen. Im biologischen Zusammenhang ist es weitgehend gleichbedeutend mit dem im englischen Sprachraum verbreiteten **Territorium** (»territory«), das über franz. »territoire« auf lat. »territorium« »zu einer Stadt gehörendes Ackerland, Stadtgebiet« zurückgeht und zu »terra« »Erde, Land« gehört. Im Englischen ist der Ausdruck **Territorialverhalten** seit den 1930er Jahren verbreitet (Erickson 1931: »territorial behavior«).¹¹² Wohl erst seit den 1940er Jahren wird im Deutschen vom **Revierverhalten** der Tiere gesprochen, anfangs v.a. in Bezug auf Vögel und Nagetiere (Anonymus 1944).¹¹³

Das Revierverhalten ist ein Dominanzverhalten, das sich in einer räumlichen Ordnung widerspiegelt. Ein Revier ist ein Gebiet, das von einem Organismus gegen andere (der gleichen Art) verteidigt wird und in dem er über die anderen dominiert. Um körperliche Auseinandersetzungen zu vermeiden, wird ein Revier häufig durch olfaktorische, akustische oder visuelle Signale markiert.

Das Standardbeispiel für ein Revierverhalten, das sich seit Aristoteles durch die Jahrhunderte zieht, ist das Verhalten eines Adlerpaares. Bei Aristoteles heißt es: »Ein einziges Adlerpaar beherrscht ein weites Gebiet und läßt daher nicht zu, daß sich ein weiteres in seiner Nähe ansiedelt.«¹¹⁴ Aristoteles schließt im nächsten Satz mit der Feststellung an, dass die Adler ihre Beute in weiter Entfernung von ihrem Nest suchen; er stellt aber keinen ursächlichen Zusammenhang zwischen diesen beiden Tatsachen her. Ein Zusammenhang zwischen dem Revierverhalten und der



Abb. 484. Zwei über Revierangelegenheiten streitende Anselmännchen: »Wie hat der Allweise gesorgt, daß das Vogelleben nicht verkümmert? Ein Gesetz hat er auf die Grenzscheidetafel geschrieben, lesbar unserm Geistesauge und das heißt: »Mehrere Bruten gleicher Vogelarten ganz nahe zusammen können in diesem Ländchen nicht angelegt werden«. Und die Vögel verwandter Arten stehen für dieses Gesetz des »privilegierten Alleinbesitzes eines bestimmten Revieres« ein mit Gut und Blut« (aus Forsteneichner, A. (1865). *Naturbilder*: 68f).

Ernährung wird aber in der Folge gesehen. Bei Plinius heißt es, ein Adlerpaar müsse ein großes Revier (»tractus«) besetzen und markieren (»determinare«), um seine Ernährung sicherzustellen.¹¹⁵ Ähnliche Formulierungen finden sich um 1248 bei Friedrich II von Hohenstaufen in Bezug auf Greifvögel allgemein¹¹⁶ und um 1260 bei Albertus Magnus in Bezug auf Geier¹¹⁷ sowie 1555 bei Gesner¹¹⁸, 1599 bei Aldrovandi¹¹⁹, 1678 bei Willughby¹²⁰ und 1770 bei Buffon¹²¹ in Bezug auf Adler.¹²²

Die eigentlich wissenschaftliche Analyse des Revierverhaltens beginnt in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Als einer ihrer Begründer gilt B. Altum. Er diskutiert die »Brutreviere« der Vögel v.a. im Zusammenhang mit ihrem Gesang: »Der Gesang fällt [...] stets in den Anfang des Fortpflanzungsgeschäftes, wo keine Fortpflanzung, da kein Gesang; er ist zur Bestimmung und definitiven Feststellung der Brutreviere notwendig.«¹²³ Altum stellt eine artspezifische Größe der Reviere und ihren Zusammenhang mit den Ernährungsbedürfnissen her, indem er feststellt, dass »sich die Größe dieser notwendigen Reviere für verschiedene Vogelarten genau nach deren Lebensverhältnissen, nach deren spezifischer Nahrung richtet.«¹²⁴ Altum ist auch einer der ersten, der den Ausdruck **Brutrevier** für Vögel verwendet; er erscheint bei ihm seit 1857.¹²⁵

Auch im 20. Jahrhundert werden die ersten umfangreichen Studien zur Territorialität für Vögel erarbeitet.¹²⁶ H.E. Howard versteht 1920 das Verhalten der Vögel zur Verteidigung eines Reviers (»securing a territory«) in funktionaler Hinsicht als einen Prozess, der sein Ziel in der erfolgreichen Aufzucht des Nachwuchses hat, der die Besetzung eines definierten Raumabschnittes mit mehr oder weniger klaren Grenzen beinhaltet (»occupation of a definite station«) und innerhalb dessen keine gleichgeschlechtlichen Artgenossen geduldet werden.¹²⁷ Zur Manifestation der Präsenz in einem Revier kann dieses auf verschiedene Weise markiert werden. Nach den Sinnesmodalitäten kann eine akustische, optische und olfaktorische Markierung unterschieden werden. Bei Säugetieren sind besonders Duftmarken verbreitet, die bei Hunden – einem der ersten Untersuchungsgegenstände – durch »spritzweises Harnen« gesetzt werden, wie J. von Uexküll und E.G. Sarris 1931 in ihrer Arbeit über »Das Duftfeld des Hundes« bemerkten.¹²⁸

Um zu vermeiden, jedem Organismus, der gegenüber Artgenossen aggressives Verhalten zeigt, ein Revierverhalten zuzuschreiben, grenzt R. Schenkel 1966 den Begriff des Reviers (Territoriums) ein. Ein Territorium liegt nach seiner Definition nur dann vor, wenn der Territoriums inhaber in der Lage ist, das ganze besetzte Gebiet zu kontrollieren und Eindringlinge in kurzer Zeit zu stellen.¹²⁹

Das Revierverhalten wird in verschiedener Hinsicht funktional gedeutet.¹³⁰ Im Mittelpunkt steht stets die Funktion der Reviere im Hinblick auf die Ernährung und Fortpflanzung der Revierinhaber. Das Revierverhalten kann dabei in zweierlei Hinsicht eine Fitnesssteigerung bedeuten: einerseits stellt es die Sicherung der eigenen Ernährung und Fortpflanzungsvoraussetzungen her, andererseits mindert es die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten der konkurrierenden Artgenossen (die Fitness ist ein komparatives Maß!).¹³¹ Die Vorteile eines Reviers bestehen außerdem darin, dass es ein bekannter und störungsfreier Raum ist. Die Abgrenzung des Reviers durch auffälliges Verhalten des Revierinhabers kann gleichzeitig die Funktion der Abschreckung von Artgenossen des gleichen Geschlechts und der Anziehung von potenziellen Paarungspartnern haben. Bei großen Populationsdichten können regelmäßige räumliche Muster der Revierverteilung entstehen, z.B. sechseckige Wabenmuster.¹³²

Neben der Sicherung der Nahrungsgrundlage für das eigene Überleben und das der Nachkommen wird dem Revierverhalten auch eine Funktion im Hinblick auf die Monopolisierung von Paarungspartnern zu-

geschrieben. Den Männchen, die bei den Vögeln meistens das revierverteidigende Geschlecht sind, ermöglicht ihr Verhalten ein polygynes Geschlechtsleben mit vielen Nachkommen.¹³³ Auch Vögeln von scheinbar monogamen Arten ermöglicht das Revierverhalten eine gelegentliche Polygynie. Detailliert untersucht ist das komplexe Paarungssystem der Heckenbraunelle, bei der je nach Umweltbedingungen ein polygynes, monogames oder polyandrisches Verhalten vorliegt.¹³⁴

Eusozialität

Eine echte Form des Sozialverhaltens, die nicht nur funktional auf den Selbsterhalt bezogen ist, sondern (phänotypischen) Altruismus einschließt, wird »Eusozialität« genannt. Das Wort geht zurück auf S.W.T. Batra, die das Adjektiv *eusozial* 1966 einführt und darunter eine Kooperation zwischen Insekten verschiedener Generationen bei der Aufzucht von Nachkommen versteht.¹³⁵ Das korrespondierende Substantiv erscheint in den frühen 1970er Jahren (Wilson 1971: »eusociality«).¹³⁶ Aufgenommen wird das Wort 1969 von C.D. Michener¹³⁷ und 1971 von E.O. Wilson in einer Monografie über die sozialen Insekten.¹³⁸ Den Bestimmungen bei Michener und Wilson folgend, wird das Vorliegen von Eusozialität an drei Bedingungen geknüpft: (1) kooperative Brutpflege, (2) soziale Differenzierung der Gruppenmitglieder in fertile reproduktiv aktive Organismen (z.B. »Könige« und »Königinnen« der Bienen) und sterile Kasten (»Arbeiterinnen«) sowie (3) eine Überlappung der Generationen, so dass die Nachkommen ihren Eltern bei der Brutpflege helfen können (vgl. Abb. 485).

Seit den frühen 1980er Jahren werden neben einigen Arten sozialer Hautflügler und Termiten auch noch andere eusoziale Tiere beschrieben, u.a. eine Käferart¹³⁹, eine Fransenflüglerart¹⁴⁰, einige Garnelenarten¹⁴¹ und zwei nahe verwandte Säugetierarten, der Nacktmull¹⁴² und der Damara-Graumull¹⁴³.

Bereits Darwin erkennt im Verzicht auf eigene Reproduktion, der sich bei den Mitgliedern der sterilen Kasten sozialer Insekten findet, eine spezielle Schwierigkeit (»special difficulty«) für seine Theorie der Selektion.¹⁴⁴ Er erklärt sich dieses Phänomen durch die Annahme einer Gruppenselektion: Es sei von Vorteil für die Familie (oder für die Gemeinschaft), der die sterilen Individuen angehören, wenn diese den reproduktiven Individuen helfen würden. Die Selektion wirke eben nicht nur auf der Ebene des Individuums, sondern auch auf der Ebene der Familie: »a slight modification of structure, or instinct, corre-

lated with the sterile condition of certain members of the community, has been advantageous to the community: consequently the fertile males and females of the same community flourished, and transmitted to their fertile offspring a tendency to produce sterile members having the same modification«. ¹⁴⁵ Im 20. Jahrhundert wird die Eusozialität nicht allein durch den Mechanismus der Gruppenselektion erklärt, sondern es werden auch Modelle für eine Genselektion der Eusozialität entwickelt. In Ansätzen liegen diese bereits bei R.A. Fisher und J.B.S. Haldane vor; ausdrücklich werden sie in den 1960er Jahren von Hamilton formuliert (↑Selektion). ¹⁴⁶

Die von Michener und Wilson gegebene Begriffsbestimmung der Eusozialität, die auf die Verhältnisse einiger sozialer Insekten zugeschnitten ist, kann allerdings als zu eng kritisiert werden. Andere Vorschläge machen das Vorliegen von Eusozialität allein an der zeitweiligen Hilfe von Organismen bei der Pflege von fremden Nachkommen fest, ohne dass damit eine lebenslange Sterilität oder eine Überlappung von Generationen vorausgesetzt ist. ¹⁴⁷ Zur Quantifizierung der reproduktiven Arbeitsteilung zwischen Organismen kann ein Kontinuum der Eusozialität bestimmt werden, das sich zwischen dem Fehlen der Hilfe bei der Aufzucht fremder Nachkommen (keine Eusozialität) bis zum vollständigen Verzicht auf die eigene Reproduktion, um Verwandten zu helfen (maximale Eusozialität), erstreckt. ¹⁴⁸ Für das Kontinuum der Eusozialität lässt sich ein quantitatives Maß entwickeln, das den Grad der Eusozialität für eine Gruppe von Organismen bestimmt. Dieses Maß quantifiziert das Ausmaß, in dem einige Gruppenmitglieder auf Reproduktion (Weitergabe von Genen) und andere auf Hilfe (Arbeitsleistung) bei der Brutpflege spezialisiert sind. ¹⁴⁹ Dagegen wird von anderer Seite vorgeschlagen, die Bindung des Begriffs der Eusozialität an das Vorkommen des Verzichts auf eigene Reproduktion vollständig zu lösen und das Vorliegen von reziproker (kooperativer) Kommunikation als das bestimmende Element des Begriffs zu verstehen. ¹⁵⁰

Allerdings führt dieser Vorschlag zu einer wenig sinnvollen Ausweitung des Konzepts, nach der letztlich jeder sich sexuell fortpflanzende Organismus als eusozial zu klassifizieren wäre, einfach weil diese Form der Fortpflanzung eine kooperative Kommunikation der Geschlechter einschließt. Zwar kann sich »echtes« Sozialverhalten auch in anderen Dimensionen als dem der Reproduktion manifestieren. Die reproduktive Arbeitsteilung hat biologisch aber doch eine besondere Stellung, weil sie mit der Reproduktion den zentralen Aspekt betrifft, an dem sich die evolutionäre Fitness bemisst. Kritisiert wird daneben

Degrees of sociality	Qualities of sociality		
	Cooperative brood care	Reproductive castes	Overlap between generations
Solitary, subsocial, and communal	–	–	–
Quasisocial	+	–	–
Semisocial	+	+	–
Eusocial	+	+	+

Abb. 485. Stufen der sozialen Arbeitsteilung mit der Eusozialität der staatenbildenden Insekten an der Spitze (nach einem Vorbild von Michener, C.D. (1969). *Comparative social behaviour of bees. Ann. Rev. Entomol. 14, 299-342: 303*; aus Wilson, E.O. (1971). *The Insect Societies: 5*).

die lineare Hierarchie, die über die Kategorien des »Präs-«, »Sub-«, »Semi-«, »Para-« und »Quasisozialen« schließlich zum »Eusozialen« führt (vgl. Abb. 485). Die Realität der Evolution des Sozialen sei viel zu komplex, als dass sie in eine solche einfache lineare Ordnung gebracht werden könnte. ¹⁵¹

Erklärt wird die Eusozialität meist über Modelle der Verwandtenselektion, in denen das Konzept der Gesamtfitness (»inclusive fitness«) eine zentrale Rolle spielt. M.E. Nowak, C.E. Tarnita und E.O. Wilson schlagen 2010 ein Alternativmodell vor, für das sie eine größere Allgemeingültigkeit beanspruchen und in dem die Verwandtschaft keine entscheidende Rolle spielt. ¹⁵² Kritisiert wird dieses Modell allerdings, weil es den empirischen Daten nicht in gleicher Weise gerecht wird wie der Ansatz über die Verwandtenselektion: Eines der auffälligsten Merkmale der Eusozialität ist ihr Auftreten allein in solchen Gruppen von Insekten, in denen die Mütter mit den Nachkommen ihrer Vollschwestern assoziiert sind, bei denen also die durchschnittliche Verwandtschaft der Nachkommen zu ihren Geschwistern genauso groß ist wie zu ihrem eigenen Nachwuchs. ¹⁵³ Der Faktor der Verwandtschaft ist folglich in der Evolution der Eusozialität offenbar von entscheidender Bedeutung.

Soziobiologie

Seit Mitte der 1940er Jahren wird das Studium des Sozialverhaltens von Organismen, besonders aus einer vergleichenden Perspektive als »Soziobiologie« bezeichnet. In dieser Bedeutung führt J.P. Scott den Ausdruck 1946 ein (»The zoologists and psychologists who work with animals can do their part to help extend these generalizations by working toward the development of comparative sociology, or perhaps it may be called psychobiology or sociobiology«). ¹⁵⁴ Anfangs steht dabei besonders die Beschreibung

des menschlichen Sozialverhaltens auf biologischer Grundlage im Mittelpunkt (Hockett 1948: »socio-biology«: »describing human-sociological phenomena in the terminology of biological (and physical) science«¹⁵⁵). Auf einer Tagung in New York im Jahr 1948 wird die Lehre der Soziobiologie als neue Wissenschaft gegründet. Scott definiert sie 1950 als interdisziplinäre Lehre (»interdisciplinary science which lies between the fields of biology (particularly ecology and physiology) and psychology and sociology«).¹⁵⁶ Die Soziobiologie wird hier also ausdrücklich nicht allein als eine Teildisziplin der Biologie verstanden.

Vorterminologische Verwendung

Noch nicht in der späteren terminologischen Bedeutung wird »Soziobiologie« im Englischen seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet, um das Forschungsfeld, das zwischen der gesellschaftlichen und biologischen Theoriebildung liegt, zu bezeichnen (Rohrer 1909: »Anthropology is »the socio-biology of man«¹⁵⁷; Anonymus 1912: »»The heroic period of socio-biology« in jurisprudence has passed«¹⁵⁸; Ashley-Montagu 1940: »The socio-biology of man«¹⁵⁹). Zu gleicher Zeit wird in Frankreich eine von der Biologie ausgehende Betrachtung des menschlichen Sozialverhaltens *Biosozologie* (»bio-sociologie«) genannt¹⁶⁰; »Soziobiologie« (»socio-biologie«) bezeichnet im Französischen bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts in erster Linie die Auffassung der Gesellschaft als Organismus (Tourtoulon 1908: »dire que la société est un »animal««).¹⁶¹

Im Englischen ist *Sozialbiologie* (»Social Biology«) bereits Mitte des 19. Jahrhunderts ein vereinzelt gebrauchter Ausdruck, der allerdings nicht ausgehend von der Biologie, sondern der Soziologie eingeführt wird. Der Ausdruck »sozial« ist im 19. Jahrhundert noch weitgehend ein Kennwort der Sphäre des Humanen (s.o.). Verstanden wird unter der Sozialbiologie die »Wissenschaft der Population« (»the science of Population«), deren Gegenstand die Analyse der Gesetze der Produktion, Verteilung und Zerstörung menschlichen Lebens ist (»to treat of the laws which regulate the production, distribution, and destruction of human life«).¹⁶² In dieser Bedeutung wird »Social-Biology« vereinzelt auch im Deutschen verwendet (als Synonym für »Demografie« oder »Demologie«: Körösi 1883: »eine Disciplin der im gesellschaftlichen Zusammenleben der Menschen sich ergebenden physischen Erscheinungen«; †Population).¹⁶³ In ähnlicher Bedeutung verwendet R. Goldscheid 1911 den Ausdruck, deren Gegenstand er darin sieht, »den Lebensprozeß als soziales Phänomen zu erforschen«.

Wie die späteren Soziobiologen verbindet Goldscheid mit dem Begriff weitreichende Ansprüche: »Die Sozialbiologie gibt [...] der Soziologie ihre naturwissenschaftliche Begründung«.¹⁶⁴

Populationsgenetische Fundierung

Neue Impulse für die Disziplin der Soziobiologie gehen von den populationsgenetischen Erklärungen des Sozialverhaltens von sozialen Hymenopteren (der Bienen, Ameisen und Termiten) aus, die in den 1960er Jahren durch W.D. Hamilton¹⁶⁵ gegeben und von G.C. Williams¹⁶⁶ verbreitet werden. Hamilton gibt in seiner einflussreichen Arbeit eine Erklärung des sozialen Verhaltens der Hymenopteren, die von der nahen Verwandtschaft der Arbeiterinnen ausgeht. Vor Hamilton stellt bereits G.D. Snell 1932 eine wenig beachtete Verbindung zwischen der Parthenogenese der sozialen Hymenopteren und ihrem sozialen Verhalten her: »Male parthenogenesis is a valuable adaptation to a social existence«.¹⁶⁷ Allerdings argumentiert Snell noch nicht selektionstheoretisch, sondern stellt lediglich heraus, dass der Zusammenhang zwischen dem Vererbungssystem und dem Sozialverhalten zu einer erhöhten genetischen Homogenität der Kolonienmitglieder führt, die deren Erkennung untereinander erleichtert und die Kooperation aufgrund der Einförmigkeit der Instinkte verbessert.

E.O. Wilson greift diese Ansätze auf und stellt sie 1975 in einem grundlegenden Werk zur Soziobiologie systematisch dar. Er definiert die Soziobiologie als Lehre der biologischen Basis von allem Sozialverhalten (»systematic study of the biological basis of all social behaviour«).¹⁶⁸ Seitdem ist die Soziobiologie insbesondere mit der Vorstellung verbunden, das Sozialverhalten evolutionstheoretisch aus der ↑Konkurrenz von Genen, Individuen oder Gruppen zu erklären. Die Dominanz des genetischen Ansatzes zieht es nach sich, dass die Soziobiologie manchmal mit dem Anliegen identifiziert wird, das Sozialverhalten aus dem »Egoismus« der Gene zu erklären.¹⁶⁹

Seit Mitte der 1970er Jahre entwickelt die Soziobiologie weitreichende Erklärungsansprüche, die sich auch auf Gebiete jenseits der Biologie erstrecken. Berühmt ist R. Trivers' Ansicht von 1977, der zufolge auf lange Frist die Politik- und Rechtswissenschaft, Ökonomie, Psychologie, Psychiatrie und Anthropologie zu Zweigen der Soziobiologie werden (»Sooner or later, political science, law, economics, psychology, psychiatry and anthropology will all be branches of socio-biology«).¹⁷⁰ In die gleiche Richtung weisend, behauptet E.O. Wilson 1975, die Soziobiologie werde zu einer »Biologisierung« selbst der Ethik führen: »Scientists and humanists should

consider the possibility that the time has come for ethics to be removed temporarily from the hands of the philosophers and biologized«.¹⁷¹ Die Soziobiologie versucht sich auf diese Weise als integrative Wissenschaft zu positionieren.

Kritisch wird gegen die Soziobiologie eingewandt, dass die Zuordnung von komplexen Verhaltensweisen zu einzelnen ↑Genen problematisch ist. Gene entfalten ihre Wirksamkeit erst im Zusammenspiel mit anderen Genen, und es ist der gesamte durch die Interaktion von Genen, außergenetischen körperlichen Faktoren und der Umwelt gebildete Phänotyp eines Organismus, der letztlich einer Selektion unterworfen wird.¹⁷² Mit Schwierigkeiten verbunden ist außerdem die Annahme, jede Verhaltensweise stelle eine Anpassung dar (↑Anpassung/Adaptationismus). Zu erklären sind viele Merkmale auch als einfaches Nebenprodukt einer Selektion für andere Merkmale. Die Behauptung der Selektion einer Verhaltensstrategie kann damit nicht im Rahmen einer einfachen »evolutionären Erzählung« erfolgen, sondern bedarf der genauen empirischen Untersuchung.¹⁷³

Gegen diese Einwände kann aber festgestellt werden, dass soziobiologische Argumentationen nicht notwendig mit einem genetischen Determinismus verbunden sein müssen. Die soziobiologische Analyse kann allgemein verstanden werden als selektionstheoretisches Modell zur Erklärung sozialen Verhaltens aus dem Vorteil der Verhaltensstrategie von Individuen. Ein derartiger Ansatz ist nicht nur vereinbar mit einer komplexen Verursachung des Verhaltens durch nicht nur ein Gen, sondern viele genetische und außergenetische Faktoren, sondern auch mit einer gänzlich ungenetischen Determination des Verhaltens.¹⁷⁴ So können Verhaltensweisen des Menschen als soziobiologisch »adaptiv« (im Sinne ihrer erfolgreichen Verbreitung) beschrieben werden, auch wenn sie allein auf erlernten und tradierten Mustern beruhen. Zum Beispiel könnte für den (angeblichen) Sachverhalt, dass sich Männer in solchen Gesellschaften, in denen die Frauen sich sehr promiskuitiv verhalten, verstärkt um die Nachkommen ihrer Schwester kümmern, eine soziobiologische Erklärung gegeben werden, die nicht auf genetischen Unterschieden zwischen den Gesellschaften, sondern allein erworbenen Verhaltensstrategien aufbaut.¹⁷⁵ Der soziobiologische Ansatz ist insgesamt durch eine weitgehende Vernachlässigung der genetischen Ebene gekennzeichnet: Die soziobiologischen Erklärungen können gegeben werden, ohne dass ein besonderer genetischer Mechanismus spezifiziert werden muss. Allein die zukünftige Forschung wird zeigen können, welche Berechtigung die vielen soziobiolo-

gischen Spekulationen haben, die vielfach durch empirische Daten nur unzureichend gestützt sind.

Trotz der vehementen Kritik entwickelt sich die Soziobiologie zu einem mächtigen Forschungsprogramm, das durch seine einfache theoretische Grundstruktur und den überzeugenden Anschluss an die Selektionstheorie viele Anhänger hat.

Spieltheorie

Der Terminus »Spieltheorie« (»theory of games«) wird von dem Mathematiker J. von Neumann in einer Vorlesung im Jahr 1940 eingeführt.¹⁷⁶ Eine Theorie der Gesellschaftsspiele entwickelt von Neumann seit den 1920er Jahren¹⁷⁷; zu einem Klassiker wird sein Ansatz mit einem Werk zur Spieltheorie im ökonomischen Kontext, das er 1944 zusammen mit dem Ökonomen O. Morgenstern veröffentlicht. Nach von Neumann und Morgenstern hat die Spieltheorie ihren Ursprung in dem Versuch, für Situationen der Interaktion eine exakte Beschreibung für die Maximierung des individuellen Nutzens zu finden (»to find an exact description of the endeavor of the individual to obtain a maximum of utility«).¹⁷⁸

Die Spieltheorie ist die Theorie der Entscheidung zwischen Handlungsalternativen in Situationen, in denen der Nutzen der eigenen Handlung nicht nur von dieser selbst, sondern auch von den Handlungen anderer Handelnder, der Mitspieler, abhängt. Sie kann definiert werden als »allgemeine Theorie des rationalen Entscheidens unter Bedingungen strategischer Interdependenz der Akteure« (Hegselmann 1995).¹⁷⁹ In impliziter Form liegen Überlegungen zur Spieltheorie seit der Antike vor. In diesem Zusammenhang werden Sun-Tzu, Thukydides und Cäsar genannt. Die Theorie des Glücksspiels wird seit dem 16. Jahrhundert von Cardano, Pascal, Fermat und Laplace entwickelt.¹⁸⁰

Auf die Biologie, und hier insbesondere auf die Evolutionstheorie, angewandt wird die Spieltheorie

	1	2
1	$\mathfrak{C}(1, 1)$	$\mathfrak{C}(1, 2)$
2	$\mathfrak{C}(2, 1)$	$\mathfrak{C}(2, 2)$

Abb. 486. Spieltheoretische Pay-off-Matrix für ein Spiel mit zwei Spielern und jeweils zwei Strategien (aus Neumann, J. von & Morgenstern, O. (1944). *Theory of Games and Economic Behavior*, 169).

	Neighbor(s) gain	Neighbor(s) lose
Individual gains	Pseudo- altruistic behavior (kin-selection)	Selfish behavior (selected)
Individual loses	True altruistic behavior (counter-selected)	Mutually disadvantageous behavior (counter-selected)

Abb. 487. Kreuzklassifikation der individuellen Strategien in einer sozialen Gruppe (aus Pianka, E. (1974). *Evolutionary Ecology*: 126; vgl. auch Hamilton, W.D. (1964). *The genetical evolution of social behaviour*; *J. I. theor. Biol.* 7, 1-16: 15).

seit den frühen 1960er Jahren. Sie weist einen Bezug zu Maximierungsstrategien auf, wie sie im Rahmen von Optimalitätsmodellen für evolutionäre Konflikte formuliert werden (Lewontin 1961: »optimal strategy«).¹⁸¹

In spieltheoretischen Modellierungen von sozialem Verhalten werden häufig Egoismus und Altruismus als zwei *Strategien* miteinander konfrontiert, die auch von einfachsten Organismen wie Bakterien verfolgt werden können.¹⁸² Im Gegensatz zum Altruismus stellt der Egoismus in vielen Situationen eine evolutionär stabile Strategie dar, d.h. er kann von anderen Strategien nicht verdrängt werden. Eine Ausbreitung von altruistischen Strategien, die im Vergleich zu egoistischen Strategien definitionsgemäß für den einzelnen Organismus nachteilig sind, ist in einer Population möglich, wenn Altruisten bevorzugt zusammen vorkommen (↑Selektion/Gruppenselektion).

Evolutionär Stabile Strategie (ESS)

Das Konzept der evolutionär stabilen Strategie (»evolutionary stable strategy«) wird von J. Maynard Smith und G.R. Price 1973 eingeführt.¹⁸³ Sie verstehen darunter ein Verhaltensmuster (eine »Strategie«), das sich in der Interaktion mit anderen Organismen als evolutionär stabil erweist, das also in einem Selektionsprozess nicht von Alternativen verdrängt werden kann (»an ESS is a strategy such that, if most of the members of a population adopt it, there is no »mutant« strategy that would give higher reproductive fitness«).¹⁸⁴ Die Entwicklung des Konzepts der ESS folgt unmittelbar aus der Anwendung der Spieltheorie auf biologische Konfliktsituationen, z.B. den Rivalenkampf. Denn der Erfolg eines Verhaltens-

musters hängt in diesen biologischen Situationen direkt davon ab, welches Verhalten das Gegenüber zeigt. Nicht nur »reine« Verhaltensmuster, die nur einen Verhaltenstyp enthalten, (z.B. reine Aggressions- oder Defensivstrategien) können eine ESS sein, sondern auch Mischstrategien, z.B. die sehr einfache und in vielen Konflikten sehr erfolgreiche konditionale Strategie *Wie-Du-mir-so-ich-Dir* (»tit-for-tat«), mit den vier Imperativen: »Sei kooperativ, provozierbar, versöhnlich und durchschaubar!«.¹⁸⁵ Evolutionär stabile Strategien, wie die eben genannte, zeichnen sich nicht selten durch einen Verzicht auf die Maximierung des kurzfristigen Gewinns (der durch eine reine Strategie der fehlenden Kooperation gegeben wäre) und eine Ausrichtung auf den langfristigen Erfolg aus. Bei dem Aufeinandertreffen von mehreren Strategien muss es nicht immer eine evolutionär stabile Strategie geben.¹⁸⁶ In Form von Modellierungen und Computersimulationen, aber auch Anwendungen der Modelle auf das reale Verhalten von Tieren wird das Bestehen von evolutionär stabilen Strategien vielfältig untersucht. Die einfache konditionale Strategie des *Wie-Du-mir-so-ich-Dir* gilt für den Rivalenkampf bei Stichlingen als empirisch bestätigt.¹⁸⁷

Nachweise

- 1 Hartley, D.(1749). *Observations on Man, his Frame, his Duty, and his Expectations*, part 2: 292 (prop. 70).
- 2 Coote, C. (1802). *History of the Union of the Kingdoms of Great-Britain and Ireland*: 468; Sidgwick, H. (1876). [Rez. Bradley, F.H. (1876). *Ethical Studies*]. *Mind* 1, 545-549: 548; Ross, E.A. (1896). *Social control*, IV. *Suggestion*. *Amer. J. Sociol.* 2, 255-263: 257.
- 3 Sulzer, J.H. (1761). *Die Kennzeichen der Insekten nach Anleitung des königl. schwed. Ritters und Leibarzts Karl Linnaeus*: 179.
- 4 Middendorff, A.T. von (1843). Bericht über die ornithologischen Ergebnisse der naturhistorischen Reise nach Lappland, während des Sommers 1840. In: Baer, K.E. v. & Helmersen, G. von (Hg.). *Beiträge zur Kenntniss des Russischen Reiches und der angränzenden Länder Asiens*, Bd. 8, 187-258: 192.
- 5 Morgan, C.L. (1900). *Animal Behaviour*: 225; vgl. auch Anonymus (1914). [Report on studies of social behavior of pigeons by Wallace Craig]. *Science* 40, 445.
- 6 Wheeler, W.M. (1923). The dry-rot of our academic biology. *Science* 57, 61-71: 69; vgl. ders. (1923). *Social Life Among the Insects*; Anonymus (1932). *A course in animal sociology at Harvard University*. *Science* 76, 319 [Leitung des Kurses u.a. durch W.M. Wheeler].
- 7 Bowen, E.S. (1931). The role of the sense organs in aggregations of *Ameiurus melas*. *Ecolog. Monogr.* 1, 1-35: 22; Evans, L.T. (1936). *Social behaviour of the normal and castrated lizard, Anolis carolinensis*. *Science* 83, 104.

- 8** Ringleben, H. (1942). Die ornithologische Bedeutung von Vogelinseln gezeigt am Beispiel von Schleimünde. *Der Biologe* 11, 270-275: 271; vgl. auch Koehler, O. (1954). [Rez. Bartholomew Jr., G.A. (1952). Reproductive and social behaviour of the northern elephant seal (Fortpflanzungs- und Sozialverhalten des nördlichen See-Elefanten, *Microunga angustirostris*). Univ. Calif. Publ. Zool. 47, 369-472]. *Z. Tierpsychol.* 11-12, 339-343: Übersetzung des Titels; Gwinner, E. (1964). Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkkraben (*Corvus corax corax* L.). *Z. Tierpsychol.* 21, 657-748; Kurt, F. (1968). Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.).
- 9** Vgl. Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 114-200): 142; Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct* (dt. Instinktlehre, Berlin 1953): 150; auch: Koehler, O. (1943). Die Aufgabe der Tierpsychologie (Tübingen 1968): 13.
- 10** Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965), 13-69.
- 11** Tinbergen (1951; dt. 1953): 150.
- 12** Tembrock, G. (1982). Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere, Bd.1 Funktionskreise, Wirbellose: 139; vgl. ders. (1997). Grundlagen und Probleme einer allgemeinen Tiersoziologie. *Ethik und Sozialwissenschaften* 8, 71-80.
- 13** Tembrock (1982): 139.
- 14** Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 110f.
- 15** Hamilton, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. *J. theor. Biol.* 31, 295-311: 297.
- 16** Aristoteles, *Hist. anim.* 487b33-488a14.
- 17** Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1236b1-6; *Ethica Nicomachea* 1170b10-14.
- 18** Aristoteles, *Hist. anim.* 631a, b.
- 19** Vgl. Vogt, C. (1851). Untersuchungen über Thierstaaten; Espinas, A. (1879). Die thierischen Gesellschaften. Eine vergleichend-psychologische Untersuchung.
- 20** Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 74.
- 21** Letourneau, C. (1894). L'esclavage dans le règne animal. *Revue mensuelle de l'école d'anthropologie* 4, 356-367: 366f.
- 22** Vgl. Frank, S.A. (1998). *Foundations of Social Evolution*.
- 23** Wheeler, W.M. (1928). *The Social Insects*: 12f.
- 24** Wheeler, W.M. (1927). Emergent evolution of the social. *Proc. 6th Int. Congr. Philos.* 33-46: 40.
- 25** Tembrock, G. (1997). (1997). Grundlagen und Probleme einer allgemeinen Tiersoziologie. *Ethik und Sozialwissenschaften* 8, 71-80: 71f.
- 26** Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 115-282): 242.
- 27** Siebold, C.T. von (1849). Ueber einzellige Pflanzen und Thiere. *Z. wiss. Zool.* 1, 270-294: 276.
- 28** Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen: 72.
- 29** Braun, A. (1855). *Algarum unicellularium genera nova et minus cognita*: 10.
- 30** Denffer, D. von (1957). [Rez. Kühn, A. (1955). Vorlesungen über die Entwicklungsphysiologie]. *Z. Botanik* 45, 337-340: 338; ders. (1958). Morphologie. In: Strasburger, E. (Begr.). *Lehrbuch der Botanik*, 27. Aufl., 6-174: 49; nicht in Kühn (1955)!; dort nur: Aggregationsplasmodium (127).
- 31** Haeckel, E. (1870). Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Corallen. *Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft* 5, 106-154: 227.
- 32** Haeckel, E. (1872). *Biologie der Kalkschwämme*, Bd. 1: 160.
- 33** Cienkowski, L. (1863). Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. *Jahrb. wiss. Bot.* 3, 325-337: 326; ders. (1863). *Das Plasmodium*. *Jahrb. wiss. Bot.* 3, 400-441.
- 34** Catull, *Carmina* 17, 1; Vergil, *Georgica* IV, 28.
- 35** Varro (37 v. Chr.). *De re rustica* (dt. Über die Landwirtschaft, Darmstadt 2006) 3, 16, 29; vgl. 3, 16, 9; 3, 16, 31.
- 36** Vgl. Kant, I. (1798). *Anthropologie in pragmatischer Hinsicht* (AA, Bd. VII, 117-333): 130; Anonymus (1798). *Athenäum* 1, 206; Carlowitz, H.G. von (1799). [Brief an Novalis vom 20. Jan. 1799]. In: Novalis. *Werke, Briefe, Dokumente*, hg. v. E. Wasmuth, Bd. 4, Heidelberg 1954, 441-443: 442 (Hinweis vom DWB Arch.).
- 37** Paulsen, F. (1889). *System der Ethik*: 295; Tille, A. (1895). *Von Darwin bis Nietzsche. Ein Buch Entwicklungsethik*: 38.
- 38** La Rochefoucault (1664). *Réflexions ou sentences et maximes morales*: Nr. 39 (dt. Übers. K. Nussbächer, Stuttgart 1948).
- 39** Mandeville, B. de (1705/14). *The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits*, 2 vols. (Oxford 1924): I, 24.
- 40** a.a.O.: 347.
- 41** Smith, A. (1776). *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations*, 2 vols.: II, 35 (IV, 2).
- 42** Comte, A. (1851). *Système de politique positive ou traité de sociologie*, Bd. 1: 619.
- 43** a.a.O.: 611.
- 44** a.a.O.: 700.
- 45** Spencer, H. (1870/1901). *Principles of Psychology*, 2 vols: II, 607.
- 46** Spencer, H. (1892). *The Principles of Ethics*: 300.
- 47** ebd.
- 48** Spencer, H. (1879). *The Data of Ethics*: 201 (§75).
- 49** a.a.O.: 203.
- 50** ebd.
- 51** Durkheim, É. (1893). *De la division du travail social* (Paris 1960): 174.
- 52** Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 84ff.
- 53** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 236.
- 54** Darwin (1871): I, 82.
- 55** Haldane, J.B.S. (1932). *The Causes of Evolution*: 131; vgl. ders. (1955). *Population genetics*. *New. Biol.* 18, 34-51: 44.
- 56** Haldane (1932): 210.
- 57** Nachweise für Tab. 26: Spencer, H. (1879). *The Data of Ethics*: 201 (§75); Haldane (1932): 131; Trivers, R.L.

- (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quart. Rev. Biol.* 46, 35-57: 35; Lin, N. & Michener, C.D. (1972). Evolution in social insects, *Quart. Rev. Biol.* 47, 131-159: 133; Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology*: 578; Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*: 4; Uyenoyama, M. & Feldman, M.W. (1980). Theories of kin and group selection: a population genetics perspective. *Theor. Pop. Biol.* 17, 380-414: 381; Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981). *An Introduction to Behavioural Ecology*: 26; Wittenberger, J.F. (1981). *Animal Social Behavior*: 76; Sober, E. & Wilson, D.S. (1994). A critical review of philosophical work on the units of selection problem. *Philos. Sci.* 61, 534-555: 535; dies. (1998). *Unto Others*: 143.
- 58 Wilson (1975): 3.
- 59 Freud, S. (1920). *Jenseits des Lustprinzips (Gesammelte Werke, Bd. XIII, Frankfurt/M. 1999, 1-69)*: 54.
- 60 ebd.
- 61 Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 653.
- 62 Hamilton, W.D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *Amer. Nat.* 97, 354-356: 354.
- 63 Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*: 4.
- 64 Burian, R.M. (1978). A methodological critique of sociobiology. In: Caplan, A.L. (ed.). *The Sociobiology Debate*, 376-395: 395.
- 65 Koslowski, P. (1999). The theory of evolution as sociobiology and bioeconomics. A critique of its claims to totality. In: ders. (ed.). *Sociobiology and Bioeconomics. The Theory of Evolution in Biological and Economic Theory*, 301-328: 308.
- 66 Midgley, M. (1979). *Gene-juggling*. *Philosophy* 54, 439-458: 439.
- 67 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: 266ff.
- 68 Trivers, R.L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quart. Rev. Biol.* 46, 35-57.
- 69 Axelrod, R. & Hamilton, W.D. (1981). The evolution of cooperation. *Science* 211, 1390-1396; Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*.
- 70 Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature* 265, 441-443.
- 71 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 163; vgl. Gayon, J. (1992). *Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle* (engl.: *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge 1998): 80.
- 72 Darwin (1871): I, 165.
- 73 Wilson, D.S. (1979). Structured demes and trait-group variation. *Amer. Nat.* 113, 606-610: 608.
- 74 Nunney, L. (2000). Altruism, benevolence and culture. In: Katz, L.D. (ed.). *Evolutionary Origins of Morality*, 231-236.
- 75 McFarland, D. (1985). *Animal Behaviour* (dt. *Biologie des Verhaltens*, Weinheim 1989): 118f.
- 76 Kerr, B. & Godfrey-Smith, P. (2002). Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations. *Biol. Philos.* 17, 477-517: 481.
- 77 Kerr, B., Feldman, M. & Godfrey-Smith, P. (2004). What is altruism? *Trends Ecol. Evol.* 19, 135-140: 136f.
- 78 Nowak, M.A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 314, 1560-1563: 1563.
- 79 Vgl. Fehr, E. & Fischbacher, U. (2003). The nature of human altruism. *Nature* 425, 785-791.
- 80 Henrich, J. & Boyd, R. (2001). Why people punish defectors – weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. *J. theor. Biol.* 208, 79-89; Boyd, R. et al. (2003). The evolution of altruistic punishment. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 3531-3535.
- 81 Vgl. Ruse, M. & Wilson, E.O. (1985). The evolution of ethics. *New Scientist* Oct. 1985, 50-52; Alexander, R. (1987). *The Biology of Moral Systems*; Ayala, F. (1987). The biological roots of morality. *Biol. Philos.* 2, 235-252.
- 82 Mattern, R. (1978). Altruism, ethics, and sociobiology. In: Caplan, A.L. (ed.). *The Sociobiology Debate*, 462-475: 464f.
- 83 a.a.O.: 465.
- 84 Kant, I. (1785). *Grundlegung zur Metaphysik der Sitten* (AA, Bd. IV, 385-463): 390.
- 85 a.a.O.: 407.
- 86 a.a.O.: 394.
- 87 Nietzsche, F. (1887). *Nachgelassenes Fragment* (KSA, Bd. 12, Berlin 1999): 411.
- 88 Vgl. Scheler, M. (1912/15). *Das Ressentiment im Aufbau der Moralen* (Gesammelte Werke, Bd. 3, Vom Umsturz der Werte, Bern 1955, 33-147): 105.
- 89 Vgl. z.B. Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*: 4f.; vgl. auch Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others*: 6.
- 90 Vgl. Wilson, D.S. (1992). On the relationship between evolutionary and psychological definitions of altruism and selfishness. *Biol. Philos.* 7, 61-68.
- 91 Trivers, R.L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quart. Rev. Biol.* 46, 35-57: 35.
- 92 Lin, N. & Michener, C.D. (1972). Evolution of sociality in insects. *Quart. Rev. Biol.* 47, 131-159: 133.
- 93 West-Eberhard, M.J. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. *Quart. Rev. Biol.* 50, 1-33: 7.
- 94 Haldane, J.B.S. (1932). *The Causes of Evolution*: 210; Trivers (1971); Uyenoyama, M. & Feldman, M.W. (1980). Theories of kin and group selection: a population genetics perspective. *Theor. Pop. Biol.* 17, 380-414: 381.
- 95 Trivers, R.L. (1985). *Social Evolution*: 47.
- 96 Pianka, E. (1974). *Evolutionary Ecology*: 128.
- 97 MacFarlane, C.W. (1902). The three primary laws of social evolution. *Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci.* 20, 82-96: 94.
- 98 Ruse, M. (1993). Noch einmal: Die Ethik der Evolution. In: Bayertz, K. (Hg.). *Evolution und Ethik*, 153-167: 159.
- 99 Tugendhat, E. (2000). Moral in evolutionstheoretischer Sicht (in: Aufsätze 1992-2000, Frankfurt/M. 2001, 199-224): 219.
- 100 Fehr, E. & Renninger, S. (2004). Das Samariter-Paradox. *Gehirn und Geist* 1, 34-41: 41.
- 101 Thompson, A.H. (1887-88). Animal ethics. *Transactions of the Annual Meetings of the Kansas Academy of*

Science 11, 52-56: 55.

102 Closson, C.C. (1899). The races of Europe. J. Pol. Econom. 8, 58-88: 72.

103 Maslow, A.H. (1935). Individual psychology and social behavior of monkeys and apes. Int. J. Individ. Psychol. 1, 47-59: 58; ders. (1936). The role of dominance in the social and sexual behaviour of infra-human primates. I. Observations at Vilas Park Zoo. J. Genet. Psychol. 48, 261-277.

104 Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. Z. Psychol. 88, 225-252; dies. (1931). Die Despotie im sozialen Leben der Vögel. Forsch. Völkerpsychol. Soziol. 10, 77-140.

105 Gordon, K. (1936). Territorial behavior and social dominance among Sciuridae. J. Mammalog. 17, 171-172.

106 Vgl. Barrows, E.M. (1994/2001). Animal Behavior Desk Reference.

107 Crawford, M.P. (1939). The social psychology of the vertebrates. Psychol. Bull. 36, 407-446.

108 Collias, N.E. (1944). Aggressive behaviour among vertebrate animals. Physiol. Zool. 17, 83-123.

109 Rowell, T.E. (1974). The concept of social dominance. Behav. Biol. 11, 131-154: 151.

110 Schjelderup-Ebbe (1922): 240.

111 Grzimek, B. (1949). Die „Radfahrer-Reaktion“. Z. Tierpsychol. 6, 41-44.

112 Erickson, M.M. (1931). [Territorial behavior in the wren-tit.] Condor 33, 177-178: 177.

113 Anonymus (1944). [Rez. Kendigh, S.C. (1941). Birds of a prairie community. Condor 43, 165-174]. Zoologischer Bericht 55, 246 (Nr. 1005); Steiniger, F. (1952). Fragen des Revierverhaltens bei der Wanderratte. Z. hygien. Zool. Schädlingsbekämpf. 40, 97-109; Frank, F. (1953). Zur Entstehung übernormaler Populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 81, 610-624: 616; 623; vgl. Hediger, H. (1961). The evolution of territorial behaviour. In: Washburn, S.L. (ed.). Social Life of Early Man, 34-57; Weismann, E. (1978). Revierverhalten und Wanderungen der Tiere.

114 Aristoteles, Hist. anim. 619a (Übers. P. Gohlke).

115 Plinius, Naturalis historia 10, 4.

116 Friedrich II. von Hohenstaufen [1246]. De arte venandi cum avibus.

117 Albertus Magnus. (ca. 1265). De animalibus: VIII, 102.

118 Gesner, C. (1551-58). Historiae animalium, 4 Bde.: III, 7.

119 Aldrovandi, U. (1599-1603). Ornithologiae, 3 Bde.: I, 38.

120 Willughby, F. (1678). Ornithology: 57.

121 Buffon, G.L.L. (1770). Histoire naturelle des oiseaux, Bd. 1: 63.

122 Vgl. Nice, M.M. (1933). The theory of territorialism and its development. In: Chapman, F.M. & Palmer, T.S. (eds.). Fifty Years Progress of American Ornithology, 1883-1933, 89-100; dies. (1953). The earliest mention of territory. Condor 55, 316-317; Stokes, A.W. (ed.) (1974). Territory.

123 Altum, B. (1868/75). Der Vogel und sein Leben: 97.

124 a.a.O.: 91.

125 Altum, B. (1857). Nistkästchen. Natur und Offenbarung: Organ zur Vermittlung zwischen Naturforschung und Glauben 3, 107-114: 111; 113; ders. (1865). Die Sperlinge. Unsere deutschen Arten. Natur und Offenbarung 11, 547-554: 549; ders. (1865). Unsere Bachstelzen. J. Orn. 13, 245-248: 245; Giebel, C.G.A. (1860). Die Naturgeschichte des Thierreichs, Bd. 2: 132; Pässler, W. (1865). Beobachtungen aus den Jahren 1863 und 1864 in Anhalt. J. Orn. 13, 30-42: 31; Forsteneichner, A. (1865). Naturbilder: 71.

126 Howard, H.E. (1920). Territory in Bird Life.

127 a.a.O.: 3ff.

128 Vgl. Uexküll, J. von & Sarris, E.G. (1931). Das Duftfeld des Hundes. Z. Hundeforsch. 1, 55-68; Hediger, H. (1949). Säugetier-Territorien und ihre Markierung. Bijdragen zoz de Dierkunde 28, 172-184.

129 Schenkel, R. (1966). Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern – am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. 23, 593-626.

130 Vgl. z.B. Tinbergen, N. (1957). The functions of territory. Bird Study 5, 14-27; Weismann, E. (1978). Revierverhalten und Wanderungen der Tiere: 58.

131 Brown, J.L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bull. 76, 160-168: 166; Verner, J. (1977). On the adaptive significance of territoriality. Amer. Nat. 111, 769-775: 769f.

132 Grant, P.R. (1968). Polyhedral territories of animals. Amer. Nat. 102, 75-80; Barlow, G.W. (1974). Hexagonal territories. Anim. Behav. 22, 876-878.

133 McLaren, I.A. (1972). Polygyny as the adaptive function of breeding territory in birds. Trans. Connecticut Acad. Arts Sci. 44, 191-210.

134 Davies, N.B. & Lundberg, A. (1984). Food distribution and a variable mating system in the dunnoek, *Prunella modularis*. J. Anim. Ecol. 53, 895-912; Davies, N.B. (1985). Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. Anim. Behav. 33, 628-648.

135 Batra, S.W.T. (1966). Nest and social behavior of halictid bees of India. Indian J. Entomol. 28, 375-393: 375.

136 Wilson, E.O. (1971). The Insect Societies: 4; auch: Lin. N. & Michener, C.D. (1972). Evolution in social insects, Quart. Rev. Biol. 47, 131-159: 132.

137 Michener, C.D. (1969). Comparative social behaviour of bees. Ann. Rev. Entomol. 14, 299-342: 305.

138 Wilson (1971): 4.

139 Kent, D.S. & Simpson, J.A. (1992). Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). Naturwiss. 79, 86-87.

140 Crespi, B.J. (1992). Eusociality in Australian gall thrips. Nature 359, 724-726.

141 Duffy, J.E. (1998). On the frequency of eusociality in snapping shrimps (Decapoda: Alpheidae), with description of a second eusocial species. Bulletin of Marine Science 63, 387-400; Macdonald, K.S., Ríos, R. & Duffy, J.E. (2006). Biodiversity, host specificity, and dominance by eusocial species among sponge-dwelling alpheid shrimp on the Belize Barrier Reef. Diversity and Distributions 12, 165-178.

142 Jarvis, J.U.M. (1981). Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. Science 212,

- 571-573; Sherman, P.W. Jarvis, J.U.M. & Alexander, R.D. (eds.) (1991). *The Biology of the Naked Mole-Rat*.
- 143** Jarvis, J.U.M. & Bennett, N.C. (1993). Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33, 253-260.
- 144** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 236.
- 145** a.a.O.: 238.
- 146** Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*; Haldane, J.B.S. (1932). *The Causes of Evolution*; Hamilton, W.D. (1964). *The genetical evolution of social behaviour*, I; II. *J. theor. Biol.* 7, 1-52.
- 147** Vgl. Gadagkar, R. (1994). Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it. *Oikos* 70, 485-488.
- 148** Sherman, P.W., Lacey, E.A., Reeve, H.K. & Keller, L. (1995). The eusociality continuum. *Behavioral Ecology* 6, 102-106.
- 149** Keller, L. & Perrin, N. (1995). Quantifying the level of eusociality. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 260, 311-315.
- 150** Costa, J.T. & Fitzgerald, T.D. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends Ecol. Evol.* 11, 285-289.
- 151** Costa, J.T. & Fitzgerald, T.D. (2005). Social terminology revisited: where are we ten years later? *Ann. Zool. Fennici* 42, 559-564.
- 152** Nowak, M.E., Tarnita, C.E. & Wilson, E.O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature* 466, 1057-1062.
- 153** Boomsma, J.J. et al. (2011). Only full-sibling families evolved eusociality. *Nature* 471, E4-E5; vgl. Abbot, P. et al. (2011). Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature* 471, E1-E4.
- 154** Scott, J.P. (1946). *Minutes Conf. Genetics & Social Behaviour*: 5 (nach OED).
- 155** Hockett, C.F. (1948). Biophysics, linguistics, and the unity of science. *Amer. Sci.* 36, 558-572: 564.
- 156** Scott, J.P. (1950). Foreword. *Methodology and techniques for the study of animal societies*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 51, 1003-1005: 1004.
- 157** Rohrer, C.W.G. (1909). *A Contribution to the Comparative Anatomy of the Prostate Gland*: 5 (Verweis auf Carrol D. Wright als Urheber dieser Bestimmung).
- 158** Pound, R. (1912). The scope and purpose of sociological jurisprudence. *Harvard Law Review* 25, 489-514: 503 (Verweis auf Tourtoulon; s.u.).
- 159** Ashley-Montagu, M.F. (1940). The socio-biology of man. *Sci. Month.* 50, 483-490; vgl. auch schon Lowell, P. (1888). *The Soul of the Far East*: 35.
- 160** Papillault, G. (1912). La bio-sociologie. Son but, ses méthodes, son domaine, ses applications. *Rev. Anthropol.* 22, 17; vgl. Blanckaert, C. (2001). Logiques de l'anthropotechnie. *Mesure de l'homme et bio-sociologie* (1860-1920). *Arch. Int. Hist. Sci.* 51, 65-73.
- 161** Tourtoulon, P. de (1908). *Les principes philosophiques de l'histoire du droit*: 82.
- 162** [Kettell, T.P.] (1859). Review, historical and critical, of the different systems of social philosophy, part 2. *Hunt's Merchants' Magazine and Commercial Review* 41, 531-547: 537.
- 163** Körösi, J. (1883). Ueber Wesen und Grenzen der Demographie (Demologie). *Deutsche Vierteljahrsschrift für öffentliche Gesundheitspflege* 15, 302-303: 303.
- 164** Goldscheid, R. (1911). Höherentwicklung und Menschenökonomie. *Grundlegung der Sozialbiologie*: XIII.
- 165** Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour, I; II. *J. theor. Biol.* 7, 1-52.
- 166** Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought*.
- 167** Snell, G.D. (1932). The role of male parthenogenesis in the evolution of social Hymenoptera. *Amer. Nat.* 66, 381-384: 381.
- 168** Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology*: 4.
- 169** Vgl. z.B. Roth, G. (2001). Fühlen, Denken, Handeln. Wie das Gehirn unser Verhalten steuert: 64.
- 170** Vgl. Galvin, R. & Leo, J. (1977). Why you do what you do. *Time* 110 (August 1), 54-63: 54.
- 171** Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology* (Cambridge, Mass. 2000): 562.
- 172** Vgl. z.B. Mayr, E. (1997). The objects of selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 94, 2091-2094.
- 173** 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.
- 174** Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 186; 193f.
- 175** Alexander, R. (1979). *Darwinism and Human Affairs*.
- 176** Anonymus (1940). *Announcement*: University of Washington (Seattle): von Neumann: *Theory of games* (evening lecture). *Amer. Math. Monthly* 47, 255.
- 177** Neumann, J. von (1928). *Zur Theorie der Gesellschaftsspiele*. *Math. Ann.* 100, 295-320.
- 178** Neumann, J. von & Morgenstern, O. (1944). *Theory of Games and Economic Behavior*: 1.
- 179** Hegselmann, R. (1995). *Spieltheorie*. *Hist. Wb. Philos.* 9, 1392-1396: 1392.
- 180** a.a.O.: 1393.
- 181** Lewontin, R.C. (1961). Evolution and the theory of games. *J. theor. Biol.* 1, 382-403: 390.
- 182** Vgl. Axelrod, R. & Hamilton, W.D. (1981). The evolution of cooperation. *Science* 211, 1390-1396: 1390; Sober, E. (1988). What is evolutionary altruism? *Can. J. Philos. Suppl.* 14, 75-99.
- 183** Maynard Smith, J. & Price, G.R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15-18: 15.
- 184** ebd.
- 185** Axelrod & Hamilton (1981).
- 186** Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. theor. Biol.* 47, 209-221; vgl. ders. (1982). *Evolution and the Theory of Games*.
- 187** Miliniski, M. (1987). TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation. *Nature* 325, 433-435.

Literatur

- Sober, E. (1988). What is evolutionary altruism? *Can. J. Philos. Suppl.* 14, 75-99.
- Wilson, D.S. & Dugatkin, L.A. (1992). Altruism: contemporary debates. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 29-33.
- Voorzanger, B. (1994). Bioaltruism reconsidered. *Biol. Philos.* 9, 75-84.
- Costa, J.T. & Fitzgerald, T.D. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends Ecol. Evol.* 11, 285-289.
- Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). *Unto Others*.

Spiel

Als ursprüngliche Bedeutung des Wortes ›Spiel‹ (mhd., ahd ›spil‹) gilt »sich lebhaft bewegen; tanzen«; die weitere Herkunft ist unklar.

Der Begriff des Spiels steht seit Ende des 18. Jahrhunderts – so in Andeutungen bereits bei I. Kant – in einer Verbindung zu dem der Freiheit. Ausgehend von dieser Konnotation erscheint das Spiel 1795 bei F. Schiller als ein Charakteristikum des Menschen: »der Mensch spielt nur, wo er in voller Bedeutung des Wortes Mensch ist, und er ist nur da ganz Mensch, wo er spielt«.¹ Aber auch den Tieren (und selbst den Pflanzen) schreibt Schiller die Fähigkeit zum Spielen zu, insofern sich auch bei ihnen ein »Schimmer von Freyheit« finde. Dieser äußere sich in einer zeitweiligen Unabhängigkeit von auf die Umwelt gerichteten Bedürfnissen: »Wenn den Löwen kein Hunger nagt, und kein Raubthier zum Kampf herausfordert, so erschafft sich die müßige Stärke selbst einen Gegenstand; mit muthvollem Gebrüll erfüllt er die hallende Wüste, und in zwecklosem Aufwand genießt sich die üppige Kraft«. Allgemein sagt Schiller daran anschließend: »Das Thier arbeitet, wenn ein Mangel die Triebfeder seiner Thätigkeit ist, und es spielt, wenn der Reichthum der Kraft diese Triebfeder ist, wenn das überflüssige Leben sich selbst zur Thätigkeit stachelt«.² Der Gedanke der Zweckfreiheit des Spielens, d.h. der fehlenden Einbindung des Spiels in die funktionale Ordnung des Lebens, ist in allen späteren Analysen des Begriffs von zentraler Bedeutung. Vor dem Hintergrund dieser Funktionslosigkeit kann die Motivation zum Spielen als ein »Ueberschuß der geistigen und der körperlichen Kräfte zugleich« erscheinen, wie es 1807 bei Jean Paul heißt.³

Spiel und Pädagogik

In Absetzung von einem solchen Verständnis des Spiels als zweckloser Tätigkeit wird in pädagogischen Ansätzen seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts das Spielen funktional gedeutet und im Zusammenhang des Einübens und Trainierens von physischen und psychischen Fähigkeiten gesehen. In diesem Sinne erkennt ihm F. Fröbel eine wichtige Rolle in der geistigen Entwicklung des Kindes zu. 1840 stellt er allgemein fest: »In aller Tätigkeit, in allem Tun des

Ein Spiel ist ein meist schnell, energieaufwändig und variabel durchgeführtes Verhalten eines (häufig jungen) Organismus, das affektiv angenehm, aber nicht unmittelbar funktional für sein Überleben und seine Fortpflanzung ist. Es kann als Einübung einer Bewegungskoordinationen oder sozialen Rolle indirekt funktional gedeutet werden.

Spiel (ahd. 9. Jh.) 402
Funktionslust (Döring 1890) 403

Menschen, ja schon des kleinsten Kindes spricht sich ein Zweck, eine Beziehung zu Etwas, zur Förderung oder Darstellung von Etwas aus«.⁴ Der Sache nach spielt die funktionale Theorie des Spielens in den meisten biologischen Ansätzen zur Deutung dieses Phänomens eine dominante Rolle. Allein die Tatsache, dass es v.a. die jungen Tiere sind, die viel spielen, spricht für die funktionale Interpretation des Spielens im Hinblick auf die Reifung von Kompetenzen.

Anekdotische Beschreibungen

Im 19. Jahrhundert wird das Spielverhalten von Tieren meist in anekdotischer Weise beschrieben. Dabei wird die Vielfalt des Spielens in Typen klassifiziert: von Lokomotionsspielen über Spiele mit Objekten und der Beute bis hin zu sozialen Spielen wie Jagen, Ringen und Kämpfen (so 1851 von E.P. Thompson).⁵ Auch in den seit den 1870er Jahren verbreiteten Beschreibungen des »Geisteslebens« der Tiere wird dem Spielverhalten eine wichtige Stellung eingeräumt.⁶ Selbst wenig komplex strukturierten Tieren, wie Insekten, wird dabei ein Spielen zugeschrieben (Darwin 1877: »Even insects play together, as has been described by that excellent observer, P. Huber, who saw ants chasing and pretending to bite each other, like so many puppies«⁷). Die vermeintliche Funktionslosigkeit des Spielens der Tiere stellt bis zum Ende des Jahrhunderts einen offenbar selbst von überzeugten Evolutionstheoretikern nur wenig problematisierten Aspekt des Spielverhaltens dar.

H. Spencer: Theorie des Energieüberschusses

Als eine eigene Verhaltensweise wird das Spielverhalten von H. Spencer behandelt. Im Gegensatz zu anderem Verhalten erfüllt das Spielen nach Spencer allein proximate Ziele (»proximate ends«) und liefert keinen ultimatzen Nutzen (»ulterior benefits«). Ein Spielverhalten finde sich allein bei »höheren« Tieren, denn bei den »niedereren« würden alle Kräfte für die Erfüllung der zur Lebenserhaltung notwendigen Funktionen eingesetzt. Bei den höheren Tieren würden dagegen überschüssige Energien (»overflowing energies«) vorliegen, die in den Spielen als freie Energie zum Ausdruck kämen (»an energy somewhat in excess of immediate needs«).⁸

Übungstheorien

Neben Spencers Theorie des Spiels als Ausdruck einer Überschussenergie bezieht sich die am weitesten

verbreitete funktionale Deutung des Spielens auf die Einübung von später wichtigen Bewegungsabläufen. W.L. Lindsay spricht als guter Darwinist 1879 von einem *Selbst-Unterricht*, der die jungen Tiere für den Kampf ums Überleben trainiert: »Self-tuition includes systematic muscular exercise. [...] The play of all young animals is to be regarded as an important part of physical education, as a means of imparting or developing that bodily agility which is so necessary in the struggle for life.«⁹

Ausgebaut wird diese Übungstheorie des Spielens in der ersten großen Monografie über das Spielen der Tiere, die K. Groos 1896 verfasst. Groos kennzeichnet das Spielen zunächst negativ: »es gehört nicht zu den Tätigkeiten, die ›direkt erhaltungsmäßig‹ sind oder ›direkten biologischen Wert‹ besitzen.«¹⁰ Dem »Charakter anscheinender Zwecklosigkeit« des Spielens stehe allerdings entgegen, dass ihm von Groos ein »indirekter Nutzen« im Sinne von »Einübungen und Vorübungen« für das spätere überlebensdienliche Verhalten zugeschrieben wird. Zwar sieht Groos das Spielen als Ausdruck einer ↑»Selbstdarstellung«. Insofern es eine Einübung in spätere Verhaltensweisen ermöglicht, ist es aber trotzdem funktional der Selbsterhaltung der Tiere untergeordnet. Groos kritisiert daher auch die Überschusstheorie Spencers, die seiner Ansicht nach keine befriedigende biologische (d.h. funktionale) Erklärung des Spielens leistet, weil sie keine Erklärung seiner Bedeutung gebe.

Als unmittelbares Motiv für das Spielen konstatiert Groos ein »Lustgefühl [...], das auf der Befriedigung des Instinctes beruht.«¹¹ Außerdem liegt nach Groos auch eine »Lust in der energischen Thätigkeit als solcher« vor.¹² Diese Lustkomponente des Spielens ermöglicht Groos auch eine Erklärung für das Spielen nicht nur der jungen Tiere, die Bewegungen einüben müssen, sondern auch der ausgewachsenen zu geben. Nach Groos gibt es eine »›Freude am Ursache-sein (am Können, an der Macht)«, eine Freude »über den eigenen Körper und über fremde Objecte.«¹³

K. Bühler verwendet später für diese unmittelbare Lust am Spiel (von Tieren und Menschen) den Ausdruck *Funktionslust*¹⁴ – ein Wort, das bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts für eine besondere Form der Lust in Gebrauch ist. A. Döring hält die Funktionslust 1890 für ein beim Menschen universales Phänomen: »Das Gebiet der seelischen Funktionslust ist schlechthin unbegrenzt; es giebt keinen empirischen Gefühlsvorgang [...] an dem sie nicht in irgend einem Maße Anteil hätte.«¹⁵ In einer Aristoteles-Interpretation – »Daß aber jeder Sinn seine Lust hat, ist klar.«¹⁶ – deutet Döring sie später allgemein als diejenige Lust, »die Begleiterscheinung der Betätigung eines



Abb. 488. Zwei spielende Polarfüchse (aus Tembrock, G. (1960). *Spielverhalten und vergleichende Ethologie. Beobachtungen zum Spiel von *Alopex lagopus* (L.)*. Z. Säugertierkde. 25, 1-14: 6).

vorhandenen Vermögens ist, z.B. der Sinne.«¹⁷ Gern verwendet wird der Begriff der Funktionslust auch von K. Lorenz (1961: »Funktionslust [...] jene Freude an erlernten, gekonnten Funktionen, die mit der Größe der gemeisterten Schwierigkeiten wächst«¹⁸; 1973: »Mensch und Vogel zeigen Appetenz nach Nachahmung und obliegen ihr ohne Einsicht in ihren Zweck, rein um der Funktionslust willen«¹⁹). Von seiner fünfjährigen Tochter berichtet Lorenz 1937 eine Umkehrung der teleologischen Ordnung beim Pflücken von Beeren: Man könne sagen, dass sie »nicht des Essens halber Beeren pflückte, sondern sie des Pflückens halber aß.«²⁰ Bis in die Gegenwart wird auf der reinen Bewegungslust ein Ansatz zur Deutung des Spielens verfolgt: die *autotelische Spieltheorie*, nach der der Zweck des Spielens im Spielen selbst liegt (vgl. Tab. 264).²¹

Ausgeprägter noch als Groos diskutiert der Verhaltensforscher C. Lloyd Morgan im Jahr 1900 die Spiele der Tiere vor dem Hintergrund der Evolutionstheorie: Die Freude (»pleasure«) der Tiere beim Spiel und bei anderen nützlichen Aktivitäten ist für Morgan der psychologische, die Motivation des Individuums bedingende Aspekt des dahinter stehenden biologischen Ziels der Erhaltung des Individuums und der Art (»the purpose of behaviour as viewed from the psychological aspect«²²).

Weitere Theorieansätze

Neben den vorherrschenden Deutungen des Spielens als Ausdruck eines Energieüberschusses oder eines Lernverhaltens werden seit Ende des 19. Jahrhunderts andere Theorien entwickelt, die das Spielen auf unterschiedlichste Weise interpretieren²³: G.S. Hall wendet sich 1904 gegen Groos' Theorie und sieht

»[T]hose actions [...] which constitute play [...] do not refer to ulterior benefits – the proximate ends are the only ends. [They are due to] an energy somewhat in excess of immediate needs« (Spencer 1870/81, 628f.).

»[F]ree self expression for the pleasure of expression« (Seashore 1913, 31).

»Was ist ›Spiel? Freie, selbstzweckliche Tätigkeit – so muß man wohl definieren, wenn man den beim Spielen vorhandenen Bewußtseinszustand charakterisieren will. Selbstzwecklich ist die Tätigkeit, d.h. ganz in sich selbst befriedigt, nicht auf die Erreichung eines außerhalb ihrer selbst liegenden Zieles gerichtet [...]. Nur dasjenige Wesen kann spielen, dessen Bewußtsein nicht ganz gebeugt ist unter das ›Joch der Notdurft«, unter den Ernst des Daseinskampfes. Der Zweck des Spiels ist im Bewußtsein des Spielenden erreicht und erschöpft, wenn das Spiel erledigt ist« (Stern 1914, 212).

»[T]hose activities which are not consciously performed for the sake of any result beyond themselves; activities which are enjoyable in their own execution without reference to ulterior purpose« (Dewey 1918, 725).

»[A]ny action which is performed as an outlet for surplus energy which is not required by the animal for its immediate vital activities such as collecting food, eating, mating, nursing and other activities which further its own survival and that of its species. The activities thus lack obvious purposiveness and seem to be performed for their own sake« (Bolwig 1963, 314f.).

»Verhalten der Tiere im Spiel mit folgenden Kriterien: Dem Spielen fehlt der spezifische Ernstbezug, und die gesetzmäßige Reihenfolge der Appetenzen und Instinktbewegungen sind aufgelöst; das Spiel tritt nur in Aktion, solange keine echte Instinkthandlung aktiviert ist; es hat kein außerhalb liegendes Ziel; es ist oft wiederholbar; es ist objektbezogen; im Spiel bleiben soziale Hemmungen erhalten; zu ihm gehört meist ein der Neugier entsprechendes Probieren; das Spiel ist lustbetont. Spiele sind Verhaltensabläufe, deren Funktion weder aus den Handlungen noch aus ihren Effekten unmittelbar abgelesen werden kann« (ABC Biologie 1967, 776).

»[B]ehavior with no immediate reward other than its performance« (Rasa 1971, 99).

»Play is all motor activity performed postnatally that appears to be purposeless, in which motor patterns from other contexts may often be used in modified forms and altered temporal sequencing« (Bekoff & Byers 1981, 300).

»[B]ehavior that functions to develop, practice, or maintain physical or cognitive abilities and social relationships, including both tactics and strategies, by varying, repeating, and/or recombining already functional subsequences of behavior outside their primary context« (Fagen 1981, 65).

»Play is all motor activity performed postnatally that appears to an observer to have no obvious immediate benefits for the player, in which motor patterns resembling those used in serious functional contexts may be used in modified form. The motor acts constituting play have some or all of the following structural characteristics: exaggeration of movements, repetition of motor acts, and fragmentation or disordering of sequences of motor acts« (Martin & Caro 1985, 65).

»Verhaltensmuster, die keinem Funktionsdruck im Kontext der Funktionskreise unterliegen, sondern der fakultativen Erfahrungserweiterung im Wahrnehmungs- und motorischen Aktionsbereich dienen« (ABC Biologie 1967/86, II, 832).

»Play is improvised performance, with variations, of skilled motor and communicative actions in a context separate from the environment in which behavior including these actions proximately increases reproductive success« (Fagen 1993, 182).

»[A]ctivity that imitates elements of goal-directed behavior but does not lead to an immediate goal« (Maier 1998, 63).

»Play is repeated, incompletely functional behavior differing from more serious versions structurally, contextually, or ontogenetically, and initiated voluntary when an animal is in a relaxed or low-stress setting« (Burghardt 2005, 82).

Tab. 264. Definitionen des Spielbegriffs.

das Spielen nicht als Übung für die Zukunft, sondern als Relikt aus der Vergangenheit; gemäß seiner *Rekapitulationstheorie* soll es ähnlich wie rudimentäre Organe eine durch die Evolutionsgeschichte bedingte, aber gegenwärtig funktionsfreie Rolle in den Organismen spielen: »I regard play as the motor habits and spirits of the past of the race, persisting in the present, as rudimentary functions sometimes of and always akin to rudimentary organs.«²⁴

H.A. Carr sieht das Spielen in seiner *Erholungstheorie* als Phasen der Erholung des Körpers an, in

denen schädliche Substanzen im Körper abgebaut werden können.²⁵ Außerdem liefert er auch Grundlagen für die später vielfach vertretene *Sozialisierungstheorie*, der zufolge das Spielen eine Einübung in die verschiedenen Rollen der sozialen Gruppe leistet (»the habits of emotional control, of co-operation, subordination and obedience to authority«).²⁶

Spielen als Luxus?

Die funktionale Deutung des Spiels der Tiere bleibt aber auch im 20. Jahrhundert umstritten. Auf der einen

Seite wird die Auffassung vertreten, zumindest bei einigen Spielen handele es sich um »Luxusbildungen« (↑Selbstdarstellung).²⁷ In besonders extremer Weise behauptet etwa J.A. Bierens de Haan 1932, das Spiel der Tiere sei »ohne irgendeinen Nutzwert« und offenbare den »Luxuscharakter mancher tierischer Handlungen«²⁸; »Das tierische Spiel ist nutzlos, hat seinen Zweck nur in sich selbst«.²⁹ Er begründet dies damit, dass eine Reifung von Instinkthandlungen auch ohne Spielen erfolgen könne, die Funktion des Spielens für die Einübung von Bewegungen also nicht immer vorliege. In ähnlicher Weise ist I. Eibl-Eibesfeldt 1950 der Auffassung, die Bewegungen im Spiel würden »um ihrer selbst willen«³⁰ geschehen, eben aus einer »Funktionslust«. Für D. Morris gelten 1962 auch die von Affen spontan angefertigten Zeichnungen als »Aktivität um ihrer selbst willen«, weil sie »kein unmittelbares biologisches Ziel haben«.³¹

Auf der anderen Seite wird aber auch weiterhin, im Anschluss an Groos, darauf hingewiesen, dass das Spielen eine Funktion für die Einübung von Verhaltensweisen spielen kann. So wird die funktionale Komponente im Spielen betont, wenn Eibl-Eibesfeldt bemerkt, im Spiel könne die »plastische Kombination verschiedener Bewegungsweisen« geübt werden³², und wenn Morris der Ansicht ist, die selbstgenügsame Aktivität halte das Tier gesund und »stärkt seine körperliche und mentale Konstitution für den Lebenskampf«.³³

Funktionalistische Theorien

Im Rahmen von biologischen Analysen dominieren bis in die Gegenwart funktionalistische Deutungen des Spielens bei Tieren. Methodisch können diese bereits insofern favorisiert werden, als es den systematischen Ansatz der Biologie ausmacht, die Natur nach Funktionsbezügen zu analysieren, die durch Selektion entstanden sind.

In seiner umfangreichen Darstellung des Spielverhaltens bei Tieren gibt R. Fagen, einer der führenden biologischen Spielforscher, 1981 eine stark funktionalistische Definition des Spielverhaltens, die er auch in späteren Definitionen beibehält (vgl. Tab. 264).³⁴ Um der Diversität des Gegenstandes gerecht zu werden, plädiert Fagen zwar für eine offene Definition. Er hält in seinem Vorschlag zur Begriffsbestimmung aber daran fest, das Spielen funktional nicht jenseits der biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung zu stellen.

In diese Richtung weisen auch die Deutungen des Spiels, die im Rahmen der Evolutionären Psychologie (↑Kulturwissenschaft) entwickelt werden. L. Cosmides und J. Tooby, zwei Hauptvertreter dieses

1. Keine unmittelbare, offensichtliche Funktion
2. Hohe Variabilität
3. Schnelle und energieaufwändige Durchführung
4. Übertriebene, unvollständige oder ungeschickte Aufführung
5. Bei jungen Tieren am meisten verbreitet
6. Fehlen in Kontexten mit festen sozialen Rollen
7. Besondere Spiel-Signale
8. Vermischung von Verhaltensmustern aus verschiedenen Kontexten
9. Weitgehendes Fehlen von Drohung und Unterwerfung
10. Weitgehendes Fehlen von Endhandlungen
11. Stimulationssuche
12. Affektiv angenehm

Tab. 265. Merkmale des Spielverhaltens (nach Burghardt, G.M. (1984). *On the origins of play*. In: Smith, P.K. (ed.). *Play in Animals and Humans*, 5-41; ders. (2005). *The Genesis of Animal Play*: 65).

Ansatzes, schlagen im Jahr 2000 vor, zwischen zwei Modi des Vorliegens von Anpassungen zu unterscheiden, einem *funktionalen Modus* (»functional mode«), der den normalen Anwendungsfall einer Anpassung darstellt, und einem *Organisationsmodus* (»organizational mode«), dem Modus zur Perfektionierung und Koordination von Verhaltensmustern.³⁵ Auch das Spiel kann dem Organisationsmodus zugeordnet werden: In ihm vollzieht sich zwar keine unmittelbar dem Überleben und der Fortpflanzung dienliche Aktivität, aber doch ein vermittelt funktionales Geschehen, das in der Perfektionierung von Bewegungsabläufen und einer Integration und Koordination von Verhaltensweisen besteht.

Probleme der Definition

Probleme in der Definition von »Spiel« ergeben sich daraus, dass die damit bezeichneten Verhaltensweisen hinsichtlich ihrer Struktur sehr verschieden sind; »Spiel« stellt also insofern eine sehr heterogene Kategorie dar (wie allerdings auch viele andere Verhaltenskategorien; ↑Verhalten).³⁶ »Spiel« bildet wesentlich eine funktionale Kategorie und ist über ein negatives Kriterium definiert: das Fehlen einer Nützlichkeit und Überlebensdienlichkeit in dem Kontext, in dem ausgeführt wird. Aufgrund der Schwierigkeiten der Definition wird von manchen Verhaltensforschern bezweifelt, dass »Spiel« tatsächlich eine einheitliche Verhaltenskategorie bildet.³⁷

Die Definitionsprobleme ergeben sich auch aus der Schwierigkeit, bestimmte Verhaltensweisen aus der Kategorie des Spielens auszuschließen, z.B. die stereotypen Bewegungsmuster, die bei Tieren in Gefangenschaft auftreten. Auch diese weisen viele strukturelle Merkmale des Spielverhaltens auf (z.B. die Übertreibung, Repetition, Fragmentation und Ordnungsstörung des normalen Verhaltensablaufs) – und doch gelten sie aus funktionaler Perspektive nicht als Spielen.³⁸

Von anderen Autoren wird auf die ausgeprägte subjektive Komponente des Spielens hingewiesen: In vielen Beschreibungen des Spielens bei Tieren bildet die lustvolle Freiwilligkeit und das Spaßhaben einen wesentlichen Charakter des Verhaltens.³⁹ Weil das echte Spielen intentional sein müsse, wird von manchen Autoren weiter argumentiert, evolutionäre und ethologische Analysen seien insgesamt wenig tragfähig zur Analyse des Phänomens.⁴⁰

Für den methodisch auf Funktionsanalysen ausgerichteten Ansatz der Biologie müssen alle Bestimmungen des Spielens als unzulänglich gelten, die den Selbstzweckcharakter dieser Tätigkeit in den Mittelpunkt stellen (vgl. z.B. die Definitionen von Seashore, Stern und Dewey in Tab. 264).⁴¹ »Selbstzweckliche Tätigkeit« (Stern) kann das Spielen in biologischer Perspektive nur im Moment seiner Ausführung sein; letztlich ist es aber funktional zu integrieren in die organischen Funktionsbezüge und deren universale Ausrichtung auf die ultimativen Zwecke, die der Biologie ihre systematische Ordnung geben: Selbsterhaltung und Fortpflanzung.

Kennzeichen des Spielens

Verbreitet ist es, Spielen nicht über die Struktur des Verhaltens, sondern seine Funktion, oder genauer gesagt seine situative Funktionslosigkeit zu definieren. Es wird aber daneben auch versucht, strukturelle Merkmale als allgemeine Kriterien von Spielverhalten zu identifizieren. Dazu zählen die übertriebene Ausführung der Bewegung, ihre Wiederholung, Fragmentierung oder gestörte Ordnung (vgl. die Definition von Martin und Caro 1985 in Tab. 264). Diese Merkmale gelten v.a. für Bewegungs- und Selbst-Spiele: Übertreibung und Wiederholung normaler Bewegungsabläufe zeigen sich u.a. in Rotations- oder Hin- und Herbewegungen des Körpers wie Rollen oder Kopfschütteln.⁴² Spiele im sozialen Kontext sind durch das Fehlen von klaren Dominanzhierarchien, häufigen Rollentausch und »Fairness« gekennzeichnet, insofern verletzendes Verhalten nicht eingesetzt werden oder stärkere Tiere sich selbst handikapen.⁴³

Aufbauend v.a. auf den Arbeiten I. Eibl-Eibesfeldts⁴⁴ gibt M. Meyer-Holzapfel 1956 einen Überblick über die verschiedenen Arten des Spielens bei Säugetieren. Statt eine Definition des Spielens zu liefern, führt sie eine Liste von Kennzeichen des Spielverhaltens an. Diese lauten: »1. Dem Spiel fehlt der spezifische Ernstbezug«, »2. Die gesetzmäßige Reihenfolge der Appetenzen und Instinktbewegungen ist im Spiel aufgelöst«, »3. Das Spiel tritt nur in Aktion, solange keine echte Instinkthandlung aktiviert ist«, »4. Das Spiel hat kein außerhalb liegendes Ziel«, »5. Das Spiel ist oft wiederholbar«, »6. Das Spiel ist objektbezogen«, »7. Im Spiel bleiben die sozialen Hemmungen erhalten«, »8. Zum Spielen gehört meist ein der Neugier entspringendes Probieren« und »9. Das Spiel ist lustbetont«.⁴⁵

In zeitlicher Hinsicht verbringen die Organismen vieler untersuchter Arten einen nicht unerheblichen Anteil ihrer Aktivitäten mit Spielen: Bei fast allen Arten, bei denen das Spielen näher untersucht wurde, wird es zu etwa 1-10% der Zeit betrieben.⁴⁶ Besonders Lokomotionsspiele bei jungen Affen können aber bis zu über 90% der Zeit in Anspruch nehmen.⁴⁷

Von der Neugier zur Kultur

Eine besondere Verbindung weist das Spielen zum Neugier- und Erkundungsverhalten auf, andererseits ist aber nicht jedes Neugierverhalten auch ein Spielen.⁴⁸ Meist wird das Spielen als eine Kategorie von ↑Verhalten verstanden, daneben kann es aber auch als ein soziales Verhältnis oder ein mentaler Zustand angesehen werden.⁴⁹ Als ausgemacht gilt es außerdem, dass Spielen sowohl eine Voraussetzung als auch eine integrale Komponente von ↑Kultur darstellt. Biologisch gesehen bleibt das Spielen aber gleichsam auf halber Strecke auf dem Weg zur Kultur stehen: Dem Spielen (der Tiere) kommt zwar im unmittelbaren Kontext seiner Ausführung keine Funktion im Hinblick auf die ultimativen biologischen Funktionen zu, im weiteren Kontext kann es aber durchaus auf diese Funktionen bezogen werden (im Sinne eines Trainings) – für kulturelles Handeln gilt dies jedoch nicht: Es hat sich nicht nur hinsichtlich der proximativen, sondern auch der ultimativen Funktionen von den biologischen Bezügen befreit.

Typen des Spielens

Verschiedene einfache Einteilungen des Spiels sind vorgeschlagen worden. Dem Inhalt des Spiels nach unterscheidet Meyer-Holzapfel 1956 Bewegungsspiele, Kampfspiele, Fluchtspiele, Jagd-, Fang- und Fressspiele sowie individuelle Spiele.⁵⁰

Verbreitet ist daneben eine Dreiteilung von Typen des Spielens: *soziales Spielen* (»social play«) mit Artgenossen, *Objektspielen* (»object play«) mit leblosen Objekten und *Bewegungsspielen* (»locomotor play«), u.a. einem schnellen Laufen.⁵¹ Die Kategorie des *Selbst-Spiels* (»self-play«) überschneidet sich mit den beiden letzten Formen. Besonders das physische Training als Funktion des Bewegungsspielens ist gut untersucht und vielfach bestätigt.⁵²

Vielfältiger Gegenstand

Die empirische Untersuchung und theoretische Deutung des Spielens wird bis in die jüngste Vergangenheit intensiv fortgesetzt. Neben den weiterhin vertretenen älteren Theorien, nach denen das Spielen Ausdruck überschüssiger Energien ist⁵³ oder dem motorischen Training in sensitiven Phasen der Entwicklung dient⁵⁴, werden dabei auch Ansätze diskutiert, die das Spielen im Zusammenhang der sozialen Selbsteinschätzung interpretieren (Thompson 1998: »self-assessment hypothesis«)⁵⁵, oder andere, die es als Strategie zur Lebensbewältigung in einer komplexen, aus unerwarteten Situationen bestehenden Umwelt verstehen (Špinková et al. 2001: »training for the unexpected hypothesis«)⁵⁶. Auch der Einfluss des Spielens auf die Evolution des Bewusstseins ist Gegenstand von Überlegungen.⁵⁷ Spielen wird dabei nicht nur bei Vögeln und Säugetieren, sondern auch bei anderen Wirbeltieren, wie z.B. Schildkröten oder Wirbellosen wie Tintenfischen, beschrieben.⁵⁸ Ihm wird dabei nicht nur eine Rolle bei der Reifung von Verhaltensweisen zugeschrieben, sondern auch bei der Bewahrung von komplexen Bewegungsmustern, die im Spielen ständig trainiert werden.

Nachweise

- 1 Schiller, F. (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen (NA, Bd. 20, 309-412): 359.
- 2 a.a.O.: 406.
- 3 Jean Paul (1807/14). *Levana oder Erziehlehre*: 165 (§ 49).
- 4 Fröbel, F. (1840). *Bewegungsspiele aus dem Leben und Spielen des Kindes entwickelt* (Ausgewählte Schriften, Bd. 3, Stuttgart 1982, 52-85): 52.
- 5 Thompson, E.P. (1851). *The Passions of Animals*; vgl. Burghardt, G.M. (2005). *The Genesis of Animal Play*: 25.
- 6 Romanes, G.J. (1883). *Mental Evolution in Animals*; Büchner, L. (1876). *Aus dem Geistesleben der Thiere oder Staaten und Thaten der Kleinen*; Lindsay, W.L. (1879). *Mind in the Lower Animals in Health and Disease*.
- 7 Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 vols.: I, 39.
- 8 Spencer, H. (1870/81). *Principles of Psychology*, 2 vols.: II, 628f.
- 9 Lindsay (1879): 280.
- 10 Groos, K. (1896/1907). *Die Spiele der Tiere*: 309.
- 11 Groos (1896): 293.
- 12 a.a.O.: 294.
- 13 a.a.O.: 295.
- 14 Bühler, K. (1918). *Die geistige Entwicklung des Kindes*: 209.
- 15 Döring, A. (1890). *Die ästhetischen Gefühle*. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane* 1, 161-186: 166.
- 16 Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1174b26 (X, 4).
- 17 Döring, A. (1903). *Geschichte der griechischen Philosophie*, Bd. 2: 47; vgl. Utitz, E. (1911). *Die Funktionsfreuden im ästhetischen Verhalten*: 1; 2.
- 18 Lorenz, K. (1961). *Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens* (Über tierisches und menschliches Verhalten. *Gesammelte Abhandlungen*, Bd. II, München 1965, 301-358): 337.
- 19 Lorenz, K. (1973). *Die Rückseite des Spiegels*: 220; vgl. ders. (1978). *Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie*: 251; 265.
- 20 Lorenz, K. (1937). *Über die Bildung des Instinktbegriffes* (Über tierisches und menschliches Verhalten. *Gesammelte Abhandlungen*, Bd. I, München 1965, 283-342): 324.
- 21 Vgl. Mitchell, R.W. (1990). *A theory of play*. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior*, vol. 1, 197-227.
- 22 Lloyd Morgan, C. (1900). *Animal Behaviour*: 316; vgl. 287.
- 23 Vgl. Burghardt, G.M. (2005). *The Genesis of Animal Play*: 34ff.
- 24 Hall, G.S. (1904). *Adolescence*: 202.
- 25 Carr, H.A. (1902). *The survival values of play*. *Investigations of the Department of Psychology and Education of the University of Colorado* 1(2), 1-47.
- 26 a.a.O.: 23.
- 27 Kriegel, H. (1937). *Luxusbildungen bei Tieren unter besonderer Berücksichtigung der luftlebenden Wirbeltiere*.

- Zool. Jahrb. (Abt. Systematik) 69, 303-318: 306.
- 28** Bierens de Haan, J.A. (1932). Über das sogenannte „Waschen“ des Waschbären (*Procyon lotor*), nebst einigen Bemerkungen über die Formen und die Bedeutung der tierischen Spiele. *Biolog. Zentralbl.* 52, 329-343: 342.
- 29** Bierens de Haan, J.A. (1952). Das Spiel eines jungen solitären Schimpansen. *Behaviour* 4, 144-156: 146.
- 30** Eibl-Eibesfeldt, I. (1950). Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. *Z. Tierpsych.* 7, 558-587: 580.
- 31** Morris, D. (1962). *The Biology of Art* (dt. Biologie der Kunst, Düsseldorf 1963): 165.
- 32** Eibl-Eibesfeldt (1950): 580.
- 33** Morris (1962): 165.
- 34** Nachweise für Tab. 264: Spencer, H. (1870/81). *Principles of Psychology*, 2 vols.: II, 628f.; Seashore, C.E. (1913). *Psychology in Daily Life* (New York 1921): 31; vgl. 33; Stern, W. (1914). *Psychologie der frühen Kindheit bis zum sechsten Lebensjahre* (mit Benutzung ungedruckter Tagebücher von Clara Stern): 212; Dewey, J. (1918). *Play*. In: Monroe, P. (ed.). *A Cyclopaedia of Education*, vol. 4, 725-727: 725; Bolwig, N. (1963). Bringing up a young monkey (*Erythrocebus patas*). *Behaviour* 21, 300-330: 314f.; Anonymus (1967). *Spielverhalten*. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). *Brockhaus ABC Biologie*: 776; Rasa, O.A.E. (1971). *Social interaction and object manipulation in weaned pups of the Northern elephant seal *Mirounga angustirostris**. *Z. Tierpsychol.* 29, 82-102: 99; Bekoff, M. & Byers, J.A. (1981). A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play: an ethological hornet's nest. In: Immelmann, K. et al. (eds.). *Behavioral Development*, 296-337: 300; Fagen, R. (1981). *Animal Play Behavior*: 65; Martin, P. & Caro, T.M. (1985). On the function of play and its role in behavioral development. *Adv. Stud. Behav.* 15, 59-103: 65; Anonymus (1986). *Spielverhalten*. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). (1967/86). *Brockhaus ABC Biologie*, 2 Bde.: II, 832; Fagen, R. (1993). *Primate juveniles and primate play*. In: Pereira, M.E. & Fairbanks, L.A. (eds.). *Juvenile Primates. Life History, Development and Behavior*, 182-196: 182; Maier, R. (1998). *Comparative Animal Behavior*: 63; Burghardt, G.M. (2005). *The Genesis of Animal Play*: 82.
- 35** Cosmides, L. & Tooby, J. (2000). Consider the source. The evolution of adaptations for recoupling and metarepresentations. In: Sperber, D. (ed.). *Metarepresentations. A Multidisciplinary Perspective*, 53-116; dies. (2001). Does beauty build adapted minds? In: *Substance. A Review of Theory and Literary Criticism* 94/95, 30, 6-25.
- 36** Hinde, R.A. (1966/70). *Animal Behavior*: 356.
- 37** Schlosberg, H. (1947). The concept of play. *Psychol. Rev.* 54, 229-231; Lazar, J.W. & Beckhorn, J.D. (1974). *Social play or the development of social behavior in ferrets (*Mustela putorius*)?* *Amer. Zool.* 14, 405-414.
- 38** Burghardt (2005): 61.
- 39** Spinka, M., Newberry, R.C. & Bekoff, M. (2001). *Mammalian play: training for the unexpected*. *Quart. Rev. Biol.* 76, 141-168.
- 40** Rosenberg, A. (1990). Is there an evolutionary biology of play? In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior*, vol. 1, 180-197.
- 41** Vgl. Gilmore, J. (1966). *Play, a special behavior*. In: Haber, R.N. (ed.). *Current Research in Motivation*, 343-355: 343.
- 42** Wilson, S. & Kleiman, D. (1974). *Eliciting play: a comparative study*. *Amer. Zool.* 14, 341-370; Sade, D.S. (1973). *An ethogram for rhesus monkeys, I. Antithetical contrasts in posture and movement*. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 38, 537-542.
- 43** Altmann, S.A. (1962). *Social behavior of anthropoid primates: analysis of recent concepts*. In: Bliss, E.L. (ed.). *Roots of Behavior*, 277-285.
- 44** Vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1950). Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (*Meles meles* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spielens. *Z. Tierpsych.* 7, 327-355; ders. (1951). *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L.)*. *Z. Tierpsychol.* 8, 370-400.
- 45** Meyer-Holzapfel, M. (1956). *Das Spiel bei Säugetieren*. In: *Handbuch der Zoologie*, Bd. 8, 10 (5): 4-10.
- 46** Fagen, R. (1981). *Animal Play Behavior*: 273.
- 47** Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. (1973). *Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta palliata*)*. *Folia Primatol.* 20, 27-71.
- 48** Hutt, C. (1966). *Exploration and play in children*. *Symp. Zool. Soc. London* 18, 61-81.
- 49** Fagen (1981): 21.
- 50** Meyer-Holzapfel (1956).
- 51** Bekoff, M. & Byers, J.A. (1981). A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play: an ethological hornet's nest. In: Immelmann, K. et al. (eds.). *Behavioral Development*, 296-337: 300f.; Burghardt, G.M. (2005). *The Genesis of Animal Play*: 84-88.
- 52** Brownlee, A. (1954). *Play in domestic cattle: an analysis of its nature*. *Br. Vet. J.* 110, 48-68; Fagen, R. (1976). *Exercise, play, and physical training in animals*. In: Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. (eds.). *Perspectives in Ethology*, vol. 2, 189-219.
- 53** Barber, N. (1991). *Play and energy regulation in mammals*. *Quart. Rev. Biol.* 66, 129-147.
- 54** Byers, J.A. (1998). *Biological effects of locomotor play: getting into shape, or something more specific?* In: Bekoff, A. & Byers, J.A. (eds.). *Animal Play*, 205-220.
- 55** Thompson, K.V. (1998). *Self assessment in juvenile play*. In: Bekoff, A. & Byers, J.A. (eds.). *Animal Play*, 183-204.
- 56** Špinková, M., Newberry, R.C. & Bekoff, M. (2001). *Mammalian play: training for the unexpected*. *Quarterly Review of Biology* 76, 141-168.
- 57** Burghardt, G.M. (1999). *Conceptions of play and the evolution of animal minds*. *Evol. Cognit.* 5, 115-123.
- 58** Vgl. Burghardt, G.M. (1996). *Problems of reptile play: environmental enrichment and play behavior in a captive Nile soft-shelled turtle, *Trionyx triunguis**. *Zoo Biology* 15, 223-238.

Literatur

- Groos, K. (1896/1930). Die Spiele der Tiere.
- Buytendijk, F.J.J. (1933). Wesen und Sinn des Spiels. Das Spielen des Menschen und der Tiere als Erscheinungsform der Lebenstrieb.
- Bruner, J.S., Jolly, A. & Syla, K. (eds.) (1976). Play. Its Role in Development and Evolution.
- Müller-Schwarze, D. (ed.) (1978). Evolution of Play Behavior.
- Fagen, R. (1981). Animal Play Behavior.
- Bekoff, A. & Byers, J.A. (eds.) (1998). Animal Play.
- Burghardt, G.M. (2005). The Genesis of Animal Play.

Stoffwechsel

Das Wort ›Stoffwechsel‹ ist ein zentraler biologischer Begriff, der Anfang des 19. Jahrhunderts geprägt wird.¹ Die als ›Stoffwechsel‹ bezeichnete Sache wird aber schon lange vorher diskutiert. Das Wort ›Stoff‹, von dem der biologische Ausdruck abgeleitet ist, wird erst im 17. Jahrhundert über das niederländische ›stoffe‹ aus dem italienischen ›stoffa‹ ›Stoff, Gewebe‹ ins Deutsche entlehnt und findet zunächst in der Handwerker- und Kaufmannssprache zur Bezeichnung von Seidengewebe Verbreitung.

Frühe Wortverwendungen

Wohl unabhängig voneinander verwenden verschiedene Autoren den Ausdruck ›Stoffwechsel‹ im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts. Unter diesen sind J.H.F. von Autenrieth 1802 (›Stoffwechsel‹²), J.F. Ackermann 1804 (›Das organische Leben besteht eben sowohl, wie jede andere Veränderung in der Natur, durch den Stoffenwechsel, welcher in dem Raume Statt hat, den wir den Organismus nennen‹³; 1806: ›der bei jedem, organischen Leben vor sich gehende Stoffenwechsel‹⁴), F.J. Gall et al. 1806 (›die Ablagerung der Knochenmasse, welche zu allen Zeiten den Stoffwechsel, auch in den Schedelknochen, unterhält‹⁵), P.F. von Walther 1808 (zu physiologischen Umstellungen im Schlaf: ›die Ernährung der Organe und der Stoffwechsel ist rascher, mehrere Absonderungen sind häufiger‹⁶), F.L. Augustin 1809 (›Im Allgemeinen wird durch diesen Stoffwechsel der Organismus, wahrscheinlich ohngefähr in sieben Jahren (den Stufenjahren des Lebens, den Perioden der Pubertät), gänzlich erneuert‹⁷), K.W. Hochstetter 1809 (›den beständigen Stoffwechsel unseres Körpers‹⁸) und E. Bartels 1809 (›Stoffwechsel‹⁹). (S.T. Sömmerring verwendet den Ausdruck, entgegen wiederholter Behauptung¹⁰, wohl eher nicht.)

Veranlasst ist diese Wortprägung offenbar durch Beschreibungen des Phänomens am Ende des 18. Jahrhunderts. Diese stehen im Zusammenhang mit genaueren chemischen Analysen des Stoffumsatzes in der Atmung und ↑Ernährung. Der Stoffwechsel wird dabei als zentrales Merkmal der Lebewesen verstanden, durch das die Lebewesen sich erhalten. Gerade bekannte Ärzte und Physiologen beschreiben den Stoffwechsel im letzten Jahrzehnt des 18. Jahr-

Der Stoffwechsel ist die Gesamtheit der Prozesse der Veränderung der von einem Organismus aus seiner Umwelt aufgenommenen Stoffe, deren Verwertung und eventuell Umwandlung zu körpereigenen Stoffen sowie des kontrollierten Abbaus und Austauschs der im Körper vorhandenen Stoffe.

Digestion (Quintilian 1. Jh.) 411
 Exkrement (Plinius um 79) 412
 Assimilation (Gilbertus Anglicus vor 1250) 411
 Verdauung (15. Jh.) 412
 Exkretion (Hermolaus Barbarus 1481) 412
 Sekretion (Laurentius Laurentianus 1494) 412
 Transpiration (16. Jh.) 413
 Selbstreproduktion (Schelling 1799) 419
 Dissimilation (Bichat 1800) 412
 Stoffwechsel (Autenrieth 1802) 410
 metabolisch (Schwann 1839) 412
 Metabolismus (Reich 1844) 412
 intermediärer Stoffwechsel (Lehmann 1852) 411
 Betriebsstoffwechsel (Pfeffer 1878) 417
 Anabolismus (Gaskell 1886) 412
 Katabolismus (Gaskell 1886) 412
 Baustoffwechsel (Pfeffer 1895) 417

hunderts. So heißt es 1795 bei C.W. Hufeland: ›Unsure Bestandtheile wechseln unaufhörlich, werden uns durch Excretion entzogen, und durch Luft und Nahrung wiedergegeben, und die Operation des Lebens selbst supponirt einen beständigen Wechsel dieser Bestandtheile, folglich eine beständig neue Erzeugung und Schöpfung‹.¹¹ Im gleichen Jahr konstatiert J.D. Brandis, in einem Tier bestehe ›ein beständiger Wechsel der organischen Materie‹, den er als Ergebnis der Wirkung einer ›Lebenskraft‹ ansieht und für die Ursache der ›thierischen Wärme‹ hält.¹² J.C. Reil spricht 1796 allgemein von einem ›Wechsel der Materie‹ im lebendigen Körper.¹³ J.F. Ackermann ist 1797 der Auffassung, gerade durch die ›immerdauernde Zersetzung der Theile‹ werde das Leben unterhalten.¹⁴ Und für J.S. d'Outrepoint ist der ›Wechsel der Materie‹ das ›Mittel der Natur, durch welches sie die Actionen in den Organen bewirkt‹.¹⁵ ›Mir scheint es, als wenn in dem Wechsel der Materie das ganze Geheimnis des Lebens sich auflöse; der Zweck desselben also der sey Leben wirklich zu machen. [...] der Wechsel der Materie [ist] die Ursache der Lebensäußerungen‹.¹⁶

Nicht als Stoffaustausch, sondern als Stoffumwandlung versteht F. von Gruithuisen das Konzept des Stoffwechsels 1811. Er bestimmt den ›Stoffwechsel‹ als Qualitätsänderung von Stoffen, z.B. im Übergang des ›Tropfbarflüssigen‹ in die ›festweiche Form‹ des Organischen. Die Stoffe werden dabei ›im Organischen durch das Organische von einer Qualität in die andere geführt‹.¹⁷ ›Mittel des Zellengewebes und Stoffwechsels hat sich das Eindringen des Nahrungsstoffes in das Parenchyma des Polyps, das Ausdringen des Verbrauchten, und der oberflächliche Athmungsprozeß in Kreislauf, Lungensystem, Sekretionssystem und Lymphsystem

verwandelt«.¹⁸ Im nervenphysiologischen Zusammenhang gebraucht C.G. Carus 1814 den Ausdruck (»der andauernde Stoffwechsel der Nervensubstanz« in der »Reproduction der Nerven«).¹⁹ Im folgenden Jahr erscheint das Wort auch bei G.C.L. Sigwart.²⁰ Für Sigwart besteht der Stoffwechsel in der Entwicklung und Umwandlung der tierischen Gewebe, ihrem Abbau und Zerfall.

Bis zur Mitte des Jahrhunderts taucht das Wort nur sporadisch auf, es findet sich u.a. bei F. Tiedemann (1830 parallel zu »Austausch der Materie«)²¹, J. Müller²², C.G. Carus²³ und K.F. Burdach.²⁴ Für A.A. Berthold (1829) enthält der Begriff »Stoffwechsel« »die Annahme, daß nach einem bestimmten Zeitverlauf die Materie des Körpers eine andere sei, als sie vorher war«; man könne dies zwar nicht »streng und mathematisch beweisen«, es habe aber doch die größte Wahrscheinlichkeit »der Analogie und Induction nach«.²⁵ Eine empirische Evidenz für einen Stoffwechsel besteht nach Berthold in dem allmählichen Verschwinden eines Farbstoffs, der einem Organismus zugeführt werde.

Einen eigenen Eintrag erhält der Begriff 1844 in dem »Encyclopädischen Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften«. Dort wird er zugleich über »Stoffumwandlung« und »Stoffaustausch« definiert: »Unter Stoffwechsel versteht man die Umsetzung der Körperbestandtheile in andere Formen und gleichzeitige Bildung von neuen homogenen Formen durch das beständige Hinzutreten nährender Substanzen«.²⁶ Später heißt es in dem Wörterbuch, der Stoffwechsel bestehe aus den »zwei Acten« der »Zersetzung und Neubildung«.²⁷

J. von Liebig, auf den die Prägung des Wortes oft zurückgeführt wird, spricht meist von der »Metamorphose« der Nahrung und verwendet den Ausdruck »Stoffwechsel« nur sehr vereinzelt²⁸ (noch nicht in seiner »Agriculturchemie« von 1840²⁹).

»Innerer« und »äußerer« Stoffwechsel

Die beiden Aspekte der Stoffumwandlung und des Stoffaustauschs werden in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts terminologisch zu trennen versucht. Bei I. Döllinger heißt es 1819, die Verwandlung der Stoffe sei von »zweyerlei Art«: Es gebe einen »inneren« und »äußerlichen« Stoffwechsel. Für ersteren gelte »Im Innern des Leibes wandeln sich die Formen, unter welcher der Thierstoff erscheint, wechselweise in einander um, der einfache Thierstoff wird Blut, Nervenmark; das Blut, das Nervenmark wandeln sich wieder in einfachen Thierstoff um.« »Die zweyte Art des Stoffwechsels ist die äußerliche; der individuelle Thierleib setzt Stoffe an die äußere Natur ab, und

nimmt dafür andere wieder auf«.³⁰ K.F. Burdach greift diese Terminologie 1840 auf. Der äußere Stoffwechsel besteht nach Burdach als Stoffaustausch zwischen »dem Organismus und der Außenwelt«, der innere Stoffwechsel dagegen als Stoffaustausch zwischen den verschiedenen »Gebilden« des Körpers.³¹

Die in einem Körper stattfindenden Stoffumwandlungen bezeichnet C.G. Lehmann 1852 mit dem Terminus *intermediärer Stoffwechsel*.³² Benannt ist für Lehmann damit »jener Umsatz, der im lebenden Organismus bis zu einem gewissen Grade unabhängig von Aufnahme und Ausgabe vor sich geht«³³; bezeichnet seien damit die »Zwischenstufen der inneren Stoffbewegungen«³⁴.

Terminologie

Verschiedene einschlägige Termini stehen im Bedeutungsumfeld von »Stoffwechsel«. Aristoteles spricht von *πεπτικός* für die Fähigkeit zur Aufbereitung der Nahrung durch Wärme, also im Sinne von »Kochen, Verdauung«.³⁵ Der römische Arzt Galen verwendet den Ausdruck *ὁμόιωσις* mit der Bedeutung »Angleichung« oder »Assimilation«.³⁶ Einer der ältesten lateinischen Ausdrücke lautet *Digestion*, der im klassischen Latein zunächst »Verteilung« bedeutet³⁷, bei Quintilian im ersten nachchristlichen Jahrhundert aber auch im Sinne von »Verdauung« verwendet wird³⁸ (vgl. auch den *virtus digestiva* von Albertus Magnus³⁹). Seit der Mitte des 13. Jahrhunderts etabliert sich in lateinischen Texten – wohl als Übersetzung des griechischen *ὁμόιωσις* – die Bezeichnung *Assimilation* (»assimilatio«, abgeleitet von lat. *assimulatio* »Ähnlichkeit, Einander-ähnlich-Machen«)⁴⁰, die seit Anfang des 17. Jahrhunderts auch im Englischen verwendet wird.⁴¹

In der Pflanzenphysiologie ist es in der Mitte des 19. Jahrhunderts üblich, die Assimilation in erster Linie mit der Produktion von Kohlenhydraten während der Photosynthese in Verbindung zu bringen.⁴² W. Pfeffer hält es am Ende des Jahrhunderts aber für korrekter, unter der Assimilation jede Form der Produktion von komplexen organischen Stoffen zu verstehen (»diejenigen physiologischen Prozesse [...], die im Organismus zur Herstellung von plastischen Stoffen dienen«⁴³) – neben der »photosynthetischen Assimilation« steht nach Pfeffer u.a. die »chemosynthetische Assimilation«⁴⁴ (↑Ernährung).

X. Bichat ordnet im Jahr 1800 zur »Ordnung der Assimilation« die physiologischen Funktionen der Digestion, Zirkulation, Respiration und Nutrition. Dem stellt er die »Ordnung der Desassimilation« (»dèsassimilation«) gegenüber, zu der er die Funktionen der Absorption, Zirkulation, Exhalation und

Sekretion rechnet.⁴⁵ In der deutschen Übersetzung von Bichats Werk von 1802 wird das Begriffspaar *Assimilation* und *Dissimilation* verwendet (»Jene doppelte Bewegung der Assimilation und Dissimilation, deren Resultat Ernährung ist, hören nur mit dem Leben selbst auf«).⁴⁶ Diese Zweiteilung des Stoffwechselgeschehens in Auf- und Abbauprozesse findet im 19. Jahrhundert in verschiedenen Begriffspaaren ihren Ausdruck, so 1804 bei D. Troxler in der Opposition von »Assimilation und Egestion«⁴⁷ oder 1822 bei H.M.D. de Blainville in der Gegenüberstellung von »composition« und »décomposition«⁴⁸ oder »accroissement« und »décroissement«⁴⁹. Erst am Ende des 19. Jahrhunderts setzt sich für diese zweite Ordnung die Bezeichnung »Dissimilation« durch.⁵⁰ Das Begriffspaar *Assimilation/Dissimilation* bezieht E. Hering 1874 zunächst auf den Auf- und Abbau von »Sehsubstanzen«, die seiner Meinung nach der Farbwahrnehmung zu Grunde liegen.⁵¹

Der heute geläufigste Ausdruck *Metabolismus* (nach griech. μεταβολή »Wechsel«) wird in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gebildet. In einem deutschen Fremdwörterbuch erscheint der Ausdruck 1829 als Synonym von »Metabole« in heilkundlicher Bedeutung und wird erläutert als »eine Umwandlung, Veränderung der Zeit, Luft od. Krankheit; auch eine Versetzung der Buchstaben«.⁵² Einflussreich für den späteren biologischen Gebrauch wird T. Schwanns Formulierung von 1839, dass die Prozesse der chemischen Veränderung von Zellen »metabolische Erscheinungen« seien.⁵³ Im Anschluss daran erscheint das Substantiv »Metabolismus« seit den 1840er Jahren im Deutschen (Reich 1844)⁵⁴, dann im Französischen (Milne-Edwards 1857: »métabolisme«)⁵⁵ und danach im Englischen (Foster 1878)⁵⁶.

Parallel zur Unterscheidung von Assimilation und Dissimilation etabliert sich seit Ende des 19. Jahrhunderts die Gegenüberstellung von *Anabolismus*⁵⁷ im Sinne des aufbauenden Stoffwechsels und *Katabolismus*⁵⁸ zur Bezeichnung des abbauenden, destruktiven Metabolismus. Die Unterscheidung wird 1886 von W.H. Gaskell eingeführt.

Das deutsche Wort *Verdauung* schließlich ist seit dem 15. Jahrhundert nachgewiesen (abgeleitet von dem Verb »verdauen«, mhd. »verdōu[we]n«, ahd. »fir-douwen« »verflüssigen, auflösen«; vgl. »Tau«). Der »Zedler« definiert die Verdauung oder »Dauung« 1734 als »eine Arbeit des Magens, durch welche alle genossene Speiß und Tranck, vermittelt der natürlichen Wärme und Hülfe derer nahe dabey gelegenen Theile des Eingeweidcs, sonderlich der Leber, verzehret und zur Nahrung des Leibes geschickt gemacht werden«.⁵⁹

Von einigen Autoren wird auch der für chemische Umsetzungen vielerlei Art verwendete Ausdruck *Fermentation* für den Stoffwechsel verwendet. Der Ausdruck hat antike Wurzeln (abgeleitet von lat. »fervere« »kochen, wogen«) und bezieht sich auf das Entstehen von Gasen bei Prozessen der Gärung oder Fäulnis (analog zum Wasserdampf beim kochenden Wasser). Ableitungen des Wortes erscheinen z.B. bei Plinius im Zusammenhang mit der Brotsäuerung (»palamque est naturam [farinae] acore fermentari«⁶⁰); im Mittelalter, besonders im Kontext der Alchemie, wird er für sehr verschiedene chemische Umwandlungsprozesse verwendet. Mitte des 17. Jahrhunderts identifiziert J.B. van Helmont besondere Stoffe der Verdauung und bezeichnet diese als *Fermente* (↑Molekularbiologie). Im Prozess der Alkoholgärung betrachtet van Helmont besonders die Ausscheidung der Kohlensäure und erklärt sie analog zum Aufgehen einer Saat (»imago fermenti impregnata massam semine«).⁶¹ 1659 bezeichnet F. de le Boe Sylvius den Verdauungsvorgang, der den Stoffwechsel bewirkt, als *fermentatio*.⁶²

Neben der Nahrungsaufnahme (↑Ernährung) und der Nahrungsumwandlung im Körper bildet auch die Abgabe der Abfallstoffe einen Teil des Stoffwechselgeschehens. Die abgegebenen Stoffe werden bereits im klassischen Latein *Excrement* (Plinius: »excrementum«) genannt.⁶³ Der Vorgang der Abscheidung heißt spätestens seit den humanistischen Übersetzungen der klassischen griechischen Texte zur Naturlehre Ende des 15. Jahrhunderts *Exkretion* (Hermolaus Barbarus 1481: »excretio«⁶⁴; im Französischen 1534 bei Rabelais: »excrétion des digestions naturelles«⁶⁵). Das Wort ist abgeleitet von dem lateinischen Verb »excrecere« mit der ursprünglichen Bedeutung »herauswachsen, emporwachsen, überhandnehmen«.

Parallel dazu wird – auch bereits von den Humanisten des späten 15. Jahrhunderts – von der *Sekretion* gesprochen (Laurentius Laurentianus 1494: »in secretione sanguis«⁶⁶). Im klassischen Latein ist eine *secretio* eine Trennung in Teile oder Absonderung.⁶⁷ Regelmäßig verwendet wird »Sekretion« im engeren physiologischen Kontext aber erst seit Mitte des 17. Jahrhunderts (engl.: Browne 1646: »secretion« für die Abscheidung von Flüssigkeit auf der Haut einer Kröte⁶⁸; franz. Winslaw 1711 für die Trennung von Bestandteilen des Blutes, wie der Gallenflüssigkeit vom Rest des Blutes: »la separation de chacune de ces liqueurs du reste du sang a esté nommé *Secretion* par les anatomistes«⁶⁹).

Eine explizite konzeptionelle Trennung der Sekretion (»sécrétion«) als Abscheidung von Flüssigkeiten im Körperinneren von der Exkretion (»excrétion«)

als äußere Stoffabsonderung vollzieht der französische Physiologe T. Bordeu 1752.⁷⁰ Die scharfe Abgrenzung dieser beiden Prozesse etabliert sich aber erst im 19. Jahrhundert. Am Ende des Jahrhunderts stellt für den Pflanzenphysiologen W. Pfeffer ein Exkret ein ausgeschiedenes »unnützes Nebenproduct« dar; ein Sekret spielt dagegen »eine Rolle im Dienste der Pflanze«, indem durch seine Wirkung in der Umwelt »die Existenzbedingungen für den Organismus erhalten werden sollen«.⁷¹

Eine besondere Form der Stoffausscheidung von Organismen stellt die **Transpiration** dar. Dieser Ausdruck (abgeleitet von lat. ›trans‹ »hindurch« und ›spirare‹ »hauchen, atmen«) wird im Französischen bereits seit Beginn des 16. Jahrhunderts verwendet. Er bezieht sich anfangs aber offenbar auf ein besonderes Verhalten von Blut und auf medizinische Techniken.⁷² Im Englischen taucht der Ausdruck in botanischen Schriften seit Mitte des 16. Jahrhunderts auf.⁷³ Auf das Austreten von Schweiß aus den Poren der Haut von Tieren und Menschen wird das Wort offenbar erst Ende des 17. oder Anfang des 18. Jahrhunderts bezogen.⁷⁴ Anfang des 18. Jahrhunderts wird ›Transpiration‹ auch ins Deutsche entlehnt. Im botanischen Kontext erscheint der Ausdruck im Französischen im Vorwort von Buffons Übersetzung von S. Hales ›Vegetable Staticks‹ (1727).⁷⁵ Hales ist es, der den Nachweis erbringt, dass die höheren Pflanzen, anders als viele Tiere, kein Kreislaufsystem zum Transport von Nährstoffen nutzen, sondern von einem einseitig gerichteten Wasser- und Saftstrom durchflossen werden. Hales spricht dabei von der »Perspiration« der Pflanzen. In seinen Versuchen stellt Hales die konstante Aufnahme von Wasser durch die Wurzeln und die Abgabe durch die Blätter fest.⁷⁶

Aristoteles und Erasistratos

Aristoteles weist auf die Notwendigkeit der Ernährung und des Stoffwechsels für den Fortbestand des Lebens einer Pflanze und eines Tieres hin: Pflanzen und Tiere würden sterben, wenn sie keine Nahrung erhalten, weil sie sich selbst konsumieren (»συντρίκει γὰρ αὐτὰ ἑαυτά«).⁷⁷ Ebenso wie eine große Flamme eine kleine dadurch zerstört, dass sie deren Brennstoff aufbraucht, würde auch die erste Ursache der Verdauung, die natürliche Wärme, die Materie zerstören, in der sie ihren Sitz hat, also den Leib der Pflanzen und Tiere. Die wesentliche Wirkung der Ernährung besteht demnach im Ersatz der durch die Lebensfunktionen verbrauchten Körpermaterie.

Der alexandrinische Arzt Erasistratos argumentiert im dritten vorchristlichen Jahrhundert, dass es ein Gleichgewicht zwischen dem Gewicht der auf-

genommenen Nahrung und der abgegebenen Stoffe in einem Lebewesen geben müsse, wenn dieses sein Gewicht nicht ändere. Weil das Gewicht der Nahrung aber das der messbaren Ausscheidungen übersteigt, schließt Erasistratos auf eine sinnlich nicht erfassbare Menge von »Ausdünstungen«.⁷⁸ Im Zusammenhang dieser mechanisch-haushaltstechnischen Betrachtung von Lebewesen verwendet Erasistratos wohl als erster den Ausdruck *Ökonomie* (»ὄικονομία«) im physiologischen Kontext (↑Physiologie).⁷⁹

Empirische Untersuchungen

Systematische Untersuchungen zum Stoffwechsel finden sich seit der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts. S. Santorio veröffentlicht 1614 die Ergebnisse von Messungen mit einer von ihm konstruierten und später so genannten *Stoffwechselwaage* zur Bestimmung des Stoffhaushaltes eines Organismus.⁸⁰ Mittels dieser Waage macht Santorio viele Experimente mit sich selbst, indem er das Gewicht seines Körpers und die Aufnahme von Nahrung und Flüssigkeiten sowie die Abgabe von Urin und Kot misst. Auch die nicht fühlbare Ausdünstung von Wasserdampf durch die Haut (»perspiratio insensibilis«) wird von Santorio zu messen versucht. Das nicht direkt beobachtete, sondern nur postulierte Phänomen des Stoffwechsels dient Santorio zur Erklärung für den dauerhaften Erhalt des lebendigen Körpers, der im Gegensatz zu dem Verfaulen des toten Fleisches steht: »Weil es täglich erneuert wird« lautet Santorios Antwort auf die Frage, warum das lebendige Fleisch nicht verfault (»Caro animata cur vivit & non putrescit ut mortua? quia quotidie renovatur«⁸¹).

Dieser postulierte permanente Austausch der Körpersubstanzen durch solche Stoffe, die über die Nahrung aufgenommen werden, wird im 17. Jahrhundert zu einem festen Bestandteil physiologischer Theorie. So bemerkt R. Descartes 1645 in einem Brief an D. Mesland, ihm erscheine das Wort ›Körper‹ in Bezug auf Lebewesen unangemessen, weil ein Körper durch eine bestimmte Menge Materie gekennzeichnet sei, die Materie eines Lebewesens aber beständig ausgetauscht werde (»cette matiere [d'un corps humain] change«). Die Einheit eines Menschen könne wegen des Wechsels seiner Stoffe daher nicht als die Einheit eines Körpers bestimmt werden, sondern werde durch die Seele gegeben.⁸² Problematisch wird es für Descartes damit allerdings, die Einheit von nicht-menschlichen Lebewesen zu begründen, weil er diesen eine Seele abspricht; lediglich beiläufig führt er in anderem Zusammenhang das Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Körperteile an, um die Einheit eines Lebewesen in rein physiologischer Per-



Abb. 489. Die »Stoffwechselwaage« des italienischen Arztes S. Santorio. Santorio stellte fest, dass seine Exkremente weniger wogen als die von ihm aufgenommene Nahrung; weil er außerdem selbst nicht an Gewicht zunahm, schloss er, dass er weitere Materie auf anderem Wege, als »perspiratio insensibilis«, abgab (nach Santorio, S. (1626). *Commentaria [...] Avicennae: 557*; aus Taylor, G.R. (1963). *The Science of Life, dt. Das Wissen vom Leben. Eine Bildgeschichte der Biologie*, München 1963: 28).

spektive zu begründen⁸³. Das Phänomen des Stoffwechsels bei allen Lebewesen wird von Descartes auch in anderen Schriften betont (1648: »il faut considerer que les parties de tous les corps qui ont vie, & qui s'entretiennent par la nourriture, c'est à dire des animaux & des plantes, sont en continuel changement«).⁸⁴

Direkte Versuche zur Verdauung der Nahrung veröffentlicht R.-A.F. de Réaumur 1752.⁸⁵ Er lässt Vögel einen kleinen Schwamm herunterschlucken, der kurz danach mit Magensaft durchtränkt wieder ausgeworfen wird. Réaumur untersucht daraufhin den Einfluss dieses Saftes auf die Zersetzung der

Nahrung der Vögel, z.B. zerriebene Samen. Als Ergebnis seiner Experimente stellt Réaumur fest, dass die Verdauung nicht allein in einer Zerkleinerung, sondern auch in einer chemischen Veränderung der Nahrung (»putrefactio«) besteht. Ähnliche Versuche stellt L. Spallanzani dreißig Jahre später an. Auch er untersucht die Verdauung, indem er kleine Nahrungsportionen mit einer Schnur verbindet, sie herunterschlucken lässt und nach einer bestimmten Zeit im Magen wieder herauszieht.⁸⁶

Stoffwechsel als Stoffaustausch

Schon bevor der empirische Nachweis dafür erbracht wird, gilt eine Verbindung zwischen der Aufnahme von Stoffen und dem Austausch der Stoffe, die den Körper der Organismen ausmachen, als gesichert. Es wird also ein Zusammenhang hergestellt zwischen einerseits der Umwandlung der Stoffe im Organismus durch ihre Verdauung und andererseits dem Austausch der stofflichen Bestandteile des Organismus. Die Umwandlung der Nahrungsstoffe dient dem Organismus der Erneuerung seiner eigenen Stoffe.

Bis zum 18. Jahrhundert steht die Vorstellung der Selbsterneuerung der Organismen durch den beständigen Austausch ihrer Stoffe in erster Linie in einem theologischen Kontext. Der Erneuerung bedürftig, werden die Organismen in einer dauernden Abhängigkeit von Gott entworfen. Im 17. Jahrhundert erscheint in diesem Zusammenhang und im Kontext anderer theologischer Fragen wie der Auferstehung Jesu auch das Wort *Reproduktion* (1Fortpflanzung).⁸⁷

Locke und Leibniz: Identität trotz Stoffwechsels

Der Austausch der eigenen Stoffe des Organismus, der im Stoffwechsel vollzogen wird, wirft Fragen nach der Identität des Organismus auf: Wenn doch die Teile des Organismus stofflich nicht die gleichen bleiben, wie kann dann überhaupt die Identität eines Organismus bestimmt werden? Ausführlich nimmt sich Ende des 17. Jahrhunderts J. Locke dieser Frage an. Locke unterscheidet zwischen der Identität von Materieteilen (»particles of matter«) und von lebenden Wesen. Bei den Lebewesen bestehe die Identität nicht im Erhalt der gleichen Materieteile, sondern in etwas anderem: »For in them the variation of great particles of Matter alters not the Identity: an Oak, growing from a Plant to a great Tree, and then lopp'd, is still the same Oak [...] though [...] there may be a manifest change of the parts«.⁸⁸ Die Identität des Organismus sieht Locke in dem kontinuierlichen und organisierten Zusammenhang der Teile, die ihn im Laufe seines Lebens ausmachen. Zusammenfassend heißt es später: »An Animal is a living organized

Body; and consequently, the same Animal, as we have observed, is the same continued Life communicated to different Particles of Matter, as they happen successively to be united to that organiz'd living Body«. ⁸⁹ Abweichend von dem späteren Verständnis schreibt Locke den einzelnen Teilen des Organismus ein Leben zu, das diesen mitgeteilt werde (»Life be communicated to new Particles of Matter«); darüber hinaus gebe es ein *gemeinsames Leben* (»Common Life«) der Teile in einem Organismus. ⁹⁰

Leibniz greift diese Analysen Lockes auf und führt sie fort. Er erläutert den Austausch der Stoffe in einem Organismus durch den Vergleich mit der Erhaltung menschlicher Artefakte: So wie ein Haus dadurch in seiner Form und Funktion erhalten wird, dass beständig an ihm ausgebessert wird, ihm also neue Stoffe hinzugefügt werden, müsse auch der Organismus einer kontinuierlichen Ausbesserung seiner verschlissenen Bestandteile unterliegen. Konkret vergleicht Leibniz den Organismus mit dem in der Antike diskutierten Fall des Schiffes des Theseus. Über Jahrhunderte ist dieses Schiff als heilige Reliquie in Athen gezeigt worden. Indem verwitterte Planken des Schiffskörpers beständig ausgetauscht wurden, wurde das Schiff in seiner Form erhalten, auch wenn sich seine Bestandteile, sein Material, fortlaufend änderte: »Ainsi il faut dire, que les corps organisés aussi bien que d'autres ne demeurent les mêmes qu'en apparence, et non pas en parlant avec rigueur. C'est à peu près comme un fleuve qui change tousjours d'eau, ou comme le navire de Thésée que les Athéniens reparoient tousjours.« ⁹¹

Zunächst formuliert Leibniz (ebenso wie Locke) diese Einsicht für Pflanzen, deren lebenslanges Wachstum offensichtlich auf einer Stoffzunahme beruht, die durch eine Aufnahme und Eingliederung von Materie aus der Umwelt in den Organismus erfolgt. Trotz dieses Zuwachses an Stoffen und Änderung ihrer äußeren Form durch Wachstum und Entwicklung bleibe eine Pflanze aber die eine und gleiche, die sie seit ihrem Entstehen ist. Grund dieser Einheit ist für Locke und Leibniz die Daseinsweise des Lebewesens als dynamische ↑Organisation: »Ce qui constitue l'unité (identité) d'une même plante, est d'avoir une telle organisation de parties dans un seul corps, qui participe à une commune vie, ce qui dure pendant que la plante subsiste, quoiqu'elle change de parties.« ⁹² Weil der Prozess des Austauschs der Teile bei Tieren und Menschen der gleiche sei wie bei Pflanzen, und zwar auch in ihrem Erwachsenenalter ohne Veränderung der Form, gelte auch für die Identität des Menschen, dass diese trotz eines Wechsels der Teile erhalten bleibe, weil die wechselnden Teile

im gleichen organisierten Körper vital vereinigt werden: »Cela monstre encor en quoy consiste l'identité du même homme, savoir en cela seul qu'il jouit de la même vie, continue par des particules de matière, qui sont dans un flux perpetuel, mais qui dans cette succession sont *vitalement* unies au même corps organisé.« ⁹³

Lavoisier: *Chemie der Atmung*

Die genaue chemische Natur des Stoffwechsels der Organismen bleibt bis zum Ende des 18. Jahrhunderts weitgehend Spekulation. Der Stoffwechsel wird zwar nach dem Modell einer Verbrennung bei Kerzen beschrieben: Wie bei der Kerze die Umwandlung des Waxes in einen anderen Stoff ihre besondere Leistung des Leuchtens ermögliche, so mögliche die Nahrungsverwertung bei Lebewesen ihre besonderen Lebensaktivitäten. Die auch stoffliche Analogie der beiden Prozesse zeigt A.L. de Lavoisier am Ende des 18. Jahrhunderts. Zunächst gelingt Lavoisier der experimentelle Nachweis, dass bei jeder Verbrennung ein Stoff (Sauerstoff) verbraucht und ein anderer (Kohlendioxid) produziert wird. ⁹⁴ Im Anschluss daran zeigt er die chemische Äquivalenz der Atmung (↑Ernährung/Atmung) mit diesem Prozess der Verbrennung. ⁹⁵ In der Atmung werden die gleichen Stoffe verbraucht und freigesetzt wie bei anorganischen Verbrennungsprozessen. Die stoffliche Grundlage der Lebensfunktionen erscheint damit als die gleiche wie die anorganischer Prozesse. Lavoisier streicht dies deutlich heraus, indem er die Atmung als eine langsame Verbrennung beschreibt und die Lebewesen als brennbare Körper, die ebenso wie eine Kerze ihren eigenen Körper konsumieren: »la respiration n'est qu'une combustion lente de carbone et d'hydrogène, qui est semblable en tout à celle qui s'opère dans une lampe ou dans une bougie allumée [...] sous ce point de vue, les animaux qui respirent sont de véritables corps combustibles qui brûlent et se consomment.« ⁹⁶ Dass es gerade die Atmung ist, deren chemische Natur Lavoisier aufdeckt, wertet er selbst, angesichts des hohen symbolischen Gehalts dieses Prozesses, als einen entscheidenden Schritt auf dem Weg zu einer mechanistischen Theorie des Lebens (↑Ernährung/Atmung).

19. Jh.: *Charakteristikum des Organischen*

Als Summe der beiden komplementären Prozesse der Assimilation und Dissimilation stellt sich X. Bichat im Jahr 1800 den Stoffwechsel eines Organismus vor: »il transforme sans cesse en sa propre substance les molécules des corps voisins, et rejette ensuite des molécules lorsqu'elles lui sont devenues hétéro-

gènes«. ⁹⁷ Die Stabilität des Organismus ergebe sich als Konsequenz dieser Prozesse: »son organisation reste toujours la même, mais ses éléments varient à chaque instant«. ⁹⁸

Von der romantischen Naturphilosophie in Deutschland werden diese Analysen des Stoffwechsels als Grundlage der Daseinsweise von Lebewesen aufgegriffen und weitergerührt. Der Stoffwechsel wird dabei als ein Charakteristikum des Organischen bestimmt: So wie das Verharren der Stoffe einen anorganischen Körper ausmache, so bilde ihr Wechsel das Wesen des Lebewesens. Lebewesen können sich also nur erhalten, indem sie ihren Stoffwechsel aktiv betreiben. Für I. Kant und den von ihm beeinflussten frühen Schelling spielt das Konzept des Stoffwechsels noch keine große Rolle in der Philosophie des Organischen. Kant konzipiert einen ↑Organismus als einen spezifischen Naturgegenstand aufgrund der Beziehung der ↑Wechselseitigkeit zwischen seinen Teilen. Zentral ist dabei die wechselseitige Erzeugung und Erhaltung der Teile, nicht aber der beständige Austausch ihrer Stoffe. Kant thematisiert den Stoffwechsel daher auch allein hinsichtlich der Veränderung der aufgenommenen Stoffe durch den Organismus (vgl. Tab. 266). Der Aspekt des ständigen Austauschs der Körperstoffe findet sich bei Kant dagegen kaum, bei Schelling wird er erst seit 1798 nach Anregung durch empirisch arbeitende Biologen von Bedeutung (v.a. durch Brandis 1795: »ein beständiger Wechsel der organischen Materie«⁹⁹) (vgl. Tab. 266). Ab 1799 wird dieser Aspekt für Schelling sogar zentral, er bringt ihn mit seinen Termini der *Reproduktion* und *Selbstreproduktion* zum Ausdruck. 1799 schreibt Schelling: »Dadurch eben unterscheidet sich das Organische vom Todten, daß das Bestehen des erstern nicht ein wirkliches Seyn, sondern ein beständiges Reproducirtwerden (durch sich selbst) ist«. ¹⁰⁰ Bei Schelling findet sich auch bereits der Terminus zur Bezeichnung dieser Daseinsform der Organismen, der später einschlägig wird: der des »dynamischen Gleichgewichts« (↑Gleichgewicht). ¹⁰¹

Für K.F. Burdach (1810) beruht das Charakteristische der Organismen auf ihrer Aktivität, durch die sie überhaupt erst Bestand haben können. Die Existenz eines Organismus sei darauf angewiesen, »daß er ununterbrochen sich erzeugt; seine Materie wechselt continuirlich, aber ihr Verhältniß, namentlich ihre Form, bleibt continuirlich sich gleich; in ihm finden wir kein reines Seyn, sondern ein stetes Werden. Das Seyn ist also im Organismus durch Thätigkeit potenziert, und ist ein und dasselbe mit der Thätigkeit, während in den einzelnen unorganischen Dingen das Seyn prävalirt, und die Thätigkeit getrennt von dem-

selben hervortritt, und ihm entgegengesetzt ist«. ¹⁰² Weil »die Stoffe unaufhörlich wechseln«, bestimmt Burdach 1837 den Organismus ausdrücklich als eine Einheit der ↑Form, nicht der Materie. ¹⁰³ Der Stoffwechsel, bestehend aus einem Durchgang von Stoffen durch den Körper, erhalte diesen nur in beständigem Materieaustausch: »Der Organismus ist ein Durchgangspunct für die Stoffe, und bleibt dabei immer derselbe: die organische Materie ist hiernach das unaufhörlich Vernichtete und wieder Gebildete, also das Vergängliche und Unwesentliche; die organische Form dagegen ist das Bleibende, Wesentliche«. ¹⁰⁴

Liebig und die Agrarchemie

Eine weitere Verbreitung und stärkere Einbindung in empirische Forschungsprogramme erfährt der Stoffwechselbegriff ausgehend von J. Liebig's Schriften über die Tier- und Pflanzenchemie, in denen er die Prozesse der Stoffaufnahme und -verarbeitung sowie den Nährstoffhaushalt bei Pflanzen diskutiert. Bei Liebig ist der Stoffwechsel mit zwei Prozessen verbunden: der Umwandlung von Stoffen (»daß ein Theil der Gebilde sich zu formlosen Stoffen umsetzt«) und dem Ersatz von Körperstoffen (»daß sie ihren Zustand des Lebens verlieren und wieder erneuert werden müssen«). ¹⁰⁵ Er stellt das Konzept des Stoffwechsels in engen Zusammenhang mit den chemischen Vorgängen, die sich bei Ernährung und Atmung vollziehen. Wesentliche organische Funktionen sind nach Liebig allein aufgrund des Stoffwechsels möglich: Die »letzte Ursache« sowohl für die in einem Tierkörper erzeugte Wärme als auch für alle »Krafterzeugung« sei der Stoffwechsel, genauer: »die Wechselwirkung, welche die Bestandtheile der Speisen und der Sauerstoff der Luft auf einander ausüben. Die einzige bekannte und letzte Ursache der Lebensthätigkeit im Thier sowohl, wie in der Pflanze ist ein chemischer Proceß«. ¹⁰⁶

Von den materialistisch orientierten populären Philosophen um die Jahrhundertmitte wird die Lehre des Stoffwechsels aufgegriffen, so von 1852 J. Moleschott¹⁰⁷ und 1855 von L. Büchner¹⁰⁸. Moleschott geht dabei so weit, das Leben insgesamt mit dem Stoffwechsel zu identifizieren (»Zum Leben, das heißt zum Stoffwechsel«¹⁰⁹; vgl. Tab. 266).

Von seinem allgemeinen Prinzip der Energieerhaltung aus beurteilt J.R. Mayer 1845 den Stoffwechsel des Organischen. Er bestimmt das Wachstum der Pflanzen als eine Umwandlung der Lichtenergie in chemische Energie; das Leben der Tiere besteht im Anschluss daran in der Umwandlung der über die Nahrung aufgenommenen chemischen Energie in Bewegungs- und Wärmeenergie. ¹¹⁰

Bau- und Betriebsstoffwechsel

Seit seiner Einführung ist der Begriff des Stoffwechsels mehrdeutig, insofern er einerseits die chemische Umwandlung von Stoffen im Rahmen der Ernährung und Exkretion von Stoffen durch die Organismen und andererseits den Austausch der Stoffe, aus denen die Organismen selbst aufgebaut sind, bezeichnet. Erst Ende des 19. Jahrhunderts etabliert sich eine terminologische Unterscheidung für diese beiden Typen oder Aspekte des Stoffwechsels: die Differenzierung zwischen *Baustoffwechsel* und *Betriebsstoffwechsel* (↑Physiologie: Tab. 229). Der Terminus **Betriebsstoffwechsel** wird 1878 von dem Pflanzenphysiologen W. Pfeffer eingeführt, der ihn an dieser Stelle mit der Atmung der Pflanzen identifiziert: »Als »Athmung« oder »Betriebsstoffwechsel« sollte [...] allein der Stoffwechsel bezeichnet werden, dessen Zweck es ist, durch moleculare Umsetzungen Betriebskraft zu gewinnen, die für Bestehen und Leistungen der Pflanze nothwendig ist.«¹¹¹ Auch der Terminus **Baustoffwechsel** wird von Pfeffer eingeführt, allerdings erst 1895.¹¹² Der Baustoffwechsel besteht in der Umwandlung der von außen aufgenommenen Nahrungsstoffe zu körpereigenen Stoffen; der Betriebsstoffwechsel in den Prozessen, die die für den Unterhalt des Organismus notwendige Energie liefern.

Aufgegriffen und präzisiert werden beide Begriffe 1911 durch A. Pütter. Er definiert den »Baustoffwechsel« als die »Vorgänge der Neubildung von Körpersubstanz«¹¹³ oder genauer als »diejenigen Prozesse chemischer Veränderung [...], die dazu führen, daß von außen aufgenommene Stoffe = Nahrungsstoffe in Körperstoffe umgewandelt werden.«¹¹⁴ Den Baustoffwechsel untergliedert Pütter weiter in einen *Anbau-Stoffwechsel*, der die Zunahme an Körpersubstanz im Wachstum eines Organismus umfasst, und einen *Ersatz-Baustoffwechsel*, der sich auf den Austausch von Körpersubstanzen bezieht.¹¹⁵ Als »Betriebsstoffwechsel« bezeichnet Pütter dagegen die Prozesse, die in der Veränderung von solchen Stoffen bestehen, die aufgenommen werden, aber nicht Bestandteile des Körpers bleiben, sondern seiner Energiegewinnung dienen. Der Betriebsstoffwechsel vollzieht sich nach Pütter unter »mehr oder weniger vollständiger chemischer Zerstörung des Betriebsstoffwechselmaterials.«¹¹⁶

Die Energieversorgung eines Organismus bildet die Grundlage für seinen Kräfteinsatz und seine Bewegungen. Der Betriebsstoffwechsel kann daher weitgehend mit dem älteren Konzept des *Kraftwechsels* (Preyer 1883¹¹⁷; ↑Physiologie: Tab. 229) identifiziert werden. Der Baustoffwechsel kann wenigstens zum Teil mit den Aufbauprozessen im Or-

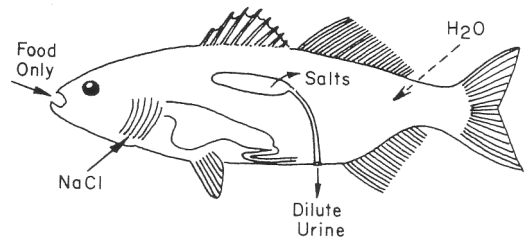


Abb. 490. Schematische Darstellung des Stoffwechsels am Beispiel des osmotischen Ionen- und Wasserhaushalts eines Süßwasserfisches (aus Prosser, C.L. (1973). *Water, osmotic balance; hormonal regulation*. In: ders. (ed.). *Comparative Animal Physiology*, vol. 1, 1-78: 49).

ganismus (Anabolismus, Assimilation) identifiziert werden. Dem Betriebsstoffwechsel würde dann der Stoffabbau (Katabolismus, Dissimilation) entsprechen. Allerdings müssen auch die Abbauprozesse von Stoffen, die vom Körper abgegeben, aber nicht energetisch verwertet wurden, zum Baustoffwechsel gezählt werden. Ein »intermediärer Stoffwechsel«, der die zwischen Stoffaufnahme und -abgabe stattfindenden Stoffumwandlungen zusammenfasst, lässt sich sowohl für den Baustoffwechsel als auch für den Betriebsstoffwechsel feststellen.

Die Möglichkeit einer eindeutigen Trennung von Bau- und Betriebsstoffwechsel wird allerdings auch bestritten. So weist L. von Bertalanffy 1932 darauf hin, dass die aufbauenden, synthetisierenden Reaktionen im Körper eines Organismus nur durch ihre Kopplung an die abbauenden, energieliefernden möglich sind.¹¹⁸ Bau- und Betriebsstoffwechsel lassen sich also nur abstrakt trennen, nicht aber im konkreten Ablauf der physiologischen Prozesse.

Der Baustoffwechsel verläuft auch bei komplex organisierten Organismen in sehr hoher Intensität: Im Körper eines Menschen werden angeblich spätestens alle neun Jahre alle Moleküle ausgetauscht, so dass kein einziges Molekül eines lebendigen menschlichen Körpers vor mehr als neun Jahren zu diesem Körper gehörte.¹¹⁹

Quantitative und biochemische Untersuchungen

Genauere quantitative Erforschungen des Stoffwechsels beim Menschen werden in den 1860er und 70er Jahren durch C. von Voit und M. Pettenkofer u.a. durch den Einsatz von Respirationskammern durchgeführt.¹²⁰ Die detaillierte biochemische Aufklärung der Stoffwechselfvorgänge gelingt aber erst im 20. Jahrhundert mit den Fortschritten der ↑Molekularbiologie und ↑Genetik. Dabei wird u.a. die Bedeutung von Kreisläufen als zentralen Stoff-

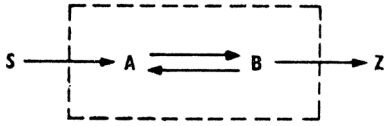


Abb. 491. Einfaches Schema des Stoffwechsels eines Organismus (aus Oparin, A.I. (1960). *Das Leben. Seine Natur, Herkunft und Entwicklung*, Jena 1963: 147).

wechselwegen deutlich (wie dem Krebs- und Calvin-Zyklus; ↑Molekularbiologie: Abb. 320), es wird die genetische Grundlage von stoffwechselkatalysierenden Enzymen (und damit von Stoffwechselkrankheiten) erkannt, und es wird die Rolle von Membranen in der organischen Energieumwandlung und der Herstellung des zentralen Energieträgers ATP herausgearbeitet (↑Molekularbiologie; Zelle).

Organismen und Maschinen

Das Charakteristikum des Stoffwechsels im Sinne eines Austauschs der Körperstoffe unterscheidet die Organismen von den brennstoffbetriebenen Fahrzeugen und Maschinen des Menschen, die über die Brennstoffzufuhr allein einen Betriebsstoffwechsel bedienen. Einige Autoren deuten diese Unterschiedenheit von Organismus und Maschine (wie wir sie bisher kennen) in naturphilosophischer Hinsicht. Sie sind der Auffassung, in dem Phänomen des organischen Stoffwechsels komme das begrenzte Potenzial der Maschinenmetapher für ein Verständnis des Organismus an seine Grenze. So argumentiert H. Jonas 1966, in einem Verbrennungsmotor würden die Teile nicht am Fluss des Brennstoffs durch den Motor teilnehmen: »ihre Substanz ist nicht einbezogen in die Umwandlungen, die der Brennstoff in seinem Durchgang durch sie erleidet, ihre physische Identität ist eine klar davon abgesetzte Tatsache.«¹²¹ Für einen lebenden Körper gelte dagegen, »daß das System selber gänzlich und stetig das Ergebnis seiner metabolischen Tätigkeit ist, und ferner, dass kein Teil des ›Ergebnisses‹ aufhört, Objekt des Metabolismus zu sein, während er gleichzeitig Vollzieher desselben ist. Schon deshalb allein ist es unrichtig, den Organismus einer Maschine zu vergleichen.«¹²²

Der Sache nach wird dieser Unterschied zwischen (konventionellen) Verbrennungsmaschinen und Organismen bereits von den Naturphilosophen zu Beginn des 19. Jahrhunderts gesehen (s.o.). So heißt es bei Burdach 1810, das Sein im Organismus sei »ein und dasselbe mit der Thätigkeit« dieses Organismus, während bei den unorganischen Dingen ihr Sein »prävalirt« und ihre »Thätigkeit« getrennt von ihrem

Sein bestehe (vgl. Tab. 266).¹²³ G.W.F. Hegel bringt in der ›Enzyklopädie‹ dieses Spezifikum des Lebens auf die knappe Formel: »es ist nur, in dem es sich zu dem macht, was es ist.«¹²⁴

Stoffwechsel und zyklische Schließung

Treffend dargestellt werden kann dieses Verhältnis von Sein und Tätigkeit eines Lebewesens in einem Kreislaufmodell, etwa in J.J. Piklers Darstellung vom »Kreisprozeß des Lebens« aus dem Jahr 1926 (↑Kreislauf: Abb. 245): In einem Lebewesen, in dem Betriebs- und Baustoffwechsel miteinander verknüpft sind, erhalten die organischen Tätigkeiten ihre Energie aus dem chemischen Abbau des Körpers (Dissimilation); umgekehrt wirken diese Tätigkeiten im Sinne eines Aufbaus genau dieses Körpers (Assimilation).¹²⁵

Auch spätere allgemeine Modelle des Stoffwechsels weisen häufig eine zyklische Struktur auf. Dies gilt z.B. für R. Rosens Modell einer *relationalen Biologie* auf der Basis von »Metabolismus-Reparatur (M,R)-Systemen.«¹²⁶ Die zyklische Schließung des metabolischen Netzwerks ergibt sich hier aus Resynthese und Ersatz der Enzyme des Stoffwechsels im Rahmen des Netzwerks selbst, so dass ein sich selbst regenerierendes System entsteht (↑Organismus: Abb. 354).

Ein im Prinzip ähnliches Modell entwickelt S. Kauffman seit den 1980er Jahren ausgehend von einer Menge *autokatalytischer Reaktionen* (↑Selbstorganisation: Abb. 461). Auch in diesem Modell sind die Reaktionen so konstruiert, dass sie ein geschlossenes Netzwerk ergeben, bei dem das Produkt einer Reaktion als Katalysator für eine andere Reaktion des Systems fungiert und jeder Katalysator im Rahmen des Netzwerks selbst hergestellt wird.¹²⁷

In diesen Modellen wird der Stoffwechsel von geschlossenen kausalen Systemen betrieben, in dem alle Katalysatoren im System selbst gebildet werden. Es liegt in ihnen eine *metabolische Schließung* vor (Letelier et al. 2006: »metabolic closure«).¹²⁸

Stoffwechsel als zentrales Lebenskriterium

Die Offenheit eines Organismus für Stoffe, die er als Nahrung aufnimmt, in seinem Innern in andere Stoffe umwandelt und in der veränderten Form wieder ausscheidet, ist eines der am engsten mit dem Leben verbundenen Phänomene. Der Wechsel der Stoffe gewährleistet im Organismus gerade den Bestand der Form. Das Vorhandensein eines Stoffwechsels wird daher immer wieder als eines der zentralen Merkmale von Lebewesen verstanden (vgl. Tab. 266).¹²⁹ Aufgrund ihres Stoffwechsels weisen Lebewesen

eine grundsätzlich andere Form des Fortbestehens in der Zeit auf als leblose Dinge. Während die leblosen Dinge in Isolation von ihrer Umgebung bestehen können, existieren die Lebewesen nur in einem Stoff- und Energieaustausch mit ihrer Umwelt. Der Stoffaustausch ist für ihr Dasein konstitutiv und liegt ihrer typischen Aktivität der ↑Ernährung zugrunde. Das Stattfinden eines Stoffwechsels im Sinne des Materieaustauschs eines Körpers mit seiner Umgebung beschreibt M. Schark daher als »eine notwendige und hinreichende Bedingung für das Am-Leben-Sein eines Lebewesens« (vgl. Tab. 266).¹³⁰ Auf dieser Grundlage können Lebewesen knapp bestimmt werden als *Objekte im Fluss* (Simon 1987: »objects in flux«¹³¹), im stetigen Materiefluss befindliche Körper.

Eingewandt wird gegen das Kriterium des Stoffwechsels als hinreichendes Lebenskriterium, dass es auch einen Stoffwechsel bei leblosen Dingen gebe. Die Flamme einer Kerze oder Redoxreaktionen bilden als klassische Beispiele für diese Phänomene.¹³² Besonders prominent wird diese These 1878 von F. Engels vertreten: »Stoffwechsel als solcher findet statt auch ohne Leben.«¹³³ 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. Einen wesentlichen Unterschied zwischen dem Stoffwechsel im Bereich des Organischen und im Anorganischen sieht Engels aber darin, »daß bei unorganischen Körpern der Stoffwechsel sie zerstört, bei organischen aber notwendige Existenzbedingung ist.«¹³⁴

Gegen die Beispiele eines anorganischen Stoffwechsels kann eingewendet werden, dass es sich bei den so genannten Prozess-Dingen wie Flammen, Reaktionsgemischen oder Wirbeln nicht eigentlich um Dinge handelt und dass Lebewesen im Gegensatz zu diesen Entitäten einen von der Umwelt abgegrenzten Körper haben (↑Organismus/Lebewesen).¹³⁵ Der Körper eines Lebewesens persistiert durch den Fluss seiner Bestandteile hindurch; anorganische Stoffwechselfvorgänge können dagegen als Aggregationen und Koordinationen von Einzelereignissen (z.B. als koordinierte Schwingung von Wassermolekülen in einer Welle) beschrieben werden; ihnen kommt daher nur die Gestalt eines Prozesses oder eine *phänomenale Gestalt*, nicht aber die funktionale Einheit und Ganzheit eines organisierten Systems zu.¹³⁶ In ihrem Besitz eines Körpers können die Lebewesen also von leblosen Entitäten mit stoffwechselartigen Prozessen wie Wellen und Flammen unterschieden werden.

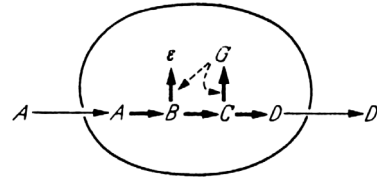


Abb. 492. Einfaches Schema des Stoffwechsels eines Organismus unter Einbeziehung der genetischen Ebene: Stoffe des Typs A werden aus der Umwelt aufgenommen und über die Zwischenstufen B und C in die ausgeschiedenen Stoffe des Typs D umgewandelt. Die Stoffe B, C, ε und G repräsentieren Körpersubstanzen; G symbolisiert Gene mit auto- und heterokatalytischen Aktivitäten (aus Kaplan, R.W. (1965). Modelle der Lebensgrundfunktionen. Stud. Gen. 18, 269-284: 272).

Auch gegen die Darstellung des Stoffwechsels als notwendiges Kriterium für das Vorhandensein eines Lebewesens werden Einwände erhoben. Als Argument dagegen wird darauf hingewiesen, dass bei einigen biologischen Arten die zur Fortpflanzung befähigten adulten Organismen keine Nahrung mehr zu sich nehmen, sondern allein von den zuvor angeereicherten Nährstoffen im Körper zehren (z.B. die Motten der Gattung *Cecropia*).¹³⁷ Allerdings betreiben auch diese Organismen insofern einen (internen) Stoffwechsel, als sie Nährstoffe in ihrem Körper umwandeln und daraus die Energie für ihre Aktivitäten gewinnen; ein externer Stoffwechsel liegt bei diesen Motten insofern vor, als sie atmen. Außerdem existieren auch diese Organismen nur auf der Grundlage eines (externen) Stoffwechsels mit ihrer Umwelt, der in früheren Phasen ihres Lebens (im Larvenstadium) betrieben wurde. Das zeitweilige Ruhens des Stoffaustauschs mit der Umgebung stellt schließlich auch keine Besonderheit einiger weniger Organismen dar. Insgesamt ist vielmehr der rhythmische Wechsel von Phasen des externen und internen Stoffwechsels, also des Stoffaustauschs mit der Umwelt und des Verdauens der Nahrung, kennzeichnend für die meisten Lebewesen.

Selbstreproduktion

G.L.L. de Buffon, der den Begriff der Reproduktion 1749 bereits im modernen Sinn verwendet (↑Fortpflanzung), sieht die Pflanzen und Tiere darin übereinkommen, dass sie sich vermehren und sich reproduzieren können (»peuvent se multiplier & se reproduire«¹³⁸). Schelling entwickelt 1799 dagegen einen Begriff der Selbstreproduktion, der im Zusammenhang des Stoffwechsels und der Ernährung

»Ohne Nahrung gehen Pflanzen und Tiere zugrunde. Denn sie verzehren sich selbst« (Aristoteles, Peri makrobiot. 466b).

»Das Leben ist die Fähigkeit eines Dinges, sich selbst zu ernähren und zu wachsen« (Alexander von Aphrodisias, De an. (um 200 n. Chr.), 118).

»Warum lebt das lebendige Fleisch und verfault nicht wie das tote? Weil es täglich erneuert wird« (Santorio 1614, Aph. LXXX).

»In the state of living Creatures, their Identity depends not on a Mass of the same Particles; but their Identity depends on something else. For in them the variation of greater parcels of Matter alters not the Identity« (Locke 1689/1700, 33).

»[Es] erzeugt ein Baum sich [...] selbst als Individuum. [...] Die Materie, die er zu sich hinzusetzt, verarbeitet dieses Gewächs vorher zu spezifisch-eigenthümlicher Qualität, welche der Naturmechanismus außer ihm nicht liefern kann, und bildet sich selbst weiter aus vermittelst eines Stoffes, der seiner Mischung nach sein eignes Product ist« (Kant 1790/93, 371).

»Unsre Bestandtheile wechseln unaufhörlich, werden uns durch Excretion entzogen, und durch Luft und Nahrung wiedergegeben, und die Operation des Lebens selbst supponirt einen beständigen Wechsel dieser Bestandtheile, folglich eine beständig neue Erzeugung und Schöpfung« (Hufeland 1795, 66).

»[Es gilt,] daß gerade die immerdaurende Zersetzung der Theile, welche die organische Maschine bilden, durch eine besondere Anordnung physischer Kräfte das Leben derselben unterhalte, und ihre Erhaltung sichere« (Ackermann 1797, 6).

»Mir scheint es, als wenn in dem Wechsel der Materie das ganze Geheimnis des Lebens sich auflöse; der Zweck desselben also der sey Leben wirklich zu machen. [...] der Wechsel der Materie [ist] die Ursache der Lebensäußerungen« (Doutrepoint 1798, 493f.).

»Es gehört [...] zur Möglichkeit des Lebens eine stete Aufeinanderfolge zersetzender und wiederersetzender Prozesse, worin die thierische Materie doch nicht den blinden Gesetzen der chemischen Verwandtschaft allein, sondern dem Einfluß der positiven Ursache des Lebens gehorcht, die es im lebenden Körper nicht zur totalen Auflösung kommen läßt« (Schelling 1798, 227).

»Während [...] der Organismus das, was er ist, zu bleiben scheint, geschieht dies nur dadurch, daß er ununterbrochen sich erzeugt; seine Materie wechselt continuirlich, aber ihr Verhältniß, namentlich ihre Form, bleibt continuirlich sich gleich; in ihm finden wir kein reines Seyn, sondern ein stetes Werden. Das Seyn ist also im Organismus durch Thätigkeit potenziert, und ist ein und dasselbe mit der Thätigkeit, während in den einzelnen unorganischen Dingen das Seyn prävalirt, und die Thätigkeit getrennt von demselben hervortritt, und ihm entgegengesetzt ist« (Burdach 1810, 241f.).

»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).

»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, V, 191).

»Bewegung der Grundstoffe, Verbindung und Trennung, Aufnahme und Ausscheidung, das ist der Inbegriff aller Thätigkeit auf Erden. Die Thätigkeit heißt Leben, wenn ein Körper seine Form und seinen allgemeinen Mischungszustand erhält trotz fortwährender Veränderung der kleinsten stofflichen Theilchen, die ihn zusammensetzen. Aus diesem Grunde spricht man bei lebenden Wesen von Stoffwechsel. Der leblose Körper, der Fels, verwittert und verändert dabei seine Form. Stoffwechsel und Verwitterung sind bezeichnende Unterschiede zwischen lebenden und toten Gebilden« (Moleschott 1852, 42).

»Leben ist die Daseinsweise der Eiweißkörper, und diese Daseinsweise besteht wesentlich in der beständigen Selbsterneuerung der chemischen Bestandteile dieser Körper« (Engels 1878, 75).

»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).

»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« (Hesse 1910, 4).

»Ein lebender Organismus ist ein Stufenbau offener Systeme, der sich auf Grund seiner Systembedingungen im Wechsel der Bestandteile erhält« (von Bertalanffy 1949, 124).

»Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion« (Penzlin 1994, 82).

»[Stoffwechsel] ist das wesentliche Merkmal, wodurch Organismen sich von allen leblosen Dingen unterscheiden; es ist *das* körperliche Merkmal, das *alle* Lebewesen und *nur* Lebewesen kennzeichnet. Dies ist nicht nur im Sinne einer empirischen Feststellung zu verstehen. Das Stattfinden eines solchen Stoffwechsels ist vielmehr eine notwendige und hinreichende Bedingung für das Am-Leben-Sein eines Lebewesens« (Schark 2005, 276f.).

steht. Er schreibt: »Die Erregbarkeit des Organismus stellt sich in der Außenwelt dar, als eine beständige Selbstreproduction. Dadurch eben unterscheidet sich das Organische vom Toten, daß das Bestehen des erstern nicht ein wirkliches Seyn, sondern ein beständiges Reproducirtwerden (durch sich selbst) ist.«¹³⁹ Weil die Materie im Organismus »beständig wechselt«, erscheint sie Schelling als »unwesentlich«¹⁴⁰; nicht durch die Materie, sondern »durch die Art und Form seines materiellen Seyns« sei der Organismus bestimmt: »für das Leben ist die Form das Wesentliche geworden«¹⁴¹.

Diese alte Bedeutung des Wortes ›Selbstreproduktion‹ im Sinne von »(Bau-)Stoffwechsel« tritt allerdings lange Zeit in den Hintergrund und kommt erst in den letzten Jahren wieder zur Geltung. Im 19. und 20. Jahrhundert wird unter ›Selbstreproduktion‹ meist nichts anderes verstanden als *Reproduktion*, also Fortpflanzung (vgl. z.B. 1820: »the great powers of self-continuance, and self-reproduction, with which it [i.e. life] is every where accompanied«¹⁴²). Auch R. Pearl verwendet den Ausdruck 1916 in dieser Bedeutung: »An attribute of living organisms, which fundamentally differentiates them from non-living matter, is the faculty of self-reproduction.«¹⁴³ 1936 bezeichnet Pearl die Selbstreproduktion von Individuen im Sinne ihrer Fortpflanzung als ein grundlegendes Merkmal aller Lebewesen: »The prime mover of population growth is self-reproduction, a fundamental biological attribute or capacity of all living things, not shared by non-living matter.«¹⁴⁴

Der Ausdruck bietet sich v.a. an, wenn er parallel zu ›Selbsterhaltung‹ verwendet wird, um damit die beiden ultimativen biologischen Funktionen aller Organismen zu bezeichnen (z.B. bei Haldane 1931: »self-reproduction and self-maintenance of an organism«¹⁴⁵; ↑Funktion: Tab. 91). Im genetischen Diskurs gilt die Selbstreproduktion der Gene im Sinne ihrer Replikation bereits vor der Etablierung des DNA-Paradigmas als eine ihrer zentralen Eigenschaften (Demerec 1935: »self-reproduction« als eine Eigenschaft von Genen¹⁴⁶).

In der Bedeutung von ›Fortpflanzung‹ verbreitet sich der Ausdruck ›Selbstreproduktion‹ in der Mitte des 20. Jahrhunderts weiter, nachdem J. von Neumann es 1948 unternimmt, die abstrakten Bestandteile eines sich reproduzierenden Automaten zu erörtern und dafür eben den Terminus ›Selbstreproduktion‹ verwendet.¹⁴⁷ Im Anschluss daran ist auch in der Theorie zellulärer Automaten von ›Selbstreproduktion‹ die Rede.¹⁴⁸ Bis in die Gegenwart ist diese Bedeutung der Selbstreproduktion nicht im Sinne des Stoffwechsels als Selbsterneuerung des Organismus,

Stoff- und Energieabhängigkeit

Stoffwechsel besteht in der Abhängigkeit der dauerhaften Existenz eines Systems von der Zufuhr von Stoffen und Energie aus seiner Umwelt.

Einen Stoffwechsel in diesem Sinne haben nicht nur Organismen, sondern auch anorganische Einheiten wie sich selbst organisierende chemische Systeme oder künstliche Lebewesen auf einem Computer, die in einer Materialisierung mathematischer Algorithmen bestehen.

Energiespeicherung und -haushaltung

Stoffwechsel schließt die durch das System selbst erfolgende Steuerung seines Energieverbrauchs ein. Diese besteht in einer Speicherung, Portionierung und dem häushälterischen Gebrauch von Energie.

Zu einem derartigen Energiehaushalt sind auch manche künstliche Systeme in der Lage, z.B. die von W.G. Walter in den 1940er Jahren konstruierten mechanischen Schildkröten ›Elmer‹ und ›Elsie‹.

Assimilation und Körperaufbau

Der Stoffwechsel der Lebewesen führt zum Aufbau eines individuellen Körpers, d.h. eines strukturell kohärenten und funktional integrierten materiellen Systems. Der Körperaufbau erfolgt mittels der gezielten Assimilation von Stoffen aus der Umwelt und wirkt im Sinne der Erzeugung und Aufrechterhaltung einer klaren (morphologisch und physiologisch stabilisierten) Grenze zwischen dem System und seiner Umwelt.

Ein derartiger Körperaufbau findet bei anorganischen sich selbst organisierenden Systemen wie der Belousov-Zhabotinsky-Reaktion nicht statt.

Tab. 267. Drei Konzepte des Stoffwechsels (in Anlehnung an Boden, M.A. (1999). Is metabolism necessary? Brit. J. Philos. Sci. 50, 231-248).

sondern in der einfachen Bedeutung von »Reproduktion« verbreitet.¹⁴⁹

Daneben besteht aber die alte Bedeutung des Wortes fort, nach der es sich auf die internen Verhältnisse eines Individuums im Sinne von dessen »Selbsterneuerung durch Stoffwechsel« bezieht. Das Wesen des Stoffwechsels wird als die Selbstreproduktion des Organismus bestimmt. So formuliert H. Penzlin 1994: »Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion.«¹⁵⁰ Diese Bedeutung, die sich auf einen Prozess bezieht, der an einem Individuum abläuft, ist der individuenübergreifenden Bedeutung von ›Selbstreproduktion‹ im Sinne von »Fortpflanzung« vorzuziehen. Denn in der Fortpflanzung eines Individuums (also seiner Reproduktion) ist es nicht das Selbst des Individuums, das reproduziert wird, sondern es entsteht vielmehr ein anderes Individuum. Allenfalls ist es die artspezifische Organisation eines Individuums, die sich in der Reproduktion eines In-

dividuums selbst reproduziert (so wie sich ein Individuum in seinem Stoffwechsel selbst reproduziert).

Insbesondere in den Diskussionen um eine Erläuterung des biologischen Funktionsbegriffs wird auf das Konzept der Selbstreproduktion als Selbsterneuerung eines Individuums rekurriert. G. Schlosser definiert die Selbstreproduktion 1998 allgemein als Transformation eines Systems durch eine zyklische Sequenz von Zuständen, bei der das System trotz seiner phasenweisen Veränderungen langfristig stabil bleibt. Das Charakteristikum der biologischen Selbstreproduktion bildet für Schlosser die Komplexität der Organismen (↑Funktion: Tab. 89; Zweckmäßigkeit: Abb. 579).¹⁵¹ Auch für P. McLaughlin können Funktionen allein in solchen Systemen zugeschrieben werden, die einer beständigen Selbstreproduktion im Sinne eines fortlaufenden Austauschs ihrer Teile unterliegen. Funktionen weisen nach McLaughlin allein sich reproduzierende Teile in einem System auf, d.h. solche Teile, deren Aktivität auf die eigene Erhaltung und Wiederherstellung ausgerichtet ist (↑Funktion: Tab. 89): »The particular item *x*, ascribed the function of doing (enabling) *Y* actually is a reproduction of itself and actually did (or enabled) something like *Y* in the past and by doing this actually contributed to (was part of the causal explanation of) its own reproduction.«¹⁵²

Nachweise

- 1 Schulz, R. (1998). Stoffwechsel. Hist. Wb. Philos. 10, 190-197.
- 2 Autenrieth, J.H.F. von (1802). Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie, Bd. 3: 366; 380; 381 (Register).
- 3 Ackermann, J.F. (1804). Der Scheintod und das Rettungsverfahren: 47.
- 4 Ackermann, J.F. (1806). Die Gall'sche Hirn- Schedel- und Organenlehre vom Gesichtspunkte der Erfahrung aus beurtheilt und widerlegt: 56.
- 5 Gall, F.J. et al. (1806). Beantwortung der Ackermannschen Beurtheilung und Widerlegung der Gall'schen Hirn-Schedel- und Organen-Lehre: 172.
- 6 Walther, P.F. von (1808). Physiologie des Menschen mit durchgängiger Rücksicht auf die comparative Physiologie der Thiere, Bd. 2: 359 (§610).
- 7 Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen mit vorzüglicher Rücksicht auf neuere Naturphilosophie und comparative Physiologie, Bd. 1: 279.
- 8 Hochstetter, K.W. (1809). Über den Sinn des Gesichts. Litterarisches Archiv der Akademie zu Bern 3, 28-63: 31f.; vgl. 52.
- 9 Bartels, E. (1809). Physiologie der menschlichen Lebens-Thätigkeit: 145; 291; 302; 303; 383.
- 10 Vgl. aber: Huschke, E. (1844). Neubearbeitung von Sömmerring, S.T. (1796). Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers. In: Bischoff, T.L.W. et al. (Hg.). Samuel Thomas von Sömmerring. Vom Baue des menschlichen Körpers, Bd. 5: 12: »Wechsel des Stoffes«.
- 11 Hufeland, C.W. (1795). Ideen über Pathogenie: 66.
- 12 Brandis, J.D. (1795). Versuch über die Lebenskraft: 134 (§33); vgl. XXII.
- 13 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft. Arch. Physiol. 1, 8-162: 155.
- 14 Ackermann, J.F. (1797). Versuche einer physischen Darstellung der Lebenskräfte organischer Körper, Bd. 1: 6.
- 15 Doutrepoint, J.S. (1798). Dissertatio inauguralis medica de perpetua materiei organico-animalis vicissitudine (dt.: Über den Wechsel der thierischen Materie. Arch. Physiol. 4 (1800), 460-508: 490; vgl. Büttner, J. (2001). Von der *oeconomia animalis* zu Liebigs Stoffwechselbegriff. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebigs „Thier-Chemie“ (1842), 60-94: 71.
- 16 Doutrepoint (1798; dt. 1800): 493f.
- 17 Gruithuisen, F. von P. (1811). Organozoonomie: 121.
- 18 a.a.O.: 159; der Ausdruck 1811 auch bei Oken, L. (1811). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 3: 140 (Nr. 2497).
- 19 Carus, C.G. (1814). Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondere des Gehirns: 58.
- 20 Sigwart, G.C.L. (1815). Bemerkungen über einige Gegenstände der thierischen Chemie. Deutsch. Arch. Physiol. 1, 202-220: 219; vgl. Bing, F.C. (1971). The history of the word 'metabolism'. J. Hist. Med. Allied Sci. 26, 158-180.
- 21 Tiedemann, F. (1830). Physiologie des Menschen, Bd. 1: 130f.
- 22 Müller, J. (1835). Handbuch der Physiologie des Menschen, 2 Bde.: I, 45.
- 23 Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1834, 551-561: 556.
- 24 Burdach, K.F. (1842). Blicke ins Leben, I. Comparative Psychologie, erster Theil: 19.
- 25 Berthold, A.A. (1829). Lehrbuch der Physiologie des Menschen und der Thiere, Theil 1: 488.
- 26 Stoffwechsel, in: Encyclopädisches Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften, 37 Bde.: XXXII (1844), 346-353: 346.
- 27 a.a.O.: 351.
- 28 Liebig, J. von (1842). Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie: 9.
- 29 Vgl. Büttner, J. (2001). Von der *oeconomia animalis* zu Liebigs Stoffwechselbegriff. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebigs „Thier-Chemie“ (1842), 60-94: 61.
- 30 Döllinger, I. (1819). Was ist Absonderung und wie geschieht sie? Eine akademische Abhandlung: 41.
- 31 Burdach, K.F. (1840). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 6: 605 (§1012).
- 32 Lehmann, C.G. (1852). Lehrbuch der physiologischen Chemie, Bd. 3: 486.
- 33 Lehmann, C.G. (1852/53). Lehrbuch der physiologi-

schen Chemie, Bd. 3 (2. Aufl.): 267.

34 a.a.O.: 388.

35 Aristoteles, Peri makrobiotetos kai brachybiotetos: 466b; De gen. anim. 766a32; De part. anim. 677b32.

36 Galen, Naturales facultates I, 8; I, 12.

37 Celsus, De medicina Pr. 38; II, 14, 6.

38 Quintilian, Institutio oratoria 11, 3, 19.

39 Albertus Magnus (1257-62). De animalibus: I, 478; 602.

40 Gilbertus Anglicus (vor 1250). Compendium medicinae: III, 170.2; Albertus Magnus (1257-62): 15, 140; Wycliffe, J. (1361). Tractatus de logica (London 1893-99): II, 167.

41 Duchesne, J. (1605). The Practice of Chymicall and Hermeticall Physicke, for the Preseruatiō of Health (transl. T. Tymme); Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum or Natural History (Works, vol. II, London 1859, 325-680): 631 (§877); Grew, N. (1687). The Anatomy of Plants: 3: »assimilated«.

42 Vgl. Sachs, W. (1865). Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen: 18.

43 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 271.

44 a.a.O.: I, 346.

45 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 47.

46 Bichat, X. (1802). Physiologische Untersuchungen über Leben und Tod: 14.

47 Troxler, D. (1804). Kreislauf des thierischen Lebens unter Wachen und Schlafen. In: ders., Versuche in der organischen Physik, 433-498: 452.

48 Blainville, H.M.D. de (1822). De l'organisation des animaux ou principes d'anatomie comparée, Bd. 1: ix.

49 a.a.O.: xxii.

50 Gaskell, W.H. (1886). On the structure, distribution and function of the nerves which innervate the visceral and vascular systems. J. Physiol. 7, 1-80: 46; Pfeffer (1881/97-1904): I, 271; Hartmann, E. von (1903). Aus dem Laboratorium des Lebens. Preuss. Jahrb. 111, 203-222: 208; Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 242.

51 Hering, E. (1874). Zur Lehre vom Lichtsinne (Wien 1878): 74ff.

52 Heyse, J.C.A. (1829). Allgemeines Fremdwörterbuch, Bd. 2: 470.

53 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachstum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): 229.

54 Reich, G.C. (1844). Lehrbuch der practischen Heilkunde, Bd. 2: 33; vgl. ders. (1847). Lehr-Versuch der Lebenskunde, 2 Bde.: II, 467f.

55 Milne-Edwards, H. (1857). Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Bd. 1: 137; Littré, E. & Robin, C. (1865). Dictionnaire de médecine, chirurgie, pharmacie, des sciences accessoires et de l'art vétérinaire (2. Aufl.).

56 Foster, M. (1878). A Text-Book of Physiology: 2.

57 Gaskell (1886): 46.

58 ebd.; Foster, M. (1889). A Text Book of Physiology (5th

ed.): 807 (§ 530).

59 Zedler, J.H (1732-1754). Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, 64 Bde.: VII, 283.

60 Plinius, Naturalis historia XVIII, 26.

61 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae: 112 (§7); vgl. Pagel, W. (1982). Jean Baptista van Helmont: 79-87.

62 Boe Sylvius, F. de le (1659). Disputatio medica.

63 Plinius, Naturalis historia IX, 138.

64 Hermolaus Barbarus (1481). Libri paraphraseos The mistii in posteriora Aristotelis, in physica, in libros de anima, in commentarios de memoria et reminiscencia, de somno et vigilia, de insomniis, de divinatione per somnum, interprete Hermolao Barbaro: xxxvii; Duchesne, J. (1605). The Practise of Chymicall, and Hermeticall Physicke, for the Preseruatiō of Health (transl. T. Tymme): 148 (nach OED 1989).

65 Rabelais, F. (1534). Gargantua (hg. v. L. Barré, Paris 1854): 70 (I, xxiii).

66 Laurentius Laurentianus (1494). Galeni in sententias Hippocratis interprete Laurentio Laurentiano Florentino: liber quintus [p. 17].

67 Cicero, Tusculanae disputationes 1, 71.

68 Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica: 137 (III, 13); vgl. Keill, J. (1708). An Account of Animal Secretion; Wainwright, J. (1708). The Doctrine of Animal Secretion in Several Propositions.

69 Winslaw, J.B. (1711). De la manière dont se font les secretions dans les glandes. Hist. Acad. Roy. Sci. 241-247: 241.

70 Bordeu, T. de (1752). Recherches anatomiques sur la position des glandes, et sur leur action (in: Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818, I, 45-208): 50.

71 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 371.

72 Le Guidon en François (1503; éd. 1534): 180d; vgl. Huguet, E. (1925-67). Dictionnaire de la langue française du seizième siècle.

73 Turner, W. (1551). Herbal: ij (nach OED).

74 Tournefort, J.P. de (1717). Relation d'un voyage du Levant, 2 Bde.: I, 168.

75 Buffon, G.L.L. (1735). Préface. In: Hales, S., La Statique des végétaux (Paris 1779): XII.

76 Hales, S. (1727). Vegetable Statics.

77 Aristoteles, Peri makrobiotetos kai brachybiotetos (Über die Länge und Kürze des Lebens) (in: Loeb Classical Library, vol. 288: Parva naturalia, London 1986, 394-409): 406 (466b).

78 Erasistratos in: Jones, H.S. (1947). The Medical Writings of Anonymus Londinensis: 126-129 (XXXIII, 43-XX-XIV, 5).

79 a.a.O.: 84 (XII, 6); vgl. Büttner, J. (2001). Von der *oeconomia animalis* zu Liebig's Stoffwechselbegriff. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebig's „Thier-Chemie“ (1842), 60-94: 62.

80 Santorio, S. (1614). De medicina statica aphorismi.

81 a.a.O.: I, 25 (Aph. LXXX).

- 82** Descartes, R. [Brief an Denis Mesland vom 9. Feb. 1645] (Œuvres, Bd. IV, 162-172): 166; vgl. Des Chene, D. (2001). *Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes*: 145.
- 83** Descartes, R. (1649). *Les passions de l'âme* (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 351.
- 84** Descartes, R. (1648). *Description du corps humain* (Œuvres de Descartes, Bd. XI, 217-290): 247.
- 85** Råumur, R.-A.F. de (1752). *Observations sur la digestion des oiseaux*, 2 Tle. *Hist. Acad. Roy. Sci.* 1752, 266; 461.
- 86** Spallanzani, L. (1780). *Dissertazioni de fisica animale e vegetabile*.
- 87** Vgl. McLaughlin, P. (2001). *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*: 174f.
- 88** Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 330 (II, XXVII, §3).
- 89** a.a.O.: 332f. (§8).
- 90** a.a.O.: 331 (§4).
- 91** Leibniz, G.W. (1704). *Nouveaus essais sur l'entendement humain*, 2 Bde. (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 394f.
- 92** a.a.O.: 394; vgl. Locke (1689/1700): 331.
- 93** Leibniz (1704): I, 396.
- 94** Lavoisier, A.L. de (1778). *Considérations générales sur la nature des acides et sur les principes dont ils sont composés* (in: *Œuvres de Lavoisier*, Bd. 1, ed. J.B. Dumas, Paris 1862, 248-260).
- 95** Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). *Premier mémoire sur la respiration des animaux* (in: *Œuvres de Lavoisier*, Bd. 2, ed. J.B. Dumas, Paris 1862, 688-703).
- 96** a.a.O.: 691.
- 97** Bichat, X. (1800). *Recherches physiologiques sur la vie et la mort* (Genève 1962): 44.
- 98** a.a.O.: 46.
- 99** Brandis, J.D. (1795). *Versuch über die Lebenskraft*: 134 (§33); vgl. XXII.
- 100** Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 146.
- 101** Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 200.
- 102** Burdach, K.F. (1810). *Die Physiologie*: 241f.
- 103** Burdach, K.F. (1837). *Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur. Anthropologie für das gebildete Publicum*: 109.
- 104** ebd.
- 105** Liebig, J. von (1842/46). *Die Thierchemie oder organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie*: 9.
- 106** Liebig, J. von (1842). *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie: der Stoffwechsel als Quelle von Kraft, Bewegung und Wärme im Körper*: 35.
- 107** Moleschott, J. (1852). *Der Kreislauf des Lebens*.
- 108** Büchner, L. (1855). *Kraft und Stoff*.
- 109** Moleschott (1852): 81.
- 110** Mayer, J.R. (1845). *Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel. Ein Beitrag zur Naturkunde*.
- 111** Pfeffer, W. (1878). *Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze. Landwirtschaft. Jahrb.* 7, 805-834: 812; vgl. ders. (1881). *Pflanzenphysiologie*, Bd. 1. Stoffwechsel: 180.
- 112** Pfeffer, W. (1895). *Ueber Election organischer Nährstoffe. Jahrb. wiss. Bot.* 28, 205-268: 232; ders. (1897). *Pflanzenphysiologie*, Bd. 1: 538; auch Czapek, F. (1905). *Biochemie der Pflanzen*, Bd. 2: 188.
- 113** Pütter, A. (1911). *Vergleichende Physiologie*: 37.
- 114** a.a.O.: 38.
- 115** ebd.
- 116** a.a.O.: 37f.
- 117** Preyer, W. (1883). *Elemente der allgemeinen Physiologie*: 203ff.
- 118** Bertalanffy, L. von (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 197.
- 119** Bodanis, D. (1997). *The Secret Family*: 81.
- 120** Vgl. Voit, C. von (1870). *Ueber die Entwicklung der Lehre von der Quelle der Muskelkraft und einiger Theile der Ernährung seit 25 Jahren. Z. Biol.* 6, 303-401.
- 121** Jonas, H. (1951/66). *Is God a mathematician? (dt.: Ist Gott ein Mathematiker? Vom Sinn des Stoffwechsels, in: ders., Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 145f.*
- 122** a.a.O.: 146.
- 123** Burdach, K.F. (1810). *Die Physiologie*: 241f.
- 124** Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 435.
- 125** Pikler, J.J. (1926). *Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Z. Konstitutionslehre* 12, 1-49: 43.
- 126** Rosen, R. (1958). *A relational theory of biological systems. Bull. Math. Biophys.* 20, 245-260; ders. (1959). *A relational theory of biological systems II. Bull. Math. Biophys.* 21, 109-128.
- 127** Kauffman, S.A. (1995). *At Home in the Universe* (dt. *Der Öltropfen im Wasser*, München 1996): 81.
- 128** Letelier, J.C. et al. (2006). *Organizational invariance and metabolic closure: analysis in terms of (M, R) systems. J. theor. Biol.* 238, 949-961; Cornish-Bowden, A., et al. (2007). *Beyond reductionism: Metabolic circularity as a guiding vision for a real biology of systems. Proteomics* 7, 839-845.
- 129** *Nachweise für Tab. 266: Aristoteles, Peri makrobiotetos kai brachybiotetos* (Über die Länge und Kürze des Lebens) (in: *Loeb Classical Library*, vol. 288: *Parva naturalia*, London 1986, 394-409): 406 (466b); Alexander von Aphrodisias (um 200). *De anima* (Supplementum Aristotelicum, vol. II, pars I, Berlin 1887): I, 118; Santorio, S. dei (1614). *De medicina statica aphorismi*: I, 25 (Aph. LXXX); Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 330 (II, XXVII, §3); Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 371; Hufeland, C.W. (1795). *Ideen über Pathogenie*: 66; Ackermann, J.F. (1797). *Versuche einer physischen Darstellung der Lebenskräfte organischer Körper*, Bd. 1: 6; Doutre-

- pont, J.S. (1798). *Dissertatio inauguralis medica de perpetua materiei organico-animalis vicissitudine* (dt.: Über den Wechsel der thierischen Materie. Arch. Physiol. 4 (1800), 460-508): 493f.; Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele* (AA, Bd. I, 6): 227; Burdach, K.F. (1810). *Die Physiologie*: 241f.; Cuvier, G. (1817). *Le règne animal distribué d'après son organisation*, 3 Bde.: I, 13; Schopenhauer, A. (1851). *Parerga and Paralipomena* (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 191; Moleschott, J. (1852). *Der Kreislauf des Lebens*: 42; Engels, F. (1878). *Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft* (MEW, Bd. 20): 75; Hartmann, E. von (1907). *Grundriß der Naturphilosophie*: 121; Hesse, R. (1910). *Der Tierkörper als selbständiger Organismus*. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). *Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet*, Bd. 1: 4; Bertalanffy, L. von (1949). *Das biologische Weltbild*, Bd. 1. *Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft*: 124; Penzlin, H. (1994). „Leben“ – was heißt das? *Biologen in unserer Zeit* 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82; Scharck, M. (2005). *Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie*: 276f.
- 130** Scharck (2005): 277.
- 131** Simon, P. (1987). *Parts. A Study in Ontology*: 124; Scharck (2005): 282.
- 132** Oparin, A.I. (1924). *Proiskhozdenie zhizny* (engl. *The Origin of Life*. In: Bernal, J.D. (1967). *The Origin of Life*, 199-234): 212f.
- 133** Engels, F. (1878). *Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft* (MEW, Bd. 20, 5-303): 75.
- 134** Engels, F. (1873-83). *Dialektik der Natur* (MEW, Bd. 20, 307-568): 560.
- 135** Scharck (2005): 279.
- 136** Vgl. Jonas, H. (1951/66). *Is God a mathematician?* (dt.: Ist Gott ein Mathematiker? *Vom Sinn des Stoffwechsels*, in: ders., *Das Prinzip Leben*, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 147; Scharck (2005): 284.
- 137** Vgl. Feldman, F. (1992). *Confrontations with the Reaper*: 30f.; Scharck (2005): 277.
- 138** Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (*Œuvres philosophiques*, Paris 1954, 233-289): 239.
- 139** Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 172.
- 140** Schelling, F.W.J. (1798). *Ueber das Verhältnis des Realen und Idealen in der Natur* (Sämtliche Werke, Bd. 2, Stuttgart 1857, 357-378): 374f.
- 141** Schelling, F.W.J. (1833). *Zur Geschichte der neueren Philosophie* (Münchener Vorlesungen) (Sämtliche Werke, Bd. 10, Stuttgart 1861, 1-200): 110.
- 142** Anonymus (1820). *On the study of natural history*. *Blackwood's Edinburgh Magazine* 7, 618-621: 621; vgl. auch Huxley, J.S. (1926). *Essays of a Biologist*: 256; Oparin, A.I. (1924). *Proiskhozdenie zhizny* (engl. *The Origin of Life*. In: Bernal, J.D. (1967). *The Origin of Life*, 199-234): 214.
- 143** Pearl, R. (1916). *The animal-breeding industry*. *Sci. Monthl.* 3, 23-30: 23.
- 144** Pearl, R. (1936). *Biological factors in fertility*. *Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci.* 188, 14-25: 14.
- 145** Haldane, J.S. (1918). *Symposium: Are physical, biological and psychological categories irreducible?* *Proc. Aristot. Soc. (Suppl.)* 1, 11-28: 16.
- 146** Demerec, M. (1935). *Role of genes in evolution*. *Amer. Nat.* 69, 125-138: 128; vgl. Caspersson, T. & Schultz, J. (1938). *Nucleic acid metabolism of the chromosomes in relation to gene reproduction*. *Nature* 142, 294-295: 295.
- 147** Neumann, J. von (1948). *The general and logical theory of automata* (*Collected Works*, vol. V, Oxford 1963, 288-328): 315.
- 148** Moore, E. [1970]. *Machine models of self-reproduction*. In: Burks, A.W. (ed.). *Essays on Cellular Automata*, 187-205.
- 149** Vgl. z.B. Lederberg, J. (1952). *Cell genetics and hereditary symbiosis*. *Physiol. Rev.* 32, 403-430: 423; Shklovskii, I.S. & Sagan, C. (1966). *Intelligent Life in the Universe*: 185; Kampis, G. & Csányi, V. (1991). *Life, self-reproduction and information: beyond the machine metaphor*. *J. theor. Biol.* 148, 17-32.
- 150** Penzlin, H. (1994). „Leben“ – was heißt das? *Biologen in unserer Zeit* 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82.
- 151** Schlosser, G. (1998). *Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation*. *Synthese* 116, 303-354.
- 152** McLaughlin, P. (2001). *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*: 167.

Literatur

- Lusk, G. (1922). *A history of metabolism*. In: Barker, L.F., Hoskins, R.G. & Mosenthal, H.O. (eds.). *Endocrinology and Metabolism*, 3 vols., III, 3-78.
- Lieben, F. (1935). *Geschichte der Physiologischen Chemie*.
- Rosen, G. (1955). *Metabolism: the evolution of a concept*. *J. Amer. Diet. Assoc.* 31, 861-867.
- Bing, F.C. (1971). *The history of the word 'metabolism'*. *J. Hist. Med. Allied Sci.* 26, 158-180.
- Deneke, M. (1985). *Zur Tragfähigkeit des Stoffwechselbegriffs*. In: Böhme, G. & Schramm, E. (Hg.). *Soziale Naturwissenschaft. Wege zu einer Erweiterung der Ökologie*, 42-52.
- Schulz, R. (1998). *Stoffwechsel*. *Hist. Wb. Philos.* 10, 190-197.
- Büttner, J. (2001). *Von der oeconomia animalis zu Liebig's Stoffwechselbegriff*. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). *Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebig's „Tier-Chemie“ (1842)*, 60-94.

Symbiose

Unter ›Symbiose‹ (griech. *συμβίωσις*) »Zusammenleben«) wird ursprünglich allein das räumliche Beieinander von Organismen verschiedener Arten verstanden. Seit den 1890er Jahren wird die Bedeutung des Begriffs auf solche Formen des Zusammenlebens eingegrenzt, die zum allseitigen Nutzen der beteiligten Organismen sind.

Einführung durch Frank und de Bary

Als biologisches Konzept wird der Begriff 1878 von dem Botaniker A. de Bary eingeführt.¹ De Bary bezeichnet die Symbiose als »Erscheinungen des Zusammenlebens ungleichnamiger Organismen«.² Nicht ausgeschlossen sind damit solche Zusammenkünfte, bei denen einer der beteiligten Organismen einen Schaden nimmt. Ausdrücklich heißt es bei de Bary sogar: »Die bekannteste und exquisiteste Erscheinung der Symbiose ist der vollständige Parasitismus«.³ Eine Symbiose besteht nach de Bary in »gegenseitiger Bekämpfung« (Antagonismus), in »gegenseitiger Förderung« (Mutualismus) oder in keinem von beidem (Kommensalismus).⁴ Als ein Beispiel für eine Symbiose führt de Bary die Flechten an (↑Pilz/Flechten): Pilz und Algen leben in den Flechten in einer engen physischen Verbindung – eine Auffassung, die durch de Barys eigene Untersuchungen seit 1866⁵ und S. Schwedeners entwicklungsgeschichtliche Studien aus den 1860er Jahren gut begründet ist.⁶ Schwendener beurteilt das Zusammenleben von Pilz und Alge in den Flechten als ein Herrschaftsverhältnis, mit dem Pilz als Herrscher und der Alge als »Sklave«.

Angelehnt ist die Begriffsbildung durch de Bary (ohne dass er dies erwähnt) an das Wort *Symbiotismus*, das der Botaniker A.B. Frank 1877 einführt.⁸ Franks Anliegen ist es, einen Begriff zu bilden, der das Zusammenleben von physiologisch verschiedenen Organismen bezeichnet, ohne dass die Art des Zusammenlebens – sei es zum einseitigen Nutzen (»Parasitismus«), wechselseitigen Nutzen oder in einseitig indifferenter Beziehung (»Miethe«) – zum Ausdruck kommt. Auch Frank geht von Untersuchungen an Flechten aus. Die »höchste Stufe des Symbiotismus« bildet für Frank eine Assoziation, die er *Homobium* nennt. Sie besteht in Franks Worten darin, »dass beide Wesen sich gleichsam zu einem einfachen Individuum verbinden, in welchem sie wechselseitig sich unentbehrliche Dienste leisten,

Eine Symbiose ist ein räumliches Zusammenleben, in der Regel mit direktem Körperkontakt, von Organismen verschiedener Arten zum gegenseitigen Nutzen.

Epiphyten (Link 1809) 435
 Entophyten (Link 1816) 435
 Epizoen (Oken 1818) 435
 Kommensalismus (van Beneden 1869) 435
 Mutualismus (van Beneden 1873) 432
 Homobium (Frank 1877) 426
 Symbiose (de Bary 1878) 426
 metabiotisch (Garré 1887) 430
 Antibiose (Vuillemin 1889) 431
 Helotismus (Warming 1895) 435
 Metabiose (Hueppe 1896) 430
 Metökie (Wasmann 1896) 434
 Phoresie (Lesne 1896) 434
 Symphilie (Wasmann 1896) 435
 Synechtrie (Wasmann 1896) 435
 Synökie (Wasmann 1896) 434
 Parabiose (Forel 1898) 434
 Symbiogenese (Wheeler 1901) 429
 Trophobiose (Wasmann 1902) 435
 Epöken (Kraepelin 1905) 434
 Epökie (Kraepelin 1905) 434
 Paröken (Kraepelin 1905) 434
 Parökie (H.S. 1905) 434
 Probiose (Giglio-Tos 1910) 434
 Entöken (Doflein 1914) 434
 Endosymbiose (Czapek 1917) 436
 Symphorismus (Deegener 1918) 434
 Entökie (Abel 1928) 434
 Ektosymbiose (Weber 1933) 436
 Karpose (Hesse 1943) 434
 Allolimie (Haskell 1949) 435
 Allotrophie (Haskell 1949) 435
 Amensalismus (Haskell 1949) 431
 Vererbungssymbiose (Lederberg 1952) 438
 Neutralismus (Odum 1971) 431
 Populationsmutualismus (Wilson 1980) 433
 Ökosystemingenieure
 (Jones, Lawton & Shachak 1994) 430
 Symbiom (Lederberg 2000) 432
 Mikrobiom (Lederberg 2001) 432

jedes dem Dienste des Ganzen sich so unterordnet, dass sie die Bedeutung selbständiger Individuen zu verlieren scheinen, dass sie nur noch als Organe des Ganzen fungieren, dessen erste Existenz schon in der Vereinigung beider Wesen beginnt.«⁹ Mit diesem Ausdruck will Frank den älteren, von A. Grisebach 1839 eingeführten Terminus des *Konsortiums* (»consortium«¹⁰) für das Zusammenleben von Pflanzen verschiedener Arten ersetzen. Grisebachs Ausdruck verwendet J. Reinke 1872, um die von ihm beobachtete Assoziation von Blaualgen mit den Nebenwurzeln von Pflanzen der Gattung *Gunnera* zu bezeichnen.¹¹

Zusammenfassend wird die Lehre von den Beziehungen zwischen verschiedenen Organismen, insbesondere den symbiotischen, seit Ende des 19. Jahr-

hundreds *Symbiologie* (engl. »symbiology«) genannt (Stöhr 1897: eine Disziplin, »welche die Wirkung eines Lebewesens auf ein anderes und die Rückwirkung des letzteren auf das erstere erforscht«¹²; Schneider 1920: »Symbiology is the science which treats of the biological relationship of living organisms, animal and vegetable«).¹³ Seit den 1930er Jahren wird mit diesem Titel allgemein die Biologie der Lebensgemeinschaften bezeichnet (↑Biologie).

Uneinigkeit besteht darüber, ob die Mitglieder einer Symbiose *Symbionten* oder *Symbioten* zu nennen sind. *Symbiont* ist zwar der von de Bary eingeführte Ausdruck, der damit historische Priorität genießt, für *Symbiot* spricht allerdings, dass dieses Wort eine genaue griechische Entsprechung im Sinne von »Mitbewohner, Partner« hat.¹⁴

Beschränkung auf Mutualismus

Der Begriff der Symbiose wird in dem weiten Sinne, in dem de Bary ihn versteht, 1883 von O. Hertwig aufgenommen und auch auf das Zusammenleben von Tieren bezogen: Eine Symbiose umfasst demnach sowohl den Parasitismus als auch den Mutualismus. Im einen Fall bestehe eine Abhängigkeit, die »einseitig« sei, im anderen beruhe das Zusammenleben auf einer »vollen Gegenseitigkeit«: »Beide Genossen fördern sich hier wechselseitig in ihrer Lebensexistenz«.¹⁵ R. Hertwig schränkt dagegen in seinem »Lehrbuch der Zoologie« (1892) – unter irreführender Berufung auf de Bary – die Bestimmung ein: Eine Symbiose wird definiert als »das Zusammenleben der Thiere zu gegenseitigem Nutzen«¹⁶ und wird damit vom Parasitismus ausdrücklich abgesetzt. Der erste, der den Begriff der Symbiose allein auf wechselseitig vorteilhafte Verbindungen bezieht, ist wohl 1879 M. Reess. Bei ihm heißt es unter Verweis auf de Barys Ausdruck »Symbiose: »Die ausgeprägte Flechtengemeinschaft ist [...] eine Wirthschafts- und Lebensgemeinschaft, auf einer vorteilhaften Arbeitheilung beruhend, welche in gewisser Hinsicht beide Genossen stärker macht, als sie unvereinigt gewesen wären«.¹⁷ (Als »Wirtschafts- und Lebensgemeinschaft« wird 1868 auch die menschliche Rechtsform der Genossenschaft bezeichnet.¹⁸) Bis in die 1890er Jahre ist diese Bedeutungseinschränkung des Begriffs der Symbiose aber die Ausnahme.

Der Begriff der Symbiose wird anfangs sowohl auf räumlich eng zusammenlebende als auch auf locker miteinander assoziierte Organismen verschiedener Arten bezogen. Eine Spezifizierung des Begriffs vollzieht der amerikanische Biologe A. Schneider 1897, indem er nur noch solche Verhältnisse als »Symbiose« bezeichnet, in denen ein unmittelbarer physischer

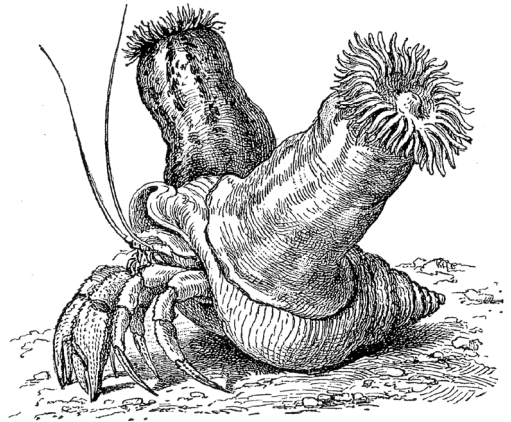


Abb. 493. Symbiose zwischen Einsiedlerkrebs und Seeanemone: Auf dem Schneckenhaus eines Einsiedlerkrebses befinden sich mehrere Seeanemonen. Der Krebs genießt Schutz durch die Nesseln der Seeanemonen, die Seeanemonen erhalten eine bessere Nahrungsversorgung durch die Nahrungsreste des Krebses (aus Marshall, W. (1888). *Die Tiefsee und ihr Leben*: 188).

Kontakt zwischen den Partnern besteht: »Symbiosis may be defined as a contiguous association of two or more morphologically distinct organisms, not of the same kind, resulting in a loss or acquisition of assimilated food-substances«.¹⁹ Symbiosen beziehen sich nach Schneider also allein auf Austauschbeziehungen hinsichtlich der Nahrung. Neben den zum gegenseitigen Nutzen erfolgenden *mutualistischen Symbiosen* (»mutualistic symbiosis«) zählt Schneider auch das einseitig oder wechselseitig schädliche Zusammenleben von Organismen, z.B. den Parasitismus, zu den Symbiosen, und nennt diese *antagonistische Symbiosen* (»antagonistic symbiosis«).²⁰

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts versteht K.M.F. Kraepelin die Symbiose als eine besondere Art des Mutualismus, d.h. eines Verhältnisses von Organismen verschiedener Tierarten zueinander, bei dem eine »wechselseitige Dienstleistung« vorliegt: Bei einer Symbiose (»im engeren Sinne«) erreiche »die gegenseitige Hilfe einen so hohen Grad, daß man von einer dauernden und gesetzmäßigen Verbindung der beiden Tierformen sprechen kann, ja, daß die eine nicht oder kaum ohne die andere existenzfähig erscheint«.²¹

Ähnlich definiert H. Mische die Symbiose 1907 als eine Form des »Zusammenlebens« zum »gegenseitigen Vorteil« der Partner.²² F. Dahl spezifiziert diese Definition 1910 ebenso wie zuvor Kraepelin, indem er festlegt, dass bei einer Symbiose – zur Abgrenzung vom Mutualismus – die Partner »beide voll-

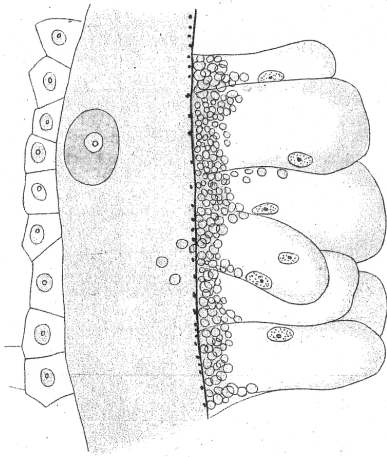


Abb. 494. Symbiose zwischen Pflanze und Tier. Querschnitt durch die Körperwand des grünen Süßwasserpolypen (*Hydra viridis*). Einige der symbiontischen Algenzellen (kleine Kreise in der Bildmitte) sind in die Eizelle (links) eingewandert (aus Hamann, O. (1882). Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei *Hydra*. *Z. wiss. Zool.* 37, 457-464: Taf. XXVI, Fig. 2).

kommen aufeinander angewiesen und [...] fast nur in Gemeinschaft miteinander gefunden« werden.²³ In diesem engeren Sinne etabliert sich der Begriff in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.²⁴ W.E. Bendl definiert 1917: »Symbiose ist die gesetzmäßige und dauernde Verbindung von Lebewesen verschiedener Art, die sich in wesentlichen Funktionen gegenseitig ergänzen und fördern«.²⁵ Bis heute wird im Gegensatz zu dem Wortgebrauch bei de Bary unter einer Symbiose meist nicht mehr ein Zusammenleben von Organismen, die sich einseitig oder gegenseitig schaden, eingeschlossen. Im Gegensatz zum Zusammenleben in einem Mutualismus wird die Symbiose heute sogar meist so konzipiert, dass ihre Mitglieder von den jeweils anderen abhängen (in ihrer Existenz oder in ihrer Fortpflanzung). Eine Symbiose ist demnach ein obligates Zusammenleben von Organismen verschiedener Arten, wie es z.B. zwischen den Pilzen und Algen der meisten Flechten vorliegt. Vereinzelt wird bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts aber auch der Parasitismus noch als eine Form der Symbiose verstanden (Cheng 1967: »symbiosis is the broad all-encompassing term used to describe all types of heterospecific associations, excluding predation, during which there exists physical contact or intimate proximity between the two members. There are no implications of benefit acquirement or giving«).²⁶

Symbiose und Konkurrenz

Der Begriff der Symbiose wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts auf globale Verhältnisse ausgeweitet: »Schließlich lebt ja die gesamte Tierwelt mit der Pflanzenwelt in einer Art Stoffwechselsymbiose, gekennzeichnet durch den ständigen Kreislauf von Sauerstoff und Kohlendioxyd« (Bendl 1917).²⁷ Auch vorteilhafte Wechselwirkungen zwischen Organismen der gleichen Art und sogar die Beziehung der Organe und Gewebe in einem Organismus wird als eine »Symbiose« bezeichnet (Schiefferdecker 1906: »Gewebesymbiose«).²⁸

Ursprung dieses weiten Symbiosebegriffs ist die Entgegensetzung von Symbiose und Konkurrenz. Bereits H. Spencers an der Soziologie angelehnte Konzipierung der Biologie operiert mit dieser Gegenüberstellung. Betont wird die Bedeutung der gegenseitigen Abhängigkeit und ↑Wechselseitigkeit der Teile innerhalb organischer Systeme und die daraus folgende Anwendung des Prinzips der *Arbeitsteilung* zur Beschreibung dieser Systeme (↑Organisation). Die Zunahme an Differenzierung der Organe erfordert nach Spencer ihre Integration zu einem Ganzen aus reziprok aufeinander bezogenen Teilen, denen jeweils spezifische Rollen zukommen.²⁹ Systematisch vor der Wirksamkeit der Konkurrenz in der Selektion steht damit das Prinzip der Symbiose, über das erst ein organisiertes System wie ein ↑Organismus konstituiert wird. Insofern jeder Organismus ein symbiotisches System darstellt, ist »Symbiose« also ein Grundprinzip der Biologie.

Ausdrücklich betrachten P. Geddes und J.A. Thomson 1889 die Kooperation, und nicht die Konkurrenz, als höchstes Prinzip der Evolution, auf dem jeglicher Fortschritt beruht. Die Entstehung der vielzelligen Lebensformen ausgehend von den einzelligen folge ebenso diesem Prinzip wie die Unterordnung des Individuums unter die Belange der Reproduktion der Art bei soziallebenden Organismen.³⁰ Allein ausgehend von den Prinzipien des Individualismus und der Konkurrenz könnten diese entscheidenden Übergänge in der Geschichte des Lebens nicht erklärt werden.

Symbiose und »gegenseitige Hilfe«

Ende des 19. Jahrhunderts wird die Debatte um das Phänomen der Symbiose von einer einflussreichen Arbeit des russischen Anarchisten P. Kropotkin geprägt. Kropotkin geht in dieser Arbeit, die zuerst als Serie von Aufsätzen seit 1890 erscheint, von einem Artikel T. Huxleys aus, der darin ein Bild von der Natur im Sinne von Hobbes als Kampf von jedem gegen jeden entwickelt. Nach Huxley könne die Kultur

und Moral des Menschen allein darin bestehen, auf Abstand zu den Gesetzen der organischen Natur zu gehen (↑Kulturwissenschaft/Evolutionäre Ethik).³¹ Als Reaktion darauf macht sich Kropotkin an den Versuch des Nachweises, dass nicht nur im Leben des Menschen, sondern auch in der Natur das Prinzip der *gegenseitigen Hilfe* weit verbreitet ist und einen wesentlichen Faktor in der Evolution darstellt.³² Als Beispiel für die Verwirklichung seines Prinzips in der Natur verweist Kropotkin u.a. auf das Sozialverhalten von Wirbeltieren (soziale Verteidigung) und die »Staaten« der sozialen Insekten.

Unter dem Einfluss von Kropotkin unternehmen einige Biologen im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts den Versuch, die Symbiose als ein gleichberechtigtes neben dem Faktor der Konkurrenz stehendes Prinzip des Lebens zu deuten. Durch das Prinzip der gegenseitigen Hilfe soll der Darwinismus eine wesentliche Ergänzung erfahren.³³ Es wird argumentiert, dass sich die beiden Prinzipien nicht ausschließen, sondern gegenseitig ergänzen: »jedes Organ, jedes Gewebe, jede Zelle stehen mit benachbarten Organen, Geweben und Zellen zugleich in einem fortwährenden Wettbewerb und einer gegenseitigen Hilfeleistung, die beide so lange dauern, als das Leben des Organismus dauert«, wie P. Kammerer 1909 in einer Arbeit über »Allgemeine Symbiose und Kampf ums Dasein als gleichberechtigte Triebkräfte der Evolution« bemerkt.³⁴ Jede Anpassung sei aus dem Zusammenspiel der beiden fundamentalen Prinzipien zu erklären. Eine Höherentwicklung der Lebewesen über das Stadium des Einzellers hinaus wäre ohne ein Wechselspiel der beiden Faktoren der Konkurrenz und Symbiose nicht möglich gewesen.

Für den Prozess der langfristigen Transformation der Organismen aufgrund von Symbiosen verwendet C. Merežkovskij 1910 den Terminus *Symbiogenese*.³⁵ W.M. Wheeler gebraucht diesen Ausdruck (»symbiogenesis«) bereits 1901 für den Weg der Entstehung von symbiotischen Assoziationen bei Ameisen.³⁶

Sachgeschichte von der Antike bis ins 18. Jh.

Organismen verschiedener Arten, die in einem Verhältnis der Symbiose zueinander leben, werden seit langem beschrieben. Anfangs stehen diese Beschreibungen in einem mythischen oder allegorischen Zusammenhang. Herodot berichtet von der Symbiose zwischen einem Regenpfeifer und einem Krokodil, bei der der Vogel das Krokodil von lästigen Parasiten im Maul befreit, die er frisst³⁷ (trotz mancher vermeintlicher Bestätigung gilt diese Beobachtung inzwischen als falsch). Aristoteles spricht von einer Freundschaft zwischen Tieren³⁸ und gibt einige Bei-

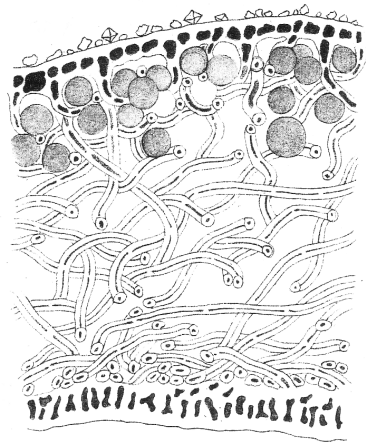


Abb. 495. Symbiose zwischen Pflanze und Pilz. Vertikalschnitt durch den Thallus einer Flechte (*Parmelia papulosa*), mit Jodtinktur gefärbt und 600-mal vergrößert. Die runden, dunkel gefärbten Zellen oben sind Algen, die länglichen Organe Pilzhyphe (aus Rosendahl, F. (1907). *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien*. Nova Acta Ac. Leop. 87, 405-459: Tab. XXVII, Fig. 18).

spiele von Symbiosen, z.B. die von Steckmuscheln (*Pinna*) und Steckmuschelwächtern (dem Krebs *Pinnotheres*)³⁹, die später auch von Cicero und anderen Stoikern angeführt und so interpretiert wird, dass der Krebs die Muschel beißt, wenn ein Fisch in die Muschel hineingerät, so dass diese sich schließt und den Fang mit dem Steckmuschelwächter teilt⁴⁰ (tatsächlich handelt es sich bei dieser Verbindung um einen Kommensalismus, bei dem allein der Krebs einen Vorteil hat⁴¹). Bei diesen Berichten stehen meist weniger die biologischen Details im Vordergrund als vielmehr ihre Lehre für den Menschen: dass Kooperation ein natürlicher und erfolgreicher Handlungsgrundsatz sein kann.

In Mittelalter und Früher Neuzeit wird das Miteinander von Organismen verschiedener Arten als Harmonie der Natur gedeutet und als Beleg für die Voraussicht und das Wohlwollen des Schöpfergottes in der Einrichtung der Welt verstanden. Die Darstellungen haben meist allein demonstrativen und kaum analysierenden Charakter. Zu genauen, auch experimentellen Untersuchungen von symbiotischen Verhältnissen kommt es erst im 18. Jahrhundert.

Eine der ersten ausführlicheren Studien betrifft die Gemeinschaft von Blütenpflanzen und Insekten, die C.K. Sprengel 1793 als ein »Geheimnis der Natur« beschreibt.⁴² Sprengel erkennt, dass die Insekten an der Befruchtung der Pflanzen beteiligt sind und ihrer-

Symbiose: gegenseitige Nutzenbeziehung

Parabiose: einseitige Nutzenbeziehung

Synökie: Bereitstellung des Lebensraums

Parökie: Gewährung von Schutz

Kommensalismus: Miternährung

Phoresie: Mittransport

Antibiose: Schaden-Nutzenbeziehung

Epitismus: Töten, um zu leben

Parasitismus: Schädigen, um zu leben

Allelopathie: Gegenseitige Schadensbeziehung

Tab. 268. Terminologie für Nutzen- und Schadensbeziehungen zwischen Organismen verschiedener Arten.

seits von den Pflanzen profitieren, insofern sie durch diese mit Nektar versorgt werden. Ebenso wie vor ihm J.G. Koelreuter⁴³ stellt Sprengel die Abhängigkeit der Befruchtung einiger Pflanzen durch den Besuch von spezialisierten Insekten fest. Er beschreibt die durch die Insekten geleistete Übertragung des Pollen von einer Blüte auf den Stempel einer anderen sowie die dazu nötige Anpassung der Blütenformen an die anatomische Gestaltung der Insekten und umgekehrt.

Metabiose und Ökosystemingenieure

Ein Nutzen durch Organismen anderer Arten muss sich nicht direkt aus der Anwesenheit der Partner ergeben, sondern kann sich auch aus deren Veränderung der Umwelt ergeben. C. Garré bezeichnet 1887 eine Form der Symbiose (unter Bakterien), bei der einer der Partner die Umwelt so verändert, dass er damit das Leben des anderen ermöglicht, als **metabiotisch**.⁴⁴ (Der Begriff ist bei Garré nicht ganz eindeutig, weil er auch das symmetrische Verhältnis,

$A \rightarrow B$	$B \rightarrow A$	Bezeichnung
+	+	Symbiose (Allelophilie)
+	0	Parabiose (Karpose)
+	-	Antibiose (Epitismus, Parasitismus)
0	-	Amensalismus, Wettbewerbskonkurrenz
-	-	Allelopathie, Gedrängekonkurrenz
0	0	Neutralismus

Tab. 269. Formen des Zusammenlebens von Organismen verschiedener Arten. $A \rightarrow B$ und $B \rightarrow A$ bezeichnet die Wirkung des Organismus des einen Typs auf den des anderen. Die Interaktion hat einen positiven (+), negativen (-) oder irrelevanten (0) Einfluss auf Überleben und Fortpflanzung des Partners.

bei dem sich mehrere Arten »gegenseitig bedingen«, »metabiotisch« nennt.) F. Hueppe bildet zur Benennung dieser Verhältnisse, also für das »Aufeinanderfolgen« verschiedener Arten von Bakterien in einer Symbiose, 1896 das Substantiv **Metabiose**.⁴⁵ Eine allgemeine Definition gibt C. Nuttall 1899, der zufolge die Metabiose in der Abhängigkeit von Organismen einer Art von der Umweltveränderung durch Organismen anderer Arten besteht: »[M]etabiosis may be broadly defined as that relationship which exists between two organisms when for one of the two to flourish and live in a certain medium it is necessary that the other should have preceded it and prepared the way for it.«⁴⁶

C.G. Jones, J.H. Lawton und M. Shachak bezeichnen solche biotoperzeugenden Organismen 1994 als **Ökosystemingenieure** (»ecosystem engineers«; vgl. auch das Konzept der *Nischenkonstruktion*; ↑Nische). Sie werden definiert als Organismen, die den Lebensraum für andere Organismen so verändern oder erzeugen, dass erst dadurch die notwendigen Ressourcen für diese bereitgestellt werden: »Ecosystem engineers are organisms that directly or indirectly modulate the availability of resources (other than themselves) to other species, by causing physical state changes in biotic or abiotic materials. In so doing, they modify, maintain and/or create habitats.«⁴⁷

Die ökosystem- oder biotoperzeugenden Organismen können von anderen unterschieden werden, deren Anwesenheit einen geringeren, bloß *biotopprägenden* Effekt hat.⁴⁸ Die biotoperzeugenden Organismen sind meist groß und neigen zu einem bestandsbildenden Zusammenschluss. Sie verändern damit in einem erheblichen Maß die physikalischen Bedingungen ihrer Umwelt, z.B. indem sie ein eigenes Mikroklima schaffen.

Die Prozesse der Ökosystemgestaltung können sich auf einem großen räumlichen Maßstab abspielen. Beispiele hierfür sind Buchen für das Ökosystem Wald, Nesseltiere für das Ökosystem Korallenriff und Austern für die Austernbänke. Sie können aber auch einen kleinen Maßstab betreffen, z.B. die Herstellung von Löchern im Holz durch einen Specht oder die Produktion von Dung durch Herbivore wie Elefanten oder Rinder. In allen diesen Fällen ist eine Vielzahl von kleineren Organismen auf die Anwesenheit dieser Ökosystemingenieure angewiesen. Die von diesen Organismen gestalteten Ökosysteme müssen daher als zerstört gelten, wenn die Population der biotoperzeugenden Organismen aus dem System verschwunden ist, unabhängig davon, welche Beziehungen zwischen den Populationen anderer Organismen fortbestehen.

Typ der Interaktion	Organismus		Art der Interaktion
	1	2	
Neutralismus	0	0	Keiner der Organismen beeinflusst den anderen.
Antibiose (Opponenz)	-	-	Ein Organismus wird durch einen anderen deutlich behindert, wobei dieser selbst geschädigt wird, unbeeinflusst bleibt oder eine Förderung erfährt.
Konkurrenz: Typ direkter gegenseitiger Beeinflussung	0	-	Gegenseitige direkte Behinderung der Organismen.
Konkurrenz: Typ gegenseitiger Beeinflussung durch Ressourcennutzung	-	-	Gegenseitige indirekte Behinderung der Organismen durch gleiche Ressourcennutzung, wenn diese nicht in ausreichendem Maße möglich ist.
Amensalismus	-	0	Ein Organismus wird behindert durch den anderen, der aber dadurch nicht gefördert wird.
Parasitismus	+	-	Ein meist kleinerer Organismus (Parasit, Schmarotzer) wird durch die Hemmung des anderen, größeren Organismus gefördert.
Epitismus (Prädation)	+	-	Ein meist größerer Organismus (Räuber) wird durch die Vernichtung des anderen kleineren Organismus (Beute) gefördert.
Allelopathie	+	-	Durch Ausscheiden von Stoffwechselprodukten wird ein Organismus gefördert, indem ein anderer gehemmt wird.
Probiose	+	0	Der eine Organismus genießt durch einen anderen Organismus einen Vorteil, wobei dieser entweder auch einen Vorteil erlangt, oder zumindest nicht geschädigt wird.
Parabiose (Kommensalismus)	+	0	Der eine Organismus wird durch den anderen Organismus gefördert, ohne daß dieser dadurch gehemmt wird.
Parökie	+	0	Nachbarschaftsgesellung
Synökie	+	0	Einmietung in Nestern
Epökie	+	0	Permanentes Aufsiedlertum
Entökie	+	0	Einmietung in Körperhöhlräume
Metabiose	+	0	Der eine Organismus schafft zeitlich erst die Lebensbedingungen für den anderen Organismus.
Symbiose	+	+	Zusammenwirken zweier Organismen zum gegenseitigen Vorteil.
Protokooperation	+	+	Das Zusammenwirken beider Organismen ist für beide förderlich, aber nicht zwingend notwendig, schließt lockere Partnerschaft (Allianz) und kürzerfristiges wechselseitiges Nutznießertum (Mutualismus) ein.
Eusymbiose	+	+	Das Zusammenwirken beider Organismen ist für beide förderlich und zwingend lebensnotwendig.

+ = fördernde Wirkung, - = hemmende Wirkung, 0 = neutrale Beziehung

Abb. 496. Formen der Interaktion von Organismen in einem Bissystem (aus Schubert, R. (1993). *Biotische Ökofaktoren*. In: Kuttler, W. (Hg.). *Handbuch zur Ökologie*, 81-86: 83; erweitert nach einem Vorbild aus Schaefer, M. & Tischler, W. (1983). *Wörterbuch der Biologie, Ökologie*: 47).

Systematische Klassifikationen

Seit den 1940er Jahren wird versucht, für die verschiedenen Interaktionsformen von zwei Organismen eine systematische Terminologie zu entwickeln (vgl. Tab. 268).⁴⁹ Neben den klassischen Begriffen der *Symbiose* für eine gegenseitige Förderung und der *Konkurrenz* für eine gegenseitige Hemmung stehen dabei die Termini *Antibiose* für eine einseitige Schädigung mit einem Nutzen für den anderen Partner (Vuillemin 1889), mit den zwei Formen des Epitismus (↑Räuber) und ↑Parasitismus⁵⁰, *Amensalismus* für eine einseitige Schädigung ohne Nutzen für den anderen Partner (Haskell 1949⁵¹) und *Neut-*

ralismus für ein Zusammenleben ohne gegenseitigen Nutzen oder Schaden (Odum 1971⁵²; Haskell 1949: »neutrality«⁵³).

Zur Präzisierung des dem Wortlaut nach unspezifischen Begriffs der Symbiose könnte parallel zu *Allelopathie* (↑Konkurrenz) der Ausdruck *Allelophilie* verwendet werden.

Symbiosen mit Bakterien

In den letzten Jahren wird die Bedeutung der symbiontischen Mikroorganismen in vielen Lebewesen (einschließlich des Menschen) zunehmend deutlich. Sie ermöglichen ihren Wirten vielfältige Leistungen,

Die Beziehungen der Organismen innerhalb einer Biozönose.

- I. Die zusammenlebenden Organismenarten haben beide Vorteil von dem Zusammenleben.
- A. Sie sind beide vollkommen aufeinander angewiesen und werden fast nur in Gemeinschaft miteinander gefunden.
1. Symbiose.
- B. Sie sind nicht vollkommen und dauernd aufeinander angewiesen, werden vielmehr oft auch allein bzw. mit andern Organismen zusammen gefunden.
2. Mutualismus.
- II. Nur die eine der beiden zusammenlebenden Organismenarten hat von dem Zusammenleben Vorteil.
- A. Die andere hat von dem Zusammenleben keinen oder keinen nennenswerten Nachteil.
- a) Der eine Organismus hat Vorteil nicht von lebenden sondern von abgestorbenen Individuen oder abgestorbenen Teilen des andern Organismus, indem ihm diese zur Nahrung dienen.
 - α) Die abgestorbenen Individuen oder abgestorbenen Teile sind pflanzlicher Natur. 6. Saprophagie.
 - β) Die abgestorbenen Individuen oder abgestorbenen Teile sind tierischen Ursprungs. 8. Nekrophagie.
 - b) Der eine Organismus hat Vorteil von dem andern, während dieser noch lebt.
 - α) Dem einen der Organismen wird der Nahrungserwerb durch den andern erleichtert. 3. Kommensalismus.
 - β) Der eine der Organismen findet bei dem andern Schutz, Wohnung u. dgl. 4. Parabiose.
- B. Die zweite der zusammen vorkommenden Organismenarten hat entschiedenen Nachteil von der Gemeinschaft.
- a) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinschaft hat, nährt sich auf Kosten des andern.
 - α) Der Organismus, der Nachteil von der Gemeinschaft hat, ist ein Tier.
 - aa) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinschaft hat, entnimmt seine Nahrung dem Körper des andern, indem er diesen entweder tötet oder vorübergehend angreift. 7. Zoophagie.
 - ββ) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinschaft hat, nährt sich fortdauernd auf Kosten des andern. 9. Parazitismus.
 - β) Der Organismus, der Nachteil von der Gemeinschaft hat, ist eine Pflanze. 5. Phytophagie.
 - b) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinschaft hat, schädigt den andern lediglich durch seine Gegenwart, nicht durch seine Ernährung. 10. Raumparazitismus.

hat, darunter die Induktion der Parthenogenese oder die Umwandlung von genetischen Männchen in Weibchen. Diese und andere Fälle belegen den häufig fließenden Übergang zwischen Symbiose und Parasitismus.

Die Gesamtheit der Mikroorganismen, die in einem Lebewesen als Symbionten, Kommensalen oder Parasiten leben, werden von J. Lederberg 2001 als **Mikrobiom** (»microbiome«) bezeichnet.⁵⁸ Für die Einheit der Symbionten mit ihrem Wirt – »the whole symbiotic complex, namely the superorganism« – schlägt er den Begriff **Symbiom** (»symbiome«) vor.⁵⁹ Lederberg plädiert für einen Übergang von der Kriegsmetaphorik zu einer Ökologiemetaphorik, um das Miteinander von Wirtsorganismus und Mikroorganismen zu beschreiben.⁶⁰

Mutualismus

Das Wort »Mutualismus« (abgeleitet von lat. »mutare« »wechsell, tauschen«) wird zuerst im außerbiologischen Kontext gebildet. P.J. Proudhon bezeichnet als »Mutualismus« (»mutuellisme«) seit 1828 seine sozialpolitische Lehre, nach der die individuelle und soziale Wohlfahrt von dem wechselseitigen Tausch von Gütern abhängig ist.⁶¹

In die Biologie führt P.J. van Beneden das Wort 1873 ein.⁶² Für van Beneden sind Mutualisten solche Tiere, »welche aufeinander leben, ohne Schmarotzer oder Mitesser zu sein«.⁶³ In erster Li-

nie Organismen, die einander gegenseitige Dienste leisten, sind in dieser Kategorie zusammengefasst. Der gegenseitige Nutzen kann sich auf verschiedene Aspekte beziehen, wie van Beneden erläutert, z.B. den Transport, den Schutz oder die Reinigung. Aber auch ein wechselseitiges Ausbeutungsverhältnis versteht van Beneden – entgegen der heutigen Wortbedeutung – als Mutualismus⁶⁴. Allerdings wird von Beneden meist so verstanden, dass die Wechselseitigkeit des Mutualismus zum Nutzen der Beteiligten ist – so ist bereits der Herausgeber von van Benedens Werk auf Deutsch der Auffassung, Mutualisten seien Tiere, »welche gegenseitig aufeinander angewiesen sind«⁶⁵. In diesem Sinne wird der Mutualismus später als eine Sonderform der Symbiose behandelt, auch wenn immer wieder von einem »Mutualismus

die von der Erschließung und Aufbereitung von Nahrung (Photosynthese, Stickstofffixierung, Schwefel- und Celluloseverarbeitung etc.), der Erzeugung von Licht⁵⁴, dem Schutz vor Krankheitserregern (z.B. die Bakterien im Mundraum des Menschen⁵⁵) bis hin zur Steuerung der Gene⁵⁶ reicht. In einigen Fällen werden die Symbionten sogar vererbt, so bei den Bakterien der Gattung *Wolbachia*, die bei vielen Insekten über das Protoplasma des Eies von einer Generation in die nächste weitergegeben werden.⁵⁷ Weil die Vererbung nur über das weibliche Ei erfolgt, existiert hier auf Seiten des Bakteriums ein Selektionsdruck in Richtung der Erzeugung von mehr Weibchen als Männchen in der Population des Wirts. Tatsächlich kann nachgewiesen werden, dass *Wolbachia* zahlreiche Wege der Veränderung seines Wirts entwickelt

Abb. 497. Typologie von Beziehungsformen zwischen Organismen verschiedener Arten einer Biozönose (aus Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 38f.).

zwischen Parasit und Wirt« die Rede ist.⁶⁶ Die heute neben den Flechten als Standardbeispiele des Mutualismus erscheinenden Fälle der *Pilzymbiose*, insbesondere die *Wurzelsymbiose* (*Mycorrhiza*) vieler Bäume, analysiert 1885 bereits A.B. Frank, der auch die diesbezügliche Terminologie einführt.⁶⁷

Von der Symbiose im engeren Sinne wird der Mutualismus heute meist dadurch unterschieden, dass die in Beziehung tretenden Organismen nicht voneinander abhängen, dass die mutualistische Beziehung für die Erhaltung der Organismen also förderlich, aber nicht notwendig ist. Diese Gegenüberstellung von Mutualismus und Symbiose geht auf F. Dahl zurück, der 1910 von den in einem Mutualismus zusammenlebenden Organismen sagt: »Sie sind nicht vollkommen und dauernd aufeinander angewiesen, werden vielmehr oft auch allein, bzw. mit anderen Organismen zusammen gefunden.«⁶⁸ Beispiele für mutualistische Beziehungen in diesem Sinne sind die Assoziationen von Fischen mit ihren kleineren »Putzerfischen«, die Assoziationen von stickstofffixierenden Bakterien und Leguminosen und das Leben von Bakterien im Verdauungstrakt von Tieren.

Von einigen Autoren wird allerdings gerade ein Verhältnis der ein- oder beidseitigen Abhängigkeit der Mitglieder einer Gemeinschaft als »Mutualismus« bezeichnet (Odum 1953/73: »Ein [...] Schritt im Prozeß der Kooperation erfolgt, wenn beide Populationen vollständig voneinander abhängig werden. Solche Fälle nennt man *Mutualismus* oder *obligate Symbiose*«).⁶⁹ Eine zwar vorteilhafte, aber bloß fakultative Interaktion, die für das Überleben beider Partner nicht notwendig ist, wird dann *Protokooperation* (»protocooperation«) genannt.⁷⁰ Die Terminologie ist aber alles andere als einheitlich: Andere Autoren identifizieren gerade »Kooperation« und »Mutualismus« miteinander (z.B. Allee 1938).⁷¹

Von der Symbiose unterschieden wird der Mutualismus außerdem in der Regel durch das Kriterium der räumlichen Nähe der Partner: Während eine Symbiose in einem direkten *Zusammenleben* der Partner besteht, wird der Mutualismus meist so verstanden, dass er eine Interaktion ohne dauerhafte räumliche Nähe der Partner bezeichnet oder zumindest so, dass die Frage der räumlichen Assoziation der Partner irrelevant für die Beschreibung des Verhältnisses als »Mutualismus« ist.⁷²

Das wechselseitige Nutzenverhältnis des Mutualismus muss sich nicht nur auf einzelne interagierende Organismen beziehen, sondern kann auch Populationen betreffen (vgl. das Odum-Zitat). D.S. Wilson spricht 1980 dann von einem *Populationsmutualis-*

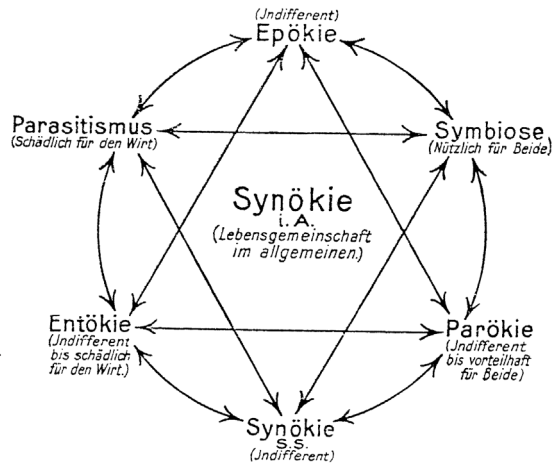


Abb. 498. Formen der Beziehung zwischen Organismen und ihr Verhältnis zueinander. Die Konzepte werden auf folgende Weise definiert: »Unter Synökä im allgemeinen pflegt man alle Fälle von Lebensgemeinschaften zu bezeichnen, bei denen die eine Art mit der anderen in einer mehr oder weniger engen Verbindung lebt, sich selber zum Nutzen, ohne Schaden jedoch für die andere. Die Fälle der Synökä sind: 1. Die Epökä, worunter das Leben einer Art auf einer anderen zu verstehen ist, ohne daß dabei der Wirt einen Schaden erleidet. Wird diese Lebensgemeinschaft so gestaltet, daß nicht nur der Epöke, sondern auch der Wirt aus ihr einen Nutzen zu ziehen vermag, so wird aus der indifferenten Epökä eine Symbiose. Wenn dagegen die Beziehungen zwischen dem Epöken und dessen Wirtstier eine Form annehmen, so daß der Wirt durch den Ansiedler auf seiner Oberfläche geschädigt wird, so wird aus der indifferenten Epökä ein Parasitismus. 2. Die Entökä: Unter dieser versteht man das Bewohnen von Innenräumen des Wirtstieres durch einen Ansiedler. [...] 3. Die Synökä im engeren Sinne [»S.S.«]. Unter dieser Bezeichnung versteht man eine enge Lebensgemeinschaft verschiedener Arten, die den gleichen Wohnraum benützen. [...] 4. Die Parökä nennt man jene Lebensgemeinschaft, wo eine Art in der Nachbarschaft einer anderen Art in mehr oder weniger enger Verbindung vorkommt, aus der beide einen Nutzen zu ziehen vermögen« (aus Abel, O. (1928). *Parasitische Balanen auf Stockkoralen aus dem mediterranen Miozänmeer*. *Paleobiologica* 1, 14-38: 30f.).

mus (»population mutualism«).⁷³ Der Mutualismus auf Populationsebene kann sich auf der Ebene der Individuen als Schädigung zumindest einer der Partner erweisen: So sichert die Ernährung von Säugtieren durch Nüsse (z.B. von Eichhörnchen, die sich von Haselnüssen ernähren) zwar die Verbreitung der Pflanzen und ist damit als Nutzen für die Pflanzenpopulation zu werten – für diejenigen Nüsse jedoch, die von den Tieren gefressen werden, stellt diese Interaktion zweifellos einen Schaden dar.⁷⁴

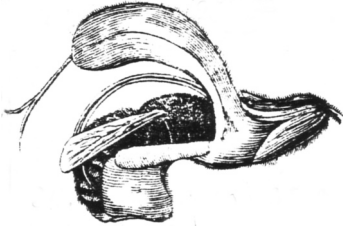


Abb. 499. Mutualismus zwischen Pflanze und Tier: Bestäubung eines Lippenblütlers durch eine Biene (aus Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen Tab. I).

Während unter dem Einfluss selektionstheoretischen Denkens, das die Konkurrenz unter Organismen betont, bis in die 1970er Jahre das Vorhandensein von mutualistischen Interaktionen eher als Seltenheit dargestellt wird⁷⁵, beginnt sich seitdem die Auffassung durchzusetzen, der Mutualismus sei eine verbreitete Erscheinung.⁷⁶ Als Gegenbewegung zur Vorherrschaft der Evolutionstheorie und Soziobiologie wird die Kooperation als Grundprinzip der Biologie betont: »Nicht der Kampf ums Dasein, sondern Kooperation, Zugewandtheit, Spiegelung und Resonanz sind das Gravitationsgesetz biologischer Systeme. Im Zentrum der Biologie stehen wechselseitige Beziehung und Kooperation« (Bauer 2006).⁷⁷ M.A. Nowak schlägt das Konzept der Kooperation 2006 sogar als »drittes Prinzip der Evolution« neben Mutation und Variation vor: »Perhaps the most remarkable aspect of evolution is its ability to generate cooperation in a competitive world. Thus, we might add ›natural cooperation‹ as a third fundamental principle of evolution beside mutation and natural selection«⁷⁸ (↑Sozialverhalten: Abb. 482).

Parabiose

Als ›Parabiose‹⁷⁹, ›Probiose‹⁸⁰, **Karpose** (Hesse 1943)⁸¹ (von griech. »καρπός« ›Nutzen‹) oder **Erleichterung** (›facilitation«⁸²) wird das Zusammenleben von Organismen zum Nutzen eines Partners ohne Schädigung, aber auch ohne Nutzen der anderen bezeichnet. Den Terminus ›Parabiose‹ führt A. Forel 1898 ein, um damit das enge, aber indifferentere Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten in einem Nest (ohne Scheidewände) zu bezeichnen.⁸³ F. Dahl bestimmt ›Parabiose‹ 1910 als Form der Beziehung von Organismen verschiedener Arten in einer Biozönose, bei der nur einer der Partner einen Vorteil hat, wobei gilt: »Der eine der Organismen findet bei dem andern Schutz, Wohnung u. dgl.«⁸⁴ (vgl. Abb.

497). (Später wird der Ausdruck auch auf die anatomische, natürlich oder künstlich herbeigeführte, Verbindung von zwei Organismen bezogen.)

Ein ähnliches Alter wie ›Parabiose‹ hat der Ausdruck **Probiose**: Er wird von E. Giglio-Tos seit 1910 verwendet, zuerst auf Französisch (›probiose«⁸⁵), später auch in anderen Sprachen (ital. 1920: ›probiiosi«⁸⁶; dt. 1925: »Die Probiose der Pflanzen ermöglicht das Leben der Herbivoren und diese das der Carnivoren usw.«⁸⁷; »Eine jede Entwicklungsphase, eine jede Probiose wird zur bestimmenden Ursache der folgenden Phase«⁸⁸). Auch in der Ökologie der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck vereinzelt verwendet (s.o.).

Je nach der Art des Nutzens kann zwischen verschiedenen Formen der Parabiose unterschieden werden: Bei der **Synökie** (Wasmann 1896) (oder **Metökie**) bietet der eine Partner dem anderen eine Wohnstätte (z.B. leben viele Insekten in den Nestern von Vögeln und Säugetieren).⁸⁹ Eine **Parökie** (H.S. 1905⁹⁰) – Kraepelin spricht 1905 von **Paröken**⁹¹; Deegener 1918 von einem **Paroecium**⁹² – liegt vor, wenn der Nutzen des Zusammenlebens im Schutz, nicht aber im Gewähren einer Wohnstätte besteht (z.B. genießen Schakale einen Schutz durch das Zusammenleben mit anderen Raubtieren). Kraepelin fasst als ›Paröken‹ diejenigen Tiere zusammen, »die aus dem Aufenthalt in der Nähe anderer Vorteil ziehen«, z.B. die Bewohner der Korallenriffe.⁹³ (Außerhalb der biologischen Bedeutung erscheint ›Parökie‹ als rechtswissenschaftlicher Begriff bereits spätestens im frühen 19. Jahrhundert: W.T. Krug bezeichnet damit 1817 das Recht der »Niederlassung auf dem Staatsgebiete ohne Bürgerrecht«⁹⁴; im byzantinischen Reich werden die abhängigen Bauern allgemein ›Paröken‹ genannt.) Als **Phoresie** bezeichnet P. Lesne 1896 den Transport eines Organismus durch einen anderen (z.B. von Milben durch Mistkäfer).⁹⁵ Siedelt ein Organismus ständig auf der Körperoberfläche eines anderen, spricht man seit Deegener (1918) von **Symphorismus**.⁹⁶ Eine **Epökie** (Kraepelin 1905 für den Transport der Larven des Maiwurms durch Bienen⁹⁷) bezeichnet ein ähnliches Verhältnis – häufig, so auch von Kraepelin, wird diese Kategorie aber auch so verstanden, dass sie nicht allein parabiotische, sondern auch parasitische Formen einschließt. **Entökie** (Abel 1928⁹⁸) bezieht sich demgegenüber auf das Besiedeln von offenen Körperhöhlen eines anderen Organismus (z.B. Krebse, die im Kanalsystem von Schwämmen leben). (Der Ausdruck **Epöken** wird bereits 1905 von Kraepelin⁹⁹ und 1907 von H. Miede verwendet¹⁰⁰; Doflein unterscheidet 1914 zwischen **Entöken** und **Epöken**¹⁰¹.)

Eine verbreitete Form der Epökie ist das Leben von Pflanzen, Pilzen oder Tieren auf Pflanzen. Für auf Pflanzen lebende Pilze prägt H.F. Link 1809 die Bezeichnung *Epiphyten* (»Epiphytas«), die er als Name für eine eigene Ordnung vorschlägt.¹⁰² Im Anschluss daran etabliert sich in den folgenden Jahren das Adjektiv *epiphytisch* für diese Verhältnisse, wobei die Bezeichnung nicht länger als taxonomische Einheit, sondern im Sinne einer Lebensform verwendet wird. C.F.B. de Mirbel versteht 1815 unter epiphytischen Pflanzen solche, die auf anderen wachsen, ohne ihnen Nährstoffe zu entziehen, z.B. Moose auf Bäumen (»Épiphytes, *epiphytæ, pseudo-parasiticae*. – Qui naissent sur d'autres végétaux, mais n'en tirent point leur nourriture. – [Mousses. etc.]«).¹⁰³ Unter Verweis auf Link erscheint die Bezeichnung ab 1817 als Lemma in französischen Enzyklopädien der Naturgeschichte¹⁰⁴; E. Fries verwendet sie 1823 in Bezug auf Pilze (»epiphyti«¹⁰⁵ und »epiphytæ«¹⁰⁶) und J.C. Loudon 1828 im Englischen für Pflanzen (»epiphytic«¹⁰⁷; Kirby und Spence 1843 »epiphytous fungus«¹⁰⁸). Für die im Körperinneren von Pflanzen lebenden Organismen (besonders die Rost- und Brandpilze) führt Link 1816 die Bezeichnung *Entophyten* ein (»Entophytae plantarum vivarum«¹⁰⁹; Nees von Esenbeck 1817 »Entophyten. Entophyta«¹¹⁰).

Analog zu »Epiphyten« etabliert sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts auch die Bezeichnung *Epizoen* für auf Tieren lebende Organismen (Oken 1818: »Epizoen«¹¹¹, im Anschluss an Nitzsch 1818: »insecta epizoica«¹¹²; Doflein 1914: »Epizoen«¹¹³). Als Gegenbegriff besteht seit der Untersuchung der »Eingeweidewürmer« durch C.A. Rudolphi (1808) der Terminus *Entozoen* (Rudolphi 1809: »Entozoa«).¹¹⁴

E.F. Haskell nennt 1949 ein einseitiges Nutzenverhältnis, das irrelevant für den »schwachen« Partner ist (»+/0«), *Allotrophie* (dem Wortlaut nach bezieht es sich allerdings allein auf Ernährungsverhältnisse: ein Füttern des Anderen); dem entgegengesetzt ist die *Allolimie*, ein Verhältnis der einseitigen Schädigung ohne Nutzen und ohne Schaden für den Partner (also eine Form des Amensalismus, wobei der »stärkere« Partner den Schaden nimmt).¹¹⁵

Kommensalismus

Der Ausdruck »Kommensalismus« (mlat. »zusammen am Tisch«) wird ebenso wie »Mutualismus« von van Beneden in die Biologie eingeführt.¹¹⁶ Ein Kommensale (Mitesser) ist darin von einem Parasiten unterschieden, dass er seinen Wirt nicht schädigt: »Ein Mitesser lebt nicht auf Kosten seines Wirthes«, wie van Beneden 1875 bemerkt.¹¹⁷ Kommensale sind also

Organismen verschiedener Arten, die zusammen an einem Ort Nahrung aufnehmen, wobei gilt: »Dem einen der Organismen wird der Nahrungserwerb durch den andern erleichtert«, wie Dahl 1910 erläutert.¹¹⁸ Eines der Beispiele von Benedens für eine solche Gemeinschaft ist die Assoziation von Einsiedlerkrebs und Seerose, bei der sich der Krebs die Seerose auf sein Schneckengehäuse setzt. Nach heutiger Terminologie würde eine solche Gemeinschaft allerdings eher als »Mutualismus« bezeichnet werden, denn beide Partner profitieren von der Anwesenheit des anderen: Der Einsiedlerkrebs genießt durch die Seerose einen erhöhten Schutz, und die Nahrungsreste des Krebses sorgen für eine bessere Ernährung der Seerose. Echter Kommensalismus liegt z.B. dort vor, wo Organismen einer Art sich von Nahrungsresten der Organismen einer anderen Art ernähren, ohne ihnen Konkurrenz zu machen.

Eine besondere Form des Kommensalismus ist die von E. Wasmann 1896 bei Ameisen beschriebene *Symphilie*: Sozial lebende Ameisen versorgen in ihrem Bau Insekten anderer Arten (ihre »Gäste«) mit Nahrung.¹¹⁹ Im Gegensatz zu dem Verhältnis der Ernährung und/oder Pflege fremder Arten (der Symphilie) nennt Wasmann das Verhältnis der bloßen »indifferenten Duldung« von anderen Arten im Bau *Synökie* oder *Metökie* (s.o.); eine »feindliche Einmietung« bezeichnet er als *Synechtrie*.¹²⁰

Eine Zwischenform zwischen Kommensalismus und Symbiose bildet die *Trophobiose*¹²¹, ein Verhältnis, bei dem der eine Partner sich von den Ausscheidungen (z.B. zuckerhaltigen Exkrementen) des anderen ernährt und diesem im Gegenzug Schutz und Pflege gewährt. Die bekannteste und namengebende Form der Trophobiose ist das »Melken« der Blattläuse durch Ameisen. Auch einige Formen der Haustierhaltung des Menschen sind biologisch betrachtet mit der Trophobiose verwandt.

Auf einen allgemeineren Begriff gebracht, stellt die Trophobiose eine Form des *Helotismus* dar, d.h. eine Symbiose, bei der der eine Partner einen größeren Nutzen als der andere davonträgt und bei der kein dauernder körperlicher Kontakt zwischen den Partnern vorliegt. Der Begriff ist gebildet in Anlehnung an eine Wortprägung S. Schwendeners, der das Zusammenleben von Pilz und Alge in einer Flechte als »Helotentum« bezeichnet.¹²² E. Warming nennt die Einheit von Pilz und Alge 1895 dann »Helotismus«. ¹²³ Weil die Alge auf den Pilz nicht angewiesen ist, befindet sie sich in der Symbiose mit dem Pilz in »Sklaverei«, wie es Warming beschreibt. Von einem Parasiten sei der Pilz in der Flechte allein insofern unterschieden, als er »den Wirt in seinem Körper auf-

nimmt und daß er selbst für einen Teil der im Haushalte des Wirtes verbrauchten Nahrung sorgt«. ¹²⁴ Der Begriff des Helotismus erhält sich bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts ¹²⁵, stößt aber auch auf offene Ablehnung ¹²⁶.

Endosymbiose

Der Ausdruck ›Endosymbiose‹ erscheint seit Mitte des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts: F. Czapek bezieht das Wort 1917 auf das Zusammenleben von höheren Pflanzen mit einzelligen Algen, insbesondere die Verbindung des kleinen Wasserfarns *Azolla* mit Blaualgen der Gattung *Anabaena*, die in Hohlräumen des Blattgewebes des Farns leben. ¹²⁷ Die Formulierung ist angelehnt an den Ausdruck *Endosymbionten*, die K. Šulc 1906 für in der Leibeshöhle von Schildläusen lebende Pilze verwendet (z.B. *Kermincola kermesina* im Innern der Eichennapflaus *Kermes quercus*: »Mikroendosymbiotiker« ¹²⁸; auch »Endosymbionten« ¹²⁹). Šulc beschreibt dieses Verhältnis als eine »Symbiose« (im Gegensatz zum »Parasitismus« ¹³⁰), weil im Insektenkörper keine pathologischen Veränderungen zu sehen sind, und er vermutet daher einen »Nutzen aus der Allianz sowohl für den [...] Wirt, wie auch für den Eindringling« ¹³¹. – Für im Innern anderer Organismen lebende Organismen wird bereits Ende des 19. Jahrhunderts das Adjektiv *endobiotisch* verwendet: K. Schilberszky bezieht es 1896 auf den Fruchtkörper eines parasitischen Pilzes, der im Innern seiner Wirtspflanze wächst. ¹³² Das Adjektiv *endosymbiotisch* erscheint 1907. ¹³³

Parallel zu ›Endosymbiose‹ wird später der Ausdruck *Ektosymbiose* gebildet (Weber 1933: »Ectosymbiose« der pilzzüchtenden Ameisen, Termiten und anderer Insekten ¹³⁴). T. Baumgärtel unterscheidet 1940 zwischen »Endosymbiosen« und »Ektosymbiosen«, und zwar nach dem Kriterium, ob die Symbionten innerhalb oder außerhalb der Körper des Symbiosepartners leben. ¹³⁵ Bei der Wurzelsymbiose der Mykorrhiza unterscheidet bereits A.B. Frank 1885 zwischen einer *ektotrophischen* Mykorrhiza, bei der die Pilzhyphen außerhalb der Wurzelzellen bleiben, und einer *endotrophischen* Mykorrhiza, bei der das Pilzmyzel in die Zellen der Wurzeln eindringt. ¹³⁶

Die Endosymbiontenhypothese

Nicht nur das Zusammenleben von Organismen, die physisch voneinander getrennt oder zumindest trennbar sind, ohne ihnen das Leben zu nehmen, sondern auch die intime physische Durchdringung von Organismen kann als ›Symbiose‹ bezeichnet werden. Seitdem die Ähnlichkeit von Bestandteilen der Zellen der

höher entwickelten Organismen mit Bakterien festgestellt wurde, wird auch die Hypothese aufgestellt, dass die differenzierten Zellen aus der Symbiose einzelner einfach gebauter und ursprünglich selbständiger Organismen hervorgegangen sind (die *Endosymbiontenhypothese*). Bereits der Namensgeber für die Chloroplasten der Pflanzen, A.F.W. Schimper, erkennt 1883, dass diese von den Zellen nicht neu gebildet werden können, sondern immer nur aus ihresgleichen hervorgehen und in dieser Hinsicht den Organismen gleichen (↑Zelle/Chloroplasten). Schimper vermutet auch bereits, dass die chloroplastenhaltigen Pflanzen aus einer »Symbiose« hervorgegangen sein können: »Möglicherweise verdanken die grünen Pflanzen wirklich einer Vereinigung eines farblosen Organismus mit einem von Chlorophyll gleichmäßig tingierten ihren Ursprung.« ¹³⁷ Die Vermutung lag daher nicht fern, die Chloroplasten als ursprüngliche Symbionten anzusehen.

In den letzten Jahren des 19. Jahrhunderts wird die Hypothese des endosymbiotischen Ursprungs von Zellbestandteilen auch auf andere Organellen ausgeweitet. Bereits 1887 beschreibt T. Boveri die Chromosomen (»die sog. chrom. Segmente oder Elemente«) als »Individuen« oder »elementarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen.« ¹³⁸ Den Zellkern fassen verschiedene Forscher um die Jahrhundertwende als ursprünglichen Symbionten auf, u.a. 1893 S. Watasē (»Is it not possible to regard the cell as a *symbiotic* community [...]?« ¹³⁹), 1897 W. Pfeffer und 1904 T. Boveri. ¹⁴⁰ A. Schneider weitet die Hypothese 1896 auf andere Plastiden aus: »The plasmic bodies, as chlorophyll granules, leucoplastids, chromoplastids, chromosomes, centrosomes, nucleoli, etc. are perhaps simply the symbionts comparable to those in the less highly specialized symbioses.« ¹⁴¹ Als Hypothese formuliert 1896 auch E.B. Wilson diese Auffassung (»the cell is a symbiotic association of [...] dissimilar living beings«). ¹⁴²

Die These vom endosymbiotischen Ursprung der Chloroplasten vertritt C. Mereschkowsky 1905 explizit. ¹⁴³ Er argumentiert, aufgrund der selbständigen Entstehung der Chloroplasten (»Chromatophoren«) und ihrer physiologischen Unabhängigkeit vom Zellkern seien diese nicht als Differenzierungsprodukt des Plasmas und damit nicht als Organe aufzufassen, sondern eben als Symbionten. Außerdem bemüht sich der Autor, Parallelen zwischen den Chloroplasten und freilebenden Blaualgen (Cyanophyceen) aufzuzeigen, die seine These bestätigen sollen. Nach Mereschkowskys »Symbiosetheorie« ist eine Pflanzenzelle »nichts anderes als eine Tierzelle mit in sie eingedrungenen Cyanophyceen; infolgedessen ist die

Pflanzenwelt von der Tierwelt abzuleiten«; der Ursprung der Pflanzenwelt ist für ihn daher »ein in hohem Grade polyphyletischer« (vgl. Abb. 500).¹⁴⁴

Unabhängig von Mereschkowsky entwickelt auch A.S. Faminyn Ende des 19. Jahrhunderts eine Theorie der Symbiose zur Erklärung komplexer Lebensformen. Faminyn hält die Entstehung komplexer Lebewesen durch Darwins Evolutionstheorie für nicht erklärbar und will mit seinem Ansatz daher einen Vorschlag für die Lösung dieses Problem geben, indem er von einem eigenen Prinzip der Komplexitätssteigerung durch Synthese bestehender Lebensformen ausgeht: Komplexe Lebewesen würden »durch die Vereinigung elementarer Organismen zu Kolonien und die Umwandlung ihrer Aggregate zu einem höherentwickelten Wesen« entstehen.¹⁴⁵

Auch später argumentieren einzelne Forscher leidenschaftlich für die große Rolle der Endosymbiose bei der evolutionären Entstehung der Eukaryoten und allgemein für die Bedeutung der Symbiose in der Evolution, so z.B. 1918 P. Portier¹⁴⁶, 1927 J.E. Wallin¹⁴⁷ und seit den 1920er Jahren P. Buchner. Von Buchner stammen die genauesten und am breitesten angelegten Untersuchungen des Phänomens in der Mitte des 20. Jahrhunderts. Er studiert die »intrazelluläre Symbiose« bei Einzellern, Schwämmen, Hohltieren, Würmern, Stachelhäutern, Weichtieren, Insekten und anderen Organismen.¹⁴⁸ 1939 definiert Buchner die »Endosymbiose« als »eine Symbiose, bei welcher ein symbiontischer Organismus im Inneren des anderen Aufnahme gefunden hat.«¹⁴⁹ Die Auffassung der Eukaryoten als Produkte einer frühen Endosymbiose bleibt aber zunächst eine Minderheitauffassung – nicht zuletzt deswegen, weil die Protagonisten der Symbiosetheorien ungegerechtfertigte weitere Meinungen vertreten; so behauptet Wallin, er habe

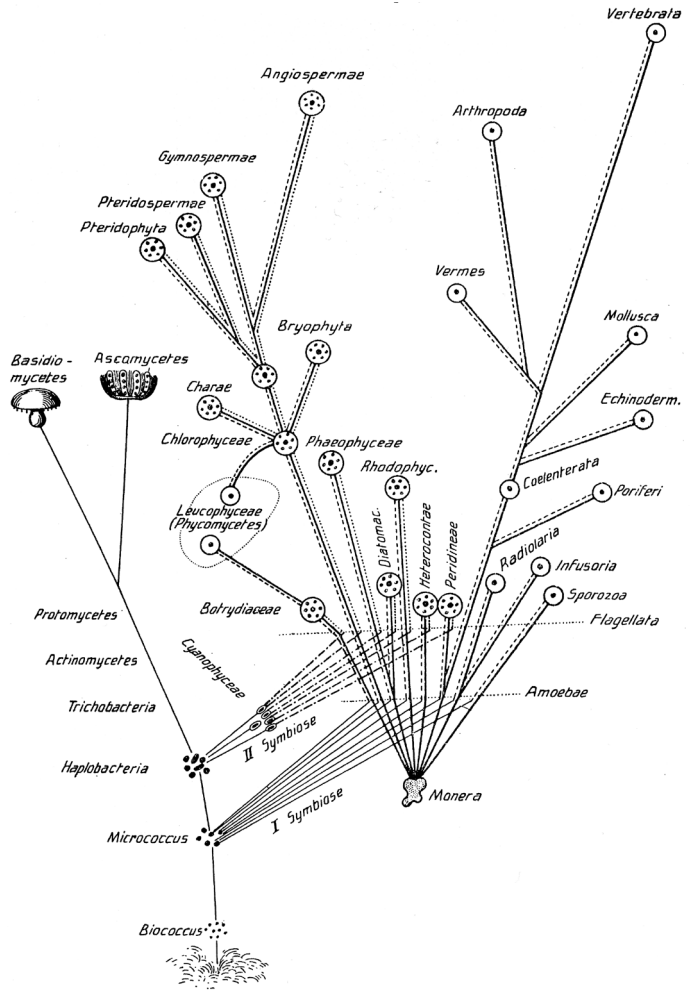


Abb. 500. Hypothetischer Stammbaum der Organismen, ausgehend von zwei anfangs unabhängig voneinander verlaufenden »Stämmen«, die durch sekundäre Verschmelzung sich teilweise vereinigt haben. Der linke Stamm beginnt mit den »Urbakterien« (»Biococcus«) und endet mit den beiden großen Gruppen der Pilze, den Ascomyceten und Basidiomyceten. Der rechte Stamm hat eine spätere Wurzel als der andere und beginnt mit dem Amöboplasma der Amöben. Zwei Ereignisse der Symbiose führten zu einer Hybridisierung der beiden Stämme, aus denen die Pflanzen und Tiere hervorgingen: Die »I. Symbiose« bestand in der Integration von Mikrokokken in das Amöboplasma, wobei aus ersteren der Zellkern entstand (nach der Darstellung unabhängig voneinander in verschiedenen Stammeslinien); die »II. Symbiose« bestand in der Integration von Blaualgen (»Cyanophyceen«) in das Amöboplasma, wobei aus ersteren die Chloroplasten entstanden. Die erste Symbiose steht an der stammesgeschichtlichen Wurzel aller Pflanzen und Tiere, die zweite an der Wurzel der Pflanzen. Zeichenerklärung: dünne Linien: Mykoplasma; dicke Linien: Amöboplasma; gestrichelte Linien: Zellen mit Kern (Mikrokokken); gepunktete Linien: Zellen mit Chloroplasten (Cyanophyceen) (aus Mereschkowsky, C. (1910). Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Theorie der Symbiogenesis: einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biol. Centralbl. 30, 277-303; 321-367: 366).

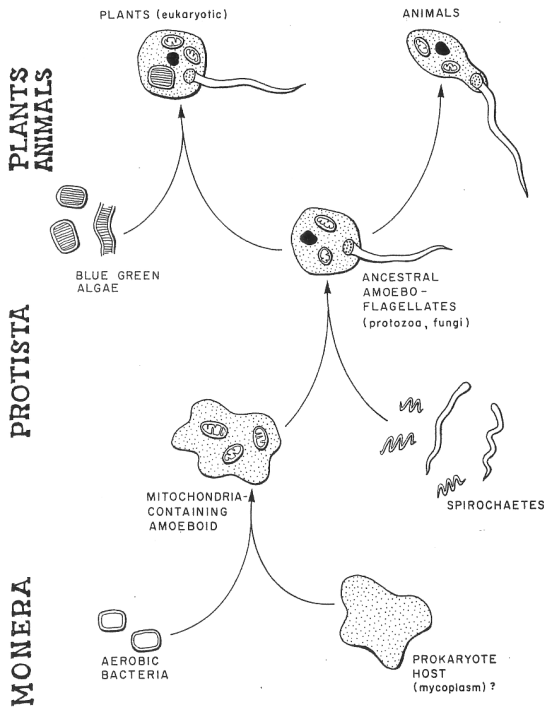


Abb. 501. Evolution der eukaryotischen Zelle durch »serielle Symbiose« (aus Margulis, L. (1970). *Origin of Eukaryotic Cells*: 58).

die Mitochondrien außerhalb von Zellen kultivieren können.

Den wissenschaftlichen Durchbruch der Endosymbiontenhypothese ermöglichen erst ultrastrukturelle Untersuchungen der Bakterienzellen und der Organellen der Eukaryoten. H. Ris und E. Schnepf wird durch ihre Arbeit aus den frühen 1960er Jahren die »Wiederentdeckung« der Endosymbiontennatur der Chloroplasten zugeschrieben.¹⁵⁰ An der wachsenden Akzeptanz der Endosymbiose als wichtigem Modell für die Entstehung der eukaryotischen Zellen und allgemein der Symbiose als Mechanismus der Evolution ist seit den späten 1960er Jahren wesentlich die Zellforscherin L. Margulis beteiligt.¹⁵¹ Als Modell für die Bildung der eukaryotischen Zelle aus einfachen Vorgängern stellt F.J.R. Taylor 1974 die *Serielle Endosymbionten Theorie* (SET) auf, der zufolge die komplexeren Bestandteile (v.a. die Mitochondrien und Chloroplasten, aber auch die Geißeln) einer eukaryotischen Zelle eine anfangs unabhängig voneinander verlaufende Evolutionsgeschichte haben und sukzessive in die sich entwickelnde eukaryotische Zelle integriert wurden (vgl. Abb. 501).¹⁵² Seit Beginn der 1980er Jahre gilt die Endosymbiosetheorie

zumindest in ihren Grundzügen in Bezug auf den Ursprung von Mitochondrien und Chloroplasten in den eukaryotischen Zellen als bestätigt.¹⁵³

In den letzten Jahren wird insbesondere auf geneitischer Ebene die Symbiose zwischen Erbfaktoren verschiedenen Ursprungs in einer Zelle untersucht. Nachgewiesen wird dabei ein Zusammenwirken von Genen der Endosymbionten und der Wirtszelle, die J. Lederberg bereits 1952 als *Vererbungssymbiose* (»hereditary symbiosis«) bezeichnet.¹⁵⁴

Verschiedene Faktoren können für den späten Durchbruch der Symbiosetheorie verantwortlich gemacht werden¹⁵⁵: (1) Die Symbioseforschung verläuft über die Grenzen der etablierten biologischen Teildisziplinen von Botanik, Zoologie, Zytologie, Genetik hinweg; (2) Bakterien werden lange als Krankheitserreger, nicht als Kooperationspartner der höheren Lebewesen verstanden; (3) im Rahmen der Dominanz der mendelschen Genetik wird alle Vererbung auf die Chromosomen zurückgeführt; (4) die Symbiose verschiedener Arten wird von der synthetischen Theorie der Evolution, die ausgehend von Populationen einer Art formuliert ist, wenig berücksichtigt; (5) die Selektionstheorie, die Soziobiologie und andere allgemeinen Theorien der Biologie bauen auf Vorstellungen der Konkurrenz und des Kampfes unter den Organismen auf und vernachlässigen damit den Aspekt der Kooperation; (6) der bis in die 1980er Jahre dominierende systemtheoretische Ansatz in der Ökologie versucht die abstrakten Prinzipien der Organisation von Ökosystemen zu verstehen, von den besonderen Verhältnissen einzelner Arten wird dabei jedoch abstrahiert.

Nachweise

- 1 Bary, A. de (1878). Ueber Symbiose. Tagebl. 15. Ver-samm. Deutsch. Naturf. Aerzte 1878, 121-126.
- 2 Bary, A. de (1879). Die Erscheinung der Symbiose: 5.
- 3 a.a.O.: 6.
- 4 a.a.O.: 21.
- 5 Bary, A. de (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten: 291.
- 6 Schwendener, S. (1860-68). Untersuchungen über den Flechtenthallus. Beitr. wiss. Bot. 2 (1860), 109-186; 3 (1863), 127-198; 4 (1868), 161-202; ders. (1869). Die Algentypen der Flechtengonidien.
- 7 Vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 228-238.
- 8 Frank, A.B. (1877). Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Beitr. Biol. Pflanz. 2, 123-200: 195.
- 9 a.a.O.: 196f.
- 10 Grisebach, A. (1839). Genera et species Gentianearum adjectis observationibus quibusdam phytogeographicis: 67.
- 11 Reinke, J. (1872). Über gonidienartige Bildungen in einer dikotylichen Pflanze (*Gunnera*). Bot. Zeitung 30, 59-61; ders. (1872). Ueber die anatomischen Verhältnisse einiger Arten von *Gunnera* L. Nachrichten königl. Ges. Wiss. Georg-August-Univ. Göttingen, 100-108.
- 12 Stöhr, A. (1897). Letzte Lebenseinheiten und ihr Verband in einem Keimplasma, vom philosophischen Standpunkte besprochen: 11.
- 13 Schneider, A. (1912/20). Pharmaceutical Bacteriology: 119; vgl. Read, C.P. (1970). Parasitism and Symbiology.
- 14 Vgl. Hertig, M., Talianferro, W.H. & Schwartz, B. (1937). The terms *symbiosis*, *symbiont* and *symbiote*. J. Parasitol. 23, 326-329: 328.
- 15 Hertwig, O. (1883). Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich: 4.
- 16 Hertwig, R. (1892). Lehrbuch der Zoologie: 133; vgl. auch Jordan, D.S. & Kellogg, V.L. (1901). Animal Life. A First Book of Zoology: 175.
- 17 Reess, M. (1879). Ueber die Natur der Flechten: 45; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 272.
- 18 Gierke, O. (1868). Das deutsche Genossenschaftsrecht, Bd.1. Rechtsgeschichte der Genossenschaft: 60.
- 19 Schneider, A. (1897). The phenomena of symbiosis. Minnes. Botan. Stud. 1, 923-948: 925.
- 20 a.a.O.: 930f.
- 21 Kraepelin, K.M.F. (1905). Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt: 98; vgl. Schwarze, W. (1902). Beiträge zur Kenntnis der Symbiose im Tierreiche. Programm. Gelehrtenschule des Johanneums zu Hamburg.
- 22 Mische, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. Grundprobleme der modernen Biologie: 115; 119.
- 23 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 38.
- 24 Vgl. Nuttall, G.H.F. (1923). Symbiosis in animals and plants. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci.1923, 197-214; Cleveland, L.R. (1926). Symbiosis among animals with special reference to termites and their intestinal flagellates. Quart. Rev. Biol. 1, 51-59.
- 25 Bendl, W.E. (1917). Über Symbiose. Carinthia II. Mitt. Verein. Naturhist. Landesmus. Kärnt. 106-107, 62-66: 64.
- 26 Cheng, T.C. (1967). Marine molluscs as host for symbioses with a review of known parasites of commercially important species. Adv. Mar. Biol. 5, 1-424: 4.
- 27 a.a.O.: 66; vgl. Kammerer, P. (1909). Allgemeine Symbiose und Kampf ums Dasein als gleichberechtigte Triebkräfte der Evolution. Arch. Rass. Ges.-Biol. 6, 585-608: 602.
- 28 Schiefferdecker, P. (1906). Innere Sekretion und Nervenfluss. Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 15, 81-89: 83; vgl. Kammerer (1909): 595f.
- 29 Spencer, H. (1867/99). The Principles of Biology, vol. 2: 398.
- 30 Geddes, P. & Thomson, J.A. (1889). The Evolution of Sex: 310f.; vgl. Sapp, J. (1994). Evolution by Association. A History of Symbiosis: 24.
- 31 Huxley, T.H. (1893). Evolution and ethics (Collected Essays, vol. 9, London 1894, 46-116).
- 32 Kropotkin, P. (1902). Mutual Aid (dt. Gegenseitige Hilfe in der Entwicklung, Leipzig 1904); vgl. Baldwin, R. (ed.) (1970). Kropotkin's Revolutionary Pamphlets; Miller, M.A. (1976). Kropotkin; Todes, D.P. (1989). Darwin without Malthus. The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought.
- 33 Vgl. Schiefferdecker, P. (1904). Symbiose. Sitzungsber. niederrhein. Ges. Nat. Heilk. Bonn Med. Abt. 13, 44-54; Bölsche, W. (1909). Daseinskampf und gegenseitige Hilfe in der Entwicklung. Kosmos 6, 14-16; 42-46: 15.
- 34 Kammerer (1909): 597.
- 35 Mereschkowsky, C. (1910). Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Theorie der Symbiogenese: einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biol. Centralbl. 30, 277-303; 321-367; vgl. Höxtermann, F. (1998). Konstantin S. Merežkovskij und die Symbiogenesetheorie der Zellevolution. In: Geus, A. (Hg.). Bakterienlicht & Wurzelpilz. Endosymbiosen in Forschung und Geschichte, 11-29.
- 36 Wheeler, W.M. (1901). The compound and mixed nests of American ants, part 3. Symbiogenesis and psychogenesis. Amer. Nat. 35, 791-818: 801.
- 37 Herodot, Historiae II, 68, 4; vgl. Aristoteles, Ethica Eudemica 1236b9; Hist. anim. 612a20.
- 38 Aristoteles, Ethica Eudemica 1236b5-10.
- 39 Aristoteles, Hist. anim. 547b16-17.
- 40 Cicero, De natura deorum 123 (II, xlviij); ders. De finibus bonorum et malorum 3, 63; Stoicorum veterum fragmenta II, 729; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 222.

- 41 Vgl. Dales, R.P. (1966). Symbiosis in marine organisms. In: Henry, S.M. (ed.). Symbiosis, vol. 1: 320.
- 42 Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur.
- 43 Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen.
- 44 Garré, C. (1887). Ueber Antagonisten unter den Bacterien. Corresp.-Bl. Schweiz. Aerzte 17, 385-392: 390.
- 45 Hueppe, F. (1896). Naturwissenschaftliche Einführung in die Bakteriologie: 71.
- 46 Nuttall, C. (1899). Microbes in co-operation. Knowledge 22, 151-152: 151; vgl. auch Tischler, W. (1976). Einführung in die Ökologie: 71.
- 47 Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69, 373-386: 374.
- 48 Vgl. Huston, M.A. (1994). Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes: 3.
- 49 Haskell, E.F. (1949). A clarification of social science. Main Currents in Modern Thought [A Comparative Journal to Promote the Free Association of Those Working Toward the Integration of Knowledge Through the Study of the Whole of Things, Nature, Man, and Society, Assuming the Universe to be One, Dependable, Intelligible, Harmonious] 7, 45-51: 46; Burkholder, P.R. (1952). Cooperation and conflict among primitive organisms. Amer. Sci. 40, 601-631: 605; Woronow, A.G. (1963). Geobotanik (russ.): 111; Odum, E.P. (1953/71). Fundamentals of Ecology: 211; Starr, M.P. (1975). A generalized scheme for classifying organismic associations. In: Jennings, D.H. & Lee, D.L. (eds.). Symbiosis. Symp. Soc. Exp. Biol. 29, 1-20; Ehrendorfer, F. (1978). Geobotanik. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 31. Aufl., 862-987: 923.
- 50 Vuillemin, P. (1889). Antibiose et symbiose. Compt. Rend. Assoc. Franç. Avanc. Sci. 1889, 525-543; Miehe, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. Grundprobleme der modernen Biologie: 119; Odum (1953/71): 220; vgl. Tischler, W. (1976/93). Einführung in die Ökologie: 98.
- 51 Haskell (1949): 46; Odum (1953/71): 211.
- 52 Odum (1953/71): 211.
- 53 Haskell (1949): 46.
- 54 McFall-Ngai, M.J. & Ruby, E.G. (1998). Sepioids and Vibrios: when they first meet. Bioscience 48, 257-265.
- 55 Pennisi, E. (2000). Integrating the many aspects of biology. Science 287, 419-421.
- 56 Vgl. Hooper, L.V. et al. (2001). Molecular analysis of commensal host-microbial relationships in the intestine. Science 291, 881-884; Hooper, L.V. & Gordon, J.I. (2001). Commensal host-bacterial relationships in the gut. Science 292, 1115-1118.
- 57 Vgl. Werren, J.H. (1997). The biology of *Wolbachia*. Ann. Rev. Entomol. 42, 587-609; Zimmer, C. (2001). *Wolbachia*: a tale of sex and survival. Science 292, 1093-1096.
- 58 Lederberg, J. & McCray, A.T. (2001). Ome sweet 'omics: a genealogical treasury of words. Scientist 15 (Apr. 2, 2001), 8.
- 59 Brief an J. Sapp vom 22.5.2000; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 333f.
- 60 Lederberg, J. (2000). Infectious history. Science 288, 287-93.
- 61 Vgl. Boucher, D.H. (1985). The idea of mutualism, past and future. In: ders. (ed.). The Biology of Mutualism, 1-28: 12f.
- 62 Beneden, P.J. van (1873). Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs. Bull. Acad. Roy. Belg. sér. 2, 36, 779-796: 785.
- 63 Beneden, P.J. van (1875). Les commensaux et les parasites dans le règne animal (dt. Die Schmarotzer des Tierreichs, Leipzig 1876): 78.
- 64 ebd.
- 65 a.a.O.: 12.
- 66 Vgl. Pound, R. (1893). Symbiosis and mutualism. Amer. Nat. 27, 509-520: 509.
- 67 Frank, A.B. (1885). Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 3, 128-145.
- 68 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 38.
- 69 Odum, E.P. (1953/73). Fundamentals of Ecology (dt. Grundlagen der Ökologie, Bd. 1, Stuttgart 1980): 369.
- 70 Odum (1953/73; dt. 1980): 368; vgl. Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology.
- 71 Allee, W.C. (1938). The Social Life of Animals: 88.
- 72 Boucher, D.H. (1992). Mutualism. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 208-211: 209.
- 73 Wilson, D.S. (1980). The Natural Selection of Populations and Communities: 98.
- 74 Boucher (1992): 209.
- 75 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 247.
- 76 Boucher, D.H. (1985). The idea of mutualism, past and future. In: ders. (ed.). The Biology of Mutualism, 1-28.
- 77 Bauer, J. (2006). Prinzip Menschlichkeit: 130f.
- 78 Nowak, M.A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. Science 314, 1560-1563: 1563.
- 79 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39; Tischler, W. (1976). Einführung in die Ökologie: 69.
- 80 Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 384; Keating, K.I. (1977). Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake. Science 196, 885-887: 885.
- 81 Hesse, R. (1943). Das Tier als Glied des Naturganzen (Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet Bd. 2, 2. Aufl.): 526; Matthes, D. (1967). Tiere miteinander. Nutznießer und Partner. Formen tierischer Vergesellschaftung: 8; ders. (1978). Tiersymbiosen und ähnliche Formen der Vergesellschaftung: 5.
- 82 Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. Amer. Nat. 111, 1119-1144: 1122.
- 83 Forel, A. (1898). La parabiose chez les fourmis. Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat. 34, 380-384; vgl. Wasmann, E. (1902). Neues über die zusammengesetzten Nester und ge-

mischten Kolonien der Ameisen (Forts.). *Allg. Z. Entomol.* 7, 340-345: 343f.

84 Dahl (1910): 39.

85 Giglio-Tos, E. (1910). *Les problèmes de la vie*, Bd. 4: 27; 150.

86 Giglio-Tos, E. (1920). La probiosi come fattore dell'ontogenesi. *Riv. di biol.* 2, 257-266.

87 Giglio-Tos, E. (1925). *Entwicklungsmechanische Studien*, VI. Teil: Die Ontogenese und die monodische Entwicklung. *Arch. Entwicklungsmech.* 105, 385-429: 415.

88 a.a.O.: 419.

89 Wasmann, M.E. (1896). Die Myrmekophilen und Termitophilen. *Comp. Rend. 3me Congr. Int. Zool.*, 410-440: 412; vgl. Kraepelin, K.M.F. (1905). Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt: 84.

90 H.S. [Heinrich Schmidt?] (1905). [Rez. Kraepelin (1905)]. *Wissenschaftliche Beilage der Leipziger Zeitung* 1905, 560; Haempel, O. (1912). *Fische*. In: Hilzheimer, M. & Haempel, O. (1912-13). *Handbuch der Biologie der Wirbeltiere*, 1-176: 158; Abel, O. (1928). Parasitische Balanen auf Stockkorallen aus dem mediterranen Miozänmeer. *Palaeobiologica* 1, 14-38: 30; Hesse (1943): 526; Tischler, W. (1955). *Synökologie der Landtiere*: 33.

91 Kraepelin (1905): 84; Doflein, F. (1914). Das Tier als Glied des Naturganzen (Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1): 275.

92 Deegener, P. (1918). Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche: 405.

93 Kraepelin (1905): 84.

94 Krugt, W.T. (1817). *System der praktischen Philosophie*, Erster Theil. *Rechtslehre*: 383; vgl. Heyse, J.C. (1835). *Allgemeines Fremdwörterbuch*, Bd. 2: 174; Kaltschmidt, J.H. (1870). *Neuestes und vollständigstes Fremdwörterbuch*: 630.

95 Lesne, P. (1896). *Mœurs du Limosina sacra*, Meig. (famille Muscidae, tribu Borborinae). Phénomènes de transport mutuel chez les animaux articulés. *Originie du parasitisme chez les insectes Diptères*. *Bull. Soc. Ent. (Paris)* 1896, 162-165: 164.

96 Deegener (1918): 114.

97 Kraepelin (1905): 88; vgl. Hesse (1943): 526; Tischler (1955): 33.

98 Abel (1928): 30; Hesse (1943): 526; *Schwerdtfeger* (1963): 385.

99 Kraepelin (1905): 85.

100 Mische, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. *Grundprobleme der modernen Biologie*: 123.

101 Doflein (1914): 273; 277; »Epöken« auch bei Mische, H. (1914). *Allgemeine Biologie*: 143.

102 Link, H.F. (1809). *Observationes in ordinibus plantarum naturalibus*. *Dissertatio prima complectens Anandrarum ordinibus Epiphytas, Mucedines, Gastromycos et Fungos*. *Der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin Magazin für die neuesten Entdeckungen in der gesammten Naturkunde* 3, 3-42: 5.

103 Mirbel, C.F.B. de (1815). *Éléments de physiologie végétale et de botanique*, Bd. 2: 586; vgl. 865.

104 Leman (1817). *Champignons*. In: *Dictionnaire des sciences naturelles*, Bd. 8, 101-133: 106; vgl. ders. (1819).

Epiphytes. In: *Dictionnaire des sciences naturelles*, Bd. 15: 88; B. (1817). *Epiphytes*. In: *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle*, Bd. 10, 369-370.

105 Fries, E. (1823). *Systema mycologicum: sistens fungorum ordines, genera et species*, Bd. 1: 228.

106 a.a.O.: Bd. 2, 240.

107 Loudon, J.C. (1828). *The Gardener's Magazine and Register of Rural & Domestic Improvement* 3: 196; ders. (1829). *An Encyclopædia of Plants*: 879.

108 Kirby, W. & Spence, W. (1816/43). *An Introduction to Entomology*, vol. I: 385.

109 Link, H.F. (1816). *Observationes in Ordinibus plantarum naturalibus*. *Der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin Magazin* 7, 25-44: 26.

110 Nees von Esenbeck, C.G. (1817). *Das System der Pilze und Schwämme, Ueberblick des Systems und Erklärung der Tafeln*: 1; vgl. Leman (1819). *Entophytes*. In: *Dictionnaire des sciences naturelles*, Bd. 14: 549.

111 Oken, L. (1818). [Rez. Nitzsch, C.L. (1818)]. *Darstellung der Familien und Gattungen der Thier-Insecten (insecta epizoica)*. *Magazin der Entomologie* 3, 261-316]. *Isis* 2, 1563-1565: 1563.

112 Nitzsch, C.L. (1818). *Die Familien und Gattungen der Thierinsecten (insecta epizoica)*. *Magazin der Entomologie* 3, 261-316.

113 Doflein, F. (1914). Das Tier als Glied des Naturganzen (Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1): 273.

114 Rudolphi, C.A. (1808-10). *Entozoorium sive vermium intestinalium historia naturalis*, 2 Bde.; dt. »Entozoen« in: Anonymus (1809). [Rez. Rudolphi (1808)]. *Allg. Lit. Zeitung* 1809 (2), Nr. 207, 681-685: 681; Oken (1818): 1563.

115 Haskell, E.F. (1949). A clarification of social science. *Main Currents in Modern Thought* 7, 45-51: 46.

116 Beneden, P.J. van (1869). *Le commensalisme dans le règne animal*; ders. (1873). *Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs*. *Bull. Acad. Roy. Belg. sér. 2*, 36, 779-796: 785.

117 Beneden, P.J. van (1875). *Les commensaux et les parasites dans le règne animal* (dt. *Die Schmarotzer des Tierreichs*, Leipzig 1876): 17.

118 Dahl, F. (1910). *Anleitung zu zoologischen Beobachtungen*: 39.

119 Wasmann, M.E. (1896). Die Myrmekophilen und Termitophilen. *Comp. Rend. 3me Congr. Int. Zool.*, 410-440: 412.

120 ebd.

121 Wasmann, E. (1902). *Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen* (Schluss). *Allg. Z. Entomol.* 7, 441-449: 441.

122 Schwendener, S. (1869). *Die Algentypen der Flechtengonidien*: 4.

123 Warming, E. (1895). *Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi*: 85 (dt. *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*, Berlin 1896: 98).

124 a.a.O.: 95.

125 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.: II, 970.

126 Matthes, D. (1978). *Tiersymbiosen und andere For-*

men der Vergesellschaftung: 8.

127 Czapek, F. (1917). Die Ernährung der Pflanze. In: Haberlandt, G. (Hg.). Physiologie und Ökologie, Bd. 1 Botanischer Teil. In: Die Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 3, 1, 11-125: 101.

128 Šulc, K. (1906). Kermincola kermesina n.g. n.sp., und physokermis n.sp., neue Mikroendosymbiotiker der Cocciden. Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag Nr. XIX.

129 Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag (1906): vii (Inhaltsverzeichnis).

130 Šulc, K. (1910). „Pseudovitelus“ und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag Nr. III: 32.

131 a.a.O.: 33.

132 Schilberszky, K. (1896). Ein neuer Schorfparasit der Kartoffelknollen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 14, 36-37: 36.

133 Schröder, C. (1907). Berichtigungen. Z. wissenschaftl. Insektenbiol. 3, x-xii: xi (als Korrektur eines Wortes, das an der korrigierten Stelle so nicht steht).

134 Weber, H. (1933). Lehrbuch der Entomologie: 615.

135 Baumgärtel, T. (1940). Mikrobielle Symbiosen im Pflanzen und Tierreich: 5; Margulis, L. (1970). Origin of Eukaryotic Cells: 10.

136 Frank, A.B. (1885). Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 3, 128-145.

137 Schimper, A.F.W. (1883). Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung 41, 105-113: 112f.

138 Boveri, T. (1887). Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megaloccephala*. Sitzungsber. Ges. Morphol. Physiol. München 3, 71-80: 76.

139 Watasē, S. (1893). On the nature of cell-organization. Biol. Lect. Marine Laborat. Woods Hole 1893, 83-103: 93.

140 Pfeffer, W. (1881/97). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, Bd. 1. Stoffwechsel: 47; Boveri, T. (1904). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns: 90; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 242.

141 Schneider, A. (1896). The phenomenon of symbiosis. Minnesota Bot. Stud. Bull. 9, 923-948: 944.

142 Wilson, E.B. (1896). The Cell in Development and Inheritance: 212; vgl. Höxtermann & Mollenhauer (2007): 243.

143 Mereschkowsky, C. (1905). Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl. 25, 593-604.

144 a.a.O.: 601f.

145 Faminycyn, A.S. (1890). [Über geistiges Leben der einfachsten Vertreter der Lebewesen] (russ.). Trudy VIII. s'ezda russkich estestvoispytatelej i vračej. Obščij otdel.

St. Petersburg 1890, 32-39: 38; vgl. Höxtermann & Mollenhauer (2007): 267.

146 Portier, P. (1918). Les symbiotes.

147 Wallin, J.E. (1927). Symbiogenesis and the Origin of Species; vgl. Mehos, D. (1993). Ivan E. Wallin's theory of symbiogenesis. In: Khakhina, L.N., Margulis, L. & McMenamin, M. (eds.). Concepts of Symbiogenesis, 149-163.

148 Buchner, P. (1921). Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose; ders. (1930). Tiere und Pflanzen in Symbiose; ders. (1934). Symbiose (Zoologischer Teil). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. 9, 774-787; ders. (1939). Symbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen; ders. (1953). Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen; vgl. Sapp, J. (2002). Paul Buchner (1886-1978) and hereditary symbiosis in insects. Int. J. Microbiol. 5, 145-160.

149 Buchner (1939): 117.

150 Ris, H. (1961). Ultrastructure and molecular organization of genetic systems. Can. J. Genet. Cytol. 3, 95-120; Schnepf, E. (1964). Zur Feinstruktur von *Geosiphon pyriforme*. Ein Versuch zur Deutung cytoplasmatischer Membranen und Kompartimente. Arch. Mikrobiol. 49, 112-131; vgl. Höxtermann & Mollenhauer (2007): 271.

151 Sagan, L. (= Margulis, L.) (1967). On the origin of mitosing cells. J. theor. Biol. 14, 225-274; dies. (1970); vgl. Sapp, J. (1990). Symbiosis in evolution: an origin story. Endocytobiosis Cell. Res. 7, 5-36.

152 Taylor, F.J.R. (1974). Implications and extensions of the serial endosymbiosis theory of the origin of eukaryotes. Taxon 23, 229-258.

153 Gray, M.W. & Doolittle, W.F. (1982). Has the endosymbiont hypothesis been proven? Microb. Rev. 46, 1-42; Gray, M. (1992). The endosymbiont hypothesis revisited. Int. Rev. Cytol. 141, 233-257.

154 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. Physiol. Rev. 32, 403-430: 414; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 243f.

155 Sapp (2003): 240ff.

Literatur

Henry, S.M. (ed.) (1966-67). Symbiosis, 2 vols.

Matthes, D. (1978). Tiersymbiosen und andere Formen der Vergesellschaftung.

Boucher, D.H., James, S. & Keeler, K.H. (1982). The ecology of mutualism. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 315-347.

Boucher, D.H. (ed.) (1985). The Biology of Mutualism.

Sapp, J. (1994). Evolution by Association. A History of Symbiosis.

Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays, 227-284.

Systematik

Das seit der Mitte des 18. Jahrhunderts auftretende Wort ist abgeleitet von dem griechischen $\sigma\upsilon\sigma\tau\eta\mu\alpha$ »Zusammenstellung, Vereinigung«. Der griechische Ausdruck wird u.a. von Aristoteles verwendet, um einen Organismus als ein aus Teilen zusammengesetztes Ganzes zu bezeichnen.¹ Daneben wird das Wort seit der Antike sowohl für die Ordnung der Welt – das »systema mundi« – als auch für die Ordnung des Wissens darüber gebraucht. Seit Linnés »Systema naturae« von 1735² hat sich der Ausdruck im biologischen Zusammenhang etabliert, nämlich zur Bezeichnung einer Ordnung, in die die Organismen aufgrund ihrer Eigenschaften (z.B. ihrer Ähnlichkeit) gestellt werden können.

Das von »System« abgeleitete Wort »Systematik« verbreitet sich seit Mitte des 18. Jahrhunderts. Im biologischen Kontext wird es 1751 von C. von Linné gebraucht (»Systematica«).³ Von »Systematikern«, d.h. systematisch arbeitenden Naturforschern, spricht Linné bereits seit den 1730er Jahren (1736: »Systematici sunt, qui genera plantarum secundum Classes & ordines disposuerunt«).⁴ Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort »Systematik« unter Bezug auf Linnés System auch im Französischen, Englischen und Deutschen verwendet; es erscheint dabei allerdings zunächst als Adjektiv und als Substantiv zur Bezeichnung einer Person, also in der Bedeutung »Systematiker« (Anonymus 1780: »Cæsalpinus fut le premier systématique«⁵; Pulteney 1781: »the period of Systematics«⁶; vgl. auch I.B. 1767: »Ein jeder Insecten-Liebhaber weiß es aus der Erfahrung, daß die eigensinnige Natur nicht allemal die Fühlhörner nach dem Willen der Systematiker bilden [will]«⁷). Als Titel für die Disziplin wird das Wort wohl erst im letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts verwendet (Anonymus 1791: »until systematics arose«⁸; Anonymus 1793: »Wenigstens hätten wir in einer Biographie des Linné ausführliche Untersuchungen vermuthet z.B. von den Gründen seiner Systematik und den Abänderungen in seinen Systemen, von dem, was wider sein Thiersystem und Pflanzensystem erinnert worden«⁹; von Waldheim 1800: »die Systematik der Thiere«¹⁰). Neben der biologischen Bedeutung erscheint der Ausdruck in einem allgemeinen geisteswissenschaftlichen Zusammenhang – bei C.T.A.M. von Dalberg

natürliches System (Linné 1735) 446
 Sexualsystem (Linné 1735) 446
 Habitus (Linné 1745) 447
 Systematik (Linné 1751) 443
 Bestimmungsschlüssel (von Sonklar 1880) 460
 phylogenetische Systematik (Haacke 1887) 454
 Neue Systematik (Huxley 1940) 452
 Biosystematik (Camp & Gilly 1941) 453
 Kladogenese (Rensch 1947) 454
 Apomorphie (Hennig 1949) 457
 Plesiomorphie (Hennig 1949) 457
 Schwestergruppe (Hennig 1950) 458
 Autapomorphie (Hennig 1953) 458
 Dendrogramm (Mayr, Linsley & Usinger 1953) 453
 Symplesiomorphie (Hennig 1953) 458
 Synapomorphie (Hennig 1953) 458
 evolutionäre Systematik (Bloch 1955) 460
 Klade (Huxley 1955) 455
 phänetisch (Cain & Harrison 1960) 453
 numerische Taxonomie (Sneath & Sokal 1962) 454
 operationale taxonomische Einheit (OTU) (Sokal & Rohlf 1962) 454
 Phänetik (Sokal & Sneath 1963; Ehrlich & Holm 1963) 453
 Kladistik (Camin & Sokal 1965) 454
 Kladogramm (Mayr 1965) 453
 Phänogramm (Mayr 1965) 453
 Phylogramm (Sokal et al. 1965) 453
 phänetische Systematik (Bovee 1970) 453
 Musterkladistik (Beatty 1982) 458
 Adelpotaxon (Ax 1984) 458

1791 in der Bedeutung »theoretische Grundlehre der Verbindungen«¹¹.

Systematik, Klassifikation, Taxonomie

Nach dem älteren Verständnis des Wortes wird »Systematik« weitgehend gleichbedeutend mit den Ausdrücken »Taxonomie« und »Klassifikation« verwendet. Heute gilt »Taxonomie« dagegen meist als Überbegriff für »Systematik« und »Klassifikation«. In den Worten H. Friedrichs von 1932 beruht eine Klassifikation auf »rein formalen Merkmalen«, in einem System sollen dagegen »die inneren Beziehungen der Organismen zum Ausdruck gebracht werden«.¹² Eine ähnliche Unterscheidung zwischen Klassifikation und Systematik schlägt G.C.D. Griffiths 1974 vor: Danach stellt eine Klassifikation eine Ordnung von Elementen aufgrund ihrer Merkmale dar (z.B. ihrer Ähnlichkeit); eine Systematik bildet dagegen eine Ordnung von Elementen aufgrund ihrer (kausalen) Relation innerhalb eines (natürlichen) Prozesses (z.B. ihrer gemeinsamen Abstammung).¹³ Eine Systematik ist demzufolge eine Gliederung von Gegenständen in Gruppen aufgrund ihres natürlichen Zusammenhangs in einem System (vgl. Tab. 270).¹⁴

Die Systematik ist die biologische Teildisziplin, deren Gegenstand die enkaptische, d.h. hierarchisch geordnete und auf jeder Hierarchieebene überschneidungsfreie, Gliederung der Vielfalt der Organismen in natürliche Einheiten (»Taxa«) sowie die theoretische Begründung dieser Gliederung ist.

Taxonomie: Ordnungsbildung
Gruppierung von Elementen

Klassifikation: Klassenbildung
Ordnung von Elementen aufgrund ihrer
intrinsic Merkmale (z.B. Ähnlichkeit)

Systematik: Systembildung
Ordnung von Elementen aufgrund ihrer
Relationen innerhalb eines natürlichen Prozesses
(z.B. Abstammung)

Tab. 270. Die Unterscheidung von Klassifikation und Systematik als zwei Formen der Taxonomie (nach Griffiths, G.C.D. (1974). *On the foundations of biological systematics. Acta Biotheor.* 23, 85-131: 113f.; Queiroz, K. de (1988). *Systematics and the Darwinian revolution. Philos. Sci.* 55, 238-259: 241f.).

Diese Differenzierung zwischen ›Klassifikation‹ und ›Systematik‹ wird allerdings nicht von allen Autoren geteilt. Vielfach gilt die Systematik als das im Vergleich zur Klassifikation umfassendere Verfahren. So definiert G.G. Simpson die Systematik 1961 allgemein als das Studium der Typen und der Diversität von Organismen (›Systematics is the scientific study of the kinds and diversity of organisms and of any and all relationships among them‹).¹⁵ Die (zoologische) Klassifikation ist für Simpson dagegen das Verfahren der Ordnung von Tieren in Gruppen aufgrund ihrer Eigenschaften und räumlichen Assoziationen (›Zoological classification is the ordering of animals into groups (or sets) on the basis of their relationships, that is, of associations by contiguity, similarity, or both‹).¹⁶ Jede Klassifikation ist danach eine Systematik, weil sie auf einem Vergleich von Organismen oder ihren Teilen beruht, nicht jede Systematik muss aber zu einer Klassifikation führen, weil sie nicht notwendig die Gliederung der Mannigfaltigkeit in Gruppen einschließt. Den dritten in diesem Zusammenhang zentralen Terminus, ›Taxonomie‹, definiert Simpson als die Theorie der Klassifikation (›Taxonomy is the theoretical study of classification, including its bases, principles, procedures, and rules‹).¹⁷ Die Taxonomie ist danach quasi die Metawissenschaft der Klassifikation, insofern sie es nicht mit der Klassifikation von Organismen, sondern von Klassifikationen zu tun hat (›the subject of classification are organisms and the subjects of taxonomy are classifications‹).¹⁸

Im vorliegenden Wörterbuch werden in diesem Eintrag zur ›Systematik‹ in erster Linie die verschiedenen Theorien zur Einteilung der Mannigfaltigkeit von Organismen dargestellt; im Eintrag ›Taxonomie‹ wird dagegen die Geschichte der Gruppierung der

Organismen in die obersten taxonomische Einheiten präsentiert.

Systematik als Explanans oder »Kunst«

Bis zur Entwicklung der genealogisch fundierten Systematik enthält die biologische Klassifikation von Lebewesen eine Abstraktion von den realen, in Raum und Zeit sich vollziehenden Interaktionen der Organismen und stellt diese stattdessen in ein System aufgrund ihrer Ähnlichkeit oder anderer Kriterien.¹⁹ Die Systematik ist also anfangs eher eine bloße Klassifikation im Sinne einer Ähnlichkeitsordnung als eine echte Systematik, die auf der Abgrenzung real zusammenhängender ›Systeme‹ basiert. Die Verhältnisse können auch so beschrieben werden, dass die Klassifikation der Organismen das *Explanandum* bildet, demgegenüber die (phylogenetische) Systematik das *Explanans* darstellt, das eine Erklärung für das Muster der Klassifikation liefert: Die beobachtete Hierarchie der Klassifikation wird als phylogenetische Genealogie erklärt (↑Hierarchie: Abb. 208).²⁰

Die Klassifikation wäre damit vor ihrer genealogischen Fundierung nicht ein wissenschaftliches Unterfangen mit einer klaren Methodologie, sondern eher eine Kunstleure, für deren Gelingen es auf das individuelle Geschick des einzelnen Forschers ankommt – wie sich in Formulierungen wie »das geübte Auge de Candolles« oder »der sichere Griff Linnés« zeigt.²¹ Von vielen Taxonomen wird diese informelle, nicht theoriegeleitete, sondern in Intuitionen bestehende Grundlage der Klassifikation eingeräumt.²² Schon J.B. de Lamarck ist 1806 der Auffassung, dass viele Klassifikationen nicht ein Faktum der Natur repräsentieren, sondern vielmehr das Ergebnis einer zufälligen Kunst (›l'art‹) des Menschen sind (›chacun changeant arbitrairement les considérations pour la formation des classes, des ordres et des genres, de nombreuses classifications différentes sont sans cesse présentées au public‹).²³ Im 20. Jahrhundert charakterisiert auch G.G. Simpson die informelle Praxis der Klassifikation direkt als eine »Kunst«.²⁴

Antike: Systematik als Praxis und Theorie

Die älteren Einteilungen der Lebewesen sind meist an praktischen Gesichtspunkten für die Ernährung oder für die Heilkunde orientiert. Eine Gliederung der Organismen nach ihrem Aufenthaltsort in Luft-, Wasser- und Landtiere findet sich bei Hippokrates, Platon und im Alten Testament der Bibel (↑Lebensform; Analogie).²⁵

Theoretische Überlegungen zur Grundlage der Systematik finden sich bei Aristoteles. Das der aristotelischen Einteilung der Organismen zugrunde lie-

gende Verfahren ist die *Dihairesis*: Danach werden zunächst Merkmale identifiziert, die sich gegenseitig ausschließen (z.B. vierbeinige Tiere *versus* zweibeinige Tiere); die Organismen werden dann nach diesen Merkmalen so gruppiert, dass solche mit übereinstimmenden Merkmalen in einer Gruppe zusammengefasst, solche mit nicht übereinstimmenden Merkmalen auf verschiedene Gruppen verteilt werden. Bis in die Gegenwart erhält sich dieses Verfahren in der Biologie v.a. in den so genannten »Bestimmungsschlüssel« zur Identifikation von Arten oder anderer Taxa (s.u.) Das von Aristoteles an anderem Ort ausführlich erörterte klassenlogische Verhältnis von Art (griech. εἶδος; lat. species) und Gattung (griech. γένος; lat. genus) legt Aristoteles seiner systematischen Einteilung der Lebewesen nicht zugrunde.²⁶ Er versucht vielmehr, die Unsinnigkeit eines dichotomischen Verfahrens der Klassifikation von Lebewesen nachzuweisen. Sein Hauptargument verweist dabei auf das Fehlen eines durchgehenden Merkmals, das jeder Einteilung zugrundegelegt werden könnte. Zur Klassifikation der verschiedenen Gruppen müssten mehrere und jeweils verschiedene Merkmale herangezogen werden.²⁷ In seinem praktischen Ansatz geht Aristoteles zuerst von der Mannigfaltigkeit der Organismen aus, gliedert diese in Gruppen nach der Gesamtähnlichkeit der Formen und versucht erst im Anschluss daran, durchgehende differenzierende Merkmale anzugeben.

Frühe Neuzeit

Eine einflussreiche, an Aristoteles orientierte Systematik für Pflanzen entwickelt A. Cesalpino 1583. Als Ziel der Klassifikation formuliert er die Zusammenfassung ähnlicher Dinge und die Unterscheidung unähnlicher.²⁸ Der Weg zu diesem Ziel erfolgt für Cesalpino über die Identifikation eines »essenziellen Merkmals« für jede Kategorie, das sich v.a. auf die Blüten und Bildung der Früchte bezieht (die Zahl, Lage und Gestalt ihrer Teile: »partium numerus, situs et figura«). Eine Auswahl dieser Merkmale rechtfertigt Cesalpino damit, dass diese nach seiner Einschätzung zur Substanz der Pflanze gehören und außerdem die größte regelmäßige Variation zeigen.²⁹ Vor dem Hintergrund der aristotelischen Naturphilosophie kommt hinzu, dass alle unmittelbar mit den Reproduktionsorganen zusammenhängenden Merkmale insofern eine zentrale Rolle für die Einteilung der Lebewesen spielen, als die Fortpflanzung als einer der höchsten Zwecke der organischen Aktivitäten gilt und über sie außerdem die potenzielle Ewigkeit der Organismen gewährleistet wird (↑Fortpflanzung). Abgelehnt wird von Cesalpino die Klassifikation der

Pflanzen aufgrund akzidenteller Merkmale, zu denen er u.a. sowohl Eigenschaften wie Farben, Düfte und Geschmack der Pflanzen als auch durch den Standort oder die Kultivierung bedingte Modifikationen sowie schließlich Eigenschaften für die medizinische Anwendung zählt.³⁰

Die Berücksichtigung allein der generativen Merkmale (der Blüten und Früchte) zur Klassifikation der Pflanzen wird ausdrücklich auch von J.P. de Tournefort Ende des 17. Jahrhunderts gerechtfertigt. Diese Methode erscheint ihm allein sinnvoll, weil die ausgewählten Merkmale angemessen (»juste«) und auffälliger als andere seien.³¹ Bekanntlich folgt auch Linné in dieser Hinsicht später Cesalpino und Tournefort (s.u.).³²

Später wird die Beschränkung auf nur ein Merkmal als *künstliche Methode* abgelehnt und statt dessen die Einteilung aufgrund einer Vielzahl von Merkmalen propagiert.³³ Einige Kritiker an der aristotelischen Klassifikation, wie z.B. R. Boyle, lehnen die Bestimmung »wesentlicher« Merkmale grundsätzlich ab, weil es diese ihrer Auffassung nach nicht gibt: Jede Abgrenzung von Einheiten beruhe auf Konvention und sei mehr oder weniger zufällig oder begründet, nicht aber absolut gültig.³⁴ Eine Systematik für Pflanzen, bei der eine Artdiagnose nicht durch ein »wesentliches« Merkmal, sondern durch die Angabe mehrerer beschreibender Adjektive erfolgt, entwickelt bereits C. Bauhin in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts. Ziel der Systematik ist es nach Bauhin, eine Gruppierung von Pflanzen »gemäß ihrer natürlichen Affinität« zu erreichen.³⁵ Bei Bauhin wird die Erreichung dieses Ziels allerdings (nach modernen Maßstäben) dadurch verhindert, dass er neben morphologischen Merkmalen auch noch Aspekte der (medizinischen) Anwendung und des Standortes in seine Klassifikation einfließen lässt.³⁶

Zu einer einheitlichen Systematik von Pflanzen nach morphologischen Kriterien kann es erst kommen, nachdem eine konsistente morphologische Nomenklatur entwickelt wird, zu der im 17. Jahrhundert u.a. J. Jungius wichtige Beiträge liefert.³⁷ Jungius und auch J. Ray lösen sich von dem aristotelischen Ansatz, der von wenigen, durch ihre physiologische Wichtigkeit ausgezeichneten Merkmalen ausgeht, und versuchen ein System zu entwickeln, das geleitet ist durch empirische morphologische Vergleiche sowie induktive Verallgemeinerungen (mit der Auszeichnung von Typen). Ray spricht 1694 ausdrücklich von einer der Natur gemäßen Methode, die weder einander fremde Arten zusammenfasst, noch einander ähnliche trennt (»Methodum intelligo Naturae convenientem, quae nec alienas species conjungit, nec

cognatas separat«).³⁸ Der beste Weg dorthin erfolgt nach Ray auf der Grundlage der Gesamtähnlichkeit (»à toto earundum habitu & constitutione«³⁹). Ausdrücklich wendet sich Ray gegen die Unterscheidung von essenziellen und akzidentellen Merkmalen, die von den »Aristotelikern« der Systematik (z.B. Cesalpin und Tournefort) propagiert wird; eine klare Methode, mit deren Hilfe diese Unterscheidung begründet werden könnte, gibt es nach Ray⁴⁰ – im Anschluss an J. Locke⁴¹ – nicht. Neben den generativen Teilen der Pflanzen (den Blüten und Früchten) seien in der Klassifikation daher auch die vegetativen zu berücksichtigen.

Es liegt in diesem Ansatz insgesamt eine Emanzipation der Systematik von der Physiologie vor, insofern sich die systematischen Klassifikationskriterien nicht mehr an der physiologischen Wichtigkeit der Organe orientieren. Gleichzeitig hat sich damit aber auch das wissenschaftliche Interesse von der aristotelischen Frage nach der Natur oder dem Wesen einer Sache fortbewegt und den Schwerpunkt der Forschung auf die kategorisierende Klassifikation gelegt, die von der zweiten Hälfte des 16. bis zum 18. Jahrhundert ein zentrales biologisches Forschungsprogramm bildet.⁴²

Eine hierarchische Gliederung des Pflanzenreichs in Ordnungseinheiten von unterschiedlichem Umfang (Klassen, Sektionen, Gattungen und Arten) schlägt J.P. de Tournefort am Ende des 17. Jahrhunderts vor (↑Taxonomie).⁴³ Die wesentliche formale Neuerung durch Tournefort besteht in der Angabe nur eines Wortes für die Benennung der Gattungen.

Linnés »Systema naturae«

Im Wesentlichen auf der Grundlage von Tourneforts Pflanzenklassifikation baut C. von Linné seinen Vorschlag für ein hierarchisches natürliches System auf, das sich bei den Pflanzen an den Geschlechtsorganen orientiert.⁴⁴ Bedeutend für die Systematik wird Linné besonders, weil er eine einheitliche Terminologie zur Benennung der morphologischen Teile (besonders von Pflanzen) einführt und eine knappe, formal standardisierte Charakterisierung der von ihm unterschiedenen Taxa vornimmt. Die Pflanzenbeschreibung folgt bei Linné einem bestimmten typografischen Muster, in dem nacheinander die Eigenschaften der sechs von Linné unterschiedenen Teile der Blüten und Früchte charakterisiert werden (↑Typus: Abb. 529). Als strukturierendes Prinzip für die Beschreibung legt Linné die von ihm so genannten *vier Verschiedenheiten* (»quatuor diversitates«) zugrunde: Anzahl (»numerus«), Gestalt (»figura«), relative Größe (»proportio«) und Lage (»situs«).⁴⁵

Die Konzentration auf diese vier Beschreibungsdimensionen übernimmt Linné wahrscheinlich von P. Artedis »Ichthyologia«, einem Werk, das Linné 1738 herausgibt.⁴⁶

Auf die Frage, warum es gerade die Morphologie der Geschlechtsorgane ist, auf der Linné seine Systematik der Pflanzen aufbaut, werden verschiedene Antworten gegeben: Einerseits kann darauf verwiesen werden, dass die generativen Organe bei vielen Pflanzen die komplexesten Gestaltungen enthalten und damit die meisten Unterscheidungen ermöglichen.⁴⁷ Außerdem unterliegen diese Strukturen meist einer relativ geringen Variation an verschiedenen Standorten; sie sind also – in späterer Interpretation – nicht als spezielle Anpassungen an besondere Umweltbedingungen zu werten. Darüber hinaus wird in den Blüten- und Fruchtkörpern besonders die Interaktion zwischen verschiedenen Pflanzenteilen deutlich, so dass eine auf diesen Merkmalen aufbauende Klassifikation die Pflanzen in ihrer Organisiertheit, d.h. wechselseitigen Abhängigkeit der Teile voneinander, berücksichtigt.⁴⁸ Unterstützung findet diese Interpretation auch darin, dass in Linnés Lehre der ↑Metamorphose der Pflanzen die Blüte das letzte Stadium und den Höhepunkt in der pflanzlichen Entwicklung bildet und ausdrücklich mit dem Reifestadium (Imago) der Insekten analogisiert wird; in der Blüte zeigt sich demnach also das Wesen und der jeweilige Bauplan der pflanzlichen Organisation.⁴⁹ Schließlich ermöglicht die Einteilung nach den Geschlechtsorganen einen Anschluss der Systematik an die genealogischen Verhältnisse – eine Verbindung, die von Linné aber nur andeutungsweise gedacht wird.⁵⁰

Terminologisch spricht Linné von einem **Sexualsystem** (»systema sexualis«⁵¹). Handschriftliche Aufzeichnungen des Sexualsystems macht Linné bereits 1730⁵²; in der ersten Auflage der »Systema naturae« (1735) gibt Linné einen Schlüssel des Sexualsystems (»Clavis Systematis Sexualis«⁵³). Die Wahl der Geschlechtsorgane als Grundlage der Systematik stößt bei den Zeitgenossen Linnés auf moralische Bedenken.⁵⁴ Er nimmt daher Abstand von seiner anfänglichen Absicht, auch die Systematik der Tiere auf dem Bau ihrer Sexualorgane zu begründen.⁵⁵

Linné bemüht sich um eine möglichst *natürliche Methode* (»methodus naturalis«⁵⁶) zur Erstellung dieser Ordnung; das Ziel ist nicht nur die Formulierung eines Systems *der Natur* (wie der Titel seines in vielen Auflagen erschienenen Hauptwerks nahelegt), sondern auch eines **natürlichen Systems** (Linné 1735: »systema naturale«⁵⁷). Linné bezeichnet sein eigenes System an dieser Stelle allerdings ge-

rade nicht als ein natürliches, weil es ausgehend von wenigen Merkmalen (eben der Geschlechtsorgane) aufgestellt wurde. Das Sexualsystem kann nach Linnés eigener Einschätzung als vorläufiger Ersatz für ein zu etablierendes Natürliches System interpretiert werden; dieses würde dann nicht nur die generativen Organe, sondern alle möglichen Merkmale berücksichtigen.⁵⁸ Worin genau das Natürliche des Systems bei Linné besteht, bleibt in seinen Schriften häufig etwas unklar.⁵⁹ Die Kennzeichnung des Systems als ›natürlich‹ bezieht sich bei Linné jedenfalls nicht allein auf die Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale in der Einteilung, sondern auch auf das Regelmäßige und Gesetzmäßige seiner Ordnung (die Gottes Schöpfungsplan wiedergeben soll); diese steht im Gegensatz zu einer auf zufälligen und schwankenden Gemeinsamkeiten beruhenden Einteilung.⁶⁰ Linné sieht sich also in dem Dilemma, dass ein natürliches System seiner Meinung nach einem einheitlichen Einteilungsprinzip folgen sollte, dass die nach seinen Prinzipien abgegrenzten taxonomischen Gruppen aber vielfach Übergänge aufweisen.

In seiner taxonomischen Praxis verfährt Linné nach einem Verfahren, das als *Methode der Exemplare* (Winsor 2003: »method of exemplars«⁶¹) bezeichnet werden kann: Zur Bestimmung des natürlichen Merkmals (»character naturalis«) einer Gattung wird zunächst eine Hauptart (»prima species«) ausgewählt und deren Blüten und Früchte beschrieben. Durch Vergleich mit den anderen Arten der Gattung werden die variablen Merkmale ausgeschlossen, so dass am Ende die natürlichen Merkmale erkannt werden können (»fit character naturalis accuratissima descriptione fructificationis primae speciei; omnes reliquiae species generis conferantur cum primae, excludendo notas dissidentes, omnes tandem elaboratus evadunt«).⁶²

Die Begriffe ›System‹ und ›Methode‹ verwendet Linné weitgehend synonym. Besonders in weiten Kreisen der französischen Philosophie des 18. Jahrhunderts ist ›System‹ jedoch ein diskreditierter Begriff: Mit ihm wird ein deduktives Verfahren verbunden, das von ersten Prinzipien ausgeht, deren Anwendung auf die Natur als umstritten gilt. Demgegenüber ist ›Methode‹ der bevorzugte Ausdruck, weil er ein induktives Verfahren benennt, das vom Einfachen der Beobachtung zum Komplexen des Denkens fortschreitet.⁶³ Bei nicht wenigen Zeitgenossen stößt Linnés Vorschlag zu einem »natürlichen System« auf starke Ablehnung. Prägnant nennt ihn F.C. Medicus 1793 den »Dictator der Kräuterlehre«.⁶⁴ Die Distanz zu dem Begriff des Systems (in Bezug auf die Erkenntnis der Natur) bekundet sich

noch in Goethes Ablehnung der Formulierung ›natürliches System‹ mit der Begründung, dies sei ein »[sich] widersprechender Ausdruck«, denn: »Die Natur hat kein System, sie hat, sie ist Leben und Folge aus einem unbekanntem Zentrum, zu einer nicht erkennbaren Grenze«.⁶⁵ Goethe schwebt zur Klassifikation der Organismen statt einer Einteilung, die an Zahl und Konfiguration der äußeren Merkmale orientiert ist, eine Ordnung vor, die sich aus der natürlichen Transformation der Formen ergibt; seine Lehre der ↑Metamorphose als Theorie des Gestaltwandels soll also auch die Grundlage einer Naturordnung der Organismen liefern.⁶⁶

Linnés Methode der natürlichen Gruppierung unter Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale erschwert die Darstellung des Systems in einer einfachen dichotomischen Anordnung. Insofern ist es konsequent, wenn Linné dem anfangs von ihm favorisierten hierarchischen Modell der Ordnung nach dem Bild eines Stammbaums später die Vorstellung einer netzartigen Verwandtschaft nach dem Bild einer Landkarte (»Mappa geographica«) an die Seite stellt (↑Phylognese).⁶⁷

Habitus

In den Diskussionen um die Grundlagen der Systematik ist auf der Seite, die eine Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale fordert, der Ausdruck *Habitus* von zentraler Bedeutung. Das Wort erscheint bereits im klassischen Latein, z.B. bei Plinius im Sinne von »Gestalt, äußere Erscheinung eines Tiers oder einer Pflanze«.⁶⁸ Zu einem biologischen Terminus wird der Ausdruck mit Linnés Pflanzenbeschreibungen. Er verwendet das Wort bereits in seiner ›Flora Suecica‹ (1745)⁶⁹; systematisch eingeführt wird es aber erst in der ›Philosophia botanica‹ (1751). Dort zählt Linné alle Merkmale zum Habitus, die nicht mit den Blüten und Früchten zusammenhängen: »Habitus est conformitas quædam Vegetabilium affinium & congenerum in Placentatione, Radicatione, Ramificatione, Intorsione, Gemmatione, Foliatione, Stipulatione, Pubescentia, Glandulatione, Lactescentia, Inflorescentia, aliisque«.⁷⁰

Das Wort wird von vielen Naturforschern nach Linné aufgegriffen. So beschreibt J.F. Blumenbach die »natürliche Methode« 1779 als eine Klassifikation, die sich »nicht auf einzelne abstrahierte, sondern auf alle äußere Merkmale zugleich, auf den ganzen Habitus der Thiere« gründet.⁷¹ Und J.K.W. Illiger definiert den Habitus im Jahr 1800 wie folgt: »Habitus, äußeres Ansehn, *Habitus, Facies externa*, ist der Inbegriff aller von allen Theilen eines Körpers abgezogenen Merkmale. – Der GesamtEindruck, den ein

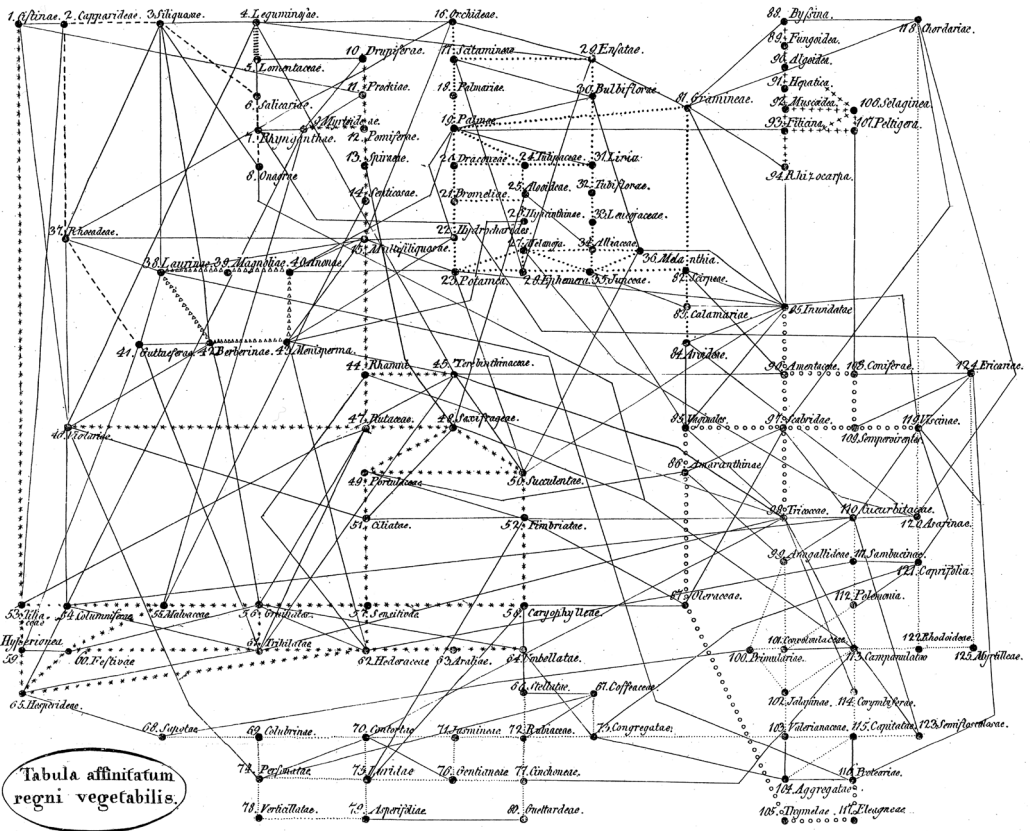


Abb. 502. Tafel der netzförmigen Affinitäten von Pflanzenfamilien als Grundlage für eine Systematik des Pflanzenreichs. Die Anordnungen und Verbindungen der Pflanzenfamilien beruht auf der Gesamthlichkeit der Formen, und nicht allein auf einzelnen Merkmalen wie im linnéschen Sexualsystem. Dieses System wird dem Pflanzplan des Botanischen Gartens in Jena zugrunde gelegt (aus Batsch, A.J.G.C. (1802). *Tabula affinitatum regni vegetabilis*: ausfaltbares Blatt).

natürlicher Körper auf unsre Empfindung macht.«⁷² Ein »Natürliches System, *Systema naturale*« sei dem entsprechend eine »Abtheilung der Naturkörper«, die »auf alle wesentliche Merkmale, also auf den ganzen Habitus [...] in so fern er wesentlich ist, Rücksicht nimmt.«⁷³ Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck v.a. von Botanikern verwendet, so etwa 1813 von A.-P. de Candolle.⁷⁴

Adanson: Von der Klassifikation zur Systematik
 Besonders konsequent verfolgt M. Adanson Mitte des 18. Jahrhunderts die Methode der Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale, die er als die *natürliche Methode* bezeichnet. Nach Adanson ist diese Methode durch die Unabhängigkeit von den Interessen des Menschen (»indépendante de notre volonté«) und die Ausrichtung allein an der Natur (»se régler sur la na-

ture des êtres«) gekennzeichnet.⁷⁵ Adanson lehnt in seinem Ansatz insbesondere die *vor* jedem Vergleich der Organismen erfolgende Auszeichnung bestimmter Merkmale als »wesentlich« ab und folgt stattdessen einem Verfahren, das die relevanten Einteilungskriterien erst aus dem jeweiligen Vergleich ermittelt. Dieses Verfahren kann als *intrinsisch* bezeichnet werden, im Unterschied zu dem älteren Ansatz, der eine Gruppierung aufgrund bestimmter *extrinsischer* a priori als essenziell erachteter Merkmale vornimmt.⁷⁶ Dieser Schritt gilt als Übergang der Klassifikation zur Systematik.⁷⁷ Die Praxis der biologischen Taxonomie ist allerdings bis ins 19. Jahrhundert – so etwa in der Einteilung der Tiere durch Cuvier – noch durch die Verwendung von a priori ausgewählten extrinsischen Merkmalen gekennzeichnet. Als theoretisch befriedigender können diese Einteilungen erscheinen,

weil sie es erlauben, ein klares hierarchisches System mit wenigen obersten Gruppen zu konstruieren; die aufgrund von intrinsischen Merkmalen oder der Gesamtähnlichkeit aufbauenden Systeme stellen dagegen häufig ein komplexes, unübersichtliches Netz dar (vgl. Abb. 502).

Andererseits werden diesen Netzwerken der Klassifikation häufig eine größere Naturnähe zugeschrieben als den hierarchischen Systemen, wie sie Linné vorschlägt. Nach dem von A.J.G.C. Batsch entwickelten System der netzartigen Verwandtschaft der Pflanzen wird der botanische Garten in Jena um die Wende des 18. zum 19. Jahrhundert angelegt.⁷⁸ Die Grundlage dieser Anordnung bildet die Gesamtähnlichkeit von Pflanzen, die Batsch mit einem »inneren Gefühl« und einer »anschaulichen Überzeugung« rechtfertigt. Goethe, der von der Richtigkeit einer netzartigen Darstellung der Verwandtschaft überzeugt ist, wacht nach Batschs Tod darüber, dass in dem Jenaer botanischen Garten von dessen Vorgaben nicht abgewichen wird.⁷⁹ Goethe favorisiert eine Netzdarstellung auch deshalb, weil über sie nicht nur lineare und hierarchische Beziehungen, sondern ein vielfach verschlungener Komplex der »Communication« (der wohl auch ökologische Beziehungen einschließt) dargestellt werden kann. 1787 formuliert er in einem Brief: »Die Art zu seyn der Dinge ist auf eine unglaubliche und geheimnißvolle Weise bestimmt und umschrieben, wenn gleich alle Wesen mit einander in Communication stehen.«⁸⁰ Eine angemessene Anordnung der Lebewesen müsse Raum lassen für »eine unzählige Combination und Modification« der Beziehungen in der Natur.

Morphologie und Systematik

Die das 18. Jahrhundert dominierenden kombinatorisch ausgerichteten Klassifikationssysteme geraten durch die am Ende des Jahrhunderts formulierten Lehren der Korrelation der Teile (↑Morphologie/Korrelation) und den funktionalistischen Ansatz in eine Krise. Nicht mehr die Analyse der freien Kombination von Merkmalen gibt der sich etablierenden neuen Systematik die Grundlage, sondern die Betrachtung von Organismen selbst als Systeme, die aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen bestehen und darüber hinaus in enger Korrelation zur Umwelt stehen.⁸¹ Die Systematik geht daher – insbesondere in der Zoologie – dazu über, bestimmte ↑»Typen« zu identifizieren, die durch einen ganzen Komplex von miteinander zusammenhängenden Merkmalen charakterisiert werden.

Bei Buffons Mitarbeiter, M.J.M. Daubenton, manifestiert sich der neue Ansatz auch in der Forde-

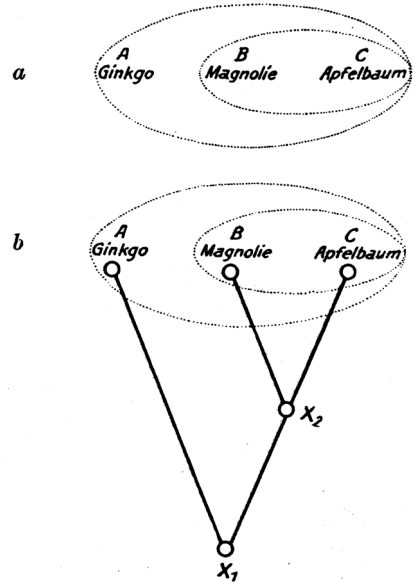


Abb. 503. Das hierarchisch-enkaptische System der Verwandtschaft (oben) als Ergebnis der Phylogenese (unten) (aus Zimmermann, W. (1931). Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3: Methoden der Vererbungsforschung, 2. Hälfte, Heft 6, 941-1053: 990; eine ähnliche Abbildung in: Rosa, D. (1918). Ologenesi, ed A. La Vergata, Florenz 2001: 308).

rung, der systematischen Einteilung eine möglichst vollständige Beschreibung der Organismen zugrunde zu legen. Nicht allein die Kenntnis des Äußeren (»l'extérieur«), sondern auch die des Inneren (»l'intérieur«) und seiner Bewegungen, sowie des Verhaltens des ganzen Organismus seien in der Naturgeschichte zu berücksichtigen (»le mécanisme des mouvements qui paroissent au dehors, & les causes des appétits & des inclinations qui sont propres à chaque espèce d'animaux«).⁸²

De Candolle: Typen der Klassifikation

Theoretische Überlegungen zu den Grundlagen der Systematik finden sich seit Ende des 18. Jahrhunderts bei A.L. Jussieu⁸³ und A.-P. de Candolle⁸⁴. De Candolle unterscheidet zwischen drei Arten von Klassifikationen: *praktischen Klassifikationen* (»classifications pratiques«) zu verschiedenen Zwecken, z.B. nach der Verwendung oder Herkunft der Organismen, *künstlichen Klassifikationen* (»classifications artificielles«) für diagnostische Zwecke, d.h. für die Bestimmung der Arten, – zu diesen rechnet er das linnésche Sexu-alsystem – und *natürlichen Klassifikationen* (»classifications naturelles«), die die tatsächliche Ordnung

Essenzialismus (Methode der Wesensbestimmung)

Das Vorhandensein eines einzigen Merkmals bestimmt die Klassenzugehörigkeit; dieses eine Merkmal legt also das Wesen einer Klasse von Individuen fest (top down-Verfahren).

Komparation (Methode des Merkmalsvergleichs)

Die Bildung von Klassen erfolgt nach dem Vergleich mehrerer Merkmale, von denen nicht eines allein für die Klassenzugehörigkeit bestimmend ist; die Klassenbildung geht also von einem Überblick über die Merkmalsverteilung in der Population aus (bottom up-Verfahren).

Genealogie (Methode der monophyletischen Gruppe)

Die Klassen sind monophyletische Gruppen (sie umfassen alle Nachkommen einer Population).

Typologie (Methode der Exemplare)

Grundlage der Klassifikation ist die Ähnlichkeit eines Individuums zu einem für eine Gruppe typischen Individuum.

Tab. 271. Vier Methoden der Klassifikation.

der Natur wiederzugeben hätten (»classer de manière que celles qui sont les plus voisines dans l'ordre de la nature, soient aussi les plus rapprochées dans nos livres«).⁸⁵ Er plädiert für eine Trennung der verschiedenen Systeme, damit der Ausbau des natürlichen Systems nicht durch Rücksichten auf diagnostische Belange behindert werde.⁸⁶

Systematik durch Deszendenz

Als revolutionär erweist sich der Vorschlag C. Darwins zur Neubegründung der Systematik auf der Grundlage der gemeinsamen Abstammung der Organismen. Die Abstammung ist für Darwin die einzig sichere Ursache der Ähnlichkeit der Organismen (»the one [1. Aufl.: »the only«] certainly known cause of similarity in organic beings«).⁸⁷ Das System sei also insofern natürlich, als es genealogisch ist: »all true classification being genealogical«.⁸⁸ Den Anschluss an die alte Typenlehre der vergleichenden Morphologie kann Darwin über die Fundierung der Typenlehre durch die Abstammungslehre herstellen: »On my theory, unity of type is explained by unity of descent«.⁸⁹ In der Rekapitulation am Ende des »Origin« wiederholt Darwin seine Auffassung, nach der die »wirklichen Ähnlichkeiten« nicht auf gleichgerichteten Anpassungen, sondern auf gemeinsamer Abstammung beruhen: »The real affinities of all organic beings [ab 1869: , in contradistinction to their adaptive resemblances.] are due to inheritance or community of descent. The Natural System is a genealogical arrangement«.⁹⁰ In der Konsequenz stärkt

Darwin damit den deszendenztheoretischen Teil seiner Theorie und schwächt die Erklärungskraft seiner Selektionstheorie. Denn wäre Selektion der entscheidende Mechanismus zur Erklärung der organischen Ähnlichkeiten, dann würde nicht die gemeinsame Abstammung, sondern die gleichgerichtete Anpassung die Ähnlichkeiten erklären; das natürliche System wäre dann nicht genealogisch, sondern adaptationistisch begründet. Die meisten Ähnlichkeiten wären also ↑Analogien und nicht ↑Homologien.

Ausdrücklich abgelehnt wird von Darwin das alte, seit Cesalpino gut etablierte Prinzip, den Wert eines Merkmals für die Systematik von seiner physiologischen Wichtigkeit (für Selbsterhaltung und Fortpflanzung) abhängig zu machen und dementsprechend eine Gewichtung von Merkmalen vorzunehmen. Darwin argumentiert, das gleiche Merkmal mit gleichem physiologischem Wert könne in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen einen sehr unterschiedlichen Wert für die Klassifikation haben: »That the mere physiological importance of an organ does not determine its classificatory value, is almost proved by the fact, that in allied groups, in which the same organ [...] has nearly the same physiological value, its classificatory value is widely different«.⁹¹ Die Antennen der Insekten haben nach Darwin z.B. einen ähnlichen physiologischen, aber einen höchst unterschiedlichen systematischen Wert in verschiedenen Gruppen. Darwin trägt auf diese Weise dazu bei, die Systematik zu einer eigenständigen, von der Physiologie unabhängigen Teildisziplin der Biologie zu machen.

Darwin legt besonderes Gewicht auf die Feststellung, dass die Organismen in einem und nur in einem natürlichen System angeordnet werden können. Allein dieses System, das einen genealogischen Grund hat, gebe die wirkliche Verwandtschaft der Organismen wieder. Darwin positioniert die natürliche Systematik damit in deutlicher Konkurrenz zu anderen möglichen Systemen. Dass das eine System alle anderen Systeme überflüssig und falsch mache, ist eine Vorstellung, die Darwin von den Systematikern des 18. Jahrhunderts unterscheidet.⁹² Für sie war ihr System in erster Linie ein Hilfsmittel, um eine Übersicht über die Formen zu gewinnen, und nicht selbst Ausdruck einer Theorie. Ein System konnte also nicht wahr oder falsch sein, sondern nur mehr oder weniger nützlich.

Trotz der Revolution in Bezug auf die theoretische Grundlage der Systematik bleibt Darwins Theorie doch lange Zeit erstaunlich folgenlos für die tatsächliche Klassifikation der Organismen.⁹³ Die deszendenztheoretisch begründete Klassifikation entspricht

		Grenze zwischen den Gruppen	
		scharf	unscharf
Verfahren der Gruppenbildung	durch Vergleich und Distribution	<i>Essenzialismus</i> Ein wesentliches Merkmal bestimmt die Klassenzugehörigkeit	<i>Komparation</i> Verteilung der Organismen aufgrund mehrere Merkmale
	durch Auswahl eines (Vorfahren-) Organismus	<i>Genealogie</i> Klassen sind monophyletische Gruppen (sie umfassen alle Nachkommen einer Population)	<i>Typologie</i> Klassifikation aufgrund der Ähnlichkeit zu einem für eine Gruppe typischen Individuum

Tab. 272. Kreuzklassifikation von vier Methoden der Klassifikation.

also weitgehend der traditionellen, morphologisch begründeten. Oder, anders gesagt: Die morphologische Ähnlichkeit der Organismen korreliert weitgehend mit ihrer genealogischen Verwandtschaft; durch Selektion bedingte gleichgerichtete Anpassungen (Analogien) haben jedoch gegenüber den genealogisch bedingten Korrelationen (Homologien) insgesamt keinen großen Einfluss auf die morphologische Ähnlichkeit.

Hinsichtlich ihrer Stellung innerhalb der Biologie ist die Systematik bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts eine zentrale biologische Teildisziplin. Mit der Etablierung von Physiologie, Genetik und den molekularbiologischen Ansätzen verliert sie aber diese Stellung und büßt als eine »nur deskriptive« und nicht explanatorische und experimentelle Teildisziplin erheblich an Ansehen ein.⁹⁴ Erst mit den aktuellen, insbesondere durch ökologische Fragestellungen motivierten Bemühungen um eine vollständige Erfassung der Biodiversität auf der Erde gewinnt die Systematik erneut an Bedeutung.

Beschreibung und Erklärungsansprüche

Die Systematik ist die Lehre von der Ordnung der Mannigfaltigkeit der Organismen. Auf welcher Grundlage und mit welcher Absicht eine solche Ordnung erstellt werden kann und soll, ist Gegenstand vielfältiger und langanhaltender Auseinandersetzungen. Strittig ist schon die Frage, ob es nur *eine* wirkliche und verbindliche Systematik gibt (wie die meisten Biologen meinen) oder ob es verschiedene Systematiken geben kann, die nebeneinander stehen und eine nur jeweilige Gültigkeit beanspruchen können. Strittig ist auch, ob die Systematik eine bloße Beschreibung der Natur ist (die Mehrheitsmeinung) oder ob mit ihr Erklärungsansprüche verbunden sind, weil die Gruppenbildungen Gesetzesaussagen implizieren. Vereinfacht gesagt, stehen sich in dieser Frage die Anhänger einer phylogenetischen Klassifikation,

die die Stammesgeschichte als Maßstab für die Systematik ansehen, und die Anhänger einer typologischen Klassifikation, die die »Gesetze der Gestalt« als Einteilungsgrund verwenden möchten, gegenüber. Während erstere sich auf eine Beschreibung und Abbildung des tatsächlichen Verlaufs der Umbildung der Organismen beschränken, verbinden letztere mit der Systematik das ambitioniertere, aber bis jetzt nicht eingelöste Programm einer Systematik auf rationaler Grundlage der Gesetze der Gestaltbildung oder einer »Lehre vom gesetzmäßigen Beieinander«, wie es H. Driesch 1911 nennt.⁹⁵ Von einer Gesetzeswissenschaft dieser Art ist die Systematik aber noch weit entfernt. In Bezug auf eine von der stammesgeschichtlichen Entwicklung unabhängige »rationa-

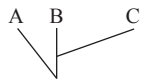
		
Phänetik	Klassifikation aufgrund der Ähnlichkeit	AB C
Kladistik	Klassifikation aufgrund phylogenetischer Verwandtschaft	A BC
Evolutionäre Klassifikation	Klassifikation aufgrund der Ähnlichkeit oder Verwandtschaft	AB A C oder BC

Abb. 504. Die drei Schulen der Klassifikation, erläutert an einem Stammbaumschema. Vertikale Achse: zeitlicher Verlauf; horizontale Achse: morphologische oder ethologische Ähnlichkeit. Zur Veranschaulichung folgende Zuordnungen: A: Amphibien, B: Reptilien, C: Vögel; oder A: Sauropsida (Reptilien und Vögel), B: Säugetiere, C: Mensch.

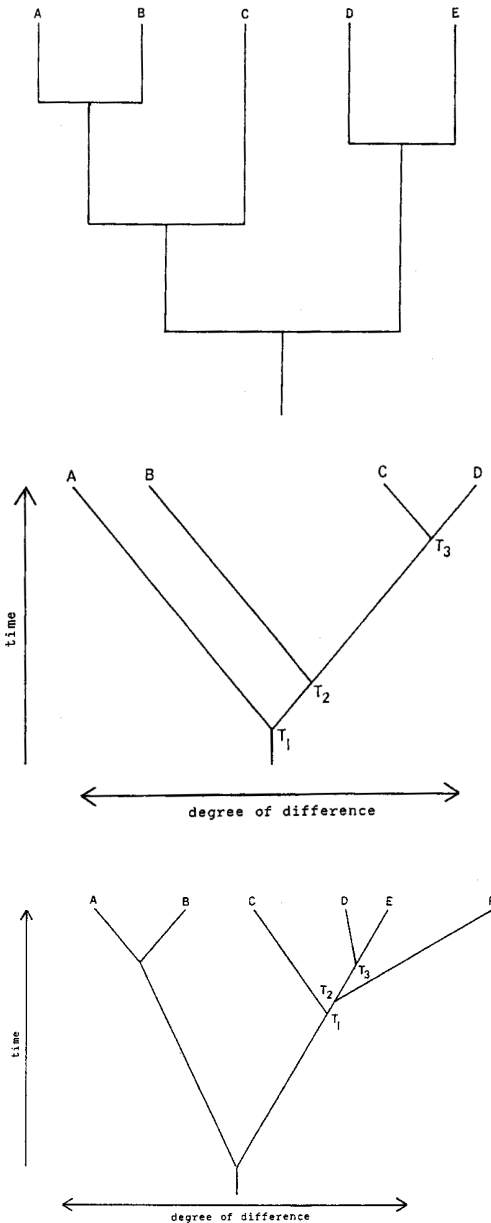


Abb. 505. Drei Formen des Stammbaums: Oben ein »Phäno­gramm« zur Darstellung allein der Ähnlichkeit von Formen, in der Mitte ein »Kladogramm« zur Darstellung der Verzweigungsgeschichte einer evolutionären Gruppe und der morphologischen Differenzierung der Formen, unten ein »Dendrogramm« (»Phylogramm«), in dem die Stammgruppen nicht als Endpunkte der Stammeslinien, sondern in den Verzweigungspunkten dargestellt sind (aus Mayr, E. (1965). *Numerical phenetics and taxonomic theory*. Syst. Zool. 14, 73-97: 81f.).

le« Ordnung, ist noch immer die Klassifikation der Organismen nach ihrer allgemeinen Ähnlichkeit der verbreitetste Ansatz (»phänetische« oder »numerische Taxonomie«).

A. Remane formuliert es 1952 als die Aufgabe der Systematik, »biologische *Verallgemeinerungseinheiten* aufzubauen und zu überprüfen.«⁹⁶ Umstritten ist aber die Ansicht, nach der diese Einheiten stets eine reale Entsprechung in der Natur haben. Viele Auseinandersetzungen drehen sich um die Frage, ob den abstrakten Ordnungsbegriffen der Systematik ein objektiverer und damit wissenschaftlicher Status zukommt oder nicht (↑Typus). In der Praxis ihrer Anwendung dient die Systematik in erster Linie der eindeutigen Identifikation eines Individuums als Mitglied einer Art oder eines höherstufigen Taxons. Die Systematik verfolge insofern »in erster Linie praktische Ziele«, wie es L. Plate 1914 formuliert.⁹⁷ Ihre Aufgabe ist es nach R. Hertwig, »in dem Chaos der uns umgebenden Lebewesen Ordnung zu schaffen und in einer gut durchgebildeten systematischen Anordnung das Mittel zu gewinnen, um sich in der Formenmannigfaltigkeit zurechtzufinden.«⁹⁸ Andere, wie W. Hennig, bestehen dagegen auf der Begründung der Systematik auf einer konsistenten Theorie, denn mit »einer völlig theorie­losen Ordnung der Organismen wäre in Wirklichkeit gar nichts gewonnen.«⁹⁹

»Die neue Systematik«

Die Abkehr von essenzialistischen Konzepten und die Begründung der Systematik ausgehend von der Evolutionstheorie stellt einen einschneidenden Schnitt in der Geschichte der modernen Systematik dar. In den 1940er Jahren macht eine Richtung innerhalb der Systematik sich diese Orientierung zum Programm und nennt sich selbst die *Neue Systematik* (Huxley 1940: »the new systematics«).¹⁰⁰ Kennzeichen lässt sich diese Richtung durch eine Reihe von Punkten: Die Art wird relativiert in ihrer Rolle als zentrale Einheit der Systematik; nicht mehr ein typologisches Verständnis von Arten ist dominant, sondern Arten werden über genetische, ökologische und biogeografische Faktoren bestimmt; nicht mehr ein einzelnes Individuum (der ↑Typus«), sondern eine Serie von unterschiedlichen Individuen aus einer Population repräsentiert eine Art; betont wird damit die Variation der Individuen, und es erhält insgesamt ein Denken Einzug in die Systematik, das E. Mayr *Populationsdenken* nennt (↑Population).¹⁰¹

Die starke Orientierung der Neuen Systematik an der Evolutionstheorie kommt besonders darin zum Ausdruck, dass eine Einteilung der Organismen in taxonomische Gruppen nicht mehr auf der Grund-

lage ihrer (morphologischen) Merkmale, sondern vielmehr allein aufgrund ihrer Abstammung erfolgen soll. Systematisch relevant sind also weniger die klassischen Merkmale der Morphologie, als das relationale Merkmal der genealogischen Verwandtschaft. Im Fall von Konvergenzen und Parallelentwicklungen können morphologisch einander ähnliche Organismen aufgrund ihrer unterschiedlichen Abstammung in unterschiedliche Taxa gestellt werden.

»Die drei Schulen der Systematik«

Besonders unter dem Einfluss E. Mayrs ist eine Einteilung der theoretischen Ansätze der Systematik in drei Schulen verbreitet: die *Phänetik*, *Kladistik* und *Evolutionäre Systematik*. Die drei legen unterschiedliche Prinzipien einer Gliederung der organismischen Mannigfaltigkeit zugrunde: die Phänetik allein die Ähnlichkeit der Formen, die Kladistik die Verwandtschaft und die Evolutionäre Systematik eine Kombination von beidem. Das jeweilige Ergebnis kann in verschiedenen Arten von Stammbäumen dargestellt werden, denen Mayr 1965 Namen gibt: **Phä-nogramm** (»phenogram«) für ein Diagramm, das allein Informationen über die Ähnlichkeiten enthält, **Kladogramm** (»cladogram«) für eine Darstellung, die eine Klassifikation aufgrund der Verzweigungsgeschichte (»Kladogenese«) einer Abstammungsgemeinschaft abbildet (↑Phylogense: Abb. 401; 402), und **Phylogramm** (»phylogram«¹⁰²) – von Mayr zunächst *phyletisches Diagramm* (»phyletic diagram«) und **Dendrogramm** (»dendrogram«¹⁰³) genannt – für einen Stammbaum, der beide Arten der Information miteinander verknüpft und außerdem die Vorfahren-Nachfahren-Verhältnisse abbildet (vgl. Abb. 504; 505).¹⁰⁴ Phä-nogramme und Kladogramme müssen im Gegensatz zu Phylogrammen keine zeitliche Dimension (Deszendenz) abbilden; sie können sich allein auf die Merkmalsverteilung einer Menge von Organismen (oder anderer Gegenstände) beziehen (s.u.).

Biosystematik

Der Ausdruck »Biosystematik« wird 1941 von W.H. Camp und C.L. Gilly eingeführt (zuerst in der Form »Biosystematy«; Epling 1943: »Biosystematics«¹⁰⁵). Sie definieren den Begriff als Lehre von der Klassifikation biologischer Populationen, die nicht nur morphologische und biogeografische, sondern auch genetische Analysen berücksichtigt (»the population is given not only morphological and biogeographical consideration, but is also subjected to genetic analyses«).¹⁰⁶ Bis in die 1960er Jahre wird der Begriff v.a. auf taxonomische Darstellungen bezogen, die von

natürlichen Populationen ausgehen und einen genetischen oder experimentellen Hintergrund haben.¹⁰⁷ Später wird er immer mehr mit der biologischen Systematik auf phylogenetischer Grundlage im Allgemeinen identifiziert.¹⁰⁸

Phänetik

Der Ausdruck »Phänetik« erscheint Anfang der 1960er Jahre für einen Ansatz, der eine Taxonomie auf der Grundlage quantitativer Methoden einführt (Sokal & Sneath 1963: »ecology-related phenetics«¹⁰⁹; Ehrlich & Holm 1963: »population phenetics«¹¹⁰). Die Terminologie schließt an die Wortbildung *phänetisch* an, die A.J. Cain und G.A. Harrison in einem Aufsatz von 1960 verwenden. Diese Autoren zielen auf eine biologische Klassifikation der Organismen, die sie auf ihrer Gesamtähnlichkeit (»overall similarity«) aufbauen wollen. Ein System, das nach diesem Verfahren entwickelt wird, bezeichnen sie als »phänetisch« (»phenetic«).¹¹¹ Ausdrücklich als Bezeichnung für den theoretischen Ansatz einer Schule der Klassifikation verwendet E. Mayr den Ausdruck 1965.¹¹² In den 1970er Jahren ist auch von der **phänetischen Systematik** die Rede (Bovee 1970: »phenetic systematics«¹¹³); Mayr verwendet den Ausdruck 1974 in terminologischem Sinn für eine Schule der Systematik.¹¹⁴

Der zentrale Gedanke der phänetischen Klassifikation besteht darin, die Gruppierung der Organismen allein auf der Ähnlichkeit ihrer Merkmale zu begründen. Ein wichtiges methodisches Instrument der phänetischen Klassifikation ist die *Gewichtung* von Merkmalen. Drei Ansätze lassen sich unterscheiden¹¹⁵: Nach dem Verfahren der *Nichtgewichtung* (»non-weighting«) werden die Merkmale nicht gewichtet; nach dem Verfahren der *a priori-Gewichtung* (das u.a. Cesalpino und Cuvier verwendeten; ↑Taxonomie) erfolgt vor der Gruppierung eine Festlegung von Merkmalen, nach denen klassifiziert werden soll; nach dem Verfahren der *a posteriori-Gewichtung* schließlich erfolgt zunächst eine intuitive Festlegung von Gruppen und in einem zweiten Schritt die Auszeichnung von Merkmalen, die mit der vorgenommenen Einteilung am stärksten korrelieren. Der Ansatz der Phänetik wird insbesondere mit dem Verfahren der Nichtgewichtung in Verbindung gebracht. Vor Etablierung der Phänetik ist die Gewichtung in rein merkmalsbasierten Klassifikationen allerdings ein verbreitetes Vorgehen. So bemerkt A. Remane 1956 zur Auszeichnung bestimmter Merkmale für eine Klassifikation: »ein einzelnes Merkmal kann die Verwandtschaftsfrage entscheiden, während 10 andere mit großem Ähnlichkeitsgrad völlig belanglos sein können«.¹¹⁶

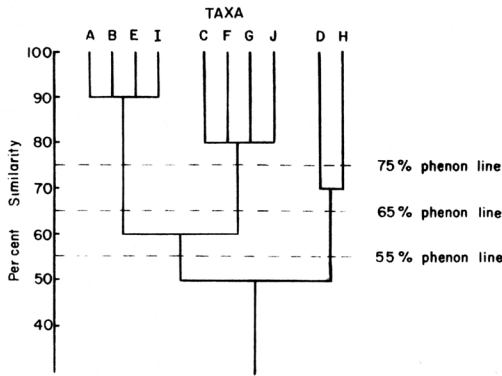


Abb. 506. Phänogramm zur Darstellung der relativen Ähnlichkeit von taxonomischen Gruppen. Die vertikale Achse stellt einen Maßstab der Ähnlichkeit dar; die horizontalen Linien verbinden Taxa gleichen Ranges. Das Phänogramm ist kein Stammbaum, die Verzweigungspunkte entsprechen daher auch nicht Aufspaltungen von Gruppen, sondern allein Differenzierungen von taxonomischen Gruppen auf einem Niveau der Ähnlichkeit. Solche Ähnlichkeitsgruppen werden ›Phänons‹ genannt (aus Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1962). *Numerical taxonomy*. *Nature* 193, 855-860: 859).

Implizit enthalten ist der Ansatz der Phänetik in vielen älteren systematischen Klassifikationen. Explizit eingesetzt wird er seit der Mitte des 20. Jahrhunderts. Eine frühe Klassifikation auf dieser Grundlage gibt A.H. Sturtevant 1939 für verschiedene Arten von *Drosophila*.¹¹⁷ Es erweist sich bereits in dieser Studie, dass die Phänetik besonders für die Klassifikation von nahe miteinander verwandten Organismen geeignet ist.

Weil in einer phänetischen Systematik eine Vielzahl von Merkmalen berücksichtigt wird, bedient sie sich in der Regel mathematischer Methoden. Verschiedene Arbeitsgruppen verwenden seit Ende der 1950er Jahre Computer für den Zweck einer phänetischen Klassifikation.¹¹⁸ Sie wird daher von ihren Vertretern in den frühen 60er Jahren auch *Numerische Taxonomie* genannt (Sneath & Sokal 1962: »numerical taxonomy«).¹¹⁹

Eine Einheit der Klassifikation wird seit den frühen 1960er Jahren *operationale taxonomische Einheit* genannt (Sokal & Rohlf 1962: »operational taxonomic unit«, OTU).¹²⁰ In einem kladistischen Schema, dem Kladogramm (s.u.), stehen diese Einheiten jeweils am Ende der Verzweigungen.

Aufgrund ihrer fehlenden Orientierung an der Evolutionstheorie konnte sich die Phänetik nicht als grundlegende biologische Systematik durchsetzen. Ihr wird vorgehalten, die real in der Natur vorliegen-

den Abstammungsverhältnisse nicht wiederzugeben und insofern keine objektive Basis zu haben.¹²¹ Von anderer Seite wird der Widerspruch gegen die Phänetik weniger auf ihr theoretisches Fundament bezogen – denn die Ordnung der Organismen nach ihrer Gesamtähnlichkeit kann ein sinnvolles Unterfangen sein – als gegen die faktische Unzulänglichkeit ihrer Ergebnisse: Der Verzicht auf die Gewichtung von Merkmalen führe zu Einteilungen, die den gewohnten Gruppierungen nicht entsprechen.¹²²

Kladistik

Der Ausdruck ›Kladistik‹ (»cladistics«; abgeleitet von griech. »κλάδος« »Zweig, Verzweigung«) erscheint Mitte der 1960er Jahre zunächst zur Bezeichnung von Darstellungen der Verzweigungsgeschichte in der phylogenetischen Entwicklung eines Taxons. Er wird abgeleitet davon auf eine Richtung der Systematik bezogen, die primär eine Rekonstruktion der Stammesgeschichte und deren Abbildung in dem taxonomischen System im Auge hat (Camin & Sokal 1965).¹²³ In einer Rezension eines Buches von W. Hennig durch W.J. Bock im Jahr 1968 wird insbesondere Hennigs Theorie der Systematik ›Kladistik‹ genannt.¹²⁴ Die Bezeichnung setzt sich v.a. unter dem Einfluss von E. Mayr durch, der den Ansatz von Hennig zur Aufstellung von Verwandtschaftsstammbäumen, die sich streng an monophyletischen Einheiten orientiert, nicht als ›phylogenetisch‹ bezeichnen will.¹²⁵ Alternative Ausdrücke sind *Kladismus* (Minkoff 1964: »cladism«¹²⁶) und *kladistischer Ansatz* (Mayr 1965: »cladistic approach«¹²⁷).

Hennig selbst nennt seinen Standpunkt seit 1947 *phylogenetische Systematik*.¹²⁸ Dieser Ausdruck erscheint seit den 1880er Jahren, zuerst 1887 in einer Arbeit über Medusen von W. Haacke¹²⁹, 1893 bei dem Botaniker A.B. Frank¹³⁰, 1894 bei J. von Sachs¹³¹, im folgenden Jahr bei E. Haeckel¹³² und seit 1896 in programmatischer Weise bei dem systematischen Botaniker R. von Wettstein¹³³. 1901 erklärt von Wettstein: »Der Ausbau des Pflanzensystemes nach descendenztheoretischen Gesichtspunkten ist das Ziel der phylogenetischen Systematik«.¹³⁴

Einflussreich für die Begriffsbildung von ›Kladistik‹ ist B. Renschs (1947) Bezeichnung des Prozesses der Verzweigung eines Stammbaumes in der Evolution als *Kladogenese*.¹³⁵ A.J. Cain und G.A. Harrison verwenden 1960 das Konzept der *kladistischen Verwandtschaft* (»cladistic affinity«) als Maß für die Entfernung des nächsten gemeinsamen Vorfahrens für zwei Organismen oder taxonomische Einheiten.¹³⁶

Taxon	Character					
	1	2	3	4	5	6
A	1	1	0	0	0	0
B	0	0	1	0	1	1
C	1	1	0	0	1	1
D	0	0	1	1	0	0
E	0	1	0	0	1	1

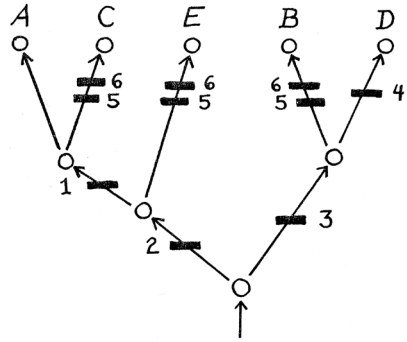
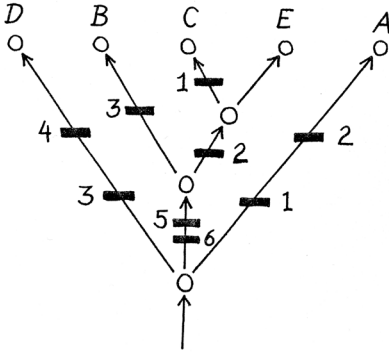
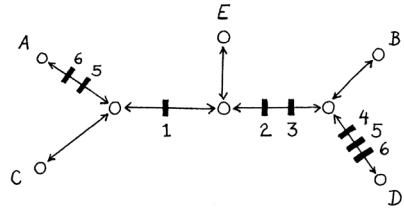


Abb. 507. Konstruktion evolutionärer Bäume nach drei verschiedenen Methoden ausgehend von einem hypothetischen Datensatz. Tabelle links oben: Verteilung von sechs Merkmalen mit jeweils zwei alternativen Zuständen über fünf Taxa.

Links unten: Phylogenetischer Baum nach der Hennig-Methode: Voraussetzung für die Konstruktion eines Baums nach dieser Methode ist das Wissen darüber, welche Merkmale ursprünglich (»plesiomorph«; hier >0<) und welche abgeleitet (»apomorph«; hier >1<) sind. Es wird außerdem angenommen, dass jeder abgeleitete Zustand nur einmal entstanden ist und dass eine Rückkehr zu einem ursprünglichen Zustand unmöglich ist. Die Konstruktion dieses Baums beruht allein auf den ersten vier Merkmalen; eine Berücksichtigung der Merkmale 5 und 6 führt zu Inkonsistenzen im Datensatz und macht damit die Konstruktion eines Baums nach Hennigs Methode unmöglich. Die Berücksichtigung der Merkmale 5 und 6 führt in diesem Baum zur Verletzung der Voraussetzung, dass jeder abgeleitete Merkmalszustand nur einmal entstanden ist.

Rechts unten: Phylogenetischer Baum nach der Camin-Sokal-Methode: Dargestellt ist der Baum, der die geringste Anzahl von evolutionären Übergängen von einem Zustand in den alternativen Zustand bei den sechs Merkmalen enthält. Vorausgesetzt ist dabei weiterhin, dass eine Rückkehr eines Merkmals von einem abgeleiteten Zustand in den ursprünglichen ausgeschlossen ist. Als möglich wird aber der mehrfache, unabhängig voneinander verlaufende Übergang eines Merkmals von einem Zustand in einen anderen angenommen.

Rechts oben: Phylogenetisches Netzwerk (»wurzelloser Baum«) nach der Wagner-Methode: Aufgegeben werden hier die beiden Voraussetzungen der Hennig-Methode. Für jedes Merkmal muss also nicht bekannt sein, welches der ursprüngliche und abgeleitete Zustand ist, und eine Rückkehr von einem abgeleiteten zum ursprünglichen Zustand ist möglich. Mit der Verfügbarkeit von Informationen über den Vorfahren lässt sich das Netzwerk in einen Baum umwandeln.

Die waagerechten Balken in jedem Baum stehen für den Übergang eines Merkmals von einem Zustand in den alternativen; die Zahl neben einem Balken gibt das Merkmal an, das den Wechsel vollzieht. Mit der Abnahme der Voraussetzungen vom ersten zum dritten Baum nimmt die Anzahl der Übergänge ab; die Konstruktion der drei Bäume folgt also zunehmend dem Prinzip der Sparsamkeit (»parsimony«) (aus Felsenstein, J. (1982). Numerical methods for inferring evolutionary trees. *Quart. Rev. Biol.* 57, 379-404: 380; 383; 384).

Eine Gruppe von Organismen, die über einen allein ihnen gemeinsamen Vorfahren verfügt, wird seit J. Huxleys Wortprägung von 1955 als **Klade** (»clade«; auch als »Kladon« übersetzt¹³⁷) bezeichnet¹³⁸ (Huxley 1957: »delimitable monophyletic units«¹³⁹). Den Ausdruck »Klade« verwendet auch bereits E. Haeckel (1868: »Klade«¹⁴⁰; 1889: »Cladom«¹⁴¹); er versteht darunter aber, ebenso wie 1940 L. Cuénot¹⁴², eine bestimmte taxonomische Rangstufe: Für

Haeckel gibt es »sechs Hauptklassen (oder Kladen, d.h. Aeste) des Pflanzenreichs«¹⁴³; Cuénot identifiziert die Rangstufe der Kladen mit der der Stämme. In Huxleys Sinn sind Kladen zu unterscheiden von *Organisationstypen* (»grades«): Der gleiche Organisationstyp kann unabhängig voneinander in verschiedenen Kladen, d.h. Abstammungslinien gebildet werden (↑Typus). Daneben sind Kladen auch von Taxa zu unterscheiden (↑Taxonomie):

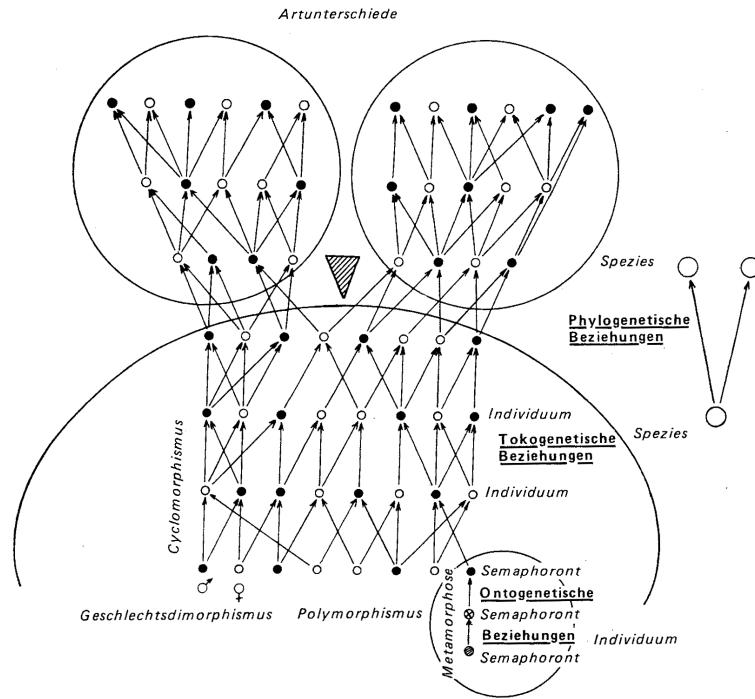


Abb. 508. Die genealogische Verwandtschaft als methodische Basis der Systematik. Das Gesamtgefüge der »hologenetischen Beziehungen« nach W. Hennig (aus Hennig, W. [1960]. *Phylogenetische Systematik*, Berlin 1982: 37).

Taxa sind Gruppen von Organismen, die zu einem Zeitpunkt existieren; Kladen dagegen Gruppen von Organismen, die voneinander abstammen (Reif 2005: »synchrone« versus »diachrone taxonomische Gruppen«¹⁴⁴). Nach der Definition W.-E. Reifs besteht die kleinste Klade aus einer Stammart und zwei davon abstammenden Tochterarten.¹⁴⁵ Gegenstand kladistischer Klassifikationen bilden meist Taxa (rezenter Organismen), nicht Kladen. Bemerkenswert ist, dass monophyletische Taxa zugleich Elemente von paraphyletischen Kladen sein können (vgl. Abb. 509).

Vorläufer der Kladistik

Als einer der geistigen Gründungsväter der Kladistik kann C. Girtanner gelten, der 1796 in einer Schrift zur Erläuterung von I. Kants Auffassungen zur Unterscheidung von *Naturgeschichte* und *Naturbeschreibung* bzw. von »Realgattungen« und »Nominalgattungen« (↑Art) vorschlägt, die gesamte Systematik der Lebewesen auf eine genealogische Grundlage zu stellen. Er fordert, es müsse »eine neue Eintheilung des Thierreiches in Klassen, Ordnungen, Gattungen, Rassen, Spielarten und Varietäten, nach der Verwand-

tschaft der Zeugung vorgenommen werden. Wahrscheinlich vergehen noch Jahrhunderte ehe dieß geschehn kann!«¹⁴⁶ Nicht die Ähnlichkeit, sondern die (natur-)geschichtlich-genealogische Abstammung soll damit die Basis der Klassifikation der Lebewesen bilden.

Eindeutig für eine kladistischen Taxonomie spricht sich auch C. Darwin in seinem Hauptwerk von 1859 aus: »I believe that the arrangement of the groups within each class, in due subordination and relation to each other, must be strictly genealogical in order to be natural.«¹⁴⁷

Im 20. Jahrhundert gilt P.C. Mitchell mit einer Arbeit aus dem Jahr 1901 als ein Pionier der Kladistik.¹⁴⁸ Er plädiert für eine strikte Orientierung der biologischen Klassifikation an der Geschichte der phylogenetischen Ereignisse der Spaltung von Arten und führt eine ähnliche terminologische

Unterscheidung zwischen Merkmalen ein wie später Hennig: die Differenzierung zwischen ursprünglichen (»archecentric«: »the most ancestral condition of the structures under consideration«; »a primitive, ancestral, or central condition, from which the conditions to be found in the other cases have diverged«) und abgeleiteten Merkmalen (»apocentric«: »modified conditions«).¹⁴⁹

In ähnliche Richtung argumentiert 1918 der italienische Biologe D. Rosa in seiner Monografie »Ologenesis«. Er gibt dort ein schematisches Diagramm zur sukzessiven Aufspaltung von Arten in der Phylogese (»evoluzione dicotomica«) und behauptet, dass aufgrund der natürlichen Grenzen durch Spaltungsereignisse nicht nur den Arten, sondern auch den höheren taxonomischen Einheiten (den Gattungen, Familien »e tutte le altre categorie del systema«) eine reale Existenz (»un'esistenza reale«) zukomme.¹⁵⁰ Ebenso wie später Hennig definiert Rosa Arten ausdrücklich als Abschnitt des phylogenetischen Stammbaums zwischen zwei Spaltungsereignissen (»la specie [...] viene ad essere costituita da tutto l'interodio che sta fra due successivi sdoppiamenti«) (↑Art: Tab. 14).¹⁵¹

Im deutschsprachigen Raum ist A. Naef einer der Vordenker der Kladistik (auf den bereits Hennig 1950 verweist¹⁵²). Naef definiert einen Typus 1919 als »diejenige gedachte (aber durchaus naturmögliche Form), von der sich eine Mehrheit von typisch ähnlichen auf dem nächsten Wege, d.h. durch die einfachsten und kürzesten Metamorphosen ableiten läßt.«¹⁵³ Eine »typische Ähnlichkeit« besteht nach Naef »zwischen komplexen Naturdingen, wenn dieselben sich in unserer Vorstellung durch stufenweise Abänderung aus einer gemeinsamen Urform (dem ›Typus‹) entstanden denken (›ableiten‹) lassen.«¹⁵⁴ Der ↑Typus wird also über ein Sparsamkeitsprinzip, das Prinzip der geringsten Anzahl von Transformationsschritten von der idealen Grundform zu ihren Varianten, den realen Naturdingen, eingeführt.

Auch die entscheidende Grundlage von Hennigs Methode der Systematik, die Definition von monophyletischen Taxa allein aufgrund der Identifikation von abgeleiteten (»apomorphen«) Merkmalen, wird bereits vor Hennig betont. Hinweise darauf finden sich u.a. Ende des 19. Jahrhunderts bei W. Kowalevsky und später bei P.C. Mitchell (1901) sowie W.E. Le Gros Clark und C.F. Sonntag (1926).¹⁵⁵

Der Begründer der Phylogenetik in Deutschland, E. Haeckel, formuliert es zwar nicht ausdrücklich, seine Beispiele machen aber doch deutlich, dass er seinen Begriff des »Stamm« oder »Phylons« so verstanden wissen will, dass er nur Organismen bzw. Taxa umfassen soll, die auf eine nur ihnen gemeinsame Stammform zurückgehen. 1866 definiert Haeckel: »Unter einem Stamm oder Phylon verstehen wir [...] die Summe aller derjenigen Organismen-Formen, welche, wie z. B. alle Wirbelthiere oder alle Coelenteraten, von einer und derselben Stammform ihren gemeinsamen Ursprung ableiten.«¹⁵⁶ Unzulänglich ist diese Definition, weil unter der Voraussetzung, dass es nur einen Ursprung des Lebens auf der Erde gab, alle beliebigen Gruppen von Organismen auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen. Die Formulierung Haeckels ist also streng genommen untauglich, deszendenztheoretische Einheiten abzugrenzen. Seine Beispiele und die Auszeichnung des Stammes als »die einzige reale Kategorie des zoologischen und botanischen Systems«¹⁵⁷ weisen aber darauf hin, dass er unter einem »Stamm« ein *Monophylon* verstehen möchte, d.h. eine Gruppe von Organismen oder Taxa, die einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren haben.

Die Kladistik nach Hennig

Eine präzise Definition eines Monophylons in diesem Sinne gibt W. Hennig in seinem Ansatz der

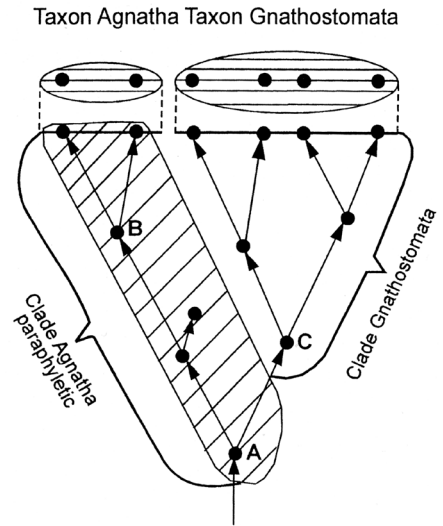


Abb. 509. Stammbaum mit einem monophyletischen Taxon, das Teil einer paraphyletischen Klade ist. Das Taxon der rezenten Agnatha (kieferlose Wirbeltiere) ist monophyletisch, weil seine Mitglieder von einem nur ihnen gemeinsamen Vorfahren abstammen. Die Klade Agnatha (die auch fossile Formen einschließt) ist dagegen paraphyletisch, weil sie nicht nur die Vorfahren der rezenten Agnatha, sondern auch der rezenten Vertreter der Gnathostomata (Kiefermänder) einschließt. Die Klade der Gnathostomata ist dagegen ebenso wie das entsprechende Taxon monophyletisch (aus Reif, W.-E. (2005). *Problematic issues of cladistics*: 17. *Monophyletic taxa can be paraphyletic clades*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 238, 313-353: 317).

phylogenetischen Systematik (↑Phylogense/monophyletisch). Insgesamt verfolgt die Kladistik seit Hennig die Absicht, die Einteilungen der biologischen Systematik als eine Abbildung der phylogenetischen Entwicklung zu entwerfen. Kladistische Einheiten sollen daher monophyletische Gruppen sein. Nach der Übersetzung von Hennigs Werken ins Englische Mitte der 1960er Jahre¹⁵⁸ finden seine Ansichten eine weite Verbreitung und Anerkennung.¹⁵⁹

Hennig bedient sich seit 1949 des Begriffs der *Apomorphie* für abgeleitete Merkmale und der *Plesiomorphie* für ursprüngliche Merkmale¹⁶⁰ (1950: »Kombinationen von primitiven (besser: plesiomorphen) und fortgeschrittenen (besser: apomorphen) Merkmalen«¹⁶¹). Den Ausdruck »apomorph« bezieht Hennig ursprünglich nicht auf Merkmale, sondern auf taxonomische Gruppen von Organismen. 1949 bezeichnet er als »apomorph« »Gruppen, die sich durch auffällige morphologische Sonderentwicklungen von ihren nächsten Verwandten entfernt haben.«¹⁶² Die Unterscheidung ist eine relative, weil

ein Merkmal in Bezug zu einem Vergleichsorganismus abgeleitet und in Bezug zu einem anderen ursprünglich sein kann (z.B. sind die Flügel des Urvogels relativ zu seinen Vorfahren abgeleitet, relativ zu einem Vogel aber ursprünglich). Die Bildung einer taxonomischen Gruppe soll nach dem Verfahren der Kladistik aufgrund gemeinsamer abgeleiteter, d.h. bei den Vorfahren noch nicht vorhandener Merkmale erfolgen. Hennig bezeichnet diese Merkmale 1953 als *Synapomorphien*.¹⁶³ Die gemeinsamen ursprünglichen Merkmale, die auch bei den Vorfahren schon vorhanden sind, die Hennig 1953 *Symplesiomorphien* nennt¹⁶⁴, werden dagegen vernachlässigt. Ebenso haben die erst innerhalb des ausgezeichneten Taxons entwickelten neuen Merkmale (Hennig 1953: *Autapomorphien*¹⁶⁵) keinen Wert zur Definition eines kladistisch identifizierten Taxons.

Zwei monophyletische Gruppen, die zusammen eine weitere monophyletische Gruppe bilden, stehen zueinander in einem Verhältnis, das Hennig 1950 als *Schwestergruppe*¹⁶⁶ und P. Ax 1984 nach Diskussionen mit Hennig als *Adelphotaxon* bezeichnet. Ax definiert: »Adelphotaxa sind evolutionäre Arten oder monophyletische Artengruppen des 1. Grades der phylogenetischen Verwandtschaft. Sie entstehen aus

der dichotomen Aufspaltung nur ihnen gemeinsamer Stammarten«.¹⁶⁷

Allgemein kann die Kladistik als die Schule der Systematik charakterisiert werden, deren Ziel es ist, einen Stammbaum der Verwandtschaft aus der Verteilung der Merkmale bei Organismen verschiedener Taxa (z.B. verschiedener Arten) zu erschließen. Mittels des Prinzips der Sparsamkeit soll aus der Merkmalsverteilung derjenige Baum erstellt werden, der die einfachste Erklärung für die Merkmalsverteilung liefert (vgl. Abb. 507). Verschiedene Sparsamkeitsmethoden können dabei angewandt werden, z.B. die *Wagner-Methode*, die zur Erzeugung eines *Wagner-Baums* führt (Kluge & Farris 1969: »Wagner tree«¹⁶⁸).

Kritik an der Kladistik

In der zoologischen Klassifikation breitet sich die Anwendung der methodischen Grundlagen und der Begrifflichkeit der Kladistik seit den 1960er Jahren schnell aus und entwickelt sich bis in die Gegenwart zu dem dominierenden theoretischen Ansatz der Systematik. In die Botanik findet die Kladistik dagegen nur zögernd Eingang.¹⁶⁹

Die Hauptkritik gegen die Kladistik, die besonders von E. Mayr immer wieder vorgebracht wird, bemängelt die fehlende Unterscheidung zwischen *Kladogenese* (der Aufspaltung von Stammlinien; s.o.) und *Anagenese* (der morphologischen Auseinanderentwicklung dieser Linien; ↑Fortschritt).¹⁷⁰ Außerdem wird der Kladistik vorgeworfen, dass ihr Postulat des Untergangs einer Art mit jedem Ereignis der Abspaltung einer neuen Art »formalistisch« und unrealistisch sei: Mayr weist darauf hin, dass die Abspaltung einer Art ohne relevanten Einfluss auf die Genetik und Morphologie der »Mutterart« sein muss. Arten können nach Mayrs Auffassung also weitgehend unverändert über Jahrmillionen bestehen, auch wenn viele andere Arten von ihnen abzweigen.¹⁷¹ Eine weitere Kritik an der Kladistik betrifft die Annahme von dichotomen Aufspaltungen. Neben Dichotomien können in der Phylogenese auch Polytomien zur Aufspaltung von Arten führen¹⁷² – die Darstellung dieser Polytomien ist im Rahmen des kladistischen Ansatzes aber selbstverständlich nicht ausgeschlossen.

Seit Ende der 1970er Jahre etabliert sich eine neue Richtung der Kladistik, die *transformierte Kladistik*¹⁷³ (Patterson 1981: »transformed cladistics«¹⁷⁴) oder *Musterkladistik* (Beatty 1982: »pattern cladistics«¹⁷⁵). Sie löst sich von der Bindung an die Evolutionstheorie und Phylogenese und versteht die Kladistik als reine Lehre der Klassifikation von Mustern, die in einem Prozess gebildet wurden (Brower

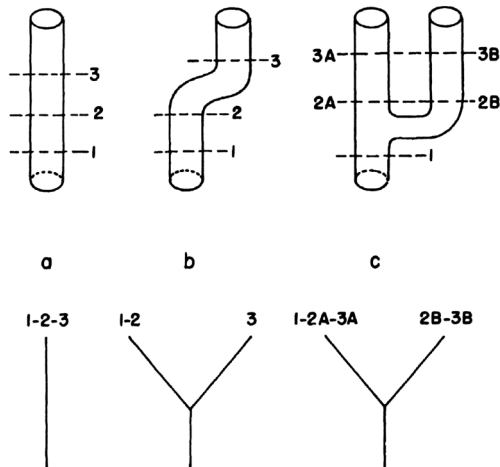


Abb. 510. Der Zusammenhang von phylogenetischen Bäumen (oben) und Kladogrammen (unten) nach der Position der transformierten Kladistik. Weil das Kladogramm als Mittel zur Darstellung der Merkmalsverteilung verwendet wird, bildet es nicht in erster Linie die Verzweigungsgeschichte des Stammbaums der Lebewesen ab, sondern ihre morphologischen Änderungen. Ein Kladogramm kann daher Verzweigungen enthalten, auch wenn der Stammbaum diese nicht aufweist (b) (aus Platnick, N.I. (1979). *Philosophy and the transformation of cladistics*. Syst. Zool. 28, 537-546: 541).

2000: »Evolution is not a necessary assumption of cladistics«¹⁷⁶). Ausgangspunkt für die Entwicklung der neuen Richtung ist die Unterscheidung zwischen Kladogrammen und phylogenetischen Bäumen (vgl. Abb. 510; 511): Während phylogenetische Bäume den zeitlichen Verlauf und die Verzweigungsgeschichte des Stammbaums des Lebens wiedergeben, bilden Kladogramme allein die Merkmalsverteilung einer Gruppe von Organismen ab und sind damit als Ordnungsschemata ohne eigentliche zeitliche Dimension zu interpretieren (»Kladogramme«). Die Kladistik wird damit gleichermaßen auf die organische Phylogenese, Biogeografie oder Linguistik anwendbar.¹⁷⁷ Es wird aber von Kritikern bezweifelt, ob für eine solche Lehre die Bezeichnung »Kladistik« überhaupt noch angemessen ist.¹⁷⁸ Sie verliert jedenfalls ihre Bindung zu der Phylogenese und wird zu einer reinen Merkmalsverteilungsanalyse (Charig 1982: »character distribution analysis«¹⁷⁹). Nicht mehr der Prozess der Phylogenese, sondern nur noch das Muster der Merkmalsverteilung ist damit der Gegenstand der Kladogramme.

Kladogramm

In einem Kladogramm werden im Gegensatz zu einem Phylogramm (»phylogenetischen Baum«) alle Taxa als terminale Einheiten dargestellt (↑Phylogenese: Abb. 401; 402). Die vertikale Achse stellt außerdem keine einfache Zeitskala dar. Diese Auffassung setzt sich allerdings erst allmählich durch: In Kladogrammen aus den späten 1960er Jahren werden Fossilien häufig tiefer in den Kladogrammen platziert, in der Meinung, die vertikale Achse repräsentiere die Zeit.¹⁸⁰ Seit den 1970er Jahren wird ein Kladogramm aber – insbesondere von den Vertretern der »transformierten Kladistik« (s.o.) – als ein zeitlich nicht dimensioniertes Schema der Synapomorphien verstanden (Nelson 1979: »A cladogram is an atemporal concept; a phylogenetic tree is a cladogram to which the temporal aspect has been ad-

ded«¹⁸¹). In erster Linie stellt ein Kladogramm die Verteilung abgeleiteter Merkmale in einer Gruppe von Organismen dar; erst in einem zweiten Schritt ist es zu interpretieren als Abbildung der Verzweigungsgeschichte der taxonomischen Gruppen (Reif 2005: »Cladograms are bifurcation diagrams in which all taxa are in terminal position and in which the vertical axis depicts nothing more but the relative sequence in which the derived characters (or character states) were acquired«¹⁸²).

Bereits seit Anfang der 1970er Jahre wird gesehen, dass ein Kladogramm mit mehreren phylogenetischen Bäumen (Phylogrammen) vereinbar ist.¹⁸³ Ausgehend von einem phylogenetischen Baum kann aber umgekehrt nur ein Kladogramm erstellt werden (vgl. Abb. 510).¹⁸⁴ Ermittelt wird ein Kladogramm ausgehend von der Verteilung abgeleiteter Merkmale in einer hierarchisch strukturierten Klassifikation; aus dieser Verteilung wird die Verzweigungsgeschichte rekonstruiert. Nach der Position der transformierten Kladistik kann ein Kladogramm daher auch Verzweigungen enthalten, selbst wenn der Stammbaum diese nicht aufweist (vgl. Abb. 511) – eine Auffassung, die von anderen Vertretern der Kladistik allerdings abgelehnt wird. Weil in einem Kladogramm insgesamt

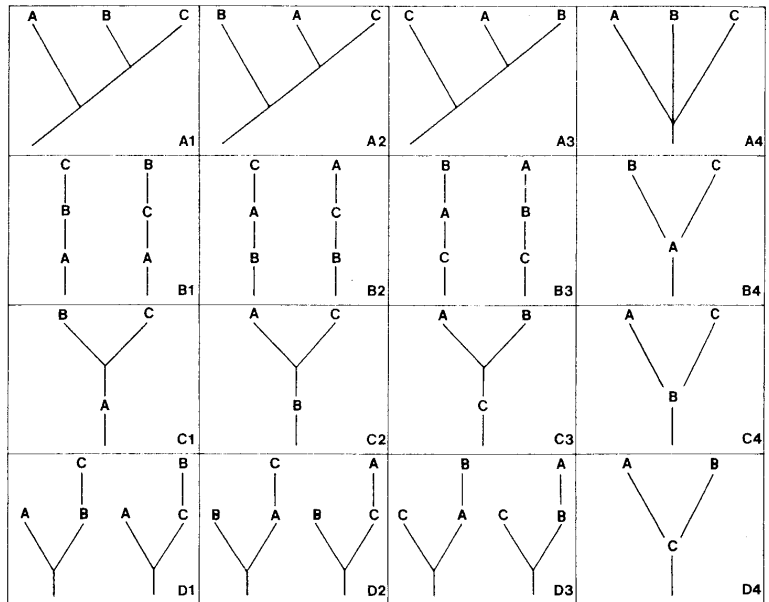


Abb. 511. Das Verhältnis von Kladogrammen zu Phylogrammen. In der ersten Zeile die vier möglichen Kladogramme für drei Taxa. Alle vier Zeilen stellen 22 verschiedene phylogenetische Bäume (Phylogramme) dar, wobei die Bäume jeder Spalte jeweils isomorph zu dem Kladogramm in der ersten Zeile sind (aus Planick, N. I. (1977). Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing. Syst. Zool., 26, 438-442: 441).

allein die Hierarchie von Ähnlichkeiten festgestellt wird, ist es formal äquivalent mit einem Venn-Diagramm (oder genauer: einem Euler-Diagramm; vgl. Abb. 503; †Hierarchie: Abb. 208).¹⁸⁵ Weder die horizontale noch die vertikale Achse des Kladogramms repräsentiert eine messbare Größe¹⁸⁶; die vertikale Achse verläuft in den meisten Interpretationen lediglich parallel mit der Zeit, allerdings in wechselndem Maßstab.

Evolutionäre Systematik

Der Ausdruck ›Evolutionäre Systematik‹ (engl. »evolutionary systematics«) wird seit den frühen 1950er Jahren für eine an der phylogenetischen Verwandtschaft orientierte Systematik verwendet.¹⁸⁷ E. Mayr gibt dem Konzept seit den 1960er Jahren eine speziellere Bedeutung, indem er die Evolutionäre Systematik von den anderen Schulen der Systematik, der Kladistik und Phänetik, abgrenzt.¹⁸⁸ Neben der ›Evolutionären Systematik‹ steht nach Mayr die *Evolutionäre Klassifikation* und *Evolutionäre Taxonomie*.¹⁸⁹

Die Evolutionäre Systematik hat zum Ziel, sowohl die Prinzipien einer kladistischen als auch einer phänetischen Klassifikation zu berücksichtigen. In den Worten Mayrs: »Organisms are classified and ranked, according to this theory, on the basis of two sets of factors, 1. phylogenetic branching (›recency of common descent‹, retrospectively defined), and 2. amount and nature of evolutionary change between branching points«.¹⁹⁰ Es sei das Ziel der Evolutionären Systematik, »eine Klassifikation zu erarbeiten, die Abstammung und Ähnlichkeit gleichermaßen berücksichtigt«.¹⁹¹ Im Unterschied zur Kladistik misst

die Evolutionäre Systematik den Autapomorphien einen erheblichen Wert für die Bildung von Taxa zu, weil sie die Besetzung neuer Nischen und adaptiver Zonen reflektieren und damit von größerer biologischer Signifikanz als die Synapomorphien seien.¹⁹² Weil eine grundlegende Einteilung der Lebewesen nicht allein von Fachleuten benutzt werde, müsse sie auch praktische Erwägungen wie Übersichtlichkeit und leichte Handhabbarkeit berücksichtigen. Eine Klassifikation sei im Wesentlichen ein System der Speicherung und Abrufung von Information (›an information storage and retrieval system«) und folge einem Gleichgewichtsprinzip, dem zufolge die Kategorien auf der gleichen Einteilungsebene einen ähnlichen Umfang und Grad der Diversität aufweisen sollten.¹⁹³

Kritisch wird gegen die Position der evolutionären Systematiker eingewandt, dass sie aufgrund ihres »synkretistisch oder eklektisch« orientierten Bemühens zu keinem einheitlichen Kriterium der Gliederung gelange – dies müsse aber oberstes Ziel jeder Klassifikation sein.¹⁹⁴ Eine gute biologische Klassifikation könne testbare Prognosen generieren und sei kein rein pragmatisches Ordnungssystem.¹⁹⁵

Bestimmungsschlüssel

Das Wort ›Bestimmungsschlüssel‹ wird seit Anfang der 1880er Jahre in der deutschsprachigen Biologie verwendet. Es wird anfangs nicht selten eher abwertend gebraucht, weil ein umfassendes naturkundliches Wissen sich »nicht auf kurzem Wege« über einfache Schlüssel erwerben lasse (von Sonklar 1880: »analytische Bestimmungsschlüssel«).¹⁹⁶ Besonders in der Botanik etabliert sich der Begriff aber bereits in den 1880er Jahren in neutraler Bedeutung, anfangs besonders unter dem Einfluss O. Drudes.¹⁹⁷ Der knappere Ausdruck *Schlüssel* für die gemeinte Sache ist älter und wird im Lateinischen von Linné bereits in der ersten Auflage seiner ›Systema naturae‹ verwendet (›Clavis Systematis Sexualis«¹⁹⁸). Auch im Englischen wird meist der einfache Ausdruck ›Schlüssel‹ (›key«) verwendet (vgl. Bentham 1836: »a key to the species«¹⁹⁹; Coues 1872: »The key conducts to a genus, by presenting in succession, certain alternatives«²⁰⁰). Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist die geläufige Bezeichnung für die Bestimmungsschlüssel allerdings eher ›Tafel‹ (lat. »tabula«).

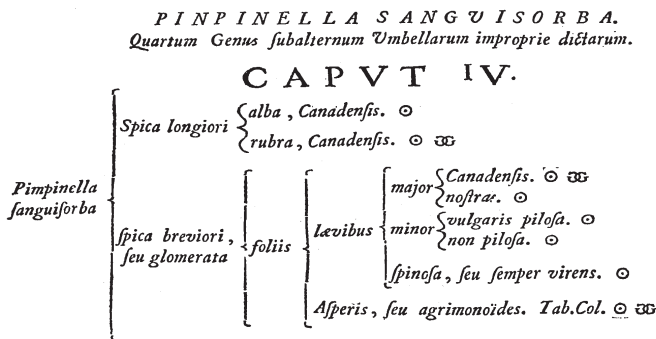


Abb. 512. Ein Bestimmungsschlüssel von Arten der Gattung Pimpinella (heute Pimpinella) – aus einem Werk, das mit die ersten Bestimmungsschlüssel in der Geschichte der Biologie enthält (aus Morison, R. (1672). *Plantarum umbelliferarum distributio nova*: 56).

Die ersten Schlüssel in der Biologie erscheinen in den 1670er Jahren zur Bestimmung von Pflanzenarten (vgl. Abb. 512). Die Botaniker A. Morison, J. Ray und A.Q. Rivinus sind die ersten, die solche Schlüssel entwickeln.²⁰¹ Die sich wechselseitig ausschließenden Merkmalsbeschreibungen einer Ebene sind in diesen Schlüsseln in der Regel über eine Klammer grafisch miteinander verbunden. Ältere Übersichten, wie sie sich etwa in den ›Historia animalium‹ (1551-87) von C. Gesner finden, haben noch nicht die Struktur eines Schlüssels, sondern stellen vielmehr ein Tableau dar. Im 18. Jahrhundert verwendet auch Linné Schlüssel als Bestimmungsmittel für die von ihm unterschiedenen Pflanzengruppen.²⁰² Als erstes Werk, in dem durchgängig dichotome Schlüssel verwendet werden, gilt J.B. de Lamarcks ›Flore française‹ (1778) (vgl. Abb. 514).

Zwei Grundtypen von Bestimmungsschlüsseln werden unterschieden: analytische und synoptische.²⁰³ ›Analytische Schlüssel‹ (lat. ›Clavis analytica‹²⁰⁴) sind hierarchisch aufgebaut und führen schrittweise zu einer immer stärkeren Untergliederung der taxonomischen Gruppe, bis die unterste Ebene der Bestimmung (z.B. die Art) erreicht ist. Jede Ebene der Gliederung besteht aus einer Menge oder einer gekoppelten Gruppe (engl. ›couplet‹) von sich gegenseitig ausschließenden Merkmalsbeschreibungen (›leads‹). Wenn – wie bei den Schlüsseln Lamarcks – auf jeder Ebene der Gliederung zwei Alternativen vorliegen, werden die Schlüssel ›dichotom‹ genannt. Die ›synoptischen Schlüssel‹ (›synoptical key‹²⁰⁵) sind im Gegensatz dazu nicht hierarchisch aufgebaut, sondern listen nebeneinander mehrere Merkmale auf, die jeweils eine Gliederung für die gesamte Menge der gegliederten Taxa liefern. Einige Autoren bezeichnen diese Form der Darstellung der Merkmalsverteilung über eine Gruppe von Taxa nicht als einen Schlüssel, sondern einfach als eine ›Synopsis‹.²⁰⁶

Für die analytischen Schlüssel lassen sich wiederum zwei Typen

unterscheiden: die eingerückten oder verzahnten Schlüssel (›indented keys‹) und die parallelen oder einklammernenden Schlüssel (›bracketed keys‹). Bei den ›verzahnten Schlüsseln‹ folgen unmittelbar auf jede Merkmalsbeschreibung die Merkmalsbeschreibungen der dazu gehörigen tieferen Ebenen; bei den ›einklammernenden Schlüsseln‹ folgt auf jede Merkmalsbeschreibung dagegen zuerst die Beschreibung des Alternativmerkmals und erst danach die Beschreibung der Merkmale auf der nächsten Ebene. Die verzahnten Schlüssel werden bis ins 19. Jahrhundert von Botanikern bevorzugt; die einklammernenden Schlüs-

CLAVIS SYSTEMATIS SEXUALIS.

NUPTIÆ PLANTARUM.

Actus generationis incolarum Regni vegetabilis.
Florescentia.

PUBLICÆ.

Nuptiæ, omnibus manifestæ, aperte celebrantur.
Flores unicuique visibiles.

MONOCLINIA.

Mariti & uxores uno eodemque thalamo gaudent.

Flores omnes hermaphroditi sunt, & stamina cum pistillis in eodem flore.

DIFFINITAS.

Mariti inter se non cognati.

Stamina nulla sua parte connata inter se sunt.

INDIFFERENTISMUS.

Mariti nullam subordinationem inter se invicem servant.

Stamina nullam determinatam proportionem longitudinis inter se invicem habent.

1. MONANDRIA.

2. DIANDRIA.

3. TRIANDRIA.

4. TETRANDRIA.

5. PENTANDRIA.

6. HEXANDRIA.

7. HEPTANDRIA.

8. OCTANDRIA.

9. ENNEANDRIA.

10. DECANDRIA.

11. DODECANDRIA.

12. ICOSANDRIA.

13. POLYANDRIA.

SUBORDINATIO.

Mariti certi reliquis præferuntur.

Stamina duo semper reliquis breviora sunt.

14. DIDYNAMIA. 15. TETRADYNAMIA.

AFFINITAS.

Mariti propinqui & cognati sunt.

Stamina coherent inter se invicem aliqua sua parte vel cum pistillo.

16. MONADELPHIA.

17. DIADELPHIA.

18. POLYADELPHIA.

19. SYNGENESIA.

20. GYNANDRIA.

DICLINIA (a dis bis & κλίση thalamus s. duplex thalamus.)

Mariti & Femine distinctis thalamis gaudent.

Flores masculi & feminei in eadem specie.

21. MONOECIA.

22. DIOECIA.

23. POLYGAMIA.

CLANDESTINÆ.

Nuptiæ clam instituuntur.

Flores oculis nostris nudis vix conspiciuntur.

24. CRYPTOGAMIA.

Abb. 513. C. von Linnés Bestimmungsschlüssel für Pflanzen (aus Linné, C. von (1735/48). *Systema naturae*: 78).

sel sind dagegen anfangs v.a. in der Zoologie verbreitet und insgesamt populärer, weil ihnen leichter zu folgen ist (aber schon Lamarck verwendet diesen Typ auch in der Botanik; vgl. Abb. 514).

Grundelement eines analytischen Bestimmungsschlüssels ist die Gliederung der Merkmalskomplexe von Organismen in Gruppen. In einer Sequenz folgen mehrere dieser Gliederungen aufeinander, bis ein Taxon eindeutig identifiziert ist. Ausgehend von

den Merkmalen eines Organismus (↑Form/Merkmal) dient die hintereinander gestaffelte Merkmalsbeschreibung im Schlüssel der Zuordnung eines Organismus zu einem Taxon (z.B. zu einer Art). Meist sind es dichotome Gliederungen, die einem Bestimmungsschlüssel zugrunde liegen (vgl. Abb. 514). Der Bestimmungsschlüssel besteht also aus einer Serie von alternativen Beschreibungen von Merkmalen (oder Merkmalszuständen), die sich auf zunehmend

spezifischere Eigenschaften beziehen (z.B. Merkmalszustand 1: Flügel/keine Flügel; Merkmalszustand 2: zwei Flügel/vier Flügel). Bestimmungsschlüssel repräsentieren damit eine sequenzielle Darstellung eines hierarchischen Ordnungssystems. Der Entscheidungsbaum, der sich aus dem Bestimmungsschlüssel ergibt, kann dem Stammbaum der genealogischen Verwandtschaft der Organismen entsprechen. Häufig werden in einem Bestimmungsschlüssel aber andere Merkmale verwendet als diejenigen, die zur Definition von monophyletischen Gruppen herangezogen werden. Denn aus Gründen der einfachen Anwendung sind es meist leicht erkennbare Merkmale, die in einem Bestimmungsschlüssel als Kriterien der Gliederung dienen.

Neben solchen Schlüsseln, die zur »Bestimmung« von Organismen, d.h. ihrer Zuordnung zu einer taxonomischen Gruppe dienen, werden auch Schlüssel entwickelt, die eine Klassifikation anderer organischer Einheiten ermöglichen, z.B. von Vogelnestern oder Pflanzengesellschaften.²⁰⁷

MÉTHODE ANALYTIQUE.

PLANTES ADULTES, ou dont les Fleurs sont dans un état de développement parfait.

I. ANALYSE.

<p><i>Fleurs distinctes.</i></p> <p>Fleurs dont les étamines & pistils peuvent aisément se distinguer.</p> <p style="text-align: center;">2.</p>	<p><i>Fleurs indistinctes.</i></p> <p>Fleurs nulles, ou dont les étamines & pistils ne peuvent se distinguer.</p> <p style="text-align: center;">1240.</p>
<p>2.</p> <p><i>Fleurs distinctes.</i></p>	<p>Fleurs conjointes; fleurs rassemblées dans un calice commun, & dont les étamines sont réunies par leurs anthères. 3</p> <p>Fleurs disjointes; fleurs non rassemblées dans un calice commun, ou dont les anthères sont disjointes. 137.</p>
<p>3.</p> <p><i>Fleurs conjointes.</i></p>	<p>Fleurettes ayant, outre leur calice commun, des calices particuliers. 4</p> <p>Fleurettes n'ayant qu'un calice commun, mais point de calices particuliers. 7</p>
<p>4.</p> <p><i>Fleurettes ayant, outre le calice commun, des calices particuliers.</i></p>	<p>Fleurettes dont la corolle est monopétale & tubulée. 5</p> <p>Fleurettes dont la corolle est composée de cinq pétales. 6</p>

Abb. 514. Der Anfang von Lamarcks Bestimmungsschlüssel für die Blütenpflanzen Frankreichs – des ersten strikt dichotom aufgebauten Bestimmungsschlüssels. Dieser Schlüssel ist vom Typ des unklammernden analytischen Schlüssels, d.h. die alternativen Merkmalsbeschreibungen (»leads«) folgen unmittelbar aufeinander bzw. stehen in einer Zeile nebeneinander. In der modernen Literatur werden Schlüssel dieser Art besonders von Zoologen verwendet; Botaniker bevorzugen dagegen oft den eingrückten Typ, bei dem die alternativen Merkmalsbeschreibungen von den Unterteilungen der ersten Beschreibung getrennt sind (aus Lamarck, J.B. de (1778). *Flore française*, Bd. 2: 1).

Nachweise

- 1 Aristoteles, *De gen. anim.* 740a.
- 2 Linné, C. von (1735). *Systema naturae sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species.*
- 3 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: 170 (Nr. 153).
- 4 Linné, C. von (1736). *Bibliotheca botanica recensens libros*: 124.
- 5 Anonymus (1780). [Rez. Denis, M. (1778). *Einleitung in die Bücherkunde, Theil 2 (troisième extrait)*]. *L'esprit des journaux français et étrangers* 10, 153-187: 167; vgl. auch Linné, C. von (1788). *Philosophie botanique de Charles Linné*, übers. v. F.-A. Quesné: 130 (Nr. 156).
- 6 Pulteney, R. (1781). *A General View of the Writings of Linnæus*: 262; vgl. 133; 334.
- 7 I.B. (1767). *Gedanken über einige Schwierigkeiten in der Insectenlehre*. *Hannoverisches Magazin* 4, 241-254: 248.
- 8 Anonymus (1791). [Letter]. *The Gentleman's Magazine* 69, 202-204: 203; vgl. Shaw, G. (1800). *General Zoology or Systematic Natural History*.
- 9 Anonymus (1793). [Rez. Stöver, D.H. (1792). *Leben des Ritters Carl von Linné*]. *Allg. Lit.-Zeitung* 1793 (Nov.) (Nr. 307), 238-240: 239; vgl. Dieterich, K.F. (1798). *Pflanzenreich nach Carl von Linné's Natursysteme*, 2. Aufl., Bd. 1: x; Fischer, F.E.L. von (1812). *Beitrag zur botanischen Systematik*; Reichenbach, H.G.L. (1826). *Systematik*: Mit 5 Kupfertafeln zu Erläuterung des Linnéischen Systems; Ehrenberg, C.G. (1830). *Organisation, Systematik und geographisches Verhältniss der Infusionsthierchen*; Eiselet, M.J.N. (1836). *Geschichte, Systematik und Literatur der Insectenkunde, von den ältesten Zeiten bis auf die Gegenwart*.
- 10 Waldheim, G.F. von (1800). *Ueber die verschiedene Form des Intermaxillarknochens in verschiedenen Thieren*: 4.
- 11 Dalberg, C.T.A.M. von (1791). *Grundsätze der Ästhetik, deren Anwendung und künftige Entwicklung*: 149 (nach DF 4 (1978): 692).
- 12 Friedrich, H. (1932). *Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie*. *Ergebn. Anat.* 29, 25-86: 81.
- 13 Griffiths, G.C.D. (1974). *On the foundation of biological systematics*. *Acta Biotheor.* 23, 85-131.
- 14 Queiroz, K. de (1988). *Systematics and the Darwinian revolution*. *Philos. Sci.* 55, 238-259.
- 15 Simpson, G.G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*: 7.
- 16 a.a.O.: 9.
- 17 a.a.O.: 11.
- 18 ebd.; vgl. Gregg, J.R. (1954). *The Language of Taxonomy*.
- 19 Vgl. Malmeström (1926). *Carl von Linnés Religiösa Åskådning*: 132f.; Müller-Wille, S. (1999). *Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78)*: 96f.
- 20 Panchen, A.L. (1992). *Classification, Evolution and the Nature of Biology*: 41; 179.
- 21 Vgl. Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 103.
- 22 Vgl. Richards, O.W. (1938). *The formation of species*. In: de Beer, G.R. (ed.). *Evolution*, 95-110: 97; Fristrup, K.M. (2001). *A history of character concepts in evolutionary biology*. In: Wagner, G.P. (ed.). *The Character Concept in Evolutionary Biology*, 13-35: 17.
- 23 Lamarck, J.B. de (1806). *Discours d'ouverture du cours des animaux sans vertèbres (lamarck.net, 107-157)*: 109.
- 24 Simpson, G.G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*: 107.
- 25 Hippokrates, *De diaeta* 2, 46-48; Platon, *Timaios*: 40a; *Genesis* 1, 20-25.
- 26 Vgl. Balme, D.M. (1962). *Genos and eidos in Aristotle's biology* (dt. *Genos und Eidos in der Biologie des Aristoteles*). In: Seeck, G.A. (Hg.) (1975). *Die Naturphilosophie des Aristoteles*, 139-171; Pellegrin, P. (1987). *Aristotle's Classification of Animals. Biology and Conceptual Unity of the Aristotelian Corpus*.
- 27 Aristoteles, *De part. anim.* 642b5-644a11; vgl. Lloyd, G.E.R. (1961). *The development of Aristotle's theory of classification of animals*. *Phronesis* 6, 59-85.
- 28 Cesalpino, A. (1583). *De planti libri XVI*: [Dedic. 5].
- 29 a.a.O.: 28f.; vgl. Bremekamp, C.E.B. (1953). *A re-examination of Cesalpino's classification*. *Acta Bot. Neer.* 1, 580-593; Hoppe, B. (1976). *Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit*: 52.
- 30 Cesalpino (1583): 29.
- 31 Tournefort, J.P. de (1694). *Éléments de botanique ou méthode pour connaître les plantes*, 9 Bde.: I, 25.
- 32 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: 12 (Aph. 26); 116 (Aph. 167).
- 33 Vgl. Grew, N. (1682). *The Anatomy of Plants*: 174; Magnol, P. (1689). *Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur*.
- 34 Boyle, R. (1666). *The Origin of Forms and Qualities, according to the Corpuscular Philosophy* (Works, vol. 3, London 1772): 27; 49f.; vgl. Pratt, V. (1982). *Aristotle and the essence of natural history*. *Hist. Philos. Life Sci.* 4, 203-223: 212.
- 35 Bauhin, C. (1620). *Prodromus theatri botanici*; ders. (1623). *Pinax theatri botanici*; nach Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 197.
- 36 Vgl. Hoppe (1976): 59.
- 37 Jungius, J. [1678]. *Isagoge phytoscopica*; vgl. Hoppe (1976): 73ff.
- 38 Ray, J. (1694). *Stirpium Europæarum extra Britannias nascentium sylloge*: Praefatio [17]; vgl. Sloan, P.R. (1972). *John Locke, John Ray, and the problem of the natural system*. *J. Hist. Biol.* 5, 1-53: 36; vgl. auch schon Cesalpino (1583): 29; Tournefort (1694, Lyon 1797): I, 60.
- 39 Ray (1694): [7]; vgl. ders. (1690/96). *Synopsis methodica stirpium Britannicarum*: 33; ders. (1703). *Methodus plantarum emendata et aucta*: 6f.; vgl. Sloan (1972): 38; 46f.
- 40 Ray, J. (1696). *De variis plantarum methodis dissertatio brevis*: 5; vgl. Hoppe (1976): 91; Pratt (1982): 215.
- 41 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 457 (III, 6, 30).
- 42 Vgl. Pratt (1982): 222f.

- 43 Tournefort (1694).
- 44 Vgl. Bremekamp, C.E.B. (1953). Linné's views on the hierarchy of the taxonomic groups. *Acta Bot. Neer.* 2, 242-253.
- 45 Linné, C. von (1736/44). *Fundamenta botanica*: Aph. 92; 93; 282; 327; vgl. Cain, A.J. (1994). *Numerus, figura, proportio, situs*; Linnaeus's definitory attributes. *Archives of Natural History* 21, 17-36.
- 46 Artedi, P. (1838). *Ichthyologia*: [Præfatio: 3]; vgl. Cain (1994): 20.
- 47 Vgl. Larson, J.L. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl Linnaeus: 146; Stafleu, F. (1971). Linnaeus and the Linneans. The Spreading of their Ideas in Systematic Botany, 1735-1789: 51.
- 48 Vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 250f.
- 49 Vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 80.
- 50 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 65; Müller-Wille (1999): 263f.
- 51 Linné, C. von (1738). *Classes plantarum*: 441f.; 485f.
- 52 Vgl. Malmerström, E. (1961). *Linnaei Väg till Vetenskaplig Klarhet*.
- 53 Linné, C. von (1735). *Systema naturae*: [5]; vgl. Müller-Wille (1999): 57.
- 54 Siegesbeck, J.G. (1737). *Botanosophia*: 42ff.; vgl. Larson (1971): 58; Müller-Wille (1999): 128.
- 55 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 260.
- 56 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: 27.
- 57 Linné (1735): Aph. 12; vgl. Müller-Wille (1999): Kap. 2.3.
- 58 Vgl. Müller-Wille (1999): 82.
- 59 Vgl. Bremekamp, C.E.B. (1962). *The Various Aspects of Biology*: 49.
- 60 Vgl. Stafleu, F.A. (1971). Linnaeus and the Linneans. The Spreading of their Ideas in Systematic Botany, 1735-1789: 68; Geus, A. (1998). *Zoologische Disziplinen*. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 324-355: 325.
- 61 Winsor, M.P. (2003). Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. *Biol. Philos.* 18, 387-400: 392.
- 62 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: Nr. 193; vgl. Stearn W.T. (1957). *An Introduction to the Species plantarum and cognate botanical works of Carl Linnaeus*. In: *Linnaeus 1753*, vol. 1, 1-176: 37.
- 63 Vgl. Condillac, É.B. de (1749). *Traité des systèmes*; Stevens, P.F. (1994). *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*: 12f.; 403.
- 64 Medicus, F.C. (1793). *Geschichte der Botanik unserer Zeiten*: 6.
- 65 Goethe, J.W. von (1823). *Problem und Erwiderung; Probleme (LA I, 9, 295-297)*: 295.
- 66 Vgl. Breidbach, O. (2006). *Goethes Metamorphosenlehre*: 69; 87.
- 67 Linné (1751): 27 (§77).
- 68 Plinius, *Naturalis historia* 8, 123; 16, 150.
- 69 Linné, C. von (1745). *Flora Suecica*: 312.
- 70 Linné (1751): 101 (Nr. 163); vgl. 137 (Nr. 206); Stafleu (1971): 67; Larson, J.L. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl von Linné: 62ff.
- 71 Blumenbach, J.F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*: 57 (§54).
- 72 Illiger, J.K.W. (1800). *Versuch einer systematischen vollständigen Terminologie für das Thierreich und Pflanzenreich*: 107.
- 73 ebd.
- 74 Candolle, A.-P. de (1813). *Théorie élémentaire de la botanique*: 93.
- 75 Adanson, M. (1763-64). *Familles des plantes*, 2 Bde.: I, clv (Vorwort 3. Teil, I. Art.).
- 76 Burt, C.L. (1966). Adanson and modern taxonomy. *Notes from the Royal Botanical Garden in Edinburgh* 26, 427-431.
- 77 Stafleu, F.A. (1969). A historical review of systematic biology. In: *Systematic Biology*, 16-44: 34.
- 78 Batsch, A.J.G.C. (1802). *Tabula affinitatum regni vegetabilis*; vgl. vgl. Polianski, I. (2004). *Natursystem, Systemästhetik und das Überleben der Physikotheologie*. Eine Jenaer Botanikgeschichte um 1800. In: Wegner, R. (Hg.). *KUNST – die andere Natur*, 125-172.
- 79 Polianski (2004): 157.
- 80 Goethe, J.W. von (1787). [Brief an P. Seidel vom 29. Dez. 1787] (WA, Bd. IV, 8, 319-320): 320.
- 81 Vgl. Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 176; 215.
- 82 Buffon, G.L.L. & Daubenton, L. J.-M. (1753). *Histoire naturelle générale et particulière*, Bd. 4: 118f.
- 83 Jussieu, A.L. (1789). *Genera plantarum*; vgl. Stevens, P.F. (1994). *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*.
- 84 Candolle, A.-P. de (1813/19). *Théorie élémentaire de la botanique*.
- 85 a.a.O.: 29.
- 86 ebd.; vgl. Lefèvre (1984): 201; 217.
- 87 Darwin, C. (1859/69). *On the Origin of Species*: 543; 1. Aufl. (1859): 456.
- 88 Darwin (1859/69): 499.
- 89 Darwin (1859): 206.
- 90 Darwin (1859): 479; ders. (1859/69): 566.
- 91 Darwin (1859): 415.
- 92 Vgl. Baron, W. (1968). *Methodologische Probleme der Begriffe Klassifikation und Systematik sowie Entwicklung und Entstehung in der Biologie*. In: Diemer, A. (Hg.). *System und Klassifikation in Wissenschaft und Dokumentation*, 15-31: 19.
- 93 Vgl. Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*: 305; Queiroz, K. de (1988). *Systematics and the Darwinian revolution*. *Philos. Sci.* 55, 238-259.
- 94 Vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 142.
- 95 Driesch, H. (1893/1911). *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie*: 33.
- 96 Remane, A. (1952). *Die Grundlagen des natürlichen*

Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 3.

97 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: 92.

98 Hertwig, R. (1914). Die Abstammungslehre. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (= Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 4), 1-91: 79.

99 Hennig, W. [1960]. Phylogenetische Systematik (Berlin 1982): 15.

100 Huxley, J.S. (1940). Introductory: Towards the new systematics. In: ders. (ed.). The New Systematics, 1-46; vgl. auch Schindewolf, O.H. (1962). „Neue Systematik“. Palaeontol. Z. 36, 59-78.

101 Vgl. Chung, C. (2003). On the origin of the typological/population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942-1959. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 34, 277-296.

102 Sokal, R.R., Camin, J.H., Rohlf, F.J. & Sneath, H.A. (1965). Numerical taxonomy: some points of view. Syst. Zool. 14, 237-243: 241.

103 Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). Methods and Principles of Systematic Zoology: 58.

104 Mayr, E. (1965). Numerical phenetics and taxonomic theory. Syst. Zool. 14, 73-97: 81f.; ders. (1969). Principles of Systematic Zoology: 254f.

105 Epling, C. (1943). Taxonomy and genomy. Science 98, 515-516: 516.

106 Camp, W.H. & Gilly, C.L. (1941). Biosystematy and the concept of the species (Abstract). Amer. J. Bot. 28, 18s.; vgl. dies. (1943). The structure and origin of species. Brittonia 4, 323-385: 327; Camp, W.H. (1951). Biosystematy. Brittonia 7, 113-127.

107 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 401.

108 Vgl. Lecointre, G. & Le Guyader, H. (2001). Classification phylogénétique du vivant (dt. Biosystematik, Berlin 2006); auch schon Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. gen. 4, 376-389.

109 Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 220.

110 Ehrlich, P. & Holm, R.W. (1963). Population biology. Science 139, 238-242: 240; vgl. Soulé, M.E. (1964). The Evolution and Population Phenetics of the Side Blotched Lizards (*Uta stansburiana* and Relatives) on the Islands in the Gulf of California, Mexico. Ph.D. Dissertation, Stanford University.

111 Cain, A.J. & Harrison, G.A. (1960). Phyletic weighting. Proc. Zool. Soc. Lond. 135, 1-31: 3.

112 Mayr (1965); ders. (1969): 424.

113 Bovee, E.C. (1970). The lobose amebas, I. A key to the suborder Conopodina Bovee and Jahn, 1966 and descriptions of thirteen new or little known *Mayorella* species. Arch. Protistenk. 112, 178-227: 178.

114 Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128: 95.

115 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 223f.

116 Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 7.

117 Sturtevant, A.H. (1939). On the subdivision of the genus *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 25, 137-141; ders. (1942). The Classification of the Genus *Drosophila*.

118 Michener, C.D. & Sokal, R.R. (1957). A quantitative approach to a problem in classification. Evolution 11, 130-162; Sneath, P.H.A. (1957). The application of computers to taxonomy. J. Gen. Microbiol. 17, 201-226; Cain, A.J. & Harrison, G.A. (1958). An analysis of the taxonomist's judgement of affinity. Proc. Zool. Soc. Lond. 131, 85-98.

119 Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1962). Numerical taxonomy. Nature 193, 855-860; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy; Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973). Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification.

120 Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1962). The comparison of dendrograms by objective methods. Taxon 11, 33-40: 34; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 111.

121 Simpson, G.G. (1964). Numerical taxonomy and biological classification. Science 144, 712-713; Mayr (1965): 74ff.

122 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 186.

123 Camin, J.H. & Sokal, R.R. (1965). A method for deducing branching sequences in phylogeny. Evolution 19, 311-326: 311; Sokal, R.R. & Camin, J.H. (1965). The two taxonomies: areas of agreement and conflict. Syst. Zool. 14, 176-195: 180.

124 Bock, W.J. (1968). Phylogenetic systematics, cladistics and evolution. Evolution 22, 646-648.

125 Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128: 95.

126 Minkoff, E.C. (1964). The present state of numerical taxonomy. Syst. Zool. 13, 98-100: 100; Mayr (1965): 83; Darlington, P.J. (1970). A practical criticism of Hennig-Burdin "phylogenetic systematics". Syst. Zool. 19, 1-18: 1; Nelson, G. (1971). Cladism as a philosophy of classification. Syst. Zool. 20, 373-376.

127 Mayr (1965): 78; ders. (1969). Principles of Systematic Zoology: 211.

128 Hennig, W. (1947). Probleme der biologischen Systematik. Forsch. Fortschr. 21/23, 276-279: 277; ders. (1949). Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. 25, 136-138; ders. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik; ders. (1965). Phylogenetic systematics. Ann. Rev. Entomol. 10, 97-116; ders. (1966). Phylogenetic Systematics.

129 Haacke, W. (1887). Die Scyphomedusen des St. Vincent Golfes. Jena. Z. Naturwiss. 20, 588-638: 629.

130 Frank, A.B. (1893). Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft, Bd. 2. Allgemeine und spezielle Morphologie: 2.

131 Sachs, J. von (1894). Physiologische Notizen, VIII. Mechanomorphe und Phylogenie Flora 78, 215-243:

- 243.
- 132** Haeckel, E. (1895). Systematische Phylogenie der Wirbelthiere (Vertebrata): 148; 206; 403.
- 133** Wettstein, R. von (1896). Die Systematik der Thalophyten mit besonderer Berücksichtigung der Abhandlung von J. Sachs „Phylogenetische Aphorismen“ und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen“. Sitzungsber. deutsch. naturw.-med. Ver. Böhmen „Lotos“ N.F. 16, 293-302: 296.
- 134** Wettstein, R. von (1901-08). Handbuch der systematischen Botanik, 2 Bde.: I, 10; vgl. auch Svensson, H.G. (1925). Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen: 3; Meyer[-Abich], A. (1935). Ueber typologische und phylogenetische Systematik. In: Sirks, M.J. (Hg.). Zesde Internationaal Botanisch Congres Amsterdam, Proceedings, vol. 2, 58-60.
- 135** Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die zartpezifische Evolution: 95.
- 136** Cain, A.J. & Harrison, G.A. (1960). Phyletic weighing. Proc. Zool. Soc. Lond. 135, 1-31: 3.
- 137** Lecointre & Le Guyader (2001; dt. Berlin 2006): 5.
- 138** Huxley, J. (1955). Evolution, cultural and biological (in: ders. (1957). New Bottles for New Wine, 61-92): 90; vgl. Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 126; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 102.
- 139** Huxley, J. (1957). The three types of evolutionary process. Nature 180, 454-455: 455.
- 140** Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 350.
- 141** Haeckel, E. (1868/89). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 457.
- 142** Cuénot, L. (1940). Essai d'arbre généalogique du règne animal. Comp. rend. Acad. Sci., Paris 210, 196-199.
- 143** Haeckel (1868): 350.
- 144** Reif, W.-E. (2005). Problematic issues of cladistics: 16. Taxonomic groups and the definition of paraphyly. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 238, 191-229: 191; vgl. ders. (2005). Problematic issues of cladistics: 10. How to classify the three elements of phylogenetic trees. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 236, 267-320.
- 145** Reif, W.-E. (2005). Problematic issues of cladistics: 16. Taxonomic groups and the definition of paraphyly. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 238, 191-229: 208.
- 146** Girtanner, C. (1796). Ueber das kantische Prinzip für die Naturgeschichte: 54.
- 147** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 420; vgl. Mayr, E. (1994). Ordering systems. Science 266, 715-716; ders. (1982). The Growth of Biological Thought: 209ff.
- 148** Vgl. Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance: 326f.
- 149** Mitchell, P.C. (1901). On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. Trans. Linn. Soc. Lond. Zool., ser. 2, 8, 173-275: 178.
- 150** Rosa, D. (1918). Ologenesi (ed A. La Vergata, Florenz 2001): 240 (im Original: 137f.); vgl. franz. Übers. Ologènesi (Paris 1931): 175.
- 151** Rosa, D. (1918). Ologenesi (ed A. La Vergata, Florenz 2001): 216.
- 152** Hennig (1950): 148.
- 153** Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik: 13.
- 154** a.a.O.: 9.
- 155** Mitchell, P.C. (1901). On the intestinal tract of birds, with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. Trans. Linn. Soc. Lond. (zool. ser. 2) 8, 173-275; Le Gros Clark, W.E. & Sonntag, C.F. (1926). A monograph of *Orycteropus afer*, III. The skull. Proc. Gen. Sci. Bus., Zool. Soc. Lond. 1926, 445-485: 478f.; vgl. Nelson, G. & Platnick, N. (1981). Systematics and Biogeography; Felsenstein, J. (1982). Numerical methods for inferring evolutionary trees. Quart. Rev. Biol. 57, 379-404: 381; Wägele, J.-W. (2000/01). Grundlagen der phylogenetischen Systematik: 209.
- 156** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 57.
- 157** a.a.O.: II, 393.
- 158** Hennig, W. (1965). Phylogenetic systematics. Ann. Rev. Entomol. 10, 97-116; ders. (1966). Phylogenetic Systematics.
- 159** Wiley, E.O. (1981). Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics; Ax, P. (1984). Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese; vgl. Dupuis, C. (1984). Willi Hennig's impact on taxonomic thought. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 1-24.
- 160** Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. 25, 136-138: 138.
- 161** Hennig (1950): 142.
- 162** Hennig (1949): 137.
- 163** Hennig, W. (1953). Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entom. 3, Sonderheft, 1-85: 14.
- 164** a.a.O.: 15.
- 165** a.a.O.: 15.
- 166** Hennig (1950): 208; ders. (1953): 9.
- 167** Ax (1984): 47.
- 168** Kluge, A.G. & Farris, J.S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Syst. Zool. 18, 1-32: 8.
- 169** Vgl. Bremer, K. & Wanntorp, H.-E. (1978). Phylogenetic systematics in botany. Taxon 27, 317-329; Cronquist, A. (1987). A botanical critique of cladism. Bot. Rev. 53, 1-52; Donoghue, M.J. & Cantino, P.D. (1988). Paraphyly, ancestors, and the goals of taxonomy: a botanical defense of cladism. Bot. Rev. 54, 107-128; Humphries, C. & Chappill, J.A. (1988). Systematics as science: a response to Cronquist. Bot. Rev. 54, 129-144.
- 170** Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128; ders. (1982). The Growth of Biological Thought: 230; vgl. Hennig, W. (1974). Kritische Bemerkungen zur Frage: Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 279-294.
- 171** Mayr (1982): 229; 293.

- 172** Hull, D.L. (1979). The limits of cladism. *Syst. Zool.* 28, 416-440; Ashlock, P.D. (1979). An evolutionary systematist's view of classification. *Syst. Zool.* 25, 441-450.
- 173** Platnick, N.I. (1980). Philosophy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool.* 28, 537-546; vgl. Nelson, G.J. (1979). Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles des plantes*. *Syst. Zool.* 28, 1-21.
- 174** Patterson, C. (1981). Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12, 195-223: 208.
- 175** Beatty, J. (1982). Classes and cladists. *Syst. Zool.* 31, 25-34: 30; 33; vgl. Brady, R.H. (1982). Theoretical issues and "pattern cladistics". *Syst. Zool.* 31, 286-291.
- 176** Brower, A.V.Z. (2000). Evolution is not a necessary assumption of cladistics. *Cladistics* 16, 143-154.
- 177** Patterson, C. (1980). Cladistics. In: Maynard Smith, J. (ed.) (1982). *Evolution Now*, 110-120.
- 178** Charig, A. (1981). Cladistics: a different point of view. In: Maynard Smith, J. (ed.) (1982). *Evolution Now*, 121-124.
- 179** Charig, A. (1982). Systematics in biology: a fundamental comparison of some major schools of thought. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, 363-440: 436.
- 180** Brundin, L. (1968). Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. In: Ørvig, T. (ed.). *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*, 473-485; vgl. Panchen, A.L. (1992). *Classification, Evolution and the Nature of Biology*: 56.
- 181** Nelson, G.J. (1979). Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles des plantes*. *Syst. Zool.* 28, 1-21: 8.
- 182** Reif, W.E. (2005). Problematic issues of cladistics: 6. Are phylogenetic trees testable? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 235, 1-18: 2.
- 183** Schaeffer, B., Hecht, M.K. & Eldredge, N. (1972). Phylogeny and paleontology. *Evol. Biol.* 6, 31-46: Fig. 2.
- 184** Platnick, N. I. (1977). Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing. *Syst. Zool.* 26, 438-442; vgl. Patterson (1980).
- 185** Panchen (1992): 37.
- 186** ebd.
- 187** Bloch, R. (1955). [Rev. CNRS (ed.) (1952). *Évolution et phylogénie chez les végétaux*]. *Quart. Rev. Biol.* 30, 60; Simpson, G.G. (1959). Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 286-306: 298.
- 188** Mayr, E. (1965). Numerical phenetics and taxonomic theory. *Syst. Zool.* 14, 73-97: 73; ders. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 12, 94-128: 95.
- 189** Mayr, E. (1969). *Principles of Systematic Zoology*: 76; 78.
- 190** Mayr (1974): 95.
- 191** Mayr, E. (1990). Die drei Schulen der Systematik. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 83, 253-276: 274.
- 192** Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 233f.
- 193** Mayr (1982): 240f.; ders. (1998). Two empires or three? *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 95, 9720-9723: 9722.
- 194** Vgl. Ax, P. (1984). *Das phylogenetische System*: 19.
- 195** Woese, C.R. (1998). Default taxonomy: Ernst Mayr's view of the microbial world. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95, 11043-11046: 11044.
- 196** Sonklar, C. von (1880). [Rez. Kaltbrunner, D. (1879). *Manuel du voyageur*]. *Z. wiss. Geogr.* 1, 211-220: 213.
- 197** Drude, O. (1881). Bericht über die Fortschritte in der Geographie der Pflanzen. *Geograph. Jahrb.* 8, 207-274: 259; ders. (1885). [Rez. Prantl, K. (1884). *Excursionsflora für das Königreich Bayern*]. *Botan. Zeitung* 43, 222-223: 223.
- 198** Linné, C. von (1735). *Systema naturae*: [5]; vgl. Müller-Wille, S. (1999). *Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78)*: 57.
- 199** Bentham, G. (1836). *Labiatarum genera et species, or, a Description of the Genera and Species of Plants of the Order Labiatae*: xi.
- 200** Coues, E. (1872). *Key to North American Birds*: 53.
- 201** Morison, R. (1672). *Plantarum umbelliferarum distributio nova*; Ray, J. (1682). *Methodus plantarum nova*; ders. (1686). *Historia plantarum*, Bd. 1: 488; Rivinus, A.Q. (1690-99). *Introduction generalis in rem herbariam*; vgl. Voss, E.G. (1952). The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology. *J. Sci. Lab. Denison Univ.* 43, 1-25; Scharf, S.G. (2009). Identification keys, the "natural method", and the development of plant identification manuals. *J. Hist. Biol.* 42, 73-117.
- 202** Linné, C. von (1735/48). *Systema naturae*: 78.
- 203** Leenhouts, P.W. (1966). Keys in biology: a survey and a proposal of a new kind. *Proc. Kronink. Nederl. Akad. Wetensch. ser. C* 69, 571-596: 573.
- 204** Kostelezky, F. (1824). *Clavis analytica in floram Bohemiae phanerogamicam*.
- 205** Anonymus (1878). [Rez. Gray, A. (1878). *Synoptical Flora of North America*, vol. II, 1]. *Amer. Nat.* 12, 686-689: 686.
- 206** Metcalf, Z.P. (1954). The construction of keys. *Syst. Zool.* 3, 38-45: 38.
- 207** Stevenson, E. (1942). *Key to the nests of Pacific coast birds*. *Oreg. State Monogr., Stud. Zool.* 4; Beard, J.S. (1944). *Climax vegetation in tropical America*. *Ecology* 25, 127-158.

Literatur

- Beer, S. & Sacchetti, A. (1952). Problemi di sistematica biologica.
- Stafleu, F.A. (1969). A historical review of systematic biology. In: *Systematic Biology*, 16-44.
- Mayr, E. (1969). *Principles of Systematic Zoology*.
- Hull, D.L. (1970). Contemporary systematic philosophies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1, 19-54.
- Ridley, M. (1986). *Evolution and Classification. The Reformation of Cladism*.
- Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“: das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.
- Quicke, D.L. (1993). *Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy*.
- Vernon, K. (1993). Desperately seeking status: evolutionary systematics and the taxonomist's search for respectability. *Br. J. Hist. Sci.* 26, 207-227.
- Dupré, J. (1994). The philosophical basis of biological classification. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 25, 271-279.
- Minelli, A. (1994). *Biological Systematics*.
- Stevens, P.F. (1994). *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*.
- Melville, R.V. (1995). *Towards Stability in the Names of Animals. A History of the International Commission on Zoological Nomenclature 1895-1995*.
- Farber, P.L. (2000). *Finding Order in Nature. The Naturalist Tradition from Linnaeus to E.O. Wilson*.

Taxonomie

Das Wort ›Taxonomie‹ (gebildet nach griech. ἰατρική »Anordnung, Stellung«) wird 1813 durch den Botaniker A.P. de Candolle zur Bezeichnung der Theorie der Klassifikation geprägt.¹ In der Zoologie wird der Terminus allerdings schneller aufgenommen als in der Botanik; in der Botanik setzt er sich erst nach 1945 durch.

Seit den 1950er Jahren bestehen Bestrebungen, ›Taxonomie‹ (und ›Taxon‹) in die sprachlich korrekteren Formen *Taxinomie* oder *Taxionomie* (und *Taxion*) umzuwandeln.² Neben der Verbreitung der alten Formen wird als Grund für ihre Beibehaltung auch auf ihre mögliche sprachliche Ableitung hingewiesen (von lat. *taxo*, Fut. act. zu *tatto* »ich ordne«).³ Die biologische Taxonomie wird seit den 1920er Jahren vereinzelt auch **Biotaxonomie** genannt (dt. Corti 1925⁴; Schilder 1952: »Biotaxonomie«⁵; engl. Huxley 1942: »biotaxonomy«⁶). Weitgehend synonym mit ›Taxonomie‹ werden im 19. Jahrhundert von französischen Biologen die Ausdrücke *Zootaxie* (de Blainville 1829)⁷ und *Biotaxie* (Robin 1850)⁸ verwendet.

Das Verhältnis der Konzepte ›Taxonomie‹, ›Systematik‹ und ›Klassifikation‹ wird sehr unterschiedlich bestimmt (↑Systematik). Nach älterer Auffassung gilt die Taxonomie als engeres Unternehmen als die Systematik⁹ – G.G. Simpson und E. Mayr definieren die Systematik sehr allgemein als die Wissenschaft der Diversität (»the science of diversity«¹⁰); heute gilt die Taxonomie dagegen meist als Überbegriff für Systematik und Klassifikation¹¹ (↑Systematik: Tab. 270).

In dem vorliegenden Eintrag wird die Geschichte der tatsächlichen Einteilung der Lebewesen präsentiert; die diesen Einteilungen zugrunde liegenden Theorien werden dagegen in dem vorhergehenden Eintrag ›Systematik‹ dargestellt.

Einteilungen der Taxonomie

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden verschiedene Typen der Taxonomie unterschieden: Die *alpha-Taxonomie* bezieht sich auf die Zuordnung von einzelnen Organismen zu Arten; die *beta-Taxonomie* behandelt die Einordnung von Arten in eine Hierarchie von Kategorien höheren Rangs; und die *gamma-Taxonomie* untersucht die evolutionäre Dimension taxonomischer Ordnungen.¹²

Stärker verbreitet als diese Gliederung ist jedoch die Einteilung der Taxonomie in eine **Makrotaxonomie** (Goldschmidt 1940: »macrotaxonomy«¹³), die

Reich (Ripley 15. Jh.)	475
Familie (Magnol 1689)	474
Klasse (Tournefort 1700)	475
Dicotyledoneae (Ray 1703)	473
Monocotyledoneae (Ray 1703)	473
Kryptogamen (Linné 1735)	478
Ordnung (Linné 1735)	475
Samenanlage (Hedwig 1783)	478
Phanerogamen (Saint-Amans 1791)	478
Taxonomie (de Candolle 1813)	469
Kormophyten (Endlicher 1836)	478
Thallophyten (Endlicher 1836)	478
systematische Kategorie (Nägeli 1865)	473
Phylon (Haeckel 1866)	475
Stamm (Haeckel 1866)	475
Metazoen (Haeckel 1872)	481
Abwärtsklassifikation (Twining 1876)	473
Code (der Nomenklatur) (Douville 1881)	486
Metaphyta (Weismann 1882)	481
Spermatophyta (Goebel 1882)	478
Sippe (Nägeli 1884)	488
Embryophyta (Engler 1887)	478
Isoreagent (Raunkjær 1918)	488
Biotaxonomie (Corti 1925)	469
Eukaryoten (Chatton 1925)	482
Prokaryoten (Chatton 1925)	482
Taxon (Meyer 1926)	487
Ethnobiologie (Casterter 1935)	488
Makrotaxonomie (Goldschmidt 1940)	469
Mikrotaxonomie (Goldschmidt 1940)	469
Embryobionta (Cronquist, Takhtajan & Zimmerman 1966)	478
Aufwärtsklassifikation (Mayr 1974)	473
Domäne (Woese & Fox 1977)	485
Archaea (Woese et al. 1990)	485
Bacteria (Woese et al. 1990)	485
Eucaria (Woese et al. 1990)	485
Phylocode (Eriksson & Alverson 1999)	487

die Klassifikation der großen Gruppen bezeichnet (»classification of higher taxa«¹⁴), und eine **Mikrotaxonomie** (Goldschmidt 1940: »microtaxonomy«¹⁵), die sich auf die Identifikation von Arten und Unterarten bezieht. (Dixon verwendet den Ausdruck ›Mikrotaxonomie‹ (»micro-taxonomy«) 1911 zur Bezeichnung einer durch mikroskopische Untersuchungen geleitete Taxonomie.¹⁶)

Diskontinuierliche Variation als Ausgangspunkt

Ausgangsdatum für die Taxonomie und Systematik ist die Beobachtung, dass die Mannigfaltigkeit der Formen von Organismen nicht ungeordnet ist, dass sie nicht eine stetige oder zufällige Verteilung bildet, sondern vielmehr eine *diskontinuierliche Variation* (Bateson 1891: »discontinuous variation«¹⁷; ↑Mutation), eine »abgestufte Formenmannigfaltigkeit«

Die Taxonomie ist die biologische Teildisziplin, deren Gegenstand die eindeutige Zuordnung von Organismen zu (hierarchisch geordneten) Einheiten ist.

(Naef 1919¹⁸) aufweist. Individuelle Organismen lassen sich in der Regel klar definierten Ähnlichkeitsgruppen zuordnen. Diese Gruppen sind nicht durch Zwischenformen verbunden, sondern stehen isoliert nebeneinander. Es liegt, kurz gesagt, »eine gruppenweise Anordnung bestimmter Merkmalsverteilungen« (Dobzhansky 1937) vor.¹⁹ Gleichförmigkeit innerhalb der Gruppen und Ungleichförmigkeit zwischen den Gruppen bestimmt das Bild.

Ursachen der diskontinuierlichen Variation

Für die weitgehend diskrete Merkmalsvariation, d.h. die Möglichkeit, Organismen klar umrissenen Ähnlichkeitsklassen zuzuordnen, werden verschiedene Gründe angeführt. Die Typologisierbarkeit der Organismen kann als Ergebnis eines göttlichen Schöpfungsaktes, als Ausdruck eines Naturgesetzes oder als bloßes empirisches Datum gesehen werden.

Eine einfache Antwort für die Gliederung der Mannigfaltigkeit der Formen in \uparrow Arten geht von der sexuellen Fortpflanzung der meisten Organismen aus: Weil diese Organismen sich nur fortpflanzen können, indem sie sich mit einem anderen paaren, die Paarung aber nur erfolgreich verläuft, wenn die beiden Partner nicht zu unterschiedlich voneinander sind, lastet auf jedem Organismus ein Selektionsdruck, der in Richtung der Ähnlichkeit der Organismen einer Art wirkt. Mit der Möglichkeit von Rekombinationen zwischen Individuen in der Sexualität geht die Gefahr der Zerstörung eines harmonischen Genoms einher, so dass ein Vorteil für die Ausbildung von Kreuzungsbarrieren besteht. Die Gliederung der morphologischen Variation in Arten kann damit insgesamt als eine Folge der Selektion in Richtung der Stabilisierung eines integrierten Genoms gedeutet werden. Besonders E. Mayr weist darauf immer wieder hin: »The division of the total genetic variability of nature into discrete packages, the so called species, which are separated from each other by reproductive barriers, prevents the production of too great a number of disharmonious incompatible gene combinations. This is the basic biological meaning of species«.²⁰

Auch andere Autoren schließen sich dieser Auffassung an: K. Kull betrachtet 1992 die »Biparentalität«, d.h. das Vorliegen von zwei Eltern pro Organismus, als eine Voraussetzung für das Vorhandensein von Arten.²¹ Kull sieht darin auch den Grund für die Tatsache, dass Populationen uniparentaler Organismen in vielen Fällen eine viel größere Heterogenität aufweisen als Populationen von sich sexuell fortpflanzenden Organismen. Erstere bildeten daher die für Taxonomen »schwierigen Gruppen«.²²

Eine andere Erklärung muss daneben für die diskontinuierliche Variation auf den höheren taxonomischen Ebenen als der Artebene gegeben werden. Phylogenetisch betrachtet ist es nicht selbstverständlich, dass die höherrangigen Gruppen der Systematik (etwa die Wirbeltiere, Weichtiere oder Gliedertiere) derart scharf und eindeutig voneinander abgegrenzt sind, wie dies in vielen Fällen tatsächlich der Fall ist. Diese Tatsache beruht offenbar allein darauf, dass die Zwischenformen, die alle einmal existiert haben, inzwischen ausgestorben sind. Würden also Vertreter aller Organismenformen, die jemals auf der Erde gelebt haben, noch in der Gegenwart leben, ergäben sich nicht derart scharf voneinander abgegrenzte Gruppen. Begrifflich stellt die phylogenetische Kurzlebigkeit und geringe Mannigfaltigkeit an Arten bei den Zwischenformen zunächst nichts als ein analytisches Urteil dar: Denn wären diese Gruppen phylogenetisch langlebig und artenreich, dann würden sie nicht als »Zwischenformen« bezeichnet werden. Trotzdem bedarf die phylogenetische Kurzlebigkeit und Artenarmut der Zwischenformen einer gesonderten empirischen Erklärung. Sie könnte darin gesehen werden, dass die Evolution sich in kleinen Populationen am schnellsten vollzieht oder dass die adaptive Landschaft aus Bergen und Tälern besteht, dass es also stabile Anpassungskomplexe und korrelative Merkmalsabstimmungen gibt, die zu adaptiven Gipfeln führen, zwischen denen Täler von Merkmalskomplexen mit nur geringer Fitness liegen.

Die enkaptisch-hierarchische Ordnung (\uparrow Hierarchie) der systematischen Taxa kann aber auch allein vor dem Hintergrund der zeitlichen Entfaltung des Lebens gesehen werden: Die Ordnung in ineinandergeschachtelte Gruppen ergibt sich aus der baumartigen Differenzierung der Formen im Laufe der Evolution, der immer wieder erfolgenden reproduktiven Isolation von Organismengruppen und der sich daraus ergebenden Akkumulation verschiedener Merkmale in den getrennten Gruppen (\uparrow Hierarchie: Abb. 208; Systematik: Abb. 503).

Antike

Systematische Einteilungen der Lebewesen in Gruppen nach Kriterien der Ähnlichkeit oder Verwandtschaft finden sich seit der Antike. In der hippokratischen Schrift über die Diät werden 52 genießbare Tiere aufgezählt und eingeteilt in: vierfüßige Tiere mit der Unterteilung in zahme und wilde Tiere; Vögel; sowie Fische mit der Unterteilung in Küstenfische, Schlammfische, Muscheln und Krebse.²³

Aristoteles beschreibt rund 500 verschiedene Tierarten und klassifiziert diese sowohl nach ihrem Aus-

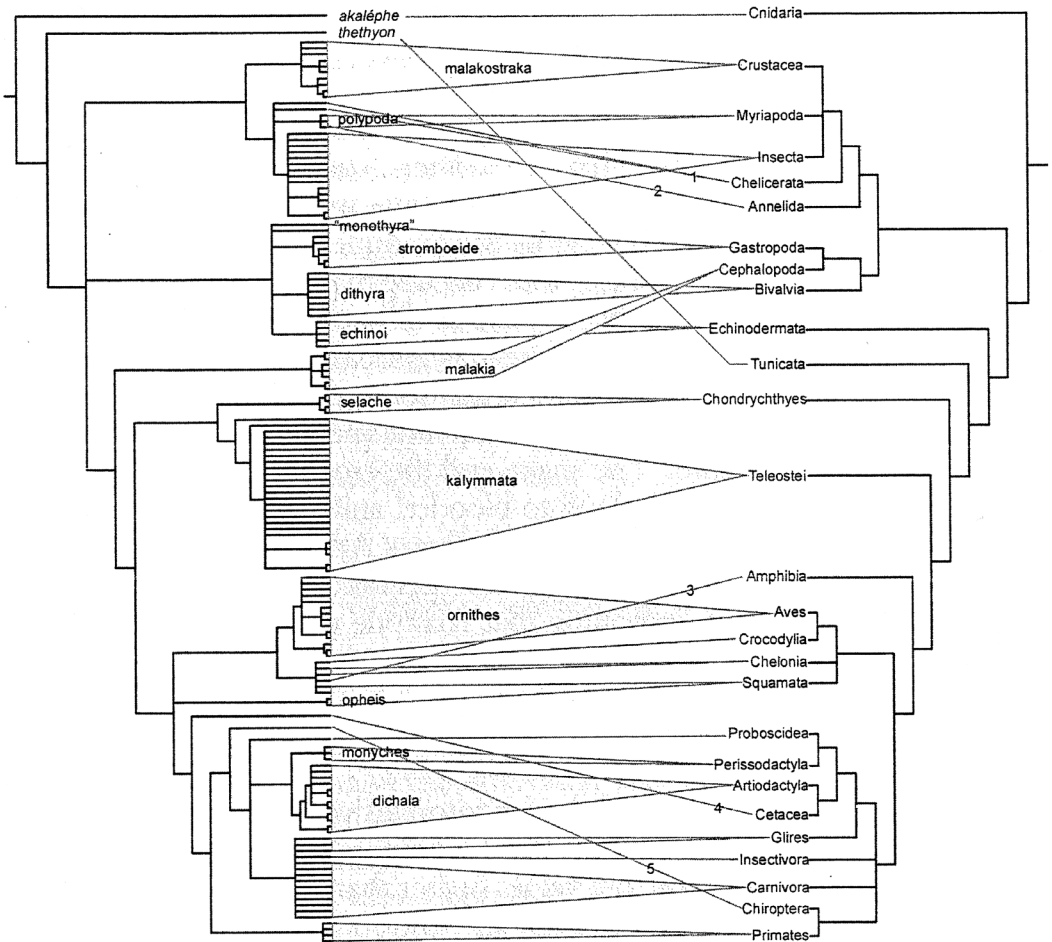


Abb. 515. Eine kladistische Analyse der von Aristoteles unterschiedenen Tiergruppen. Die Analyse basiert auf Aristoteles' Tierbeschreibungen in den »Historia animalium«. Sie geht von der Unterscheidung von 147 Arten und 40 höheren taxonomischen Gruppen aus, die auf der Grundlage von 157 Merkmalen gebildet wurden. Links in der Grafik ist das Dendrogramm dargestellt, das sich aus der kladistischen Analyse der aristotelischen Beschreibungen ergibt. Es enthält 58 monophyletische Gruppen, von denen 29 eine Bezeichnung bei Aristoteles erhalten. Rechts in der Grafik befindet sich ein moderner phylogenetischer Baum der mehrzelligen Tiere (Metazoa), in den allerdings nur diejenigen Gruppen aufgenommen sind, die sich in dem Dendrogramm links finden (die taxonomischen Verzweigungen des rechten Stammbaums geben daher nicht immer Schwestergruppenverhältnisse wieder). Aus dem Vergleich des auf den aristotelischen Beschreibungen beruhenden Dendrogramms links und des modernen Stammbaums rechts ergibt sich, dass 25 der aristotelischen Gruppen bis heute Bestand haben. Auffallend ist das Fehlen der Gruppe der Weichtiere (Mollusca) bei Aristoteles (Aristoteles stellt die Kopffüßer nicht zusammen mit den Schnecken und Muscheln in eine Gruppe) und das Fehlen eines Äquivalents zu dem aristotelischen Taxon der Schaltieren (Ostrakoderma) in der modernen Klassifikation (aus Fürst von Lieven, A. & Humar, M. (2008). Cladistic analysis of Aristotle's animal groups in the *Historia animalium*. *Hist. Philos. Life Sci.* 30, 227-262: 250).

sehen (morphologisch) als auch nach ihrer Lebensweise (ethologisch-ökologisch). Er geht dabei zuerst von der Mannigfaltigkeit der Organismen aus, gliedert diese in Gruppen nach der Gesamähnlichkeit der Formen und versucht erst im Anschluss daran durchgehende differenzierende Merkmale anzugeben. Nach

strukturellen Kriterien unterscheidet er Gruppen wie *Bluttiere* und *blutlose Tiere*, *lebendgebärende* und *eierlegende Tiere*, *Weichtiere* und *Schaltiere*. Eine tabellarische Übersicht über seine Klassifikation gibt er nicht; es werden in der Regel aber zehn Tiergruppen in seinem System rekonstruiert: (1) der Mensch,

Bluttiere (»ἄναιμα«)
landlebend
zweibeinig
ohne Federn und Flügel: Mensch (»ἄνθρωπος«)
mit Federn und Flügeln: Vogel (»ὄρνιθος«)
vierbeinig (»τετράποδος«)
eierlegende: Kriechtier, Lurch (»ὄστόκα«)
lebendgebärende: Säugetier (»ζωοτόκα«)
wasserlebend
eierlegend: Fisch (»ἰχθύς«)
lebendgebärend: Wal (»κῆτος«)
blutlose Tiere (»ἄναιμα«)
ohne Beine
Weichtiere: Nacktschnecke, Tintenfisch (»μαλακίον«)
Schaltiere: Schnecke, Muschel (»ὄστρακοδέρμον«)
mit Beinen
Krustentiere: Krebs (»μαλακοστράκον«)
Kerbtiere: Insekt (»ἔντομον«)

Tab. 273. Rekonstruktion des hierarchischen Systems der zehn ranghöchsten Gruppen von Tieren nach Aristoteles. Die hier gewählte Reihenfolge der letzten vier Gruppen weicht von derjenigen, die Aristoteles gibt, ab (nach Aristoteles, *Hist. anim.* 505b25-32 (die ersten sechs Gruppen); 490b7-14 (die letzten sieben Gruppen); 523a31-b21 (die letzten vier Gruppen)).

(2) Säugetiere, (3) eierlegende Vierfüßer (Reptilien und Amphibien), (4) Vögel, (5) Fische, (6) Wale, (7) Schaltiere (Ostrakoderma, z.B. Muscheln), (8) Krustentiere (Malakostraka, z.B. Krebse), (9) Weichtiere (Malakia, z.B. Tintenfische) und (10) Insekten (Entoma, einschließlich Spinnen, Tausendfüßer etc.) (vgl. Abb. 515 und Tab. 273).²⁴ Umstritten ist, inwiefern Aristoteles überhaupt eine explizite Taxonomie entwickelt hat. Weil er nicht konsequent zwischen den Ebenen der Klassifikation der Gattungen und Arten unterscheidet und darüber hinaus keine weiteren expliziten taxonomischen Ebenen einführt, kann das Vorliegen einer Taxonomie bei Aristoteles mit guten Gründen bestritten werden (Pellegrin 1982: »on ne trouve dans les textes classificatoires d'Aristotele aucune ébauche de taxonomie«).²⁵ Andererseits sind aber die großen Einheiten wie »Tiere«, »Pflanzen«, »Schaltiere« oder »Säugetiere« doch zumindest taxonomische Einheiten, wenn sie auch keiner bestimmten Ebene zugeordnet werden.²⁶

Zur Klassifikation der Pflanzen beschreibt Aristoteles' Schüler Theophrast etwa ebenso viele Arten wie sein Lehrer Tierarten. Grundlage der Einteilung der Pflanzen durch Theophrast ist im Wesentlichen ihre Wuchsform (Bäume, Sträucher, Halbsträucher, Kräuter). Ein formales System der Klassifikation entwickelt Theophrast ebenso wenig für die Pflanzen wie Aristoteles für die Tiere.²⁷ Mit dem Ziel, die

Klassifikation auf dem aufzubauen, was das Wesen der jeweiligen Pflanzen darstellt, argumentiert Theophrast einerseits dafür, das dauerhafte äußere Erscheinungsbild der Klassifikation zugrunde zu legen; andererseits hält er aber die nicht dauerhaft vorhandenen Strukturen wie Blätter, Blüten und Früchte für besonders charakteristisch (»die Dinge, wodurch die Pflanze vollkommen wird«²⁸) und betont besonders den Wert der mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Pflanzenteile für die Klassifikation.²⁹

Die für das gesamte Mittelalter maßgebliche Einteilung der Pflanzen stammt von dem griechischen Arzt Dioscurides aus dem ersten nachchristlichen Jahrhundert.³⁰ Dioscurides klassifiziert die Pflanzen nach ihrem medizinischen Nutzen und kritisiert die alphabetische Einteilung vieler seiner Vorgänger.

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Im christlichen Mittelalter ist lange die Einteilung der Organismen nach ökonomischen oder religiösen Gesichtspunkten bestimmend. Im zwölften Buch seiner »Etymologiae« gliedert Isidor von Sevilla zu Beginn des 7. Jahrhunderts die Tiere in 1. zahme, 2. wilde, 3. kleine Tiere, 4. Schlangen, 5. Würmer, 6. Fische, 7. Vögel und 8. kleine Fluttiere.³¹

Zu einer erneuten empirischen und nicht nur deuktiv-theoretischen Beschäftigung mit der Klassifikation der Lebewesen kommt es erst wieder in der Renaissance. Lateinische Übersetzungen von Dioscurides (1478) und Theophrast (1483) und vor allem die Publikation reich illustrierter *Kräuterbücher* (↑Pflanze) regen die praktische Beschäftigung mit den realen Pflanzen in der Natur an und werfen Fragen nach ihrer möglichen Systematik auf. Die Gruppierung der Pflanzen in den Kräuterbüchern erfolgt meist nach Aspekten ihrer Anwendung, davon abweichend bemüht sich v.a. Hieronymus Bock explizit darum, die Pflanzen nach ihrer Ähnlichkeit und Verbindung zu ordnen (Bock 1539/65: »das ich alle Gewächs so einander verwandt und zugethon oder sonst einander etwas ähnlich sind un vergleichen zu samen doch unterscheidlich gesetzt«³²). Der empirische Ansatz der Kräuterbücher bedingt es, dass sie auf die taxonomische Ebene der Arten konzentriert sind; Versuche der Bildung von systematischen Kategorien höheren Rangs werden kaum unternommen.

In ähnlicher Art wie die Kräuterbücher ordnet Konrad Gesner die von ihm Mitte des 16. Jahrhunderts beschriebenen Tierarten; allerdings gibt er sie allein in alphabetischer Reihenfolge ihrer Namen an.³³ Seinen Höhepunkt erreicht das Verfahren der Kräuterbücher mit C. Bauhins Werk aus dem Jahr 1623, in dem er 6.000 Arten von Pflanzen beschreibt

und regelmäßig Bezeichnungen für Gattungs- und Artnamen verwendet, aber keine Kategorien höherer Ordnung einführt.³⁴ Wie meist in den Kräuterbüchern vor ihm folgt auch die Einteilung der Pflanzen bei Bauhin keinem einheitlichen Kriterium; es werden vielmehr neben morphologischen Merkmalen auch praktische Anwendungen der Pflanzen und der Standort berücksichtigt.³⁵

Zu einer allmählichen Emanzipation der Botanik von der Medizin kommt es Ende des 16. Jahrhunderts: A. Cesalpino lehnt 1583 die Einteilung der Pflanzen nach medizinischen Gesichtspunkten ausdrücklich ab. Motiviert ist diese Ablehnung bei ihm, ebenso wie bei Bock vor ihm, möglicherweise durch deren Tätigkeit in botanischen Gärten (Bock in Zweibrücken, Cesalpino in Pisa), in denen es nicht in erster Linie um einen Anbau der Pflanzen zu medizinischen Zwecken, sondern um einen Überblick und die Erstellung einer Ordnung der vorhandenen Formen ging.³⁶ An Stelle der Einteilung nach praktischen Gesichtspunkten wählt Cesalpino eine Gliederung, die zunächst von Theophrasts Differenzierung zwischen Bäumen, Sträuchern und Kräutern ausgeht und dann Gruppen von Pflanzen aufgrund ihrer Merkmale unterscheidet.³⁷ Als Grundlage der Klassifikation wählt Cesalpino solche Merkmale, die zu den seiner Meinung nach beiden wichtigsten organischen Funktionen zählen: Ernährung und Fortpflanzung. In seiner Klassifikation der Formenmannigfaltigkeit verwendet Cesalpino das umgekehrte Verfahren als das der Kräuterbücher: Er geht nicht von den Arten, sondern von den Kategorien höchsten Rangs aus und gliedert von dort durch einen Prozess der Teilung kleinere Einheiten ab; er nimmt also eine **Abwärtsklassifikation** (Twining 1876: »downward classification«³⁸) vor. Notwendig wird dieses Verfahren u.a. durch die immer unübersichtlicher werdende Vielfalt der bekannten Arten von Organismen. So beschreibt J. Ray in seiner dreibändigen Enzyklopädie der Pflanzen aus den Jahren 1686 bis 1704 18.600 verschiedene Arten (vgl. Tab. 275).³⁹ Ray nimmt – ebenso wie zumindest implizit vor ihm Albertus Magnus, Pena, Lobel und Bauhin⁴⁰ – die Einteilung der Samenpflanzen in ein- und zweikeimblättrige vor⁴¹ und prägt 1703 die entsprechenden Begriffe **Monocotyledoneae** und **Dicotyledoneae**.⁴² Ray legt besonderes Gewicht auf die Erstellung eines Systems, das die Gesamtähnlichkeit zwischen Pflanzen berücksichtigt (»natürliche Methode«); er legt daher seiner Einteilung die Ähnlichkeiten in vielen verschiedenen Merkmalen zwischen den Arten zugrunde (↑Systematik).⁴³

In diesem empirischen Klassifikationsverfahren Rays (und Magnols⁴⁴), nicht nur einige wenige

(»essenzielle«) Merkmale zur Bildung von Gruppen heranzuziehen, sondern von den Gruppen des niedrigsten taxonomischen Rangs, den Arten, und deren gesamt Ähnlichkeit auszugehen und von dort zu Gruppen höheren Rangs fortzuschreiten, liegt die Wurzel der (modernen) Methode der **Aufwärtsklassifikation** (Mayr 1974: »upward classification«⁴⁵). In voller Schärfe betont M. Adanson Mitte des 18. Jahrhunderts diese Methode der Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale, die er als die *natürliche Methode* bezeichnet. Diese Methode stellt für Adanson das einzig angemessene Verfahren der Klassifikation dar, die damit zur ↑Systematik wird.⁴⁶

Die Differenzierung zwischen Abwärts- und Aufwärtsklassifikation hat Parallelen zu der Bestimmung der für eine Klassifikation relevanten Merkmale mittels einer *a priori*- oder *a posteriori*-Methode: Nach der *a priori*-Methode wird *vor* der Sichtung der Mannigfaltigkeit einer jeweiligen Gruppe bestimmt, welche Merkmale zu ihrer Klassifikation dienen sollen; nach der *a posteriori*-Methode werden die relevanten Merkmale erst aus der Verteilung der Merkmale in der Gruppe selbst ermittelt. Die Unterschiedenheit dieser beiden Methoden ist implizit in vielen Klassifikationssystemen des 18. und 19. Jahrhunderts vorhanden.⁴⁷ A.-P. de Candolle bringt sie 1813 auf den Begriff: »deux sortes [de] savoir; *a priori* et *a posteriori*, ou par le raisonnement et par l'observation«.⁴⁸ Spätestens mit der ausdrücklichen Ablehnung der Bevorzugung physiologisch wichtiger Organe für klassifikatorische Zwecke durch C. Darwin gilt das Ende der *a priori*-Methode als besiegelt (»the merely physiological importance of an organ does not determine its classificatory value«⁴⁹).

Ein wichtiges Instrument für die Taxonomie der Lebewesen bildet ihre Konservierung zu Zwecken des Vergleichs. In der Botanik entwickelt sich dazu seit Mitte des 16. Jahrhunderts die Technik des Trocknens und Pressens von Pflanzen und ihre Aufbewahrung in einem Herbar (↑Pflanzen). Die Konservierung von Tieren ist sehr viel schwieriger; eine dauerhafte Aufbewahrung von Vogelbälgen wird erst möglich, nachdem J.-B. Becoeur Mitte des 18. Jahrhunderts die Technik der Konservierung mittels Arsen einführt.⁵⁰

Systematische Kategorien

Die verschiedenen hierarchischen Ebenen der Klassifikation – also z.B. Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse und Stamm – werden seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts **systematische Kategorien** genannt (Nägeli 1865).⁵¹ Während die Taxa Klassen von Organismen bilden, sind die Kategorien Klassen

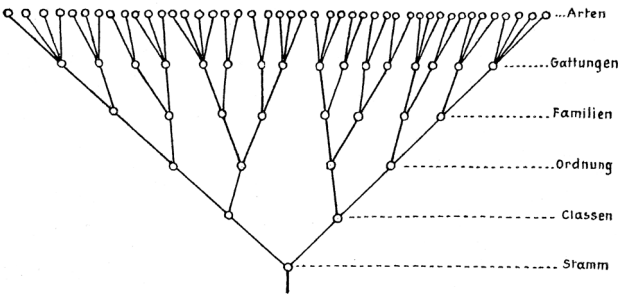


Abb. 516. Ein »idealer Stammbaum« mit den Kategorien der Taxonomie. Die taxonomischen Kategorien oder Rangstufen bilden eine »enkaptische« Hierarchie, bei der ein Taxon höherer Kategorie jeweils mehrere Taxa der nächst niederen Kategorie umfasst. Die Punkte, die in dieser Darstellung als die Kategorien beschriftet sind, können als die ersten Organismen (oder Populationen) einer Abstammungslinie interpretiert werden, von der alle und ausschließlich diejenigen Organismen abstammen, die zu dem Taxon der betreffenden Kategorie gehören. Diese Organismen stellen also die nur den Mitgliedern des betreffenden Taxons gemeinsamen Vorfahren dar (aus Naef, A. (1919). *Idealistische Morphologie und Phylogenetik*: 47).

von Klassen (oder Klassen von Ganzheiten, wenn monophyletische Klassen als ganze Individuen angesehen werden).⁵² Die Unterscheidung von »Taxon« und »systematischer Kategorie« zeigt sich bereits in mittelalterlichen Systematiken (z.B. bei Albertus Magnus⁵³), insofern diese höherstufige Kategorien mit nur einer Art enthalten (z.B. monotypische Gattungen) – eine Klassifikation, die bei einer rein logischen Einteilung keinen Sinn ergibt.⁵⁴

Eine Vereinheitlichung zur Bezeichnung der taxonomischen Kategorien, v.a. die Herstellung einer Einheitlichkeit in den Endungen der Taxonbezeichnungen einer systematischen Kategorie, erfolgt auf Vorschlag von F. Poche auf dem 8. Internationalen Zoologischen Kongress 1910.⁵⁵ In dem »Internationalen Code der Botanischen Nomenklatur« (ICBN) wird seit 1956 der Terminus *Kategorie* durch den Ausdruck *Rangstufe* ersetzt⁵⁶ – ein Begriff, den schon Haeckel 1866 in diesem Sinne verwendet⁵⁷.

Über die Frage der Realität oder Natürlichkeit der höheren Rangstufen herrscht seit ihrer Einführung ein Streit (↑Art: Tab. 15). Linné betont zwar die Realität seiner Abgrenzungen von Arten und Gattungen; für die Bildung der höheren Rangstufen gibt er aber die pragmatische Begründung des besseren Überblicks.⁵⁸ In vordarwinistischer Zeit werden die Kategorien meist als zeitlose abstrakte Klassifizierungseinheiten verstanden; nach Darwin und besonders in der explizit phylogenetischen Systematik können die Kategorien aber auch als konkrete Individuen interpretiert werden. Demgemäß schlägt W. Hennig Anfang

der 1960er Jahre vor, die Kategorien als absolute Altersklassen zu definieren: Die Kategorien der Gattung, Familie, Ordnung, Klasse etc. sind demnach über die Zeit ihres Ursprungs definiert (z.B. die *Klasse* als eine monophyletische Gruppe, deren Ursprung in der Zeit zwischen Kambrium und Devon liegt, d.h. deren älteste nur den Angehörigen der Klasse gemeinsame Vorfahren – also die Angehörigen der »Stammart«⁵⁹ – in der Zeit zwischen Kambrium und Devon lebten).⁶⁰ Eine konsequente Anwendung dieses Prinzips scheitert an der noch sehr mangelhaften Kenntnis des Verlaufs der Phylogenese. Außerdem fügen sich viele traditionelle systematische Kategorien nicht dieser Einteilung: So gelten die Säugetiere (Mammalia) traditionell als »Klasse« und die Hautflügler (Hymenoptera) als »Ordnung«, auch wenn ihr Alter eher dem einer Familie entspricht (vgl. Tab. 274). Bei fortschreitendem Wissen über den Verlauf

der Phylogenese wird es zunehmend möglich sein, eine absolute Datierung des Alters von Taxa anzugeben (↑Phylogenese: Abb. 406).⁶¹

Diesen Bestrebungen einer objektiven Bestimmung des Alters der systematischen Kategorien entgegenlaufend geben viele Autoren die Kennzeichnung der monophyletischen Einheiten über die Terminologie der traditionellen Kategorien ganz auf: Im Rahmen der phylogenetischen Systematik bemühen sie sich zwar um eine Rekonstruktion von monophyletischen Gruppen, sie verzichten aber auf die Zuschreibung eines bestimmten Kategoriennamens.⁶² P. Ax, der diesen Weg geht und auf die Angabe der Kategorien verzichtet, bezeichnet sie 1984 als »reine Erfindungen des menschlichen Gehirns ohne irgendeine Realität und Objektivität«.⁶³

Familien, Ordnungen, Klassen, Stämme, Reiche

Die Einführung der Bezeichnungen für die systematischen Rangstufen erfolgt seit Ende des 17. Jahrhunderts (für die Kategorien »Gattung« und »Art«, ↑Art). Der Botaniker J.P. de Tournefort ist der erste, der für die Benennung der Gattungen von Pflanzen grundsätzlich nur ein Wort verwendet.⁶⁴ Die Namen von vielen der 698 von Tournefort unterschiedenen Gattungen werden später von Linné übernommen. Um die »Natürlichkeit« der »Verwandtschaft« der von ihm zusammengefassten Gruppen zum Ausdruck zu bringen, führt P. Magnol 1689 nach dem Vorbild der menschlichen Verwandtschaftsgruppen die taxonomische Einheit **Familie** ein.⁶⁵ Linné nennt diese

Gruppen 1735 **Ordnungen**.⁶⁶ Nachdem sich im 19. Jahrhundert der Begriff der Familie etabliert, wird die Ordnung als die darüber liegende taxonomische Ebene behandelt. Über der Ordnung wiederum liegen die **Klassen**. In der Botanik findet sich eine Einteilung in Klassen 1700 bei Tournefort: Ausgehend von der Gestalt der Blüten unterscheidet er für die Blütenpflanzen 22 Klassen.⁶⁷ Darauf aufbauend gliedert Linné 1735 das gesamte Pflanzenreich in 24 Klassen.⁶⁸ Das Tierreich gliedert Linné 1735 in sechs Klassen (s.u.).

Verschiedene Klassen werden in der taxonomischen Hierarchie zu einem **Stamm** oder **Phylon** zusammengefasst. Als taxonomische Termini werden diese Ausdrücke 1866 von E. Haeckel eingeführt. Haeckel gliedert die Vielfalt der Organismen in acht »Stämme des Protistenreichs«, sechs »Stämme des Pflanzenreichs« und fünf »Stämme des Tierreichs«.⁶⁹

Die höchste Kategorie zur taxonomischen Einteilung der Lebewesen bilden die **Reiche**. Seit der Antike ist es üblich, drei Reiche physischer Körper zu unterscheiden: das Reich der Mineralien, Pflanzen und Tiere. Die Kennzeichnung dieser drei Gruppen als »Reiche« findet sich bereits in alchemistischen Schriften des Mittelalters, so im 15. Jahrhundert bei G. Ripley.⁷⁰ Einflussreich für die spätere taxonomische Gliederung wird die Aufnahme dieser Dreiteilung bei Autoren der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts, u.a. 1665 durch J. Schröder⁷¹ und 1679 durch J. Jungius (»Regnum Mineralium«; »Regnum Vegetalium, sive Stirpium« und »Regnum Animalium«⁷²). Auch Linné unterscheidet 1735 die drei Reiche der Tiere, Pflanzen und Mineralien. Bis ins 19. Jahrhundert ist diese Dreiteilung bestimmend. Noch 1861 führt J. Hogg seine Kategorie der »Protoctista« (↑Einzeller) als »viertes Reich der Natur« neben den drei bestehenden Reichen der Tiere, Pflanzen und Mineralien ein.⁷³ Die Zusammenfassung der Tiere und Pflanzen zu der einheitlichen Gruppe der Lebewesen und deren Entgegensetzung zu den anorganischen Körpern ist aber im Grunde bereits seit der Antike etabliert und wird seit Ende des 18. Jahrhunderts terminologisch durch die Auszeichnung der Tiere und Pflanzen als ↑Organismen markiert.

Geologische Epoche	Alter (Mio. Jahre)	Kategorie	Beispiel 1 (Mio. Jahre)	Beispiel 2 (Mio. Jahre)
Miozän	5-25	Gattung	Hominidae (5)	Apis mellifera (?)
Oligozän-Obere Kreide	25-100	Tribus	Primates (50)	Apis (30)
Untere Kreide-Trias	100-250	Familie	Mammalia (220)	Hymenoptera (220)
Perm-Karbon	250-360	Ordnung	Theromorpha (300)	Holometabola (300)
Devon-Kambrium	360-590	Klasse	Chordata (500)	Insecta (380)
Präkambrium	590-	Stamm		

Tab. 274. Versuch der Bestimmung von systematischen Kategorien über das absolute Alter (d.h. die absolute zeitliche Entfernung) der Epoche, in der die nur den Mitgliedern eines Taxons gemeinsame Vorfahrenpopulation existierte. Die traditionellen Kategorien der Wirbeltiere und Insekten fügen sich offensichtlich nicht dieser Einteilung: So gelten die Mammalia (Säugetiere) traditionell als »Klasse« und die Hymenoptera (Hautflügler) als »Ordnung« (in Anlehnung an: Hennig, W. [1960]. *Phylogenetic Systematics*, Urbana 1966: 185-191).

Großgliederungen des Pflanzenreichs

Ein die Biologie dominierendes Projekt bildet die Klassifikation der Pflanzen und Tiere vom Ende des 17. bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. Dieses Jahrhundert der »Naturgeschichte« ist von »Sammelleidenschaft und Klassifikationsdrang« (Lepenes 1976) beherrscht.⁷⁴ Der einflussreichste Forscher dieses Ansatzes ist C. von Linné. Er beschreibt 1753 etwa 6.000 verschiedene Pflanzenarten und 1758 rund 4.000 verschiedene Tierarten.⁷⁵ Linné schätzt, dass beide Gruppen jeweils etwa 10.000 Arten umfassen. Eine sehr viel realistischere Schätzung stammt von Linnés Zeitgenossen E.A.W. Zimmermann, der für die Anzahl der Tierarten 1783 eine Größenordnung von »gewiß leicht höher, als sieben Millionen« angibt, wodurch die Tiere »das Pflanzenreich mehr denn zehnfach übertreffen«.⁷⁶ Die Anzahl der tatsächlich beschriebenen Arten steigt im 18. und 19. Jahrhundert rasant an: In A.P. de Candolles Übersicht über die Pflanzen, die zwischen 1824 und 1873 erscheint, werden allein 59.000 Arten dicotyledoner Pflanzen beschrieben.⁷⁷

In Linnés ›Systema naturae‹ bildet die systematische Kategorie der *Klasse* innerhalb der drei Reiche die oberste Ebene. In einer einzigen Klasse zusammengefasst werden in Linnés System alle Pflanzen ohne deutlich erkennbare Blüten, d.h. die Pilze, Algen, Moose und Farne; Linné führt für diese Klasse 1735 die Bezeichnung *Cryptogamia* ein (vgl. Tab. 275).⁷⁸ Die den Kryptogamen gegenübergestellten Klassen von Pflanzen mit deutlich sichtbaren Blüten fasst Linné als *Publicae* zusammen. J.-F.B. de Saint-Amans benutzt für sie 1791 erstmals den Ausdruck *Phanerogamen* (›plantes, végétaux phanerogames‹)⁷⁹; bekannt wird diese Bezeichnung durch die Verwendung bei E.P. Ventenat im Jahr 1799⁸⁰. Seit der Begriffsprägung durch K. Goebel im Jahr 1882 werden die Phanerogamen meist als *Spermatophyta* (Samenpflanzen) bezeichnet (Goebel spricht von ›Spermaphyta‹⁸¹). Die Spermatophyta sind durch das Vorhandensein einer *Samenanlage* ausgezeichnet, aus der sich nach der Befruchtung der Same entwickelt und die aus einem Sporenbehälter (Sporangium der Megasporen) und deren Hülle (Integument) besteht. In einem noch nicht streng terminologischen Sinn erscheint das Wort ›Samenanlage‹ Ende des 18. Jahrhunderts, zuerst 1783 in einer Übersetzung eines Ausdrucks von C. de Bonnet durch J. Hedwig (›Geoffroy nimmt an, daß die befruchtende Materie der Pflanzen, der Blumenstaub sey, und vermittelt dem Griffel zu den Saamenanlagen komme‹⁸²; bei Bonnet 1774: ›embryons‹⁸³); terminologisch wird das Wort seit Mitte des 19. Jahrhunderts verwendet⁸⁴.

A.-L. de Jussieu gliedert in seinem großen Werk von 1789 über die Gattungen der Pflanzen, die nach ›natürlichen Ordnungen‹ gegliedert sind, die Pflanzen in die drei großen Gruppen der *Acotyledones* (Algen, Pilze, Moose, Farne), *Monocotyledones* und *Dicotyledones*. Die Unterscheidung von ein- und zweikeimblättrigen Pflanzen liegt auch bereits dem einhundert Jahre zuvor erschienen System J. Rays zugrunde, allerdings gliedert Ray, der antiken Tradition folgend, die Pflanzen darüber noch in die Gruppen der Bäume, Sträucher und Kräuter (vgl. Tab. 275). De Jussieu unterteilt die zweikeimblättrigen Pflanzen weiter nach der Anzahl der Blütenblätter in Apetalae, Monopetalae und Polypetalae und schließlich nach der Stellung des Fruchtknotens (vgl. Tab. 275).⁸⁵ Insgesamt werden in diesem Werk 1754 Gattungen unterschieden. Von anderen Autoren werden diese Bezeichnungen de Jussieus übernommen.

Nicht an den Geschlechtsorganen, sondern vielmehr an der Gliederung des vegetativen Körpers in Sprossachse, Wurzel und Blatt (›Cormus‹) orien-

tiert, ist die Einteilung der Pflanzen in *Cormophyten* (›Gefäßpflanzen‹; d.i. Samenpflanzen, Farne und z.T. Moose) und *Thallophyten* (›Lagerpflanzen‹; d.i. Pilze, Algen, später auch viele Moose), die S. Endlicher 1836 einführt (vgl. Tab. 275).⁸⁶ Die Moos- und Farnpflanzen sowie die Samenpflanzen werden seit A. Engler (1887) als *Embryophyta*⁸⁷ und später als *Embryobionta*⁸⁸ zusammengefasst.

In erster Linie auf der Basis der Fortpflanzungsart und der Farbstoffzusammensetzung unterscheidet R. von Wettstein 1901-08 für das Pflanzenreich sieben ›Stämme‹: Myxophyta (Schleimpilze), Schizophyta (Bakterien), Zygomphyta (einzellige Algen), Euthallophyta (ein- und mehrzellige Algen), Phaeophyta (Braunalgen), Rhodophyta (Rotalgen) und Cormophyta (die höheren Pflanzen, d.h. die Samenpflanzen, Farne und Moose).⁸⁹

In dem verbreiteten ›Lehrbuch der Botanik‹, das in der ersten Auflage von 1894 E. Strasburger herausgibt, werden anfangs die beiden ›Abteilungen‹ der ›Cryptogamen‹ und ›Phanerogamen‹ unterschieden (parallel zur Einteilung der Allgemeinen Botanik in die beiden ›Abteilungen‹ der Morphologie und Physiologie).⁹⁰ Die taxonomische Kategorie der ›Abteilung‹ entsteht aber nicht aus den Gliederungseinheiten eines Lehrbuchs, sondern wird bereits zuvor in rein systematischer Hinsicht für eine hohe taxonomische Rangstufe verwendet, z.B. 1876/83 von A.W. Eichler für die fünf Gruppen der Thallophyten, Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angeriospermen sowie 1892 von A. Engler für die obersten vier Taxa seines Systems (vgl. Tab. 275).⁹¹ Im ›Strasburger‹ bilden später die ›Thallophyta‹ (Bakterien, Algen, Pilze und Flechten), ›Bryophyta‹ (Moose) und die ›Pteridophyta‹ (Farne) zusammen die erste und die ›Spermatophyta‹ (Samenpflanzen) die zweite ›Abteilung‹ der speziellen Botanik. Ab der 22. Auflage von 1944 werden die vier Abteilungen der Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta und Spermatophyta unterschieden (aus dem Abschnitt über die Allgemeine Botanik verschwindet dagegen die Bezeichnung ›Abteilung‹; die Botanik wird insgesamt in vier ›Teile‹ gegliedert: ›Morphologie‹, ›Physiologie‹, ›Systematik‹ und ›Pflanzengeographie‹; von ›Abteilungen‹ ist nur noch in der Systematik die Rede). Den Status von Abteilungen behalten die Bryophyta, Pteridophyta und Spermatophyta bis zur 34. Auflage des ›Strasburger‹ von 1998 bei (Bearbeiter F. Ehrendorfer), allein die ›Thallophyten‹ werden in dieser Auflage in vierzehn nebeneinanderstehende Abteilungen eingeteilt. Daneben führt Ehrendorfer bereits in der 32. Auflage des ›Lehrbuchs der Botanik‹ von 1983 die Kategorie des *Organisationstyps* ein (↑Ty-

pus). Organisationstypen sind für Ehrendorfer Organismengruppen, »die zwar nicht notwendigerweise verwandt sind, aber in Merkmalen ihrer äußeren (d.h. morphologischen) bzw. auch inneren (d.h. anatomischen und cytologischen) Organisation weitgehend übereinstimmen. Organisationstypen entsprechen vielfach Entwicklungs- bzw. Organisationsstufen und spiegeln dann die im Verlaufe der Evolution mehrfach unabhängig vollzogenen Anpassungen an die hauptsächlichen Lebensbedingungen auf unserer Erde und die allgemeine Höherentwicklung der Organismen wider.«⁹² Ehrendorfer unterscheidet in der 32. bis 34. Auflage des »Strasburger« für die Botanik sieben Organisationstypen: Bakterien, Prokaryotische Algen, Eukaryotische Algen, Schleimpilze, Pilze, Flechten sowie Moose und Gefäßpflanzen (Embryophyta: Farne und Samenpflanzen). J.W. Kadereit gliedert das System des »Strasburger« in der 35. Auflage von 2002 und in der 36. Auflage von 2008 in drei »Reiche« oder »Domänen«: die Bacteria, Archaea und Eucarya (er folgt darin also C. Woese; s.u.). Die Eucarya setzen sich aus sieben Unterreichen zusammen, das letzte der Grünen Pflanzen (Chlorobionta) besteht aus zwei Abteilungen, die Chlorophyta und Streptophyta, letztere umfassen 13 Unterabteilungen, eine davon bildet das Taxon der Samenpflanzen.⁹³

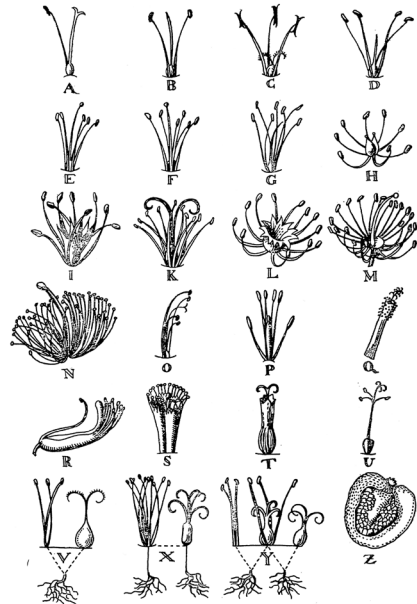
Auch die nicht-phylogenetische Kategorie des Organisationstyps behält Kadereit bei. Im Gegensatz zu Ehrendorfer ordnet Kadereit 2008 auch die Organisationstypen in einem hierarchischen System an; so werden sowohl die Embryophyten (Moose, Farne und Samenpflanzen) als auch die Tracheophyten (Farne und Samenpflanzen) wie die Pteridophyten (Farne) als »Organisationstypen« bezeichnet.⁹⁴

Großgliederungen des Tierreichs

Die Tiere gliedert Linné 1735 in die sechs Klassen der Vierfüßer (»Quadrupedia«), Vögel (»Aves«), Reptilien und Amphibien (»Amphibia«), Fische (»Pisces«), Insekten (»Insecta«) und Würmer (»Vermes«; einschließlich der Zoophyten) (vgl. Tab. 276).⁹⁵ Bis zur letzten Auflage der »Systema naturae« von 1788 bleibt diese oberste Einteilung erhalten (nur die Bezeichnung der ersten Klasse ändert sich in der zehnten Auflage von 1758 zu »Mammalia«). In der ersten Auflage von 1735 gibt Linné die Namen von 549 Tierarten; in der zehnten Auflage von 1758 sind es 4387; und in seiner zwölften Auflage von 1766 rund 5890 Arten.

An die Stelle der alten aristotelischen Zweiteilung der Tiere in Bluttiere und blutlose Tiere (vgl. Tab. 273) tritt am Ende des 18. Jahrhunderts eine andere Unterscheidung, nämlich die – in Linnés »Systema naturae« bereits angelegte⁹⁶ – Differenzierung zwischen

Clarif: LINNÆI. M. D. METHODUS plantarum SEXUALIS in SISTEMATE NATURÆ defcripta



G.D. EHRET. Palatheidelb.
fecit & edidit

Lugd. bat: 1736

Abb. 518. Linnés Sexualsexsystem zur Klassifikation von Pflanzen anhand ihrer Blüten: Die Anzahl und Anordnung der Staubfäden legt die »Klassen« des Systems fest; die Anzahl der Stempel die »Ordnungen« innerhalb der Klassen (Zeichnungen zur Illustration von Linnés Sexualsexsystem aus einem Einblattdruck von G.D. Ehret, Leiden 1736) (aus Linné, C. von (1736/54). *Genera plantarum*, Reprint Weinheim 1960).

Wirbeltieren und wirbellosen Tieren. Bei A.J.G.C. Batsch findet sich dies 1788 angekündigt durch die Einteilung der Tiere in die beiden großen Gruppen der »Knochenthiere« (»Ossea«, mit den vier Klassen der »Säugthiere«, »Vögel«, »Amphibien« und »Fische«)⁹⁷ und der »Schaalenthier« (»Crustacea«, mit den zwei Klassen der Insekten und Würmer)⁹⁸. Eine terminologische Unterscheidung zwischen beiden Gruppen führt auch A.N. Duchesne 1795 mit den Bezeichnungen »Wirbeltiere« (»vertebrosa animalia«) und »Wirbellose« (»invertebrosa«) ein.⁹⁹

G. Cuvier, der führende vergleichende Anatom seiner Zeit, gliedert zu Beginn des 19. Jahrhunderts die Tiere in vier große Gruppen, denen jeweils Typen zugrundeliegen, nach denen alle Organismen gebaut seien (»j'ai trouvé qu'il existe quatre formes principales, quatre plans généraux, d'après lesquels

Theophrast (ca. 300 v.C.)	J. Ray (1686)	Linné (1735)	de Jussieu (1789)	Endlicher (1836)
Kräuter	Arbor [Baum]	Publicæ	Acotyledones (Fungi,	Thallophyta
Halbsträucher	Frutex [Strauch]	Monoclinia	Algæ, Hepaticæ,	Protophyta
Sträucher	Suffrutex [Halbstr.]	Diffinitas	Musci, Filices, Naiades)	Algæ
Bäume	Herba [Kraut]	Indifferentissima	Monocotyledones	Lichenes
	Imperfectæ	Monandria	Stamina hypogyna	Hysterophyta
	Fungi	Diandria	Stamina perigyna	Fungi
	Algæ	Triandria	Stamina epigyna	Cormophyta
	Musci	Tetrandria	Dicotyledones	Acrobrya
	Perfectiores	Pentandria	Apetalæ	Anophyta
	Minutissimo	Hexandria	Stamina epigyna	Hepaticæ
	Majore (Pl. seminal.)	Heptandria	Stamina perigyna	Musci
	Bifolia	Octandria	Stamina hypogyna	Protophyta
	Imperfecto	Enneandria	Monopetalæ	Equiseta
	Perfecto	Decandria	Corolla hypogyna	Filices
	Unifolia	Dodecandria	Corolla perigyna	Hydropterides
	Imperfecto	Isocandria	Corolla epigyna	Selagines
	Perfecto	Polyandria	antheris connatis	Zamiae
		Subordinatio	antheris distinctis	Hysterophyta
		Didynamia	Polypetalæ	Rhizantæ
		Tetradynamia	Stamina epigyna	Amphibrya
		Affinitas	Stamina hypogyna	Acramphibrya
		Monadelphia	Stamina perigyna	Gymnospermae
		Diadelphia	Diclines irregulares	Apetalæ
		Polyadelphia		Gamopetalæ
		Syngenesia		Dialypetalæ
		Gynandria		
		Diclinia		
		Monoecia		
		Dioecia		
		Polygamia		
		Clandestinae		
		Cryptogamia		

Tab. 275. Obere Einteilungen des Pflanzenreichs.

tous les animaux semblent avoir été modelés»).¹⁰⁰ Cuvier bezeichnet seine vier Gruppen als ›Abteilungen‹ (›divisions‹) oder ›Verzweigungen‹ (›embranchemens‹¹⁰¹) und gibt ihnen 1817 folgende Namen: *Animalia vertebrata* (Wirbeltiere), *Animalia mollusca* (Weichtiere), *Animalia articulata* (Gliedertiere) und *Animalia radiata* (radiärsymmetrische Tiere, z.B. viele »Zoophyten«).¹⁰² Cuvier rechtfertigt seine Einteilung damit, dass sie auf dem Nervensystem der Tiere beruhe und dieses im Grunde »das Ganze Tier« sei, insofern die anderen Systeme nur existierten, um diesem zu dienen (›Le système nerveux est le même dans chaque forme; or, le système nerveux est au fond tout l'animal; les autres systèmes ne sont là que pour le servir ou pour l'entretenir«).¹⁰³ 1795 schlägt Cuvier bereits eine Einteilung der Gruppe der »Würmer« in sechs Klassen vor: Weichtiere, Krebstiere, Insekten, Würmer, Stachelhäuter und Zoophyten.¹⁰⁴

Eine feine Unterteilung der Gruppe der Wirbellosten gibt auch J.B. de Lamarck 1815-22.¹⁰⁵ Er unterscheidet bereits 1809 vierzehn Klassen von Tieren (vgl. Tab. 276; ↑Phylogenes: Abb. 380): Infusorien, Polypen, Radiaten, Würmer, Insekten, Spinnentiere, Krebstiere, Anneliden, Cirripeden, Mollusken und die vier Wirbeltierklassen, die auch Cuvier kennt: Fische, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Die Untergliederung der Gruppe der »Reptilien« – bzw. »Amphibien« bei Linné – in Kriechtiere (›Pholidoten«: »Schuppentiere«) und Lurche (›Batrachier«: »Frösche«) vollzieht B. Merrem 1820.¹⁰⁶

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden verschiedene Versuche unternommen, die Taxonomie nicht als bloße beschreibende Wissenschaft der Vielfalt der Organismen zu verstehen, sondern in der Systematik der Organismen eine gesetzmäßige Ordnung zu erkennen. W.S. MacLeay schlägt 1819-21

Eichler (1876/83)	Engler (1892)	Wettstein (1901-08)	Harder (1958)	Kadereit (2008)
Cryptogamae	Myxothallophyta	Myxophyta	Bacteriophyta	Acrasiobionta
Thallophyta	Myxomycetes	Schizophyta	Cyanophyta	Myxobionta
Algae	Euthallophyta	Zygophyta	Phycophyta	Myxomycota
Fungi	Schizophyta	Euthallophyta	Chlorophyta	Plasmodiophorom.
Bryophyta	Dinoflagella	Phaeophyta	Chrysophyta	Mycobionta
Hepaticae	Bacillariales	Rhodophyta	Pyrrophyta	Chytridiomycota
Musci	Gamophyceae	Cormophyta	Euglenophyta	Zygomycota
Pteridophyta	Fungi	Archaeogoniatae	Phaeophyta	Glomeromycota
Equisitinae	Embryophyta zoidiog.	Bryophyta	Rhodophyta	Ascomycota
Lycopodiinae	Bryophyta	Pteridophyta	Mycophyta	Basidiomycota
Filicinae	Pteridophyta	Anthophyta	Myxomycotaphyta	Glaukobionta
Phanerogamae	Embryophyta siphon.	Gymnospermae	Eumycophyta	Rhobionta
Gymnospermae	Gymnospermae	Angiospermae	Bryophyta	Heterokontobionta
Cycadaceae	Angiospermae	Dicotyledones	Pteridophyta	Labyrinthulomyc.
Coniferae		Monocotyledones	Spermatophyta	Oomycota
Gnetaceae			Gymnospermae	Cryptophyta
Angiospermae			Angiospermae	Dinophyta
Monocotyleae				Haptophyta
Dicotyleae				Heterokontophyta
				Chlorobionta
				Chlorophyta
				Streptophyta

Tab. 275. Forts.

z.B. ein quinäres System vor, das in der zirkulären Anordnung von Taxa in Fünfergruppen besteht.¹⁰⁷ Mit der Fundierung der Taxonomie in einer Phylogenetik werden diese Vorstellungen überwunden.

Nachdem C.T. von Siebold 1848 die Gruppe der Protozoen aufstellt und Insekten, Spinnen und Krebse als Arthropoden zusammenfasst¹⁰⁸ und R. Leuckart die Zoophyten in die Gruppe der Coelenterata und Echinodermata einteilt (vgl. Tab. 276)¹⁰⁹, lautet die Gliederung des Tierreiches bei C. Gegenbaur (1859): Protozoa, Coelenterata, Echinodermata, Vermes, Arthropoda, Mollusca und Vertebrata.¹¹⁰ Bis zum Ende des Jahrhunderts ändert sich an dieser Einteilung wenig: Die gleichen sieben »Stämme« unterscheidet R. Hertwig 1892 in seinem »Lehrbuch der Zoologie«.¹¹¹

E. Haeckel nimmt 1866 – ebenso wie zuvor J. Hogg und andere (†Einzeller) – von der traditionellen Zweiteilung der Vielfalt der Organismen in Tiere und Pflanzen Abstand und stellt diesen beiden Gruppen mit den *Protisten* eine dritte an die Seite. Diese dritte Einheit ist im Wesentlichen eine Restgruppe, die solche Organismen umfasst, die sich nicht den Pflanzen oder Tieren zuordnen lassen und besteht v.a. aus einzelligen Formen. Die Einteilung des Systems der Tiere folgt bei Haeckel weitgehend der Gegenbaur's. Er unterscheidet die beiden »Hauptabteilungen« der *Protozoen* oder *Urthiere* und der *Metazoen*

oder *Darmthiere*.¹¹² Bei den Pflanzen unterscheidet er sechs »Stämme«: Archephyta (Urpflanzen), Floridea (Rotalgen), Fucoidea (Braunalgen), Characeae (Armleuchter-Pflanzen), Inophyta (Faserpflanzen, d.h. Pilze und Flechten) und Cormophyta (Stockpflanzen, d.h. Moose, Farne und Samenpflanzen). Seit den frühen 1880er Jahren wird den einzelligen *Protophyten* (†Einzeller) die Gruppe der mehrzelligen Pflanzen oder *Metaphyten* gegenübergestellt.¹¹³

Weil sie von den großen Gruppen ausgehen, stellen diese Einteilungen alle »Abwärtsklassifikationen« (s.o.) dar.¹¹⁴ Der Höhepunkt der Versuche, eine Gliederung der Reiche der Organismen in große Gruppen vorzunehmen, also der Makrotaxonomie, liegt im Zeitraum von der Mitte des 18. bis zum Ende des 19. Jahrhunderts. Ab den 1880er Jahren kommt es zu einem Niedergang der makrotaxonomischen Forschung, die u.a. durch die Einsicht motiviert ist, klare und übersichtliche Klassifikationen nicht begründet geben zu können. Auch die Forderung, die Klassifikation auf der Phylogenese zu begründen, führt zu erheblichen methodischen Schwierigkeiten, denn die Phylogenese lässt sich nicht direkt beobachten. Die Taxonomen haben mit dem Zirkel zu kämpfen, die systematische Klassifikation auf der Phylogenese begründen zu wollen, die Phylogenese aber doch nur ausgehend von der Klassifikation rekonstruieren zu können.¹¹⁵

Aristoteles (ca. 340 v.C.)	Linné (1735)	Lamarck (1809)	Cuvier (1817)	von Siebold (1848)	Leuckart (1848)
Mensch	Quadrupedia	Mammalia	Vertebrata	Vertebrata	Vertebrata
Lebendgebärer Wale					
Vögel	Aves	Aves			
Eierleg. Vierb.	Amphibia	Reptilia			
Fische	Pisces	Pisces			
Kerbtiere	Insecta	Insecta	Articulata	Arthropoda	Arthropoda
Krustentiere		Crustacea			
		Arachnida			
		Cirripedia			
Weichtiere	Vermes	Annelida		Vermes	Vermes
Schaltiere		Mollusca	Mollusca	Mollusca	Mollusca
		Vermes			
		Radiata	Radiata	Zoophyta	Echinodermata
		Polypen			Coelenterata
		Infusoria		Protozoa	[Infusoria]

Tab. 276. Oberste Einteilungen des Tierreichs (erweitert nach einem Vorbild von Locy, W.A. (1908). *Biology and its Makers*: 138).

Im 20. Jahrhundert führt die Entdeckung immer weiterer Tierformen zu einer zunehmenden Unübersichtlichkeit der taxonomischen Systeme. Sowohl im makroskopischen als auch im mikroskopischen Bereich werden neue Tierstämme beschrieben (z.B. 1937 die Pogonophora und 1956 die Gnathostomulida; ↑Diversität: Tab. 50).

Der zunehmende Einsatz zytologischer, molekularbiologischer und biochemischer Methoden zu Zwecken der Systematik eröffnet ganz neue Möglichkeiten der Rekonstruktion der Stammesgeschichte. Den Grundgedanken der Rekonstruktion der Stammesgeschichte ausgehend von molekularbiologischen Daten formuliert F. Crick 1958: »Biologists should realize that before long we shall have a subject which might be called ›protein taxonomy‹ – the study of amino acid sequences of proteins of an organism and the comparison of them between species. It can be argued that these sequences are the most delicate expression possible of the phenotype of an organism and that vast amounts of evolutionary information may be hidden away within them.«¹¹⁶ Pionierarbeiten der *Protein-Taxonomie*, die von der Aminosäuresequenz komplexer Moleküle ausgeht, sind in den frühen 1960er Jahren: E. Margoliash (1963) vergleichende Untersuchung des Cytochrom C-Moleküls bei sehr unterschiedlichen Organismen (↑Phylogense: Abb. 394)¹¹⁷ und E. Zuckerkandls und L. Paulings (1965) Ableitung von phylogenetischen Verhältnissen bei Primaten ausgehend von Daten des Hämoglobins¹¹⁸. Die molekularbiologischen Daten bringen aber auch das Problem mit sich, dass

die verschiedenen Methoden vielfach nicht in einem einheitlichen System konvergieren.¹¹⁹

Prokaryoten und Eukaryoten

In Bezug auf die oberste Einteilung der Organismen wird Haeckels Dreiteilung in Pflanzen, Tiere und Protisten überholt, insofern die Bakterien als eine vierte Gruppe aus den Protisten ausgegliedert werden. Diese Ausgliederung führt zu einer Zweiteilung des Systems auf oberster Ebene, die bereits in den 1920er Jahren vorgeschlagen wird: Der französische Protistenforscher É. Chatton führt 1925 – zunächst wenig beachtet – eine Einteilung der Einzeller auf zytologischer Grundlage durch, indem er die beiden Gruppen der **Prokaryoten** (»Procaryotes«, Bakterien, Blaualgen und Spirochaeten) und **Eukaryoten** (»Eucaryotes«, alle Protisten mit einem Kern) unterscheidet (vgl. Abb. 519; die beiden Ausdrücke verwendet Chatton nur in zwei Abbildungen).¹²⁰ Die Abgrenzung der komplex gebauten mehrzelligen Organismen von den Bakterien, der später hauptsächlich als ›Prokaryoten‹ beschriebenen Gruppe, bildet dabei allerdings überhaupt nicht das Ziel der Untersuchungen Chattons; ihm geht es vielmehr um die Evolution der einzelligen Flagellaten.¹²¹ Die mehrzelligen Pflanzen und Tiere rechnet Chatton erst 1938 zu den Eukaryoten (»Eucaryotes (ensemble qui embrasse aussi les Végétaux et les Métazoaires)«).¹²²

Als Zweiteilung innerhalb der Protisten wird die Unterscheidung von A. Lwoff in den 1930er Jahren übernommen (»Protistes Procaryotes, dépourvus de noyau défini et de mitochondries individualisées:

Claus (1880)	Kaestner (1954)	Remane et al. (1976)	Siewing et al. (1985)	Westheide et al. (2006)
Protozoa	Protozoa	Protozoa	Protozoa	Einzell. Eukaryota
Rhizopoda	Cytomorpha	Flagellata	Sarcomastigophora	Microspora
Infusoria	Cytoidea	Rhizopoda	Labyrinthomorpha	Archamoeba
Coelenterata	Metazoa	Sporozoa	Apicomplexa	Tetramastigota
Spongiaria	Mesozoa	Cnidosporidia	Microspora	Euglenozoa
Cnidaria	Parazoa	Ciliata	Ascetospora	Heterolobosa
Echinodermata	Eumetazoa	Metazoa	Myxozoa	Dictyostela
Vermes	Coelenterata	Porifera	Ciliophora	Protostela
Platyhelminthes	Cnidaria	Cnidaria	Metazoa	Myxogastra
Nemathelminthes	Ctenophora	Ctenophora	Placozoa	Chromista
Annelides	Bilateria	Coelomata	Porifera	Alveolata
Rotatoria	Protostomia	Protostomia	Cnidaria	Chlorophyta
Arthropoda	Kamptozoa	Tentaculata	Ctenophora	Choanoflagellata
Mollusca	Priapulida	Sipunculida	Coelomata	Acetospora
Molluscoides	Nemathelminth.	Scolecida	Archicoelomata	Myxozoa
Bryozoa	Plathelminthes	Mollusca	Chordata	Metazoa
Brachiopoda	Nemertini	Articulata	Spiralia	Parazoa
Tunicata	Mollusca	Deuterostomia		Porifera
Vertebrata	Sipunculida	Chaetognatha		Placozoa
	Annelida	Hemichordata		Mesozoa
	Onychophora	Echinodermata		Diploblast. Eumet.
	Linguatulida	Chordata		Bilateria
	Tardigrada			
	Arthropoda			
	Tentaculata			
	Deuterostomia			
	Enteropneusta			
	Echinodermata			
	Chaetognatha			
	Chordata			

Tab. 276. Forts.

Bactéries et forms affines»; »Protistes Eucaryotes, pourvus d'un noyau et de mitochondries«).¹²³

Allgemein anerkannt wird die Zweiteilung des Systems der Organismen in die beiden Gruppen der Prokaryoten (»prokaryotes«) und Eukaryoten (»eukaryotes«) erst in den 1960er Jahren. Der kanadische Bakteriologe R.Y. Stanier, der viel für die Etablierung der Begriffe beiträgt, bezieht die Unterscheidung anfangs auf zwei Typen von Zellen (und nicht auf taxonomische Einheiten): Er unterscheidet einen eukaryotischen und einen prokaryotischen Typ (»eucaryotic and procaryotic type«¹²⁴): »there are two quite different kinds of cells among existing organisms. The more highly evolved type, which we shall term the *eucaryotic cell*, is the unit of structure in all *plants* and *animals* and in several large groups of protists: *fungi*, *protozoa*, and *most algae*. A much simpler kind of cell, which we shall term the *procaryotic cell*, is the unit of structure in all *bacteria* and in one group of algae, the *blue-green algae*«¹²⁵. Erst im Anschluss

daran verbreitet sich die Rede von Eukaryoten und Prokaryoten als Taxa.¹²⁶

In der deutschen Schreibung etabliert sich neben der englischen Version »Prokaryot«/»Eukaryot« auch die Version »Prokaryont«/»Eukaryont«. G. Wagner und T. Börner empfehlen 1977 aus philologischer Sicht auch für das Deutsche die Schreibung »Prokaryot«/»Eukaryot« (wegen der Herleitung von dem griechischen Adjektiv »καρυώτης« »kernartig«).¹²⁷

Von vier zu fünf Reichen

Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts ist eine Vierteilung des taxonomischen Systems in die Gruppen der Bakterien, Einzeller, Pflanzen und Tiere verbreitet (vgl. Tab. 277). Diese Vierteilung findet sich u.a. 1938 bei H.F. Copeland¹²⁸, 1948 bei W. Rothmaler und 1970 bei F.A. Barkley¹²⁹. Rothmaler unterscheidet 1948 die Gruppen der kernlosen *Anucleobionta* (u.a. die Bakterien), die einzelligen oder thallosen *Protobion-*

ESSAI DE CLASSIFICATION DES PROTISTES (4)

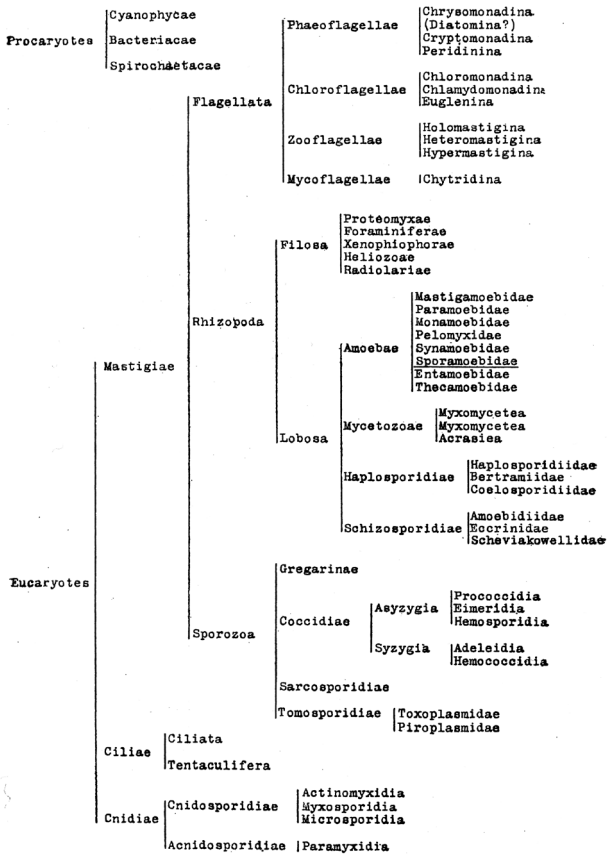


Abb. 519. Erste Gegenüberstellung von Prokaryoten und Eukaryoten in einer Übersicht über die Protisten (Einzeller) aus dem Jahr 1925. Zu den Prokaryoten werden – wie auch später allgemein üblich – die Bakterien (einschließlich der Spirochäten) und Blaualgen gerechnet; noch nicht enthalten sind allerdings die Pflanzen und Tiere (aus Chatton, E. (1925). *Pansporella perplexa*. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 8, 5-85: 76).

ta (Einzeller, Algen, Pilze, Flechten), die vielzelligen *Cormobionta* (Pflanzen mit Spaltöffnungen) und die vielzelligen *Gastrobionta* (Tiere mit Magen-Darm-Kanal).¹³⁰ Eine scharfe Trennung der Einzeller von den niederen Pflanzen ist nach Rothmaler nicht möglich; er betrachtet die vier Reiche als *Organisations-typen* (↑Typus).

R.H. Whittaker macht aus diesen vier Gruppen 1969 fünf, indem er für die Pilze ein eigenes »Reich« schafft, das neben den anderen vier steht.¹³¹ Whittakers Ziele in seiner Klassifikation sind allerdings nicht auf ein streng genealogisches System gerichtet, sondern enthalten die Absicht, auch die unterschied-

lichen Lebensformtypen der Organismen abzubilden: Den drei fundamentalen Weisen der Ernährung: Photosynthese, Absorption und Ingestion – er bezeichnet sie auch als Produktion, Reduktion und Konsumtion und spricht von »funktionalen Reichen« –, ordnet er die drei Gruppen der Pflanzen, Pilze und Tiere zu. Diese drei Ernährungsweisen, die Whittaker als drei Richtungen der Evolution interpretiert, sollen sich aus der in ihrer Ernährungsweise noch nicht festgelegten Gruppe der Protisten (einschließlich der Bakterien) entwickelt haben (vgl. Abb. 520).¹³²

Die von Whittaker vertretene Fünfteilung des Systems der Lebewesen findet viele Anhänger.¹³³ Die weitere Unterteilung dieser Gruppen ist allerdings uneinheitlich. L. Margulis und K.V. Schwartz unterscheiden in den 1980er Jahren 17 Stämme der Monera (Bakterien und Blaualgen), 27 der Protoctista (Einzeller, Algen und Schleimpilze), 5 der Fungi (Pilze), 33 der Animalia (Tiere) und 10 der Plantae (Pflanzen).¹³⁴ Bei W. Westheide und R. Rieger sind es 1996 (bzw. in der 2. Aufl. 2007) 13 (10) Untergruppen der Einzeller und 29 (18) Gruppen, die auf der Ebene der traditionellen »Stämme« die Metazoa ausmachen.¹³⁵ Für das System der Pflanzen unterscheiden Bresinsky et al. 1998 5 »Abteilungen« der Pilze, 9 der Eukaryotischen Algen und 3 der »Grünen Landpflanzen«.¹³⁶

Die meisten gegenwärtigen Klassifikationen gehen weiterhin von einer Gliederung der Eukaryonten in vier bis fünf Gruppen aus. Es werden die Taxa Pflanzen (Plantae), Pilze (Fungi), Tiere (Animalia) und Einzeller (Protista) unterschieden,

wobei letztere in die Gruppe der heterotrophen Protozoa und der autotrophen Chromista (Chlorophyll c-Algen, d.h. u.a. Braunalgen, Goldalgen und Kieselalgen) unterteilt werden kann.¹³⁷

Die Verteilung der Arten über die angegebenen Gruppen (»Stämme«) ist allerdings sehr ungleich: Während die eine Gruppe der Gliederfüßer (Arthropoda) 60% aller Arten auf sich vereinigt, weisen 63 der 74 Gruppen (d.h. 85%) weniger als 1% der beschriebenen Arten auf (↑Diversität: Tab. 50).

Drei Domänen

Allerdings führen später genauere molekularstruk-

turelle Untersuchungen der ribosomalen RNA (\uparrow Zelle/Ribosomen) zu der Einsicht, dass es innerhalb der \uparrow Bakterien eine Gruppe gibt (die »Archaeobakterien«), die zumindest in Bezug auf einige Merkmale (z.B. die Ribosomen und die Zellwand) mit den anderen Organismen (den Eukaryoten) näher verwandt ist als mit den restlichen Bakterien.

In diesem Zusammenhang wird die Einteilung der Lebewesen in »Reiche« durch das Konzept der **Domänen** abgelöst. Aufgrund molekular-genetischer Untersuchungen unterscheiden C.R. Woese und G.E. Fox 1977 zunächst die beiden Domänen der Prokaryoten und Eukaryoten (»domain of organization«).¹³⁸ 1990 unterscheiden Woese, Kandler und Wheelis dann aufgrund genetischer Untersuchungen der ribosomalen RNA von sehr unterschiedlichen Organismen die drei Domänen der **Eucarya**, **Procarya** und **Archaea** als die obersten taxonomischen Gliederungseinheiten des Systems der Organismen.¹³⁹

Nicht alle Biologen akzeptieren aber diese Einteilung.¹⁴⁰ Kritisiert wird die Begründung der Dreiteilung auf der Untersuchung nur des einen Merkmals der ribosomalen RNA.¹⁴¹ Im Hinblick auf ihren Organisationstyp stünden die Archaeobakterien den Eubakterien sehr viel näher als den Eukaryoten: Allein die Eukaryoten wiesen u.a. folgende Merkmale auf: einen echten Zellkern, proteinreiche Chromosomen, eine Mitose und eine echte Sexualität mit einer Meiose (\uparrow Zelle). Diesem Einwand kann entgegnet werden, dass Organisationstypen eben gerade nicht phylogenetischen Einheiten entsprechen müssen. Es stellt eine alles andere als selbstverständliche Tatsache dar, dass die Verwandtschaftsgruppen weitgehend auch morphologischen Typen und Lebensformen entsprechen (\uparrow Lebensform). Es ist ein Faktum ohne gute theoretische Begründung, dass die fundamentalen Baupläne, die in einer Abstammungslinie einmal ausgebildet wurden, in der Regel über Hunderte von Jahrillionen konserviert bestehen bleiben und offensichtlich nur in wenigen Fällen umgewandelt werden. Allein vor dem Hintergrund dieser faktischen Korrelation von Verwandtschaftsgruppe und Organisationstyp kann es verwundern, wenn ähnliche Organisationstypen in unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen ausgebildet werden, wie die bakterienähnliche Gestalt bei den Archaea und Procarya.

E. Mayr argumentiert darüber hinaus, eine biologische Klassifikation habe sich nicht nur an phylogenetischen Gesichtspunkten zu orientieren, sondern auch an praktischen Erwägungen für die Handhabbarkeit

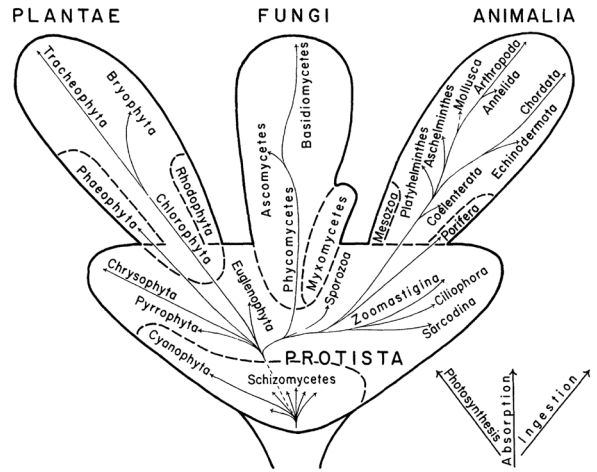


Abb. 520. Einteilungsschema der Organismen in die großen Gruppen (»Reiche« und »Stämme«). Den drei Gruppen der Pflanzen, Pilze und Tiere werden die drei Ernährungsweisen der Photosynthese, Absorption und Ingestion zugeordnet (aus Whittaker, R.H. (1959). *On the broad classification of organisms. Quart. Rev. Biol.* 34, 210-226: 217).

des Systems.¹⁴² Die Kontroverse über die oberste Einteilung der Organismen mündet hier also in Auseinandersetzungen über die theoretische Basis der biologischen Klassifikation (\uparrow Systematik). Woese hält Mayr in diesem Zusammenhang eine anthropozentrische Voreingenommenheit vor, weil er von der für den Menschen sichtbaren Diversität ausgeht und die überwältigende Vielfalt der Mikroorganismen unzureichend berücksichtigt: »Dr. Mayr's biology reflects the last billion years of evolution; mine, the first three billion. His biology is centered on multicellular organisms and their evolution; mine on the universal ancestor and its immediate descendants. His is the biology of visual experience, of direct observation. Mine cannot be directly seen or touched.«¹⁴³

Vom Stammbaum zum Netzwerk?

In den letzten Jahren wird die Hoffnung auf einen »universalen Stammbaum« aller Lebewesen durch den Nachweis von Genen unterschiedlicher Herkunft in vielen Bakterien und auch Eukaryoten erschüttert. So soll das menschliche Genom (des Zellkerns) zwischen 113 und 223 Gene enthalten, die von Bakterien stammen.¹⁴⁴ Wenn der so genannte »laterale Gentransfer« von Organismen einer Stammlinie auf die einer anderen ein häufiges Ereignis in der Evolution des Lebens gewesen ist, dann wird der Stammbaum und eine hierarchische (enkaptische) Klassifikation aber zu einem ungeeigneten Mittel der Repräsen-

Haeckel 1902	Chatton 1925	Copeland 1938	Whittaker 1959	Whittaker 1969	Cavalier-Smith 1981	Woese et al. 1990
Monera (Protistenreich)	Prokaryota	Monera Protista	Protista	Monera Protista	Bacteria Protista	Procarya Archaea
Metaphyta (Pflanzenreich)	Eukaryota	Plantae	Plantae Fungi	Plantae Fungi	Plantae Fungi Chromista	Eucarya
Metazoa (Tierreich)		Animalia	Animalia	Animalia	Animalia	

Tab. 277. Oberste Einteilung des Systems der Organismen im 20. Jahrhundert (Die Gliederung Chattons bezieht sich anfangs allein auf Protisten).

tation der Phylogenese (↑Hierarchie; Phylogenese/Stammbaum: retikulante Evolution). Die meisten dieser Transferereignisse finden jedoch unter Bakterien statt und liegen zeitlich vor der Entstehung der Vielzeller.¹⁴⁵

Code der Nomenklatur

Die Bezeichnung ›Code‹ für das Regelwerk zur Benennung biologischer Taxa erscheint in den diesbezüglichen Vorschlägen seit den 1880er Jahren, so 1881 im Entwurf der französischen geologischen Vereinigung (›le code Strickland‹¹⁴⁶) und 1886 im Regelwerk der amerikanischen ornithologischen Union¹⁴⁷. Als Aufgabe eines Codes der Nomenklatur gilt die Formulierung von Kriterien, die bei der taxonomischen Klassifikation eines Organismus oder eines Taxons zu berücksichtigen sind und die regulieren, welche Benennungen in der Vergangenheit Gültigkeit haben (Stoll 1961: ›the set of criteria to be met in giving to an animal, or to a taxonomic group of animals, a scientific name, with its proper reference of author and date; and to regulate inter se names that have been given in the past‹).¹⁴⁸

Eine Reihe von Regeln für die Benennung von Organismen legt Linné bereits 1736 nieder und erweitert diese zu einem umfangreichen Regelkatalog, den er 1751 veröffentlicht.¹⁴⁹ Linnés Regelwerk wird wiederholt neu aufgelegt und behält fast einhundert Jahre seine Autorität. Es schafft die Grundlage für die Entwicklung einer einheitlichen und stabilen Nomenklatur, mit der eine einfache und verbindliche Benennung der Taxa erfolgt.

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erschwert sich die Situation der Taxonomen, weil sie eine Flut von Neubeschreibungen von Arten (u. a. aus außereuropäischen Ländern) und von Vorschlägen für eine Umbenennung zuvor beschriebener Taxa erreicht. Eine Übersicht und Identifizierung der bekannten Formen wird damit fast unmöglich, so dass das erneute Be-

dürfnis einer Regelung der biologischen Namensgebung entsteht. Eine erste Regelung der zoologischen Nomenklatur wird von einer britischen Kommission erarbeitet und 1842 von H. Strickland herausgegeben.¹⁵⁰ Die Richtlinien sind pragmatischer Natur: Alle bereits gebräuchlichen Namen sollten beibehalten werden (Prinzip der Konservativität) und jede Neubeschreibung wird im Sinne einer Taufe verstanden, die für die Zukunft Gültigkeit behält (›law of priority‹). Die Namen können also nicht falsch sein, sondern werden als Konventionen verstanden.¹⁵¹ Ausdrücklich stellt H. Strickland schon 1835 fest, die biologischen Artnamen seien als Eigennamen anzusehen und stellten insofern arbiträre Zeichen dar (›the object of the specific name is precisely the same as that of all names whatever; which have been defined to be, ›arbitrary signs adopted to represent real things or conceptions‹. Hence, the use of names is, in fact, nothing more than a kind of memoria technica (artificial memory)‹).¹⁵² Es ist nach Strickland daher nicht notwendig, dass die Artnamen irgendeine wörtliche Bedeutung hätten (›it is not [...] essential that the meaning of the name should precisely designate the species; or, indeed, that it should have any meaning at all‹).¹⁵³ Erst diese Befreiung der Artnamen von essenzialistischen Bezügen ermöglicht eine konsequente Anwendung des Prioritätsprinzips in der Benennung von Arten und anderen Taxa. Die Kommission um Strickland legt als Startpunkt der Prioritätsregel die zwölfte Auflage von Linnés ›Systema naturae‹ (1766) fest, d. h. nur Bezeichnungen, die in diesem Werk oder später eingeführt werden, sind nach dem Code gültig.

Andere nationale Regelwerke erscheinen danach – so 1877 von der ›American Association for the Advancement of Science‹¹⁵⁴, 1881 von dem Internationalen Geologen Kongress¹⁵⁵, im gleichen Jahr von der ›Société Zoologique de France‹¹⁵⁶ und 1894 von der ›Deutschen Zoologischen Gesellschaft‹¹⁵⁷. Von Bedeutung ist insbesondere der Katalog der ›Ameri-

can Ornithologists' Union« aus dem Jahr 1886, weil er richtungsweisende Neuerungen bringt: die Trennung der zoologischen Nomenklatur von der botanischen, die 10. Auflage von Linnés ›Systema naturae‹ als Startpunkt der zoologischen Nomenklatur und die Etablierung der trinominalen Nomenklatur für die Artnamen, die auch den Namen der Unterart enthält (†Art).¹⁵⁸

Auf dem 1. Internationalen Kongress der Zoologie 1889 in Paris schlägt R. Blanchard ein internationales Regelwerk vor, die ›Règles de la nomenclature des êtres organisés‹, das auf diesem Kongress¹⁵⁹ und in veränderter Form auf dem 2. Kongress 1892 in Moskau¹⁶⁰, angenommen wird. Wegen der Unzulänglichkeit dieser Regeln bestehen aber weiterhin verschiedene Codes nebeneinander. Auf dem 3. Kongress stellt F.E. Schulze den Antrag zur Bildung einer Kommission, die die verschiedenen nationalen Regelwerke sichten und zu einer Synthese, zu »einem einzigen Codex« wie es Schulze formuliert, zusammenführen soll. Das erarbeitete Ergebnis wird auf den Kongressen in Cambridge 1898 als *Règles de la nomenclature zoologique*¹⁶¹ und nach Erweiterung der Kommission 1901 auf dem Kongress in Berlin angenommen und in deutscher, französischer und englischer Sprache im Anhang veröffentlicht¹⁶². Als verbindlich gilt der französische Text; erst seit dem Londoner Kongress 1958 wird der englische Text als gleichermaßen definitiv festgelegt. Außerdem wird die Bezeichnung ›Regel‹ (›Règles‹) auf diesem Kongress durch ›Code‹ ersetzt.

Die erste offizielle Ausgabe des botanischen Codes erscheint auf dem Botanischen Kongress in Paris im Jahr 1867. Auch der botanische Code wird auf den Internationalen Kongressen jeweils neu überarbeitet und erweitert. Als historischer Startpunkt für die Benennung von Pflanzen gelten Linnés ›Species plantarum‹ von 1753 und die fünfte Auflage seiner ›Genera plantarum‹ aus dem Jahr 1754. Heute werden die Richtlinien zur Benennung der biologischen Taxa von dem *Internationalen Code der Botanischen Nomenklatur* (ICBN) und dem *Internationalen Code der Zoologischen Nomenklatur* (ICZN) formuliert.¹⁶³

Phylocode

Der Internationale Code der Nomenklatur ist weiterhin an den traditionellen taxonomischen Rangstufen (Gattung, Familie, Ordnung, Klasse etc.) orientiert. Kritisiert wird diese Orientierung von einer streng phylogenetisch ausgerichteten Schule der Taxonomie, die ein alternatives Regelwerk entwickelt, den *PhyloCode*.¹⁶⁴ Dieser entstand ausgehend von einem Workshop an der Harvard-Universität im August

1998 und wird im August 1999 auf dem 16. Internationalen Botanikerkongress in St. Louis vorgestellt (Eriksson & Alverson)¹⁶⁵. Auf dem ersten Internationalen Treffen für Phylogenetische Nomenklatur im Juli 2004 wird die Gründung einer ›Internationalen Gesellschaft für Phylogenetische Nomenklatur‹ (ISPN) beschlossen. Der PhyloCode verzichtet auf die Einführung von standardisierten systematischen Rangstufen und fasst stattdessen jede monophyletische Gruppe zu einem Taxon zusammen, ohne diesem aber zwangsläufig einen Namen zu geben. Für die Nomenklatur von Arten wird vorgeschlagen, auf die binominale Nomenklatur zu verzichten und stattdessen Arten ebenso wie andere Taxa mit nur einem Wort zu bezeichnen (†Art). Der Vorteil des PhyloCodes gegenüber dem Internationalen Code liegt u.a. darin, dass sich die Taxonbezeichnung nicht mit der Mitgliedschaft einzelner Taxa ändert – wie dies nach dem Internationalen Code der Fall ist, sofern das Taxon dadurch eine andere Rangstufe erhält. Der PhyloCode gilt damit als stabiler – die Debatte über seine Vor- und Nachteile ist aber noch in vollem Gange.¹⁶⁶ Gegen seine Einführung sprechen u.a. vehemente pragmatische Gründe: Alle Artnamen müssten neu vergeben werden. Bei der einfachsten Lösung dieses Problems, der Zusammenziehung von traditionellem Gattungs- und Artnamen zu einem Ausdruck, ist nicht einzusehen, warum sie besser sein soll als die alte Artbezeichnung (z.B. *Quercus robur* statt *Quercus robur*).¹⁶⁷

Taxon

Der Ausdruck ›Taxon‹ für eine systematische Klassifikationseinheit der Biologie geht auf A. Meyer zurück, der ihn 1926 vorschlägt und als Einheit der Taxonomie von dem *Phylon* als Einheit der Phylogenese abgrenzt.¹⁶⁸ Der Begriff wird von H.J. Lam 1936 übernommen¹⁶⁹ und auf dem Botanischen Kongress in Stockholm 1950 allgemein akzeptiert.¹⁷⁰ Seit 1952 erscheint eine systematische Fachzeitschrift, die sich ›Taxon‹ nennt.¹⁷¹

Wie bereits aus der Absetzung von ›Phylon‹ deutlich wird, versteht Meyer seinen neu eingeführten Begriff nicht im Sinne einer phylogenetischen Einheit. Er schließt sich in seiner Begriffsbestimmung vielmehr an das Konzept des *Isoreagentien* an, das der dänische Botaniker C. Raunkjær 1918 prägt. Explizit heißt es bei Meyer: »Zwei oder mehr Individuen gehören dann zum selben Taxon, wenn sie im Rahmen des Isoreaktionsprinzips die gleichen Organisationsmerkmale besitzen.«¹⁷² Zu einem Taxon werden demnach alle Organismen gerechnet, die

von gleicher Konstitution sind und daher in einer bestimmten Situation gleich reagieren. Eine Klasse von Organismen, die als Taxon nach dem Isoreaktionsprinzip bestimmt wird, entspricht also weitgehend einer \uparrow *Lebensform*.

Raunkiaer zielt 1918 mit seinem Begriff des *Isoreagenten* auf eine funktionale und ausdrücklich nicht genealogische Klassifikation von Organismen. Er betrachtet dafür die gleiche Reaktion von Organismen in einer Situation als Maßstab dafür, ob die Organismen zu der gleichen (funktionalen) Klasse zu rechnen sind. Ein Isoreagent wird von Raunkiaer definiert als die »letzte und kleinste Einheit [...] der Natur und der Systematik«, genauer »der Inbegriff aller unter denselben Verhältnissen und auf demselben Stadium isoreagierenden Individuen«. ¹⁷³ In dieser »Systematik«, die Raunkiaer von einer »Erblichkeitslehre« unterscheidet, ist es nicht die Gleichheit der Vorfahren oder Nachfahren (Raunkiaer legt v.a. auf letztere Gewicht), die die Einheit der Systematik begründet: »die Erblichkeitslehre beurteilt die Individuen durch ihre Nachkommen, die Systematik direkt durch das, was sie selbst sind«. ¹⁷⁴ Von den genealogisch bestimmten Einheiten der Natur – Raunkiaer spricht von *Genospezies* ¹⁷⁵ – sind die Isoreagenten klar unterschieden: Verschiedene Isoreagenten können zur gleichen Genospezies gehören und gleiche Isoreagenten zu verschiedenen Genospezies.

Ungeeignet für eine klare Klassifikation von Organismen ist das Konzept des Isoreagenten aber, weil seine konsequente Anwendung zu einer sehr komplexen Ordnung führen würde. Denn die Reaktion eines Organismus kann in einer Situation mehr der Reaktion eines zweiten und in einer anderen Situation mehr der Reaktion eines dritten ähneln. Das Kriterium der Isoreaktion ermöglicht also keine eindeutige Klassifikation wie das der Deszendenz.

In Meyers ursprünglichem Verständnis hat sich der Begriff des Taxons daher nicht durchgesetzt. Üblich ist vielmehr die Verwendung des Ausdrucks für eine phylogenetische Einheit im Sinne eines Phylons: eine Menge von Organismen, die von einem nur ihnen gemeinsamen Vorfahren abstammen. Ein Taxon kann dabei auf allen Ebenen der taxonomischen Hierarchie bestimmt werden, z.B. als Art, Familie oder Klasse.

Über die genaue Bedeutung des Begriffs entsteht Mitte der 1950er Jahre eine Diskussion. Als »Taxon« wird dabei einerseits jede »Kategorie« der Nomenklatur angesehen – es stellt aber nicht selbst eine solche Kategorie dar, es bezeichnet also ein abstraktes Konzept. Andererseits gilt ein Taxon aber doch als eine Gruppe von Organismen, genauer eine phyloge-

netisch verwandte Gruppe von Organismen (Morton 1957: »a group of organisms related genetically« ¹⁷⁶).

Ein Vorläuferkonzept zu »Taxon« bildet der Begriff *Sippe* (mhd. sippe; ahd. sippa). C. von Nägeli, der den Ausdruck 1884 in seiner biologischen Bedeutung einführt, versteht darunter einfach »jede systematische Einheit: Rasse, Varietät, Art, Gattung, Ordnung, Classe«. ¹⁷⁷ Später werden unter einer Sippe v.a. taxonomische Kategorien unterhalb der Ebene der Art verstanden.

Heute werden Taxa vielfach von *Kladen* unterschieden (\uparrow Systematik: Abb. 509): Während unter Taxa Gruppen von Organismen, die zu einem Zeitpunkt existieren, verstanden werden (Reif 2005: »A taxon is a time-limited entity confined to one time plane« ¹⁷⁸), sind Kladen Gruppen von Organismen, die voneinander abstammen (Reif 2005: »synchron« versus »diachrone taxonomische Gruppen« ¹⁷⁹).

Ethnobiologie

Als »Ethnobiologie« (»ethnobiology«) oder »Volksbiologie« (»folk biology«) werden seit den 1930er Jahren die biologischen Ansichten schriftloser Völker bezeichnet, die insbesondere die Klassifikation der Organismen betreffen. ¹⁸⁰

Die vergleichende Völkerkunde ist bemüht, allgemeine Prinzipien der Klassifikation bei verschiedenen Völkern aufzuzeigen. Als solche Prinzipien gelten u.a.: 1. Die Klassifikation der Organismen besteht aus einem hierarchisch geordneten Satz von Taxa, die meist in einem Verhältnis des wechselseitigen Ausschlusses zueinander stehen. 2. Es werden nicht mehr als fünf oder sechs hierarchische Ebenen unterschieden. Diese können bezeichnet werden als *Anfangsgruppe* (»unique beginner«; z.B. »Pflanze« oder »Tier«), *Lebensform* (z.B. »Baum«, »Vogel«), *Gattung* (z.B. »Buche«, »Krähe«), *Art* (z.B. »Rotbuche«, »Rabenkrähe«) und *Varietät* (z.B. »Hängebuche«, »Nebelkrähe«). 3. Es werden meist zwischen fünf und zehn Lebensformen und 500 Gattungen unterschieden. 4. Als sprachlich fundamentale Einheiten erscheinen die Gattungen, die mit primären Lexemen, d.h. Ein-Wort-Ausdrücken benannt werden; die Arten und Varietäten werden im Unterschied dazu mit sekundären Lexemen, die den Gattungsausdruck modifizieren, benannt. Die Anfangsgruppe als das umfassendste Taxon erhält meist keinen Namen. ¹⁸¹

Nachweise

- 1 Candolle, A.P. de (1813). *Théorie élémentaire de la botanique*: 19.
- 2 Richter, R. (1954). Taxion (nicht „Taxon“) als Bezeichnung für die taxionomische Einheit. *Senck. Leth.* 35, 268; Wolff, E. (1954). Taxionomie, Stratigraphie und Stratonomie (nicht Taxonomie, Stratographie und Stratonomie) und Verkürzungen wie Palichnologie, Palökologie. *Senck. Leth.* 35, 115-117.
- 3 Paclt, J. (1955). Taxon und Taxonomie – oder Taxion und Taxionomie? *Taxon* 4, 177-178; ders. (1956). Nachschrift zur Wortform Taxionomie. *Taxon* 5, 55-56.; vgl. Pasteur, G. (1975). The proper spelling of taxonomy. *Syst. Zool.* 25, 192-193.
- 4 Corti, U.A. (1925). Über ein System der Kosmologie. *Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich* 70, 254-262: 257.
- 5 Schilder, F.A. (1952). Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung.
- 6 Huxley, J.S. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*: 291.
- 7 Blainville, D. de (1829). *Cours de physiologie générale et compare*, Bd. 1: 2.
- 8 Robin, C. (1850). [Vorwort]. *Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de Biologie pendant l'année 1849*, i-xi: iv; ders. (1868). *Biotaxie. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, Bd. 9, 505-507.
- 9 Simpson, G.G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*: 7ff.; Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 146.
- 10 Mayr (1982): 246.
- 11 Queiroz, K. de (1988). Systematics and the Darwinian revolution. *Philos. Sci.* 55, 238-259.
- 12 Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). *Methods and Principles of Systematic Zoology*: 19.
- 13 Goldschmidt, R. (1940). *The Material Basis of Evolution*: 5; vgl. 210; Jepsen, G.L. (1946). [Rez. Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*]. *Amer. Midl. Nat.* 35, 538-541: 539; Mayr, E. (1968). *Theory of biological classification. Nature* 220, 545-548: 548.
- 14 Mayr, E. (1969). *Principles of Systematic Zoology*: 198.
- 15 Goldschmidt (1940): 5; Fix, A.G. (1973). [Rez. Weiner, J.S. & Huizinga, J. (eds.) (1972). *The Assessment of Population Affinities in Man*]. *Biometrics* 29, 231-232: 231; Ashlock, P.D. (1974). An evolutionary systematist's view of classification. *Syst. Zool.* 28, 441-450: 441; Mayr (1982): 146.
- 16 Dixon, H.N. (1911). *Hyophilopsis*, a new genus of *Pottiaceae*. *Journal of Botany, British and Foreign* 49, 137-150: 148.
- 17 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.
- 18 Naef, A. (1919). *Idealistische Morphologie und Phylogenetik*: 20.
- 19 Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species* (dt. Die genetischen Grundlagen der Artbildung, Jena 1939): 214.
- 20 Mayr, E. (1969). The biological meaning of species. *Biol. J. Linn. Soc.* 1, 311-320: 316; vgl. ders. (1948). The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species. *Adv. Genet.* 2, 205-237: 223f.; ders. (1996). What is a species, and what is not? *Philos. Sci.* 63, 262-277: 264; Regelmann, J.-P. (1982). *Historische und funktionelle Biologie: Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution. Acta Biotheor.* 31, 205-235: 211.
- 21 Kull, K. (1992). *Evolution and semiotics*. In: Sebeok, T.A. & Umiker-Sebeok, J. (eds.). *Biosemiotics. The Semiotic Web 1991*, 221-233: 225.
- 22 a.a.O.: 226.
- 23 Hippokrates, *De dieta* 2, 46ff.
- 24 Aristoteles, *Hist. anim.* 505b25-32 (die ersten sechs Gruppen); 490b7-14 (die letzten sieben Gruppen); 523a31-b21 (die letzten vier Gruppen).
- 25 Pellegrin, P. (1982). *La classifications des animaux chez Aristote. Status de la biologie et unité de l'aristotélisme*: 139; vgl. 147; Balme, D.M. (1962). *Genos and eidos in Aristotle's biology* (dt. *Genos und Eidos in der Biologie des Aristoteles*, in: Seeck, G.A. (Hg.). *Die Naturphilosophie des Aristoteles*, Darmstadt 1975, 139-171).
- 26 Vgl. Atran, S. (1990). *Cognitive Foundations of Natural History. Towards an Anthropology of Science*.
- 27 Theophrast, *Historia plantarum* 1.3.1; vgl. Wöhrle, G. (1985). *Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften*: 112ff.
- 28 Theophrast, *Historia plantarum* (dt. *Naturgeschichte der Gewächse*, übers. v. K. Sprengel, Altona 1822): 4 (1.1.2).
- 29 Vgl. Wilkins, J. (2009). *Species. A History of the Idea*: 22.
- 30 Dioscorides, *De materia medica*.
- 31 Vgl. Nabielek, R. (1998). *Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.)*. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 88-160: 152.
- 32 Bock, H. (1539/65). *Kreütterbuch*: [15] (Vorrede §XIV); vgl. Hoppe, B. (1969). *Das Kräuterbuch des Hieronymus Bock, wissenschaftshistorische Untersuchung*; dies. (1976). *Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit*: 44.
- 33 Gesner, K. (1551). *Historia animalium*.
- 34 Bauhin, C. (1623). *Pinax theatri botanici*.
- 35 Vgl. Hoppe (1976): 59.
- 36 Vgl. Lefèvre, W. (1984). *Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie*: 197.
- 37 Cesalpin, A. (1583). *De plantis libri XVI*; vgl. Bremekamp, C.E.B. (1953). A re-examination of Cesalpino's classification. *Acta Bot. Neerl.* 1, 580-593.
- 38 Twining, T. (1876). *Science Made Easy, Lecture VIII. Outlines Of The Animal Kingdom*: 32b; Mayr, E. (1974). *Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 12, 94-128. (in: *Evolution and the Diversity of Life*, Cambridge, Mass., 433-476): 448; ders. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 158.
- 39 Ray, J. (1686-1704). *Historia generalis plantarum*, 3 Bde.

- 40 Vgl. Mayr (1982): 163.
- 41 Ray, J. (1682). *Methodus plantarum nova*: 9.
- 42 Ray, J. (1703). *Methodus plantarum emendata et aucta*: 16.
- 43 Ray, J. (1690/96). *Synopsis methodica stirpium Britannicarum*: 33; ders. (1694). *Stirpium Europæarum extra Britannias nascentium sylloge: Praefatio* [7].
- 44 Magnol, P. (1689). *Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur*.
- 45 Mayr (1974): 448; ders. (1982): 190.
- 46 Adanson, M. (1763). *Les familles naturelles des plantes*, 2 Bde.: I, clv; vgl. ders. (1757). *Histoire naturelle du Sénégal. Coquillages*; Burtt, B.L. (1966). Adanson and modern taxonomy. *Notes from the Royal Botanical Garden in Edinburgh* 26, 427-431.
- 47 Vgl. Cain A.J. (1959). *Deductive and inductive methods in post-Linnaean taxonomy*. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 170, 185-217: 188f.
- 48 Candolle, A.-P. de (1813). *Théorie élémentaire de la botanique*: 86.
- 49 Darwin, C. (1859/66). *On the Origin of Species*: 490.
- 50 Vgl. Farber, P.L. (1977). *The development of taxidermy and the history of ornithology*. *Isis* 68, 550-566.
- 51 Nägeli, C. von (1865). *Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art*: 32; vgl. Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 394.
- 52 Vgl. Gregg, J. (1950). *Taxonomy, language, and reality*. *Amer. Nat.* 84, 419-435; Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought* (Berkeley 1968): 55.
- 53 Albertus Magnus (ca. 1265). *De animalibus libri XXVI* (Münster 1916-20): 1320 (XX, 89).
- 54 Vgl. Zimmermann, W. (1953). *Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse*: 97; Willmann, R. (1985). *Die Art in Raum und Zeit*: 29.
- 55 Poche, F. (1910). *Zur Vereinheitlichung der Bezeichnung und exakteren Verwendung der systematischen Kategorien und zur rationellen Benennung der supergenerischen Gruppen*. *Verh. 8. Internat. Zool. Congr. Graz*, 819-850.
- 56 Vgl. Wagenitz, G. (1996/2003). *Wörterbuch der Botanik*: 271.
- 57 Haeckel (1866): II, 394.
- 58 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: §161.
- 59 Hennig, W. (1947). *Probleme der biologischen Systematik*. *Forsch. Fortschr.* 21/23, 276-279: 279.
- 60 Hennig, W. [1960]. *Phylogenetic Systematics* (Urbana, Ill. 1966): 185f.
- 61 Vgl. Kraus, O. (1976). *Phylogenetische Systematik und evolutionäre Klassifikation*. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 84-99; Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*; Hedges, S.B. & Kumar, S. (eds.) (2009). *The Timetree of Life*.
- 62 Hennig, W. (1969). *Die Stammesgeschichte der Insekten*; Queiroz, K. de & Gauthier, J. (1992). *Phylogenetic taxonomy*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23, 449-480.
- 63 Ax, P. (1984). *Das phylogenetische System*: 244.
- 64 Tournefort, J.P. de (1694). *Éléments de botanique ou méthode pour connaître les plantes*, 9 Bde.; nach Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 164.
- 65 Magnol, P. (1689). *Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur*.
- 66 Linné, C. von (1735). *Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*; ders. (1751). *Philosophia botanica*: 27.
- 67 Tournefort, J.P. de (1700). *Institutiones rei herbariae*, 3Bde.: I, 75.
- 68 Linné (1735).
- 69 Haeckel (1866): II.
- 70 Ripley, G., *The Stone of the Philosophers. Embracing the First Matter and the Dual Process for the Vegetable and Metallic Tinctures* (Collectanea Chemica, ed. A.E. Waite, London 1893, 55-120): 84f.
- 71 Schröder, J. (1665). *Pharmacopoeia medico-chymica sive Thesaurus pharmacologicus*: 269 (III, 1).
- 72 Jungius, J. (1679). *Præcipuae opiniones Physicae*: I, 2, 2, C1, Def. 24.
- 73 Hogg, J. (1861). *On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature*. *Edinburgh New Philos. J. (N.S.)* 12, 216-225; vgl. Générmont, J. (1997). *Sur la notion de règne en général et sur celle de règne animal en particulier*. *Bull. soc. zool.* 122, 331-340: 333.
- 74 Lepenius, W. (1976). *Das Ende der Naturgeschichte. Wandel kultureller Selbstverständlichkeiten in den Wissenschaften des 18. und 19. Jahrhunderts*: 57.
- 75 Linné, C. von (1753). *Species plantarum*; ders. (1735/58). *Systema naturae*.
- 76 Zimmermann, E.A.W. (1778-1783). *Geographische Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten Thiere*, 3 Bde.: III, 48; vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 172.
- 77 Candolle, A.P. de (1824-73). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*.
- 78 *Nachweise für Tab. 275: Theophrast, Historia plantarum*; Ray, J. (1686-1704). *Historia generalis plantarum*, 3 Bde.; Linné, C. von (1735). *Systema naturae*; Jussieu, A.-L. de (1789). *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*; Endlicher, S. (1836-41). *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*; Eichler, A.W. (1876/83). *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik*: I; Engler, A. (1892). *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik*: XXf.; Wettstein, R. von (1901-08). *Handbuch der systematischen Botanik*, 2 Bde.: I, 16; vgl. ders. (1896). *Die Systematik der Thallophyten mit besonderer Berücksichtigung der Abhandlung von J. Sachs „Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen“*. *Sitzungsber. deutsch. naturw.-med. Ver. Böhmen „Lotos“* N.F. 16, 293-302: 302; Harder, R. (1958). *Niedere Pflanzen*. In: Strasburger, E. (Begr.). *Lehrbuch der Botanik*, 27. Aufl.; Kadereit, J.W. (2008). *Systematik und Stammesgeschichte* [Allgemeine Grundlagen und Samenpflanzen]. In: Strasburger, E. (Begr.). *Lehrbuch der Botanik*, 36. Aufl., 609-945: 619f.
- 79 Saint-Amans, J.-F.B. de (1791). *Notice sur l'histoire des champignons de la France*, par M. Bulliard. *Journal des sciences utiles* I (Nr. 17/18), 278-292: 283; vgl. Saccardo, P.A. (1906). *Chi ha creato il nome »Fanerogame«?* *Boll. Soc. Bot. Ital.* 1906, 25-27.
- 80 Ventenat, E.P. (1799). *Tableau du règne végétal, selon*

la méthode de Jussieu, Bd. 1: 439.

81 Goebel, K. (1882). Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie. Nach der vierten Aufl. des Lehrbuchs der Botanik von J. Sachs: 1.

82 Bonnet, C. (1783). Gedanken über die Befruchtung der Pflanzen. In: Werke der natürlichen Geschichte und Philosophie (dt. Übers. J. Hedwig, Bd. 1, 26-68): 26; vgl. auch Goethe, J.W. von (1790). Die Metamorphose der Pflanzen (LA, Bd. I, 9, 23-61): 47 (Nr. 83).

83 Bonnet, C. de (1774). Idées sur la fécondation des plantes. Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts 4, 261-283: 261 (auch in Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5, 1, Neuchâtel 1781, 24-58).

84 Gärtner, K.F. von (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich: 195; Celakovský, L. (1874). Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen. Flora 57, 225-238: 237; Pax, F. (1890). Allgemeine Morphologie der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Blütenmorphologie: 268; vgl. Worsdell, W.C. (1904). The structure and morphology of the 'ovule'. An historical sketch. Ann. Bot. 18, 57-86.

85 Jussieu, A.-L. de (1789). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita.

86 Endlicher, S. (1836-41). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita: 1.

87 Engler, A. (1887). Embryophyta siphonogama. In: Engler, A. & Prantl, K. (Hg.). Die natürlichen Pflanzenfamilien II, 1, 1-5.

88 Cronquist, A., Takhtajan, A. & Zimmermann, W. (1966). On the higher taxa of Embryobionta. Taxon 15, 129-134.

89 Wettstein, R. von (1901-08). Handbuch der systematischen Botanik, 2 Bde.

90 Strasburger, E. et al. (1894). Lehrbuch der Botanik.

91 Eichler, A.W. (1876/83). Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik: 1; Engler, A. (1892). Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik: XXf.

92 Ehrendorfer, F. (1983). Übersicht des Pflanzenreiches. In: Lehrbuch der Botanik, 32. Aufl., 549-550: 549.

93 Kadereit, J.W. (2008). Systematik und Stammesgeschichte [Allgemeine Grundlagen und Samenpflanzen]. In: Lehrbuch der Botanik, 36. Aufl., 609-945: 619f.

94 a.a.O.: 744; 765.

95 Nachweise für Tab. 276: Aristoteles, Hist. anim. 505b25-32; 490b7-14; 523a31-b21; Linné, C. von (1735). Systema naturae; Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: II, 463; Cuvier, G. (1817/36). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 29-31; Siebold, C.T. von (1848). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere: 3f.; Leuckart, R. (1848). Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere: 10; Claus, C. (1880). Kleines Lehrbuch der Zoologie; Kaestner, A. (1954). Allgemeiner Teil. In: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Bd. 1, 1. Wirbellose, 1. Halbbd., 1-22: 12; Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1976). Systematische Zoologie. Stämme des Tierreichs; Siewing, R. (Hg.) (1985). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 2. Systematik; Westheide, W. & Rieger, R. (Hg.) (1996/2007). Spezielle Zoologie, Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere.

96 Vgl. Larson, J.L. (1996). Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant: 48f.

97 Batsch, A.J.G.C. (1788). Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien: 80.

98 a.a.O.: 84.

99 Duchesne, A.-N. (1795). Sur les rapports entre les êtres naturels. Magasin Encyclopédique 1, no. 6, 289-294: 292; 1794 angeblich auch bei Lamarck: Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 72f.

100 Cuvier, G. (1812). Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. Annales du muséum 19, 73-122: 76.

101 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, xiv.

102 a.a.O.: I, 58-60; vgl. 2. Aufl. 1836: I, 29-31.

103 Cuvier (1812): 76f.; vgl. Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 326.

104 Cuvier, G. (1795). Mémoire sur la structure externe et interne et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers. Decades philos. litt. et polit. 5, 385-396.

105 Lamarck, J.B. de (1815-22). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres.

106 Merrem, B. (1820). Versuch eines Systems der Amphibien: 5.

107 MacLeay, W.S. (1819-21). Horae Entomologicae: Or, Essay on the Annulose Animals.

108 Siebold, C.T. (1848). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere: 3f.

109 Leuckart, R. (1848). Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere: 10.

110 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

111 Hertwig, R. (1892). Lehrbuch der Zoologie.

112 Haeckel, E. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 10f.; vgl. ders. (1872). Biologie der Kalkschwämme: 465.

113 Weismann, A. (1882). Ueber die Dauer des Lebens: 48; Herdman, W.A. (1885). A Phylogenetic Classification of Animals: 4; Shiple, A.E. (1885). Death. Nineteenth Century 17: 827-832: 827; Haeckel, E. (1868/89). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 420.

114 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 183.

115 Vgl. a.a.O.: 219.

116 Crick, F. (1958). The biological replication of macromolecules. Symp. Soc. Exp. Biol. 12, 138-163: 142.

117 Margoliash, E. (1963). Primary structure and evolution of Cytochrome C. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 50, 672-679.

118 Zuckerkandl, E. & Pauling, L. (1965). Molecules as documents of evolutionary history. J. theor. Biol. 8, 357-366.

119 Vgl. Suárez-Díaz, E. & Anaya-Muñoz, V.H. (2008). History, objectivity, and the construction of molecular phylogenies. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 39, 451-468.

120 Chatton, É. (1925). *Pansporella perplexa*, amœbien à spores, protégées parasite des daphnies. Réflexions sur la

- biologie et la phylogénie des protozoaires. *Ann. Sci. Nat. Zool.* (sér. 10) 8, 5-84: 76f.; vgl. Wagner, G. & Börner, T. (1977). Zur Etymologie von „Prokaryota“ und „Eukaryota“. *Biol. Rundsch.* 15, 121-123; Katscher, F. (2004). The history of the terms Prokaryotes and Eukaryotes. *Protist* 155, 257-263; Sapp, J. (2005). The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. *Microb. Molec. Biol. Rev.* 69, 292-305; Whitman, W.B. (2009). The modern concept of the prokaryote. *J. Bacteriol.* 191, 2000-2005.
- 121** Vgl. Sapp (2005): 293.
- 122** Chatton, É. (1938). *Titres et travaux scientifiques*: 50; vgl. Katscher (2004): 257.
- 123** Lwoff, A. (1932). Recherches biochimiques sur la nutrition des protozoaires: 3; ders. (1938). Remarques sur la physiologie comparée des protistes eucaryotes. Les leucophytes et l'oxytrophie. *Arch. Protistenk.* 90, 194-209: 194.
- 124** Stanier, R.Y. & van Niel, C.B. (1962). The concept of a bacterium. *Arch. Mikrobiol.* 42, 17-35: 20; vgl. Stanier, R.Y. (1961). La place des bactéries dans le monde vivant. *Ann. Inst. Pasteur* 101, 297-312: 200.
- 125** Stanier, R.Y., Doudoroff, M. & Adelberg, E.A. (1957/63). *The Microbial World*: 65.
- 126** Ris, H. & Chandler, B.L. (1963). The ultrastructure of genetic systems in prokaryotes and eukaryotes. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 28, 1-8.
- 127** Wagner, G. & Börner, T. (1977). Zur Etymologie von „Prokaryota“ und „Eukaryota“. *Biol. Rundsch.* 15, 121-123.
- 128** Copeland, H.F. (1938). The kingdoms of organisms. *Quart. Rev. Biol.* 13, 383-420; ders. (1956). *The Classification of Lower Organisms*.
- 129** Barkley, F.A. (1970). *Outline Classification of Organisms*.
- 130** Rothmalter, W. (1948). Über das natürliche System der Organismen. *Biol. Zentralbl.* 67, 242-250.
- 131** Whittaker, R.H. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163, 150-160.
- 132** Whittaker, R.H. (1959). On the broad classification of organisms. *Quart. Rev. Biol.* 34, 210-226.
- 133** Margulis, L. (1971). Whittaker's five kingdoms of organisms: minor revisions suggested by consideration of the origin of mitosis. *Evolution* 25, 242-245; Leedale, G.F. (1974). How many are the kingdoms of organisms? *Taxon* 23, 261-270; Margulis, L. & Schwartz, K.V. (1982/88). *Five Kingdoms*.
- 134** Margulis & Schwartz (1982/88).
- 135** Westheide, W. & Rieger, R. (Hg.) (1996). *Spezielle Zoologie, Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere*.
- 136** Strasburger, E. et al. (1894/1998). *Lehrbuch der Botanik*.
- 137** Vgl. z.B. Cavalier-Smith, T. (1998). A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73, 203-266.
- 138** Woese, C.R. & Fox, G.E. (1977). Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 74, 5088-5090.
- 139** Woese, C.R., Kandler, O. & Wheelis, M.L. (1990). Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 87, 4576-4579.
- 140** Vgl. Margulis, L. & Guerrero, R. (1991). *Kingdoms in*
- turmoil*. *New. Sci.* 129, 46-50.
- 141** Cavalier-Smith, T. (1992). Bacteria and eukaryotes. *Nature* 356, 570.
- 142** Mayr, E. (1990). A natural system of organisms. *Nature* 348, 491; ders. (1998). Two empires or three? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95, 9720-9723; vgl. Dietrich, M. (1998). Paradox and persuasion: negotiating the place of molecular evolution within evolutionary biology. *J. Hist. Biol.* 31, 87-111.
- 143** Woese, C.R. (1998). Default taxonomy: Ernst Mayr's view of the microbial world. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95, 11043-11046: 11046.
- 144** Andersson, J.O., Doolittle, W.F. & Nesbø, C.L. (2001). Are there bugs in our genome? *Science* 292, 1848-1850.
- 145** Doolittle, W.F. (1999). Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284, 2124-2128.
- 146** Douvillé, H. (1881). Règles proposées par le comité de la nomenclature paléontologique. *Compt. Rend. Congr. Géol. Internat.* 2. Sess., 594-595: 594.
- 147** American Ornithologists' Union (1886). *The Code of Nomenclature and Check-List of North American Birds*.
- 148** Stoll, N.R. (1961). Introduction. In: *International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology*, vii-xvii: vii.
- 149** Linné, C. von (1736). *Fundamenta botanica*; ders. (1737). *Critica botanica*; ders. (1751). *Philosophia botanica*; vgl. Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1959). Linnaeus and the development of the International Code of Zoological Nomenclature. *Syst. Zool.* 8, 39-47.
- 150** Strickland, H.E. et al. (1842). Report of a Committee Appointed to Consider of the Rules by which the Nomenclature of Zoology may be Established on a Uniform and Permanent Basis.
- 151** Vgl. McOuat, G. (1996). Species, rules and meaning: the politics of language and the ends of definitions in 19th century natural history. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 27, 473-519.
- 152** Strickland, H. (1835). On the arbitrary alteration of established terms in natural history. *Mag. Nat. Hist.* 8, 36-40: 37.
- 153** a.a.O.: 38.
- 154** Dall, W.H. (1877). Nomenclature in zoology and botany. *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.* 7-56.
- 155** Douvillé (1881).
- 156** Chaper, M. (1881). Règles applicables à la nomenclature des êtres organisés proposés par la Société Zoologique de France.
- 157** Bütschli, O. et al. (1894). Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 3, 89-98.
- 158** American Ornithologists' Union (1886). *The Code of Nomenclature and Check-List of North American Birds*.
- 159** Blanchard, R. (1890). Règles de la nomenclature des êtres organisés, adoptées par le Congrès International de Zoologie. In: *Compt. Rend. Congr. Int. Zool.*, 419-424.
- 160** Règles de la nomenclature des êtres organisés, adoptées par les Congrès Internationaux de Zoologie (Paris 1889; Moscow 1892). *Congr. Int. Zool.* (1892) 2. Teil, Suppl., 72-83.
- 161** Règles de la nomenclature zoologique proposées au

congrès de Cambridge par la commission internationale (1897). *Bull. Soc. Zool. France* 22, 173-185.

162 Verh. V. Int. Zool.-Congr. Berlin 1901, 927-972.

163 Greuter, W. (2000). International Code of Botanical Nomenclature; Ride, W.D.L. et al. (1999). International Code of Zoological Nomenclature; vgl. Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1959). Linnaeus and the development of the International Code of Zoological Nomenclature. *Syst. Zool.* 8, 39-47; Heppel, D. (1981). The evolution of the code of zoological nomenclature. In: Wheeler, A. & Price, J. (eds.). *History in the Service of Systematics*, 135-141.

164 www.ohio.edu/phylocode; vgl. Pennisi, E. (2001). Linnaeus's last stand? *Science* 291, 2304-2307.

165 Eriksson, T. & Alverson, W.S. (1999). The implications of phylogenetic nomenclature for database development. Abstracts XVI International Botanical Congress, St. Louis, USA, August 1-7, 1999, part 1: 32 (4.1.6).

166 Forey, P.L. (2002). PhyloCode – pain, no gain. *Taxon* 51, 43-54; Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (2003). The PhyloCode is fatally flawed and the “Linnean” system can easily be fixed. *Bot. Rev.* 69, 111-120.

167 Vgl. Nixon (2003): 117.

168 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 127.

169 Lam, H.J. (1936). Phylogenetic symbols, past and present (being an apology for genealogical trees). *Acta Biotheor.* 2, 153-194: 180.

170 Vgl. *Taxon* 6 (1957), 213-215; 7 (1958), 37-38.

171 *Taxon* (Utrecht; Berlin) 1.1952-

172 Meyer (1926): 137.

173 Raunkjær, C. (1918). Über den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erblichkeitsforschung. *Z. induct. Abstammungs- Vererbungsl.* 19, 225-240: 236.

174 a.a.O.: 233.

175 a.a.O.: 231.

176 Morton, C.V. (1957). The misuse of the term taxon. *Rhodora* 59, 43-44; Rickett, H.W. (1958). So what is a taxon? *Taxon* 7, 37-38; vgl. Lam, H.J. (1957). What is a taxon? *Taxon* 6, 213-215.

177 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 10; vgl. 231; 462.

178 Reif, W.-E. (2005). Problematic issues of cladistics: 16. Taxonomic groups and the definition of paraphyly. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 238, 191-229: 207.

179 Reif (2005): 191; vgl. ders. (2005). Problematic issues of cladistics: 10. How to classify the three elements of phylogenetic trees. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 236, 267-320.

180 Castetter, E.F. (1935). *Ethnobiological Studies in the American Southwest*, 1. Uncultivated Native Plants Used as Sources of Food; 2. The Ethnobiology of the Papago Indians; vgl. Conklin, H.C. (1962). The lexicographical treatment of folk taxonomies. *Int. J. Amer. Ling.* 28, 119-411; Berlin, B. (1993). *Ethnobiological Classification*; Medin, D. & Atran, S. (eds.) (1998). *Folk Biology*.

181 Vgl. Berlin, B., Breedlove, D.E. & Raven, P.H. (1973). General principles of classification and nomenclature in folk biology. *Amer. Anthropol.* 75, 214-242.

Literatur

Lovejoy, A.O. (1936). *The Great Chain of Being. A Study of the History of an Idea*.

Sloan, P.R. (1972). John Locke, John Ray, and the problem of the natural system. *J. Hist. Biol.* 5, 1-53.

Winsor, M.P. (1976). Starfish, Jellyfish and the Order of Life. *Issues in Nineteenth-Century Science*.

Fischer, J.L. & Rey, R. (1983). De l'origine et de l'usage des termes taxinomie – taxonomie. *Doc. Hist. Vocab. Sci.* 5, 97-113.

Quicke, D.L. (1993). *Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy*.

Minelli, A. (1994). *Biological Systematics. The State of the Art*.

Tier

Das Wort ›Tier‹ (mhd. ›tier‹, ahd. ›tior‹) ist eine Ableitung aus der indogermanischen Wurzel *dheu-‹ »stieben, blasen« und bedeutet ursprünglich wahrscheinlich »atmendes Wesen«. Als ›Tiere‹ werden ursprünglich allein die wildlebenden Tiere im Unterschied zu den Haustieren bezeichnet. Wörter anderer Sprachen, die allgemein für »Lebewesen« oder »innere Bewegungskraft« stehen, gehen ebenfalls auf die ursprüngliche Bedeutung »Lufthauch, Atem« zurück, so z.B. hebr. ›näfäs‹ und ›rūah‹, griech. ›ψυχή‹ und lat. ›anima‹.¹ Der Begriff ›Tier‹ wird vereinzelt bis ins frühe 19. Jahrhundert (und z.T. sogar bis in die Gegenwart) mit ›Lebewesen‹ identifiziert, so dass in der Konsequenz ↑Pflanzen ein ↑Leben abgesprochen wird.

Sprachliches

Der Bildung des Begriffs ›Tier‹ liegt eine Abstraktion von konkreten Lebewesen und in der Regel eine Differenzierung innerhalb des Bereichs des Lebendigen zugrunde. Ältere Sprachen verfügen häufig über ein reiches Vokabular zur Beschreibung unterschiedlicher Tierarten und verschiedener Altersstadien und Formen innerhalb einer Art – aber nicht immer über den Allgemeinbegriff ›Tier‹. Für das Griechische ist der Begriff des Tieres in einem abstrakten Sinn erst seit der zweiten Hälfte des fünften Jahrhunderts belegt.²

Im Griechischen wird das Wort ζῷον von Platon auch noch auf die Pflanzen bezogen.³ Aristoteles spricht dagegen nur noch allgemein von dem Leben (ζωή) der Pflanzen und behandelt sie nicht mehr als Lebewesen. Er stellt vielmehr die Pflanzen (φυτόν) den Tieren als den Lebewesen (ζῷον) gegenüber.⁴ Schon von diesem aristotelischen Sprachgebrauch her lässt es sich also rechtfertigen, die *Zoologie* als eine auf die *Tiere* beschränkte Lehre einzuschränken. Die alte griechische Bezeichnung für das Tier θηρίον bezieht sich zunächst allein auf das Wildtier.

Im klassischen Latein wird ein Tier als ›animal‹ oder (in Abgrenzung zum Menschen) als ›bestia‹ bezeichnet. Als Unterscheidung innerhalb des Bereichs der Tiere oder zur Abgrenzung der Tiere von den Menschen existiert seit der Antike die Bezeichnung *animal brutum* (abgeleitet von lat. ›brutus‹ »schwer(fällig), stumpfsinnig«).⁵ Bei den Autoren

Tier (ahd. 8. Jh.) 494
 Animalität (Avicenna 11. Jh.) 504
 Zoologie (Timpler 1610) 505
 Tierheit (Gasser 1686) 504
 animale Humanität (Chambers 1846) 505
 Zootyp (Slack, Holland & Graham 1993) 501

der römischen Klassik werden aber nur einzelne Tiere mit diesem Adjektiv belegt. Seit der Spätantike wird der Ausdruck ›brutum‹ auch alleinstandend für ein Tier verwendet.⁶ Als Sammelbegriff zur Bezeichnung aller Tiere (›bruta animalia‹ im Gegensatz zu »rationalis homo«) erscheint die Formulierung erst bei christlichen Autoren (so im Hiob-Kommentar Gregors des Großen vom Ende des 6. Jahrhunderts).⁷ Auch in der Scholastik dient der Ausdruck ›bruta‹ zur Abhebung der Tiere insgesamt von den Menschen, so etwa bei Thomas von Aquin⁸ und Albertus Magnus.⁹

Im Französischen ist ›brut‹ in der Verbindung mit Tieren seit dem 13. Jahrhundert belegt. Besonders unter dem Einfluss von R. Descartes' Charakterisierung von Tieren als mechanische Automaten werden später semantische Bezüge zu einer Seele dadurch vermieden, dass ein Tier nicht ›animal‹, sondern ›bestia‹ oder ›brutum‹ (bzw. ›bête‹ oder ›brut‹) genannt wird.¹⁰ Einer Maschine gleich sei das Leben der Tiere nicht durch ihre Beseeltheit bedingt, sondern aus der räumlichen Anordnung und mechanischen Wechselwirkung ihrer Teile zu verstehen (↑Organismus). Gegen Descartes' Terminologie setzt es sich im 18. Jahrhundert allerdings durch, unter den *rohen Körpern* (›corps bruts‹) die nicht belebten Naturgegenstände zu verstehen und diese den *organisierten Körpern* (›corps organisés‹) gegenüberzustellen. Diese Differenzierung findet sich u.a. 1764 bei C. de Bonnet¹¹, der allerdings auch weiterhin die Tiere im Vergleich zu dem Menschen manchmal als ›roh‹ (›brutes‹) bezeichnet¹². In seiner berühmten Stufenleiter der Wesen unterscheidet Bonnet aber klar zwischen den organisierten und den rohen unorganisierten Körpern (›Étres bruts ou in-organisés‹).¹³ Diese Unterscheidung findet sich auch 1809 bei J.B. de Lamarck: Die lebenden, organisierten Wesen (›corps organisés, vivans‹) werden den rohen, nicht organisierten (›corps bruts et sans vie‹) gegenüber gestellt.¹⁴

Nahrung, Feind, Partner und Heiliges

Seit der Altsteinzeit lebt der Mensch in enger Assoziation mit Tieren, wobei die Tiere unterschiedliche, ja widersprüchliche Rollen einnehmen, die von Nahrung und Fressfeind über Partner (bei den Haustieren) bis hin zu Objekten der Verachtung und Verehrung reichen. In der Partnerschaft mit Haustieren

Ein Tier ist ein Organismus, der zur monophyletischen Gruppe der Tiere (Animalia) gehört und in der Regel über bestimmte Fähigkeiten verfügt, insbesondere Fortbewegung, heterotrophe Ernährung und Wahrnehmung über Sinnesorgane.

kann die Beziehung hoch individuell geführt werden, mit den Tieren als Teil einer Gemeinschaft, als Begleiter und Freund. Eine Verehrung von Tieren zeigt sich in aufwändigen Bestattungen bis hin zu riesigen Tierfriedhöfen¹⁵ oder in ihrer Verwendung als Opfer oder Grabbeigabe, die sich bereits für die Altsteinzeit nachweisen lassen. Die Sakralisierung der Tiere korrespondiert ihrer Dämonisierung und der grausamen Zurschaustellung ihres Leids in den antiken Zirkusspielen. Besonders prägnant zeigt sich die ambivalente Besetzung des Tieres in der christlichen Tradition: Einerseits werden die Tiere zur freien Verfügung des Menschen gegeben, weil allein der Mensch als nach dem Ebenbild Gottes geformt gedacht wird; andererseits können sie zu christlichen Symbolen und in der Ikonografie zu Begleitern von Heiligen werden.¹⁶

Tier und Mensch

Seit alters her steht die Betrachtung des Tieres in besonderer Verbindung zum Selbstverständnis des ↑Menschen. Die Nähe des Menschen zum Tier wird v.a. in solchen Kulturen betont, deren Existenzbasis die Jagd bildet. Selbst das gejagte, getötete oder sogar das domestizierte Tier wird nicht selten als eine Macht wahrgenommen, die über dem Menschen angesiedelt ist. Opferrituale von Tieren, ihre religiöse Verehrung als Manifestationen von etwas Göttlichem und die weit verbreiteten Seelenwanderungslehren legen davon Zeugnis ab.¹⁷ Das Unterlegenheitsgefühl gegenüber den Göttern führt in der Antike allgemein zu einer Konzipierung des Tieres in enger Nähe zum Menschen. Auch ihre Domestikation hat den Tieren nichts von ihrer zugeschriebenen Mächtigkeit genommen. Besonders deutlich wird dies daran, dass in der Religion des alten Ägypten gerade auch die domestizierten Tiere wie Stier oder Kuh als Erscheinungsformen von Gottheiten verehrt werden.¹⁸ Die Verehrung der Tiere entwickelte sich dabei offenbar in drei Etappen: Anfänglich dienten Tierfiguren als Zeichen für Schutzgottheiten, in der Folge erfahren die Tierfiguren selbst eine Verehrung, und schließlich werden nicht mehr die Figuren, sondern die Tiere selbst angebetet. Nach J. Assmann wird diese Entwicklung durch die Interessen der Priester befördert, die darauf zielen, den wahren Ursprung der Götter als vergöttlichte Könige und Gesetzgeber zu verschleiern: »Die Tiere waren das perfekte Versteck für die Götter«.¹⁹

Umstritten bleibt in der Antike, welche Eigenschaften und Fähigkeiten den Menschen von den Tieren zu unterscheiden erlauben. Verstand, Sprache und Kultur werden nicht immer als Privileg des Menschen gesehen. Klassisch ist die von Alkmaion begründete und

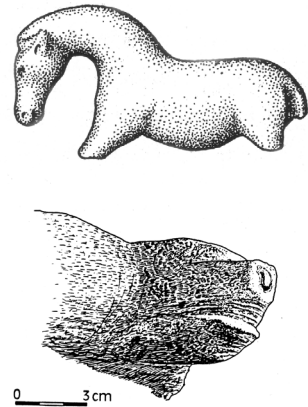


Abb. 521. Zwei Tierskulpturen aus der altsteinzeitlichen Kunst. Oben eine Elfenbeinplastik eines Pferdes aus der Höhle Vogelherd in der Schwäbischen Alb (Länge 4,8 cm); unten die Skulptur eines Tierkopfes (vielleicht eines Bären) aus einem Rückenwirbel des Wollnashorns aus Tolbaga, Sibirien. Beide um die 32.000 Jahre alt und damit Teile der ältesten bekannten ikonischen (figurativen) Plastik (oben aus 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: 341; unten aus Bednarik, R.G. (1994). *The earliest known art.* *Acta Archaeol.* 65, 221-232: 224).

wiederholt in den platonischen Dialogen auftretende Position, nach der allein der Mensch zum Überlegen fähig sei, die Tiere dagegen nur wahrnehmen und nicht verstehen könnten (↑Intelligenz).²⁰ Die Tiere sind nach dieser Ansicht an die direkte Wahrnehmung gebunden, sie können das Wahrgenommene nicht bedenken und reflektieren und damit nicht die Ursachen hinter den Phänomenen sehen.

Anthropomorphisierung der Tiere

In älteren Schriften dient der Verweis auf die Tiere in erster Linie zur Veranschaulichung menschlicher Verhaltensweisen und zur Typisierung menschlicher Gefühle und Charaktere (z.B. die Charakterisierung eines Kämpfers als »löwenmutig« bei Homer²¹). Die Anthropomorphisierung der Tiere zielt also nicht auf ein Verständnis der Tiere, sondern auf ein besseres Verständnis des Menschen (in der Rückprojektion). Das Verhalten der Tiere wird in manchen Kontexten als vorbildhaft (z.B. in der ↑Brutpflege), in anderen aber als moralisch verwerflich dargestellt. Hesiod verwendet den Verweis auf das Leben der Tiere als abschreckendes Beispiel, indem er die Rechtlosigkeit ihres Miteinanders hervorhebt.²² Verwerfliche Taten des Menschen werden dadurch gerügt, dass sie als Ausdruck eines tierischen Charakters interpretiert

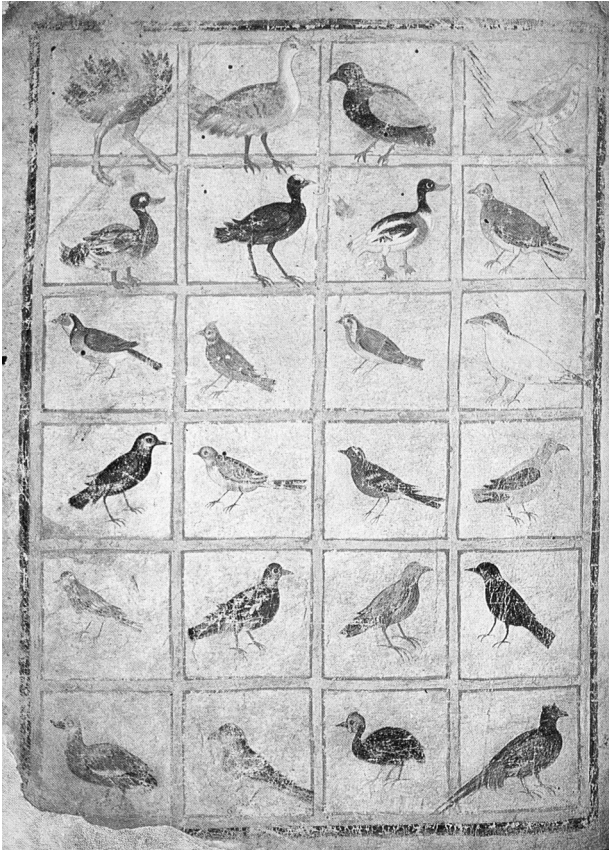


Abb. 522. Tableau mit 24 Vögeln verschiedener Arten. Die Vögel sind in einem regelmäßigen Raster, aber offensichtlich nicht nach ihrer Ähnlichkeit angeordnet. Illustration zur Paraphrase der ›Ornithiaka‹ von Philadelphia. Farbiges Original im Wiener Dioskurides aus dem Jahr 512 (Cod. Vindob. med. graec. 1) fol. 483v (aus Stückelberger, A. (1994). Bild und Wort. Das illustrierte Fachbuch in der antiken Naturwissenschaft, Medizin und Technik: Tafel 26).

werden. Dabei bildet sich eine Typisierung von Charaktereigenschaften anhand der Lebensformen von Tieren verschiedener Arten heraus²³: Brutalität wird mit einem Löwen assoziiert²⁴, Bösartigkeit mit einer Schlange²⁵, Unverschämtheit mit einem Hund²⁶, sexuelle Lasterhaftigkeit mit einem Esel oder Wiesel²⁷, Gefräßigkeit und Unreinlichkeit mit einem Schwein²⁸ und Torheit und Stumpfsinn mit Vieh allgemein²⁹.

Andererseits dient der Verweis auf die Verhaltensmodi der Tiere auch dazu, die Allgemeingültigkeit und Verbindlichkeit der menschlichen Bräuche und Gesetze zu relativieren.³⁰ Und auch im Rahmen einer allgemeinen Kultur- und Vernunftkritik wird der Mensch-Tier-Vergleich herangezogen. In Abwendung von der klassischen Position wird das Tier in der Neuen Komödie (bei Menander) als stärker, glück-

licher und intelligenter als der Mensch beschrieben.³¹ Durch sein Nachdenken, seinen Aberglauben und Ehrgeiz sowie die Gesetze und Vorschriften mache sich dieser das Leben schwerer als es sein müsste. Folgerichtig entwickelt sich eine Gruppe von Menschen, deren Lebensideal sich am natürlichen Leben der Tiere orientiert, die Kyniker. Sie streben ein sorgloses und glückliches, dem Genuss des Augenblicks verpflichtetes Leben analog dem der Tiere an und lehnen jede Form von Vorschrift und Reglementierung ab. Das wahrhaft naturgemäße Leben ist nach ihrer Auffassung das Leben der Tiere, in dem die Weisheit der Natur über den Gesetzen des Menschen stehe.³² Der menschlichen Unmäßigkeit wird das an dem Notwendigen und Nützlichen orientierte Leben der Tiere gegenübergestellt und für das eigene Leben als maßgeblich empfunden.³³ Die Argumentation der Kyniker mittels des Ideals des Tierlebens kann als eine zentrale Figur der Ideologiekritik gelten: Die Zivilisation des Menschen schaffe genau das Gegenteil von dem, was mit ihr beabsichtigt werde. Statt einer Zunahme an individueller Freiheit und Autonomie erzeuge sie deren Beschränkung, statt eines Gewinns an Glück für den einzelnen einen Verlust durch Bevormundung.³⁴

Abwertung der Tiere

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist es üblich, die Tiere als eines der drei »Reiche« der Natur zu sehen, das neben dem Reich der Pflanzen und dem der Mineralien steht (↑Taxonomie). In der Stufenordnung der Dinge wird den Tieren eine Mittelstellung zwischen den Pflanzen und dem Menschen zugewiesen. Bei Aristoteles findet dies in einer Ordnung von Seelenteilen seinen Ausdruck: Mit den Pflanzen teilen die Tiere die *anima vegetativa*, die für Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung verantwortlich ist; darüber hinaus verfügen sie über sinnliche Wahrnehmung und Fortbewegung, die Vermögen der *anima sensitiva*, die den Pflanzen fehlt und die die Tiere mit den Menschen teilen; allein den Menschen kommt dagegen der dritte und höchste Seelenteil, die *anima rationale*, zu.³⁵ Tiere sind damit bei Aristoteles primär über die Fähigkeiten der Sinneswahrnehmung und Fortbewegung bestimmt.³⁶

Der Mensch wird entweder selbst in das Reich der Tiere integriert oder in seine Nähe gerückt. Ausgehend von der Absicht, dem ↑Menschen eine Sonder-

stellung im Bereich des Seienden einzuräumen und ihn insbesondere von der Natur abzusetzen, bringt aber die Nähe zu den Tieren als dem obersten Teil der Natur ein ausgeprägtes Bedürfnis nach Abgrenzung der Kultur als der Welt des Menschen gegenüber der Welt der Tiere mit sich. Besonders deutlich zeigt sich diese Abgrenzung in dem gnostischen Ansatz, das Tierische als das bloß Materielle, Sinnliche vom Seelischen und Geistigen des Menschen zu trennen.³⁷

Tierkunde in der Antike

Der Beginn der abendländischen Tierkunde kann mit den zoologischen Schriften des Aristoteles angesetzt werden.³⁸ Aristoteles behandelt die Tiere als eigenständiges Thema; er hat nicht mehr allein den Menschen im Auge, wenn er von den Tieren spricht, wie dies noch für Platon gilt. Aristoteles löst sich auch von der Tradition der Beschreibung *einzelner* Tiere und stellt das für eine Art Typische dar. Dabei betreffen die Ausführungen von Aristoteles sowohl den Bau (↑Anatomie) als auch die ↑Physiologie und ↑Entwicklung sowie das ↑Verhalten der Tiere.

In der späten Antike und im frühen Mittelalter stellen die zoologischen Schriften meist Enzyklopädien dar, die nicht von Forschern, sondern von Laien verfasst sind. Sie dienen häufig weniger der systematischen Darstellung des Wissens, sondern der Erbauung oder moralischen Belehrung des Lesers. Dementsprechend enthalten sie neben Beschreibungen, die Beobachtungen entstammen, auch Darstellungen, die auf Phantasie, Aberglauben oder Interesse an Kuriositäten beruhen. Paradigmatisch für diesen Typ und gleichzeitig für das gesamte Mittelalter einflussreich ist der ›Physiologus‹ (griech. *φυσιολόγος*), eine Sammlung von z.T. fiktiven Geschichten über Tiere, Pflanzen und Steine, deren Ursprünge im 2. Jahrhundert nach Christus in Alexandria liegt.³⁹ In dieser Schrift dient die symbolische und allegorische Beschreibung der Tiere der Darstellung menschlicher Tugenden und Laster – und manifestiert nicht ein eigenständiges Interesse an den Tieren.

Mittelalter: Tiere als Partner in der Lebenswelt

Das Hauptinteresse des Mittelalters an Tieren betrifft ihre Verwertbarkeit (z.B. als Nahrung) und Rechtsstellung (als Eigentum).⁴⁰ Der Wert eines eigenständigen Studiums der Tiere um seiner selbst willen wird durch die Allmacht Gottes in Frage gestellt: Weil Gott jederzeit in die Natur eingreifen könne, um die Lebewesen zu verändern, lohne es sich nicht, die Eigenart der Tiere genau zu untersuchen. Statt die Gesetze der Natur zu verstehen, empfiehlt der Mailänder Erzbischof Ambrosius im vierten Jahrhundert,

den Willen Gottes zu suchen; das einmal Gesehene zu überprüfen verwirft er als überflüssig, denn Gott habe ja alles schon gesehen und gutgeheißen.⁴¹

Erst Ende des 11. Jahrhunderts wird erneut der Versuch unternommen, die Tiere von ihrer Natürlichkeit her zu verstehen. Der Bezug auf Gott tritt in den Hintergrund und die Natur selbst erscheint als schöpferisch. Peter Abaelard geht soweit, den Lebensgeist der Tiere auf die Elemente zurückzuführen.⁴² Adelard von Bath akzeptiert es, mit Hilfe der Elementenlehre das Wachstum der Pflanzen zu erklären, für die Bewegungen der Tiere müsse aber noch etwas hinzukommen, das er einer Seele zuschreibt. Die Seele ermögliche es den Tieren, nicht nur wahrzunehmen, sondern auch aus dem Wahrgenommenen Schlüsse zu ziehen, zu unterscheiden und zu verstehen (z.B. verstehe ein Hund die ihm erteilten Befehle).⁴³ Die Wirkung der unkörperlichen Seele stellt sich Adelard vermittelt über eine feine Substanz vor (den »spiritus«), die vom Gehirn durch die Nerven zu den Sinnesorganen strömt, von dort den betrachteten Körper erreicht und über die Sinnesorgane wieder zurück in den Körper eintritt⁴⁴ (↑Empfindung).

In mancher Hinsicht zeigt sich im mittelalterlichen Verständnis der Tiere aber auch ein identifikatorisches Verhältnis, etwa in den verbreiteten Verwandlungsgeschichten in der Metamorphose eines Menschen zum Tier oder umgekehrt. Diese Geschichten können zumindest in einigen Fällen eine Gleichrangigkeit zum Ausdruck bringen, der zufolge der Mensch mit den Tieren als seinen Schwestern und Brüdern auf einer Ebene angesiedelt⁴⁵ – und von der Ebene des Göttlichen entfernt ist. Die gefühlte Nähe zum Tier zieht allerdings keine Gleichbehandlung der Tiere nach sich. Bis in die Neuzeit werden die Tiere doch in erster Linie als geschundene Arbeitshilfe und Ressource für die Ernährung genutzt. Von Einzelfällen (wie Montaigne; ↑Bioethik) abgesehen, hat der Gedanke der Verbindung von Mensch und Tier keine nachhaltigen ethischen Konsequenzen. In der Neuzeit wird die Diskrepanz zwischen der konzeptionellen Nähe von Mensch und Tier und ihrer ethischen Gleichstellung sogar immer größer: Während die naturgeschichtliche Kontinuität von Tieren und Menschen mit der Evolutionstheorie im 19. Jahrhundert wissenschaftlich fundiert wird, setzen anhaltende und folgenreiche Diskussionen über die moralische Stellung der Tiere doch erst Mitte des 20. Jahrhunderts ein.

Frühe Neuzeit: Tiere als Maschinen

Bis in die Renaissance bleibt die Auffassung der Tiere als dem Menschen dienende Wesen im Grundsätz-

lichen die akzeptierte Lehrmeinung. Erwogen wird seit Beginn des 17. Jahrhunderts, ob auch die Seelen der Tiere, und nicht nur ihre Körper, aus der Verbindung der Elemente entstanden sein könnten. In einem viel diskutierten Kommentar der biblischen Genesis stellt Benedictus Pererius diese These um 1600 auf. Die Rolle der Erde in der Bildung der Tiere wird aber durch Benedictus insofern eingeschränkt, als ihr nur die materielle Ursache (»causa materialis«), nicht aber eine Bildungskraft (»vis productiva«) zugeschrieben wird.⁴⁶ In eine ähnliche Richtung weist die Feststellung von F. Suárez, die Tiere seien (im Gegensatz zum Menschen) nicht aus dem Nichts, sondern aus bestehender Materie geschaffen worden (»non fuit ex nihilo, sed ex praejacente materia«).⁴⁷

Zu ihrer vollen Entfaltung kommen die mechanistischen Auffassungen der nicht-menschlichen Lebewesen wenige Jahrzehnte später in der These R. Descartes', dass die Tiere überhaupt keine Seele im Sinne einer *res cogitans* hätten (↑Organismus).⁴⁸ Die Entstehung der Tiere kann Descartes daher auch aus Gesetzen der Mechanik und Chemie (nach dem Modell der Gärung) erklären. Diese Gesetze und eine entsprechende Materie vorausgesetzt, ist es nach Descartes' berühmten Worten wenig, was für die Herstellung von Tieren notwendig ist (»pauca requirantur ad animal faciendum«).⁴⁹ Die spontane Erzeugung von Lebewesen aus der anorganischen Materie ist für Descartes daher ein häufiges Muster ihrer Entstehung (↑Urzeugung). Zweifel an dieser Auffassung kommt

in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts v.a. ausgehend von der mikroskopischen Untersuchung der Mikroorganismen auf, die deren erhebliche Komplexität nachweisen.⁵⁰

Weitergehend als Descartes – der den Tieren zumindest die Fähigkeit zur ↑Empfindung zugesteht – halten einige Cartesianer des 17. und 18. Jahrhunderts die Tiere grundsätzlich für nicht schmerzempfindlich. Ihre Schreie bei gewaltsamer Behandlung werden nicht als Ausdruck von Schmerz verstanden, sondern mit dem Quietschen mechanischer Apparate verglichen.⁵¹ Der ›Zedler‹ fasst die Position der Cartesianer 1745 folgendermaßen zusammen: Sie »glauben, daß die Thiere keine besondere Krafft zu empfinden haben. Sie sagen: Es geschähe alles mittelst der Bewegung, die von der Mechanischen Structur der Materie nothwendig herkäme, in so fern diese Materie von einem äusserlichen Dinge gerühret werde«.⁵² Für den täglichen Umgang und das ethische Verhältnis zu Tieren haben diese Auffassung und das Absprechen einer Seele im Rahmen von Maschinentheorien der Organisation der Tierkörper erhebliche Konsequenzen: Es wird von einem vielfach verrohten, mitleidslosen Umgang mit Tieren berichtet.⁵³

Anfänge der wissenschaftlichen Tierkunde

Als erstes umfangreiches Werk zur Zoologie des Mittelalters gilt das Tierbuch von Albertus Magnus, das um 1260 entsteht.⁵⁴ Als Vorgehen für seine Wissenschaft von den Tieren (»scientia de animalibus«) gibt Albert an, »daß wir zuerst alle bekannten Unterschiede der Tiere in den Gliedern, der Vermehrung, der Nahrung, den Sitten und anderen Dingen anführen und später die Ursachen aller Verschiedenheiten nach der Reihe erörtern«.⁵⁵ Bemerkenswert ist Alberts kritischer Ansatz, der zu den traditionellen allegorisch-theologischen Beschreibungen auf Distanz geht und unterscheidet zwischen einerseits Berichten aus den Historien (»in historiis«) und der theologischen Mystik (»theologica mystica«) sowie andererseits solchen aus der Natur (»per physicam«) und durch die Erfahrung (»experimento«).⁵⁶ Die Tiere werden bei Albert nicht mehr primär hinsichtlich ihrer Nützlichkeit für den Menschen, sondern auch in ihren Eigenarten und typischen Verhaltensweisen dargestellt. Alberts Werk ist inhaltlich eng an eine zuvor anonym erschienene Schrift von Thomas von Cantimpré angelehnt.⁵⁷

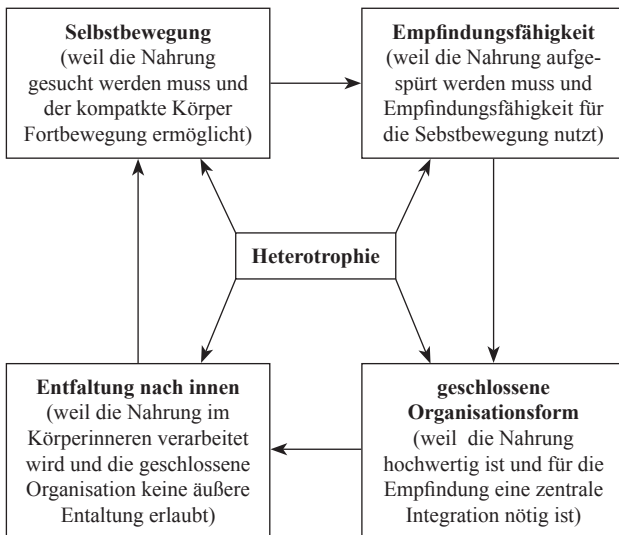


Abb. 523. Ein Bündel charakteristischer Merkmale von Tieren und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen.

In der Renaissance entstehen monumentale, reich illustrierte Werke, in denen das Leben der Tiere vieler verschiedener Arten beschrieben wird, verfasst z.B. von C. Gesner⁵⁸ und E. Wotton⁵⁹. Einen vergleichenden Standpunkt nimmt P. Belon ein, indem er das Skelett von Vogel und Mensch in Korrespondenz zu setzen versucht.⁶⁰ M.A. Severino bezieht Mitte des 17. Jahrhunderts auch die wirbellosen Tiere in die vergleichende Betrachtung ein (↑Anatomie).⁶¹ Durch ausgiebige Sektionen wächst das Wissen um die Anatomie der Tiere verschiedenster Gruppen; als besonders geschickte Anatomen erweisen sich J. Swammerdam, C. Perrault und M. Lister.⁶² Einen experimentellen Ansatz zur Widerlegung der vorherrschenden Auffassung von der Urzeugung, d.h. der spontanen Entstehung von Tieren, wählt F. Redi.⁶³ Die (auch in der Gegenwart stattfindende) Urzeugung von Tieren findet aber auch im 18. Jahrhundert noch viele Anhänger und wird erst Ende des 19. Jahrhunderts endgültig widerlegt (↑Urzeugung). Im 18. Jahrhundert werden bisher nicht bekannte Tierformen beschrieben, z.B. der Süßwasserpolypt⁶⁴ und viele Mikroorganismen⁶⁵. Die Untersuchungen zur Fortpflanzung der Tiere werden vom Streit zwischen Präformisten und Epigenetikern dominiert (↑Entwicklung). Durch zahlreiche Tierversuche wird versucht, die Mechanismen der selbsttätigen Bewegung der Tiere aufzudecken (↑Selbstbewegung).⁶⁶ Das anwachsende Wissen in der vergleichenden Anatomie führt seit Ende des 18. Jahrhunderts sowohl zu neuen Klassifikationsvorschlägen der Tiere (↑Taxonomie)⁶⁷ als auch zu ersten Ansätzen einer Theorie der Evolution⁶⁸. Die komplizierten Verhältnisse der Fortpflanzung einiger Tiere werden in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts als ↑Generationswechsel bestimmt⁶⁹; bei Parasiten gelingt die Aufklärung ihres oft verwickelten Lebenskreislaufs, der einen Wirtswechsel einschließen kann⁷⁰. Einen Mechanismus für die Evolution schlägt C. Darwin mit seiner revolutionären, alle Teile der Biologie betreffenden Selektionstheorie vor.⁷¹ Mit der Tierökologie⁷² und der Ethologie⁷³ werden gegen Ende des 19. Jahrhunderts neue Subdisziplinen der Zoologie begründet, die im 20. Jahrhundert zur vollen Entfaltung gelangen.

Mensch/Tier-Abgrenzungsdebatten seit dem 18. Jh.
Zu einer verstärkten Bemühung um begriffliche Abgrenzung von Mensch und Tier kommt es seit dem 18. Jahrhundert im Zuge von Rationalismus und Aufklärung. Als soziokultureller Hintergrund dieser Distanzierung von Mensch und Tier kann die Industrialisierung und die damit verbundene Auflösung der Arbeitsgemeinschaft von Mensch und Tier ange-

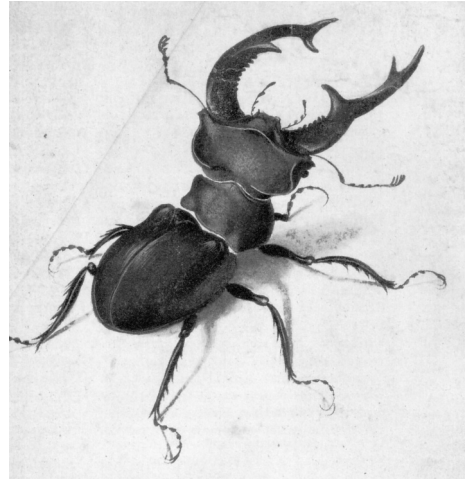


Abb. 524. Hirschkäfer (im Original farbiges Aquarell mit Deckfarben von Albrecht Dürer (ca. 1505); aus Koreny, F. (1985). *Albrecht Dürer und die Tier- und Pflanzenstudien der Renaissance*: 119).

sehen werden. In den Produktionsprozessen tritt die Maschine in vielen Fällen an die Stelle des Tieres; der selbstverständliche tägliche Umgang mit den Tieren findet nicht mehr statt. In der Lebenswelt kommt es damit zu einer Sezession von Mensch und Tier, die auch das Bedürfnis nach einer konzeptionellen Entgegensetzung verschärft. Das Begriffspaar, das diese Entgegensetzung wesentlich organisiert, ist ↑Intelligenz (Vernunft) versus ↑Instinkt.

Fehlende Rechtsgemeinschaft mit Tieren

Ein zentrales Argument gegen die moralische Gleichstellung von Mensch und Tier ist seit der Frühaufklärung die fehlende moralische und rechtliche Gemeinschaft zwischen Mensch und Tier.⁷⁴ S. Pufendorf argumentiert auf dieser Grundlage Ende des 17. Jahrhunderts, dass die fehlende Vernunft der Tiere ein Verhältnis der Wechselseitigkeit zwischen Mensch und Tier, das die Grundlage jedes rechtlichen Vertrages bildet, ausschließt (↑Bioethik). Nach Pufendorf besteht kein Recht und keine wechselseitige Verbindlichkeit zwischen Menschen und Tieren (»nullum hominibus brutisque jus, nullaque obligatio invicem intercedat«⁷⁵). Denn die Tiere seien zu keiner »aus Bündnissen entstehenden Pflicht gegen den Menschen fähig«⁷⁶ (»neque illa obligationis ex pacto oriundae adversus homines sunt capacia«⁷⁷). Es bestehe, wie es der Zedler 1745 im Anschluss an Pufendorf formuliert, »zwischen den Thieren und Menschen keine Gemeinschaft des Rechts«.⁷⁸ Tiere können, so lautet die Argumentation, immer nur Objekte,

nicht aber Subjekte des Rechts und damit auch keine symmetrischen Partner in der Festlegung von Rechten und Pflichten sein. Eine weitere Rechtfertigung für das Töten von Tieren wird darin gesehen, dass die Tiere das Leben des Menschen gefährden und sich außerdem gegenseitig selbst töten.⁷⁹ Der Ausschluss der Tiere aus der Gemeinschaft der Rechtssubjekte stellt aber selbst eine Errungenschaft der Rechtsgeschichte dar, wie die Gerichtsprozesse gegen Tiere bis in die Frühe Neuzeit belegen.

Die Behandlung von Tieren als bloße Objekte und nicht als Subjekte der Moral muss aber keine Einschränkung der Schutzrechte der Tiere implizieren. Der Grad der Verbindlichkeit von Pflichten gegenüber Tieren muss nicht dadurch ein geringerer sein, dass sie keine (Ko-)Subjekte, sondern lediglich Objekte der Moral und des Rechts sind.⁸⁰

Sentimentale Tiervverbundenheit des späten 18. Jh.

Die Lebensgemeinschaft von Menschen und Tieren in der höfischen und bürgerlichen Kultur des 18. Jahrhunderts ist im Gegensatz zu den bäuerlichen Verhältnissen nicht primär durch ökonomische Zwänge geprägt, sondern durch ein gönnerhaftes Wohlwollen des Menschen gegenüber dem Haustier als Luxusobjekt. Die Tiere werden zur bloßen Freude im Haus gehalten; sie bilden einen Teil der Hausgemeinschaft, und der Umgang mit ihnen wird in ähnlicher Weise kodifiziert wie der Umgang mit den Mitmenschen. Besonders deutlich wird dies in einem eigenen Kapitel »Ueber die Art mit Thieren umzugehen« in Freiherr von Knigges Werk »Ueber den Umgang mit Menschen« (1788).⁸¹ Knigge führt hier als ein Argument gegen den gewaltsamen Umgang mit Tieren an, dass dieser zu einer Abstumpfung des Menschen gegenüber Gewalt, also zur Erleichterung der Gewalt auch gegenüber anderen Menschen führen würde – also das seit der Scholastik immer wieder angeführte »Verrohungsargument«, das in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts viele Anhänger findet⁸² (u.a. auch I. Kant; ↑Bioethik).

Die erhöhte Sensibilität gegenüber dem Leben und Leiden der Tiere findet ihren Ausdruck auch in verschiedenen Plädoyers gegen das Hetzen von Wild bei der Jagd oder gegen die zum Vergnügen vorgeführten Leiden von Tieren in der Arena. Der wahre Menschenfreund erscheint am Ende des 18. Jahrhunderts häufig auch als ein Tierfreund⁸³ – weil doch die Tiere der »Menschen ältere Brüder sind«, wie es J.G. Herder 1784 formuliert⁸⁴. Die Unterschiede zwischen Mensch und Tier können auch deshalb als gering eingeschätzt werden, weil einer der zentralen Begriffe der Epoche, die ↑Empfindung, nicht nur den

Menschen, sondern gerade auch den Tieren (meist im Unterschied zu den Pflanzen) zugeschrieben wird: »ein Thier zu seyn, das heißt, eine empfindungsfähige Seele [une ame capable de sentir] zu haben«, heißt es 1766 in der Übersetzung eines Satzes von C. de Bonnet⁸⁵.

Lebensform, Monophylon, Entwicklungstyp

Seit der Antike ist es verbreitet, unter einem Tier eine besondere ↑Lebensform zu verstehen. Besonders in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird die *geschlossene Organisationsform* der Tiere im Vergleich zum offenen Typ der Pflanzen herausgearbeitet (↑Pflanze): Tiere verfügen demnach über eine fixe Form und Größe, die weitgehend von ihrer inneren Anlage her bestimmt ist und nicht wie bei den Pflanzen durch die Umweltverhältnisse determiniert wird. Im Gegensatz zu den Pflanzen entfalten sich ihre der Ernährung dienenden Oberflächen nach innen (Magen-Darm-Trakt)⁸⁶, und sie sind zur aktiven Fortbewegung in der Lage. Den Tieren wird damit auch eine größere Unabhängigkeit von der Umwelt zugeschrieben.⁸⁷ In morphologischer Hinsicht spricht C. Gegenbaur 1858 von dem »Typus des Thieres«.⁸⁸ Die Terminologie von »Offenheit« und »Geschlossenheit« der Form zur Charakterisierung des Bauprinzipis von Pflanzen und Tieren geht auf H. Driesch zurück, bei dem es 1909 heißt: »Tiere seien »geschlossene«, Pflanzen seien »offene« Formen; Tiere erreichen einen Punkt, auf dem sie fertig sind, Pflanzen sind, wenigstens in sehr vielen Fällen, nie fertig«⁸⁹ (↑Individuum; Pflanze).

Im Zusammenhang mit dieser besonderen Lebens- und Organisationsform stehen auch die den Tieren im Vergleich zu den Pflanzen zugeschriebenen höheren kognitiven Fähigkeiten. Auf diesem Unterschied baut H. Lotze Mitte des 19. Jahrhunderts seine Differenzierung von Pflanze und Tier auf. Die Pflanze ist für Lotze »in ihre Lebenselemente, Luft und Wasser, eingetaucht, findet sich ungesucht in beständiger Wechselwirkung mit dem Ersatze, dessen sie bedarf«. Das Tier dagegen »hat seine Nahrung aufzusuchen, und es vollzieht diesen Theil seines Lebenskreislaufes nicht ohne das Aufgebot mannigfaltiger Mittel der geistigen Thätigkeit«. Die »Elemente des geistigen Lebens« treten nach Lotze zwischen die Leistungen der körperlichen Organe und unterbrechen den bei der Pflanze »abgeschlossenen Kreislauf der Verrichtungen«.⁹⁰ Schon 1821 formuliert J.E. von Berger diese Offenheit des Tieres als einen für das Leben der Tiere konstitutiven Schmerz: »das Thier fühlt den Hunger als Schmerz, oder als einen inneren idealen Widerspruch, und weil es diesen Widerspruch in sich

aufzunehmen und zu reslizieren vermag, so vermag es auch ihn mit freier Thätigkeit wieder aufzuheben.«⁹¹ Die Pflanze habe dagegen »in der Totalität der Substanz ihre sicher ernährnde Wurzel«.⁹²

Neben dieses Verständnis von ›Tier‹ als Organisationstyp und Lebensform tritt mit der Durchsetzung der Evolutionstheorie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Auffassung, die biologische Einheit ›Tier‹ als eine monophyletische Einheit zu verstehen, also als ein phylogenetisch auszugliederndes Taxon. Es sind damit nicht mehr intrinsische Eigenschaften eines einzelnen Organismus, sondern historische Verwandtschaftsverhältnisse, also Relationen zu anderen Organismen, die bestimmen, was ein Tier ist.

Daneben besteht auch noch eine entwicklungsbiologische Definition des Begriffs ›Tier‹. Nach einem Vorschlag von J.M.W. Slack, P.W.H. Holland und C.F. Graham (1993) sind alle Tiere durch ein bestimmtes räumliches Muster der Genexpression bestimmt, das sie *Zootyp* nennen.⁹³ Dieses Muster zeigt sich darin, dass alle Tiere in ihrer individuellen Entwicklung ein bestimmtes »phylotypisches Stadium« durchlaufen (↑Typus).

Die »Mittelbarkeit« des Lebens der Tiere

In der Absicht, einen Zusammenhang zwischen den einzelnen Merkmalen von Pflanzen bzw. Tieren zu stiften, stellt H. Jonas Mitte des 20. Jahrhunderts ein »Prinzip der Mittelbarkeit« auf, das seiner Meinung nach das Leben der Tiere bestimmt.⁹⁴ Die Mittelbarkeit bezieht sich auf die räumliche und zeitliche Distanz (»Abständigkeit«), die ein Tier zu seiner Umwelt einzunehmen vermag. Räumlich ist sie durch das Vorliegen von Fernwahrnehmungsorganen gegeben, die dem Tier eine Ausrichtung auf Objekte ermöglicht, mit denen es in keinem direkten Kontakt steht; zeitlich wird sie durch die »Lücke« zwischen Bedürfnis und Befriedigung, Trieb und Erfüllung ausgemacht. Diese dem Tier eigene Möglichkeit des Aufschiebens von unmittelbaren physiologischen Erfordernissen sei die Grundlage dafür, dass es ein ↑*Gefühl* ausbilde, das seine Beziehung zur Umwelt reguliere. Der Grund für die Unterscheidung der Unmittelbarkeit des Pflanzenlebens und der Mittelbarkeit des Tierlebens liegt nach Jonas in ihrer unterschiedlichen Ernährungsphysiologie: Während das Tier auf spezifische und komplexe Nahrungsstoffe angewiesen ist, deren Anwesenheit in seiner Umwelt nicht garantiert ist (Abb. 523), ist die Pflanze unmittelbar in die Stoffausstattung ihrer Umwelt einbezogen (↑Pflanze: Abb. 376). Allein die osmotische Absorption und Exkretion von Nahrungsstoffen, die beständig in ihrer Umgebung vorhanden sind, mache

ihren Stoffwechsel aus: »Durch den kontinuierlichen Kontakt mit der Versorgungsquelle funktioniert die Organismus-Umwelt-Beziehung automatisch, und kein zusätzlicher Apparat für die Anpassung an kurzfristige Veränderungen ist erforderlich. Unmittelbarkeit ist hier garantiert durch ständige Kontiguität zwischen Aufnahmeorgan und äußerem Vorrat.«⁹⁵ Tiere, deren Nahrungsobjekte sich meist nicht ständig in ihrer direkten Umgebung befinden und die Schädigungen durch Räuber nicht durch einfache Regeneration über das Wachstum ausgleichen können, müssten demgegenüber ein aktiveres Verhältnis zu ihrer Umwelt haben. Die Nahrung müsse aktiv aufgesucht, die Feinde müssten aktiv gemieden werden: »Diese prekäre und ausgesetzte Art zu sein verpflichtet zu Wachheit und Bemühen, während pflanzliches Leben schlummern kann.«⁹⁶

Die typisierende Unterscheidung von Pflanze und Tier lässt sich daher auch als eine Kompensation der fehlenden bauplanmäßigen Flexibilität des Tieres durch eine zunehmende Verhaltensplastizität kennzeichnen. Explizit behauptet W. Christensen 1996 eine solche Kompensation im Organisationstyp des Tieres: »Its low degree of organisational flexibility needs to be compensated for by high degree of perceptual and behavioural complexity which support corresponding flexibility.«⁹⁷ Ein kompensatorisches Verhältnis zwischen Bauplan- und Verhaltensflexibilität wird dadurch nahegelegt, dass sie tatsächlich nicht zusammen in einem Organismus auftreten. Die extreme organische Differenzierung der Tiere, die die Grundlage für ihr komplexes Verhalten ist, ist nicht zu vereinbaren mit der Flexibilität des Bauplans der Pflanzen, weil diese Flexibilität die Koordination der Teile in dem integrierten Ganzen stören würde. Es besteht damit auch eine gewisse Berechtigung, ›Pflanze‹ und ›Tier‹ nicht nur als phylogenetische Einheiten zu betrachten, sondern sie auch als Lebensformtypen zu sehen, die in unterschiedlichen Verwandtschaftszusammenhängen auftreten können.

Der Mensch als Modell für das Tier

Seit der Antike wird das Bild des Tieres vielfach ausgehend von einem Bild des Menschen entwickelt. Der Mensch bildet, wie es E. Husserl 1931 formuliert, geradezu den »Normalfall«, von dem aus das Tier als Anormalität erscheint: »In bezug auf das Tier ist der Mensch, konstitutiv gesprochen, der Normalfall, wie ich selbst konstitutiv die Urnorm bin für alle Menschen; Tiere sind wesensmäßig konstituiert für mich als anomale ›Abwandlungen‹ meiner Menschlichkeit, möge sich dann auch bei ihnen wieder Normalität und Anormalität scheiden.«⁹⁸ Es liegt nach

Husserl also eine »Konstitutionsrichtung vom Menschen zum Tier« vor, die den Menschen als Norm für das Verständnis des Tieres setzt. Der Mensch ist also nicht als ein übersteigertes oder verkümmertes Tier zu verstehen, sondern es setzt umgekehrt die Kenntnis des Menschen den Standard für die Erkenntnis der Tiere.⁹⁹ Es gäbe folglich ohne das Konzept ›Mensch‹ nicht das Konzept ›Tier‹, wie auch umgekehrt die Bestimmung von ›Mensch‹ an der Absetzung von ›Tier‹ hängt.

Aber ob der Mensch als übersteigertes Tier oder das Tier als verfallener Mensch beschrieben wird – gemeinsam ist beiden Beschreibungen doch die Hierarchierichtung. ›Tier‹ erscheint allemal als abwertende Kategorie, die zur Rechtfertigung der Beherrschung dient: »Die Tier/Mensch-Unterscheidung ist eine politische, und sie richtet sich in erster Linie auf die Legitimation einer Machttechnik. Das Tier ist das, was getötet werden darf, das Tier ist das, was entfremdete Arbeit verrichtet, das Tier ist das, was die Souveränität der Vernunft stützt« (Schwarte 2004).¹⁰⁰

Tierphilosophie

Einen Gegenstand philosophischer Reflexion bildet das Tier seit der Antike. Erst im 19. Jahrhundert bildet sich aber eine philosophische Richtung heraus, die sich selbst als ›Tierphilosophie‹ bezeichnet (Oken 1810: »Theil meiner Naturphilosophie, der die Pflanzen- und Thierphilosophie [...] enthalten wird«¹⁰¹). M. Wild macht 2008 drei Problemfelder als den Ge-

genstand der Tierphilosophie aus: die mentalen und sozialen Fähigkeiten von Tieren (»Geist der Tiere«; ↑Bewusstsein), den Unterschied zwischen Mensch und Tier (»anthropologische Differenz«; ↑Mensch) und das moralische Verhältnis des Menschen zu Tieren (»Tierethik«; ↑Bioethik).¹⁰²

Fehlen einer adäquaten Beschreibungssprache

Bis in die Gegenwart wird von Wissenschaftsphilosophen (z.B. Janich 2010¹⁰³) beklagt, dass eine adäquate Beschreibungssprache für das Verhalten von Tieren noch nicht gefunden ist. Die geläufige Sprache der Ethologen ist offensichtlich mit intentionalem und vermenschlichem Vokabular aufgeladen. Es ist aber grundsätzlich fraglich, inwieweit die intentionale Sprache, die Tieren Absichten und Pläne unterstellt (↑Bewusstsein), in die Biologie als Naturwissenschaft integriert werden kann.

Fraglich ist aber auch, was genau unter ›Intentionalität‹ verstanden werden soll und ob sie nicht mit guten Gründen einigen nicht-menschlichen Lebewesen zugeschrieben werden kann. Unklar sind also sowohl die begrifflichen Grenzen des Konzepts als auch die realen Grenzen seiner Bezugsobjekte (↑Intelligenz). Wird unter ›Intentionalität‹ die mentale Repräsentation und Planung der Durchführung eines auf die Umwelt bezogenen Verhaltens verstanden, spricht wenig dagegen, einem jagenden Löwen diese zuzuschreiben. Gilt dies aber auch für einen fliegenfangenden Frosch, eine netzgebauende Spinne, eine nahrungssuchende Amöbe? Es ist auf der Grundla-

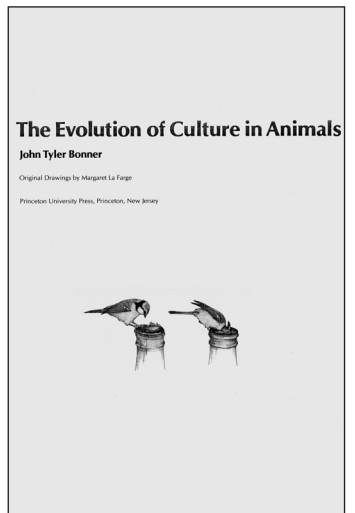
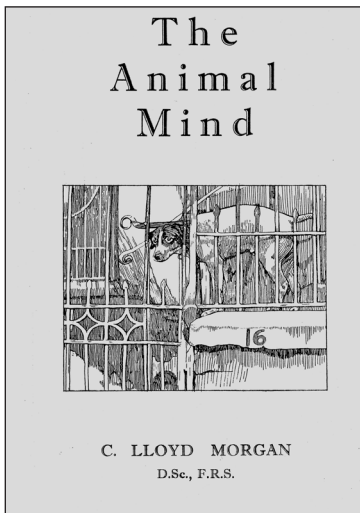


Abb. 525. Sprache, Geist, Kultur – im 20. Jahrhundert verlieren alle großen Differenzbegriffe, die traditionell den Menschen vom Tier geschieden haben, diese Funktion (drei Buchcover aus den Jahren 1923, 1930 und 1980; das letzte im Layout leicht verändert).

ge des gegenwärtigen Wissens unklar, auf welcher Stufe der Komplexitätshierarchie der Organismen klare Grenzen in der Zuschreibung von mentalen Vermögen gezogen werden sollen. Weil manche Tiere in gewissen Bereichen wie der Mensch sind, kann es in diesen Bereichen auch legitim sein, Tiere mit einem vermenschlichenden Blick zu betrachten. Zu unterscheiden sind also angemessene Formen des Anthropomorphismus und reine Projektionen vom Menschen auf das Tier.

Die vermenschlichende Perspektive auf das Tier ganz eliminieren zu können, besteht insgesamt wenig Hoffnung. Es sind v.a. zwei Faktoren, die zur Stabilisierung der vermenschlichenden Sprache in der Beschreibung der Tiere wirksam sind: einerseits die faktisch bestehenden hoch personalisierten Beziehungen zwischen Menschen und Haustieren und andererseits die Annahme, die anthropomorphisierende Sprache garantiere eine größere Rücksicht im Umgang mit den Tieren, indem sie es ermögliche, die Tiere als »Subjekte« zu verstehen (↑Selbstorganisation/Subjekt), um damit einen Beitrag zur Bioethik und zum Naturschutz zu leisten.

Tiere in den Massenmedien

Im 20. Jahrhundert hat das Tier – in seiner Darstellung in den Massenmedien und in seiner Präsenz als Haustier – einen festen Platz in der populären Kultur. Für die Kinderspielsachen wird für dieses Jahrhundert »eine Tendenz zum Tier« diagnostiziert und von einer »Animalisierung der Kinderkultur« gesprochen (Cartmill 1993).¹⁰⁴ Man kann sagen, die Tiere seien zu »kulturellen Symptom- und Projektionsträgern abgestiegen« (Macho 1997).¹⁰⁵ Die mediale Inszenierung ist eine Begleiterscheinung und vielleicht eine Kompensation des Schwundes des unmittelbaren Umgangs mit Tieren im Alltag der meisten Menschen. Insofern kann die dauernde mediale Präsenz der Tiere als Ausdruck einer Nostalgie gewertet werden, die an die jahrhundertlange intime Verbindung des Menschen mit den Tieren erinnert: Während die Tiere früher zusammen mit den Menschen einen gemeinsamen Haushalt bildeten und ihm Nahrung, Kleidung und Arbeitserleichterung boten, sind sie heute aus dem unmittelbaren Erlebnishorizont verschwunden. Allein symbolisch sind die Tiere noch omnipräsent. Sie werden präsentiert als das Schreckliche, das Hilfsbedürftige oder das Harmlose – in jedem Fall ist die von ihnen ausgehende Gefahr des vollkommen Andersartigen gebannt und die Begegnung wird zu einem Spiel im Virtuellen. Und selbst da, wo noch eine Begegnung mit dem wirklichen Tier inszeniert wird, in den Zoos, ist das Leben der

Tiere so verändert, dass ihr Ausdruck ein sonst allein den Menschen vorbehaltenen Eindruck hinterlässt: die Gleichgültigkeit. Ein Zoo wird somit weniger zu einer Stätte der ungewohnten und überraschenden Begegnung als vielmehr zu einem »Denkmal für die Unmöglichkeit solcher Begegnungen« (Berger 1981).¹⁰⁶

Heutige Ambivalenz im Mensch-Tier-Verhältnis

Die gegenwärtige Beziehung des Menschen zum Tier ist durch ausgeprägte, nicht miteinander vermittelte Spannungen gekennzeichnet.¹⁰⁷ In einem primären sozialen Bezug begegnen uns Tiere in einer individualisierten »Dueinstellung« (Schütz 1932)¹⁰⁸ als Mitsubjekte, mit denen eine intensive Kommunikation stattfindet und in der den Tieren eigene Interessen und Wünsche zugeschrieben werden. In einem sekundären Bezug sind sie dagegen Nahrungsmittel und massenweise gehaltene Ressource zur Befriedigung vielfältiger Bedürfnisse – und damit individualisierte Konsumware. Bewältigt wird dieser ambivalente und widersprüchliche Bezug zu den Tieren durch die starke soziale Segmentierung der beiden Erfahrungen¹⁰⁹: Die eine erfolgt im sozialen Nahfeld der eigenen Wohnung, in der die Haustiere als Mitbewohner ihr umsorgtes Leben führen, die andere besteht allein in einem vermittelten Wissen von anonymisierten und professionell ökonomisch betriebenen Einrichtungen zur massenweisen Haltung und Verwertung der Tiere.

Die Spannung zwischen den beiden Erfahrungen erscheint zunehmend als eine krasse Inkonsequenz und ein soziales Paradoxon, insofern beide Seiten des Bezugs zu den Tieren ins Extrem getrieben werden. Auf der Seite der Nahbeziehung zu den Tieren geht dies soweit, dass die Gefühle, die man Haustieren entgegenbringt, nach dem Modell intensivster zwischenmenschlicher Beziehungen organisiert und gelebt werden; sie geraten damit »in den Gravitationsbereich einer Liebessemantik« (Wiedenmann 1998).¹¹⁰ Die Tiere werden individuell angesprochen; mit ihnen werden die für den Menschen typischen Passageriten wie Begrüßung und Verabschiedung, Geburtstag und Bestattung begangen; und sie werden als emotionale Partner und Lebensbegleiter geschätzt.

Die Bindungsintensität kann sogar über die der menschlichen Beziehungen hinaus gesteigert werden, insofern die persönliche Begegnung mit den vertrauten Tieren durch implizite Kommunikationsformen gekennzeichnet ist. Die (einseitige) Mensch-Tier-Kommunikation folgt dem Muster einer Liebessemantik, bei der – mit N. Luhmann gesprochen

– das Kommunikationsproblem auf »ganz eigentümliche Weise« gelöst wird: durch Intensivierung der »Kommunikation unter weitgehendem Verzicht auf Kommunikation.«¹¹¹ Anstelle einer Kommunikation, die auf wechselseitigem Austausch, auf Nachfragen, Widerspruch und Selbstkorrektur beruht, verlässt sich die Liebespraxis der Kommunikation zwischen Mensch und Haustier auf Stereotypen, auf Projektion und Kalkulierbarkeit, auf »Vorwegnahme und Schonverstandhaben« (Luhmann). Im Rahmen einer Semantik und Pragmatik der Liebe, in der explizite Formen der Kommunikation wie das Fragen oder bereits das bloße Sprechen geradezu als unangenehm und zerstörerisch codiert sind, kann das Schweigen der Tiere als besondere Weihe der Kommunikation und Ausdruck ihrer Authentizität und besonderen Liebesfähigkeit erscheinen.

Animalität

Der Ausdruck ›Animalität‹ wird seit dem Hochmittelalter vereinzelt für das Wesen oder die Natur eines Tieres, v.a. die Summe seiner typischen Eigenschaften und Fähigkeiten, verwendet (Avicenna 11. Jh.: »animalitas et humanitas«; »Animal ergo per se ex sua animalitate habet esse in istis sensibilibus«¹¹²; Alcherus Clareaevallensis 12. Jh.: »Sensualitas sive animalitas animae«¹¹³). Im frühen 17. Jahrhundert wird der Ausdruck ins Englische und Französische übernommen (Crooke 1615: »animality«¹¹⁴; Duplex 1618: »toute l'animalité, c'est à dire, toute l'essence de l'animal, qui est d'estre corps animé sensible, est en l'homme & en la beste«¹¹⁵).

Im Deutschen ist der Ausdruck *Tierheit* seit Ende des 17. Jahrhunderts nachweisbar (Gasser 1686: »daß in dem Menschen gleichsamb zwey Naturen vereiniget/ nemblich die Thierische/ unnd dann die Englische/ das ist die Thierheit/ das empfindliche Leben/ die 5. Sinn deß Leibs/ und die Anmuthungen deß Hertzens/ welche der Mensch mit den unvernünftigen Thieren theil und gemein hat/ und dann die freye Willkuhr/ der Verstand und freye Willen«¹¹⁶; von Sporck 1702: »daß ein Mensch Mensch ist/ nicht von der Thierheit/ als welche sein Geschlecht ist/ herkomt/ sondern von der Vernunft/ welche ihn zu einem vernünftigen Thier machet«¹¹⁷; Wolff 1737: »wenn man das gemeinschaftliche Wesen oder Natur der Menschen und Thiere annimmt, das ist, wenn man dasjenige setzt, was das Geschlecht ausmachet, unter welchem Menschen und Thiere als so viele Arten enthalten sind, und welches man mit dem Nahmen Thierheit (animalitatis) belegen kan«¹¹⁸).

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wird mit ›Animalität‹ meist das gemeinsame Wesen von Tieren und Menschen bezeichnet, in erster Linie ihre Sinnlichkeit, die sie von den Pflanzen und anorganischen Naturkörpern unterscheidet. Danach wird der Ausdruck nicht selten in pejorativer Bedeutung verwendet und auf etwas bezogen, von dem sich der Mensch zu emanzipieren habe. Deutlich wird dies besonders bei I. Kant, der 1784 behauptet, die Natur verfolge »einen regelmäßigen Gang [...] von der unteren Stufe der Thierheit an allmählig bis zur höchsten Stufe der Menschheit«¹¹⁹; 1793/93 formuliert er: »Die Anlage für die Thierheit im Menschen kann man unter den allgemeinen Titel der physischen und bloß mechanischen Selbstliebe, d.i. einer solchen bringen, wozu nicht Vernunft erfordert wird«¹²⁰; 1797/98: »Es ist ihm [dem Menschen] Pflicht: sich aus der Rohigkeit seiner Natur, aus der Thierheit (quoad actum), immer mehr zur Menschheit, durch die er allein fähig ist sich Zwecke zu setzen, empor zu arbeiten«¹²¹; 1803: »Disciplin oder Zucht ändert die Thierheit in die Menschheit um«¹²².

J.-J. Virey gibt zu Beginn des 19. Jahrhunderts eine Definition der Animalität (frz. »animalité«), die von den typischen Eigenschaften der Tiere ausgeht: »la sensibilité, la mobilité volontaire et la nutrition centrale, forment ces caractères essentiels«.¹²³ Die Animalität bildet nach Virey eine graduelle Eigenschaft, die einigen Tieren in stärkerem Maße als anderen zukomme: »l'animalité se dégradera, et l'être se rapprochera du végétal ou de l'organisation primitive, qui est le tronc duquel sortent toutes les branches des êtres vivans«; er spricht daher von der *Quantität der Animalität* (»la quantité d'animalité«) und schlägt als Maß dafür, analog zu dem Thermometer, das *Zoometer* vor (»la méthode de classification soit un zoomètre, c'est-à-dire, une mesure des degrés d'animalité, comme le thermomètre indique les degrés de chaleur«).¹²⁴ Von anderen französischen Zoologen der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird dieser Vorschlag Vireys übernommen, z.B. von H.D. de Blainville, der 1840 den Grad der Animalität mit der Größe des Nervensystems eines Tieres in Verbindung bringt.¹²⁵

Nach einem neueren Vorschlag F. Keijzers ist der Zustand der Animalität wesentlich durch eine Kopplung von Wahrnehmung und Tätigkeit gekennzeichnet (»perception action coupling«).¹²⁶ Die besondere Verfassung der Lebendigkeit bei Tieren zeige sich als eine materielle Organisation, die über sensorimotorische Strukturen verfügt, d.h. eine Beweglichkeit, die über rückkopplungsgesteuerte sensorische Prozesse geleitet und moduliert wird. Tiere verhalten sich als

Agenten in ihrer Umwelt, indem sie Prozesse initiieren und verändern. Auch für Bakterien und andere freibewegliche Organismen treffen diese Beschreibungen zu.

Die Bereiche des menschlichen Handelns und des Verhaltens der Tiere gelten meist als nicht klar voneinander unterschieden. Ein menschenartiges Verhalten bei Tieren wird vielfach beschrieben. Immer wieder wird besonders das ↑Spiel der Tiere in eine besondere Nähe zum Handeln des Menschen gerückt. T. Geiger spricht 1931 von der »Humanität mancher tierischer Lebensphänomene« (und der analogen »Animalität mancher menschlicher«).¹²⁷ T. Ingold verwendet 1994 die knappe Formel *animale Humanität* (»animal humanity«).¹²⁸ Dieser Ausdruck erscheint bereits Mitte des 19. Jahrhunderts, zunächst allerdings in der Bedeutung von »humaner Animalität« (Hunt 1834: »this noble-hearted woman [...] was as imperfect a specimen of animal humanity as her kinsman was of spiritual«)¹²⁹ – bald darauf aber auch in der Bedeutung einer Humanität von Tieren (Chambers 1846: »Animal humanity. It is extremely curious to observe in animals ways and doings like those of human beings«¹³⁰).

tierlich

Das gegenwärtig verbreitete Adjektiv zu »Tier« ist »tierisch«. Bis ins 16. Jahrhundert ist dagegen »thierlich« im Gebrauch (z.B. bei Luther), das danach durch »thierisch, viehisch« verdrängt wird.¹³¹ »Tierisch« weist schon früh eine pejorative Konnotation auf und hat nach Grimms »Deutschem Wörterbuch« seit Mitte des 16. Jahrhunderts folgende Bedeutung »nach der art der unvernünftigen, nur sinnlichen trieben folgenden thiere, grob, sinnlich, bestialisch, viehisch«.¹³² Diese abwertende Bedeutung findet sich auch bei J.W. von Goethe, besonders deutlich in der Lösung von der deskriptiven wörtlichen Bedeutung und der Festlegung des Ausdrucks auf das Pejorative als der Kernbedeutung: »Er [der Mensch] nennt's Vernunft und braucht's allein,/ nur tierischer als jedes Tier zu sein«.¹³³

Seit den 1970er Jahren etabliert sich daneben wieder die Form »tierlich«. H. Hediger verwendet sie bereits in den 1950er Jahren (1961: »Im Verbrechen – und auch im Krieg – sinkt der Mensch unter Umständen in Primitivzustände zurück, die – ungeeignet allerdings – oft als »tierisch« bezeichnet werden. Tierlich ist daran nur das äußere Verhalten, etwa Tarnung, Verstecken und Anschleichen«).¹³⁴ Für die Verbreitung dieser Form sorgt besonders »Grzimeks Tierleben« (1975-77), das sie konsequent verwendet.

B. Grzimek rechtfertigt dies damit, dass alle Ausdrücke, »die das Tier abwerten«, vermieden werden sollen.¹³⁵ Entsprechend zu »menschlich« und analog zu der Unterscheidung von »kindisch« und »kindlich« soll »tierlich« als neutraler, nicht wertender Ausdruck verstanden werden.

Zoologie

Von der »Zoologie« (abgeleitet von griech. ζῷον »lebendiges Wesen; Tier«) ist zuerst als einem Teilgebiet der Pharmazie und Medizin die Rede. Im Sinne einer Lehre von den Tieren im Gegensatz zu dem Menschen und den Pflanzen erscheint der Ausdruck bei einigen Autoren in den ersten Jahrzehnten des 17. Jahrhunderts (Timpler 1610; Alsted 1626; Fabricius 1632¹³⁶). Besonders bekannt wird in der Mitte des Jahrhunderts die englische Übersetzung eines Werks von J. Schröder unter dem Titel »Ζωολογία, or the History of Animals as they are Useful in Physick and Chirurgery« (1659).¹³⁷ Wesentlicher Gegenstand der Zoologie dieser Zeit ist also der medizinische Nutzen der Tiere für den Menschen.¹³⁸

Die Einschränkung der Zoologie auf eine Tierkunde ist durchaus nicht selbstverständlich, weil das griechische Stammwort allgemein für »Lebewesen« steht und nach dem vor-aristotelischen Sprachgebrauch auch die Pflanzen als Lebewesen bezeichnet werden. So zögert z.B. Platon nicht, die Pflanzen als dem Menschen verwandt und als Lebewesen (ζῷον) einzuordnen.¹³⁹ Aristoteles ist später zurückhaltender und gesteht zwar den Pflanzen ein Leben (ζωή) zu, an keiner Stelle bezeichnet er sie aber als »Lebewesen«, weil sie nicht über die Fähigkeiten der Empfindung und Fortbewegung verfügen.¹⁴⁰ In dieser aristotelischen Differenzierung liegt also bereits die Rechtfertigung für die spätere Beschränkung des Titels »Zoologie« auf eine Tierkunde. Neben der engeren Bedeutung besteht das Verständnis der Zoologie als allgemeine Lehre von den Lebewesen bis ins 18. Jahrhundert fort. Deutlich wird dies z.B. an N. Baileys Definition von 1724, nach der die Zoologie die Lehre der Lebewesen ist (»Zoology, [...] a Treatise concerning living Creatures«¹⁴¹). In englischen Wörterbüchern wird diese Bedeutung vereinzelt bis zur zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiedergegeben.¹⁴²

In den auf Latein geschriebenen Abhandlungen des 17. Jahrhunderts wird die Zoologie nicht selten als Lehre von den »bruta« bezeichnet, nicht der »animalia« (Sperling 1669: »zoologia physica est scientia brutorum quatenus corpora naturalia sunt«¹⁴³). »Animalia« bildet zu dieser Zeit also zumindest bei einigen

Autoren weniger eine Bezeichnung nur für die Tiere, als vielmehr zusammenfassend für Tiere und Menschen. Die Opposition zwischen ›Tier‹ und ›Mensch‹ in den germanischen Sprachen hat also keine Entsprechung in der Entgegensetzung von ›animal‹ und ›homo‹ im Lateinischen des 17. Jahrhunderts (oder davon abgeleitet im Französischen und Englischen; †Mensch).

In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts bestehen verschiedene Ausrichtungen der Zoologie nebeneinander. Neben der medizinischen *Zoologia medica* wird eine theologische *Zoologia sacra* und schließlich eine naturhistorische *Zoologia physica* zu begründen versucht. Eine Abgrenzung in diesem Sinne nimmt J. Sperling vor.¹⁴⁴ Sperling definiert seine die Natur betreffende Zoologie allgemein als »Wissenschaft von den Tieren« (»Scientia brutorum«). Wenig später, in dem »Parnassus medicinales illustratus« (1663) von J.J. Becher – einem »noch nie gesehenen Thier- Kräuter- u. Berg-Buch«, so der Untertitel – bildet die Darstellung der Zoologie den ersten Teil, das »Thierbuch«. Ähnlich wie zuvor bereits die Pflanzenkunde wird auch die Zoologie seit dem 17. Jahrhundert in eine allgemeine und eine spezielle Lehre unterteilt. Auch hierfür ist die »Zoologia physica« von Sperling richtungsweisend. Der Sache nach liegt der Unterschied dieser beiden Ausrichtungen der Zoologie bereits bei Aristoteles vor, insofern auch seine Tierkunde in vielen Abschnitten eine Trennung von allgemeiner Zoologie und spezieller Zoologie aufweist.

Regelmäßig verwendet wird der Terminus ›Zoologie‹ erst seit den 1770er Jahren.¹⁴⁵ Davor wird der Gegenstand als Teil der »Naturgeschichte«, †Anatomie oder †Physiologie abgehandelt (†Biologie).

Nachweise

- 1 Vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 92.
- 2 Herodot, *Historiae* 5, 10; Aristophanes, *Vespae* 551; Platon, *Timaios* 776; vgl. Lorenz, G. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 178.
- 3 Platon, *Timaios* 77a-c.
- 4 Aristoteles, *De an.* 416a4.
- 5 Vgl. z.B. Seneca, *Epistulae* 121, 24; Plinius, *Naturalis historia* 9, 86; 11, 183; 226.
- 6 Basilius, *Opera omnia*, Bd. 1: 118; Adelard von Bath, *Quaestiones naturales* (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters, Bd. 32, 1, Münster 1934): 15 (Frage 13).
- 7 Gregor der Große (ca. 595). *Moralia in Iob* 10, 13, 23; 17, 30, 46; vgl. Lerch, E. (1939). Sinn, Sinne, Sinnlichkeit. *Arch. ges. Psychol.* 103, 446-495: 494.
- 8 Vgl. z.B. Thomas von Aquin, *Summa contra Gentiles*: II, 82; vgl. Pico della Mirandola (1486). *De dignitate hominis* (Hamburg 1990): 6.
- 9 Albertus Magnus (ca. 1265). *De animalibus*: 7, 3; 22, 11.
- 10 Vgl. Descartes, R. (1637). *Discours de la méthode* (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 57-59; ders. (1649). Brief an Morus vom 5.2.1649 (Œuvres, Bd. V, Paris 1974, 267-279): 278.
- 11 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Neuchâtel 1781, Bd. 7-9): I, 42.
- 12 Vgl. z.B. a.a.O.: I, 45f.
- 13 a.a.O.: I, 42.
- 14 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 91.
- 15 Vgl. Lorenz, G. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 294ff.
- 16 Vgl. Nitschke, A. (1966). Tiere und Heilige. Beobachtungen zum Ursprung und Wandel menschlichen Verhaltens. In: Vierhaus, R. & Botzenhart, M. (Hg.). *Dauer und Wandel der Geschichte. Aspekte europäischer Vergangenheit*, 62-100.
- 17 Vgl. Stettner, W. (1934). Die Seelenwanderung bei Griechen und Römern; Findeisen, H. (1956). Das Tier als Gott, Dämon und Ahne; Henry, M.-L. (1958). Das Tier im religiösen Bewußtsein des alttestamentlichen Menschen; Hornung, E. (1967). Die Bedeutung des Tieres im alten Ägypten. *Stud. Gen.* 20, 69-84; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. *Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik*; Dinzelbacher, P. (Hg.) (2000). *Mensch und Tier in der Geschichte Europas*.
- 18 Vgl. Dierauer (1977): 4.
- 19 Assmann, J. (1997). *Moses the Egyptian. The Memory of Egypt in Western Monotheism* (dt. Moses der Ägypter. Entzifferung einer Gedächtnisspur, München 1998): 163.
- 20 Alkmaion (Diels/Kranz) 24 A 5/B1a (nach Theophrast); Platon, *Kratylos* 399c; vgl. Laches 196e-197b; *Politeia* 441a-b; Protagoras 324a-b; *Symposion* 207a-c; *Leges* 710a; 963e; vgl. Dierauer (1977): 39; 45.

- 21 Homer, *Ilias* 5, 639; 7, 228; vgl. Dierauer (1977): 8.
- 22 Hesiod, *Erga* 276ff.
- 23 Nach Dierauer (1977): 60.
- 24 Homer, *Ilias* 24, 39ff.; Euripides, *Medea* 1342; *Orestes* 1554f.
- 25 Aischylos, *Choephoroi* 994, 1047.
- 26 Homer, *Ilias* 8, 423; Semonides (*Iambi et elegi graeci ante Alexandrum cantati*, ed. W.L. West, Oxford 1972): *Fragm.* 7, 12ff.
- 27 Semonides (ed. West) *Fragm.* 7, 43ff.; 50ff.
- 28 a.a.O.: *Fragm.* 7, 2ff.
- 29 Heraklit (*Diels/Kranz*) 22 B 29.
- 30 Aristophanes, *Aves* 755f.
- 31 Menander (*Menandri quae supersunt*, ed. A. Körte & A. Thierfelder, Leipzig 1957): *Fragm.* 740, 13; 620, 1f.; vgl. Dierauer (1977): 178ff.
- 32 Diodor 9, 26, 3-5.
- 33 Vgl. Plutarch, *Bruta ratione uti* 991A-E.
- 34 Vgl. Dierauer (1977): 184f.
- 35 Aristoteles, *De an.* II, 2-3.
- 36 a.a.O.: 413b2.
- 37 Vgl. Lorenz, G. (2004). Tiere kennen und die Tierwelt erklären – Leistungen und Irrwege der alten Kulturen. In: Böhme, H. et al. (Hg.). *Tiere. Eine andere Anthropologie*, 79-96: 94f.
- 38 Aristoteles, *Hist. anim.*; *De part. anim.*; *De gen. anim.*
- 39 Vgl. Wellmann, M. (1930). *Der Physiologus. Eine religionsgeschichtlich-naturwissenschaftliche Untersuchung*. *Philologus Supp.* 22, 1; Seel, O. (1960). *Der Physiologus*; Riedinger, R. (1973). *Der Physiologus und Klemens von Alexandria*. *Byzantin. Z.* 66, 272-307.
- 40 Vgl. Salisbury, J.E. (1994). *The Beast Within. Animals in the Middle Ages*.
- 41 Ambrosius, *Exameron* (*Corpus Scriptorum Ecclesiasticorum Latinorum* 32, 1, ed. K. Schenkl, Wien 1897): 43 (2. Buch, Kap. 1.3, 2.4); vgl. Nitschke, A. (1967). *Verhalten und Bewegung der Tiere nach frühen christlichen Lehren*. *Stud. Gen.* 20, 235-262: 238f.
- 42 Peter Abaelard, *Expositio in Hexamerion* (ed. V. Cousin, Bd. 1, Paris 1849): 655.
- 43 Adelard von Bath, *Quaestiones naturales* (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters Bd. 32, 1, Münster 1934): 15f. (Frage 13).
- 44 a.a.O.: 30 (Frage 23).
- 45 Vgl. Münch, P. (1998). Die Differenz zwischen Mensch und Tier. Ein Grundlagenproblem frühneuzeitlicher Anthropologie und Zoologie. In: ders. (Hg.). *Tiere und Menschen*, 323-347: 324.
- 46 Pererius, B. [um 1600]. *Commentariorvm et disputationvm in genesim tomi quattuor* (Mainz 1612): 50; vgl. Walz, R. (1998). Die Verwandtschaft von Mensch und Tier in der frühneuzeitlichen Wissenschaft. In: Münch, P. (Hg.). *Tiere und Menschen*, 295-321: 303.
- 47 Suárez, F. *De opere sex dierum* (*Opera omnia*, Bd. 3, Paris 1856): 160; vgl. Walz (1998): 303.
- 48 Vgl. Rosenfield, L.C. (1940). From Beast-Machine to Man-Machine. The Theme of Animal's Soul in French Letters from Descartes to La Matrie.
- 49 Descartes, R. [posthum]. *Prima cogitationes ad generationem animalium* (*Œuvres*, Bd. 11, 505-538): 506.
- 50 Boyle, R. (1688). *A Disquisition about the Final Causes of Natural Things* (Works, vol. 5, London 1772): 403ff.; vgl. Walz (1998): 312.
- 51 Vgl. Fontaine, N. (1738). *Mémoires pour servir à l'histoire d Port-Royal*, Bd. 2: 52; vgl. Maehle, A.-H. (1992). *Kritik und Verteidigung des Tierversuchs*: 116.
- 52 Zedler, J.H. (1745). *Thier, animal*. In: *Großes vollständiges Universal-Lexicon*, Bd. 43, 1333-1382: 1348.
- 53 Münch (1998): 331f.
- 54 Albertus Magnus (ca. 1265). *De animalibus libri XXVI* (Münster 1916-20); vgl. Hünemörder, C. (1980). *Die Zoologie des Albertus Magnus*. In: Meyer, G. & Zimmermann, A. (Hg.). *Albertus Magnus Doctor Universalis 1280/1980*, 235-248.
- 55 Albertus Magnus (ca. 1265): *Lib. I, Tr. 1, c.1*; nach Pelster, F. (1935). Die beiden ersten Kapitel der Erklärung Alberts des Großen zu *De animalibus* in ihrer ursprünglichen Fassung. *Scholastik* 10, 229-240: 233.
- 56 Vgl. Hünemörder, C. (1994). *Hochmittelalterliche Kritik am naturkundlich-Wunderbaren durch Albertus Magnus*. In: Schmidtke, D. (Hg.). *Das Wunderbare in der mittelalterlichen Literatur*, 111-135.
- 57 [Thomas Cantimpratensis] (1228-1244). *De natura rerum*; vgl. Hünemörder, C. (1968). Die Bedeutung und Arbeitsweise des Thomas von Cantimpré und sein Beitrag zur Naturkunde des Mittelalters. *Medizinhist. J.* 3, 345-357.
- 58 Gesner, C. (1551-58; 1587). *Historiae animalium*.
- 59 Wotton, E. (1552). *De differentiis animalium libri X*.
- 60 Belon, P. (1555). *L'histoire de la nature des oyseaux*.
- 61 Severino, M.A. (1645). *Zootomia Democritea*.
- 62 Swammerdam, J. (1737-38). *Bybel der Natuure*; Perrault, C. (1671-76). *Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux*, 2 Bde; Lister, M. (1678). *Historia animalium Angliae*.
- 63 Redi, F. (1668). *Esperienze intorno alla generazione degli insetti*.
- 64 Trembley, A. (1744). *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce*.
- 65 Müller, O.F. (1786). *Animalcula infusoria, fluviatilia et marina*.
- 66 Haller, A. von (1752). *De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus* (dt. Leipzig 1922).
- 67 Cuvier, G. (1797). *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*; ders. (1799). *Leçons d'anatomie comparée*, 2 Bde.
- 68 Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*.
- 69 Steenstrup, J.J.S. (1842). *Ueber den Generationswechsel oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen: eine eigenthümliche Form der Brutpflege in den niederen Thierclassen*.
- 70 Siebold, C.T.E. von (1854). *Über die Band- und Blasenwürmer*.
- 71 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*.
- 72 Möbius, K.A. (1865). *Die Fauna der Kieler Bucht*.
- 73 Romanes, G.J. (1882). *Animal Intelligence*.
- 74 Vgl. Ingensiep, H.W. (1996). *Tierseele und tierethische Argumentationen in der deutschen philosophischen Literatur des 18. Jahrhunderts*. *Int. Z. Gesch. Ethik Naturwiss.*

Techn. Med. 4, 103-118.

75 Pufendorf, S. (1672/84). *De jure naturae et gentium* (2 Bde., hg. v. F. Böhling, Berlin 1998): I, 352 (Liber IV, Cap. 3, §5).

76 Pufendorf, S. von (1672). *De jure naturae et gentium* (dt. Vom Natur- und Völker-Rechte, Frankfurt 1711): 851.

77 Pufendorf (1672/84): 352.

78 Zedler, J.H. (1745). *Thier, animal*. In: *Großes vollständiges Universal-Lexicon*, Bd. 43, 1333-1382: 1348: 1377.

79 a.a.O.: 1378f.

80 Vgl. Kettner, M. (1995). Wie ist eine diskursethische Begründung ökologischer Rechts- und Moralnormen möglich? In: Nida-Rümelin, J. & v.d. Pfordten, D. (Hg.). *Ökologische Ethik und Rechtstheorie*, 301-324: 311f.

81 Knigge, A. Freiherr von (1788). *Über den Umgang mit Menschen*.

82 Mercier, L.-S. (1771). *L'an deux mille quatre cent quarante* (Frankfurt/M. 1989): 129; vgl. Hastings, H. (1936). *Man and Beast in French Thought of the Eighteenth Century*: 247f.

83 Narr, D. & Narr, R. (1967). *Menschenfreund und Tierfreund im 18. Jahrhundert*. Stud. Gen. 20, 293-303.

84 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, 60.

85 Bonnet, C. de (1766). *Betrachtung über die Natur*: 327 (X, xxx); vgl. ders. (1764-65). *Contemplation de la nature* (*Euvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 149; Ingensiep, H.W. (2001). *Geschichte der Pflanzenseele*. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 293.

86 Vgl. Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (*Euvres*, Bde. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 485 (X, 32); Candolle, A.-P. de (1813/19). *Théorie élémentaire de la botanique*: 15.

87 Hertwig, O. (1894). *Zeit- und Streitfragen der Biologie*, Heft 1. *Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen*: 107.

88 Gegenbaur, C. (1859). *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*: 34.

89 Driesch, H. (1909). *Philosophie des Organischen*, 2 Bde.: I, 48; vgl. 2. Aufl. 1921: 40; ders. Driesch, H. (1919). *Studien über Anpassung und Rhythmus*. Biol. Zentralbl. 39, 433-462: 462; Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 218; 220.

90 Lotze, H. (1856/96). *Mikrokosmos*, Bd. I: 152.

91 Berger, J.E. von (1821). *Allgemeine Grundzüge zur Wissenschaft*, Bd. 2: 459f.

92 a.a.O.: 460.

93 Slack, J.M.W., Holland, P.W.H. & Graham, C.F. (1993). *The zootype and the phylotypic stage*. Nature 361, 490-492.

94 Jonas, H. (1953). *Motility and emotion* (dt. *Bewegung und Gefühl*. Über die Tierseele, in: *Das Prinzip Leben*. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 187.

95 a.a.O.: 189.

96 a.a.O.: 192.

97 Christensen, W. (1996). *A complex system theory of*

teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 314.

98 Husserl, E. (1931): *Cartesianische Meditationen* (Gesammelte Schriften, Bd. 8/I, Hamburg 1992): 129.

99 Vgl. Gutmann, M. (2005). *Biologie und Lebenswelt*. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Einführung in die Philosophie der Biologie*, 400-417.

100 Schwarte, L. (2004). *Animalität – Wie werden wir zum Tier?* In: Böhme, H. et al. (Hg.). *Tiere. Eine andere Anthropologie*, 209-215: 214; vgl. Agamben, G. (2002). *L'aperto. L'uomo e l'animale* (dt. *Das Offene. Der Mensch und das Tier*, Frankfurt/M. 2003).

101 Oken, L. (1810). *Oken's Erklärung auf Troxler's Zeilen*. Allgemeine Literatur-Zeitung Nr. 176, 461-464: 463.

102 Wild, M. (2008). *Tierphilosophie zur Einführung*: 18.

103 Janich, P. (2010). *Zum Beispiel Werkzeuggebrauch*. Die naturalistische Verkürzung des Tieres. In: Gerhardt, V. & Nida-Rümelin, J. (Hg.). *Evolution in Natur und Kultur*, 59-75: 74f.

104 Cartmill, M. (1993). *A View to Death in the Morning*. *Hunting and Nature through History* (dt. *Das Bambi-Syndrom*. Jagdleidenschaft und Misanthropie in der Kulturgeschichte, Reinbek bei Hamburg 1995): 225f.

105 Macho, T. (1997). *Tier*. In: Wulf, C. (Hg.). *Vom Menschen*. Handbuch Historische Anthropologie, 62-85: 82.

106 Berger, J. (1981). *Warum sehen wir Tiere an?* In: ders., *Das Leben der Bilder oder die Kunst des Sehens*, 7-26: 20.

107 Wiedenmann, R. (1998). *Die Fremdheit der Tiere*. Zum Wandel der Ambivalenz von Mensch-Tier-Beziehungen. In: Münch, P. (Hg.). *Tiere und Menschen*. Geschichte und Aktualität eines prekären Verhältnisses, 351-381: 354f.

108 Schütz, A. (1932). *Der sinnhafte Aufbau der sozialen Welt*: 182 (§33).

109 Wiedenmann (1998): 374.

110 a.a.O.: 372.

111 Luhmann, N. (1982). *Liebe als Passion*: 29.

112 Avicenna Latinus, *Liber de philosophia prima sive scientia divina*: tract. 5, cap. 1.

113 Alcherus Clareauellensis (dubium), *De spiritu et anima*: cap. 38, col. 808.

114 Crooke, H. (1615). *Mikrokosmographia*. A Description of the Body of Man: 40.

115 Duplex, S. (1618). *La logique ou art de discourtir & raisonner*: 64.

116 Gasser, R. (1686). *Auforderung mit aller-demütigt gebotnem Vernunft-Trutz*, Bd. 1: 917; vgl. 67; 155; 755; 927; 1006.

117 [Spörck, M.E.C.A. von] (1702). *Tractat wider die Gleichgültigkeit derer Glauben*: 162 (franz. Original: Pictet, B., *Traité contre l'indifférence des religions*, Amsterdam 1692); vgl. auch Wagner, G. (1707). *Prüfung des Versuchs vom Wesen des Geistes*: 67.

118 Wolff, C. von (1737). *Von dem Begriffe des Naturvölker- und bürgerlichen Rechtes* (Gesammelte kleine philosophische Schriften, Bd. 3, 499-594): 513.

119 Kant, I. (1784). *Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht* (AA, Bd. 8, 15-31): 25; vgl. ders. (1785). *Recensionen zu J. G. Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit*. Theil 1. 2 (AA, Bd. 8, 43-66): 65; ders. (1786). *Muthmaßlicher Anfang der*

- Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 107-123): 115.
- 120** Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 26.
- 121** Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 387.
- 122** Kant, I. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 441.
- 123** Virey, J.-J. (1803). Animal. In: Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, Bd. 1, 419-466: 427.
- 124** ebd.
- 125** Blainville, H.D. de (1840). Considérations générales sur les animaux et leur classification: 6; vgl. Schiller, J. (1980). Physiology and Classification: 13.
- 126** Keijzer, F. (2007). Animality: where cognition might start as a biological phenomenon [Vortrag]. 2007 Meeting of the International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology (ISHPSSB) in Exeter.
- 127** Geiger, T. (1931). Das Tier als geselliges Subjekt. Forschungen zur Völkerpsychologie und Soziologie 10, 283-307: 284f.
- 128** Ingold, T. (1994). Humanity and animality. In: Ingold, T. (ed.). Companion Encyclopedia of Anthropology, Humanity, Culture and Social Life, 14-32: 24; vgl. auch Broch-Due, V. (1990). Cattle are companions, goats are gifts. Animals and people in Turkana thought. In: Pålsson, G. (ed.). From Water to World-Making. African Models and Arid Lands, 39-58: 44.
- 129** Hunt, L. (1834). The Indicator, and the Companion; a Mmiscellany for the Fields and the Fire-Side, vol. 2: 150.
- 130** Chambers, R. (1846). Animal humanity. Chambers's Journal 5, 177-180: 177; auch in: Essays Philosophical, Sentimental, and Historical Sketches, vol. 4 (1847): 256.
- 131** Deutsches Wörterbuch, Bd. 11 (1935): 383.
- 132** a.a.O.: 381.
- 133** Goethe, J.W. von (1808). Faust: Vers 285-286.
- 134** Hediger, H. (1961). Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus: 15; vgl. ders. (1954). Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus: 244.
- 135** Grzimek, B. (1971). Vorwort. In: Grzimeks Tierleben, Bd. 1 (München 1979), 19-24: 23.
- 136** Timpler, C. (1610). Physicae seu philosophiae, Bd. 3. Complectens Empsychologiam: Hoc est, Doctrinam De Corporibus naturalibus animatis libris V. explicatam. Quorum I, continet Empsychologiam generalem. II, Zöologiam generalem. III, Anthropologiam. IV, Therologiam. V. Phytologiam; Alsted, J.H. (1626). Compendium philosophicum: 199; Fabricius, G.A. (1632). Exercitationum physicaum duodecima, De Animalis in genere: quae est generalis zoologia.
- 137** Vgl. Möbius, M. (1944). Wie sind die Bezeichnungen Zoologie, Botanik und Mineralogie entstanden? Jen. Z. Med. Naturwiss. 77, 216-229.
- 138** Schröder, J. (1659). Zoologia, or the History of Animals as they are Useful in Physick and Chirurgery.
- 139** Platon, Timaios 77 a-c.
- 140** Aristoteles, De part. anim.: 681a; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 114; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philoso-

phische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 42.

- 141** Bailey, N. (1721/24). An Universal Etymological English Dictionary: [vorletzte Seite].
- 142** Jaudon, D., Watson, T. & Addington, S. (1807/66). The English Orthographical Expositor (ed. H. Corson): 212.
- 143** Sperling, J. (1669). Zoologia physica (ed. G.C. Kirchmayer): 1; vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In: Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 160.
- 144** Sperling, J. (1661). Zoologia physica.
- 145** Brown, P. (1776). New Illustrations of Zoology; Anonymus (1778). Entwurf einer oekonomischen Zoologie; Forster, J.R. (1781). Indische Zoologie oder systematische Beschreibungen seltener und unbekannter Thiere aus Indien; Große, G. (1781). Die Thiergeschichte oder Zoologie.

Literatur

- Carus, J.V. (1872). Geschichte der Zoologie bis auf J. Müller und C. Darwin.
- Burckhardt, R. (1907/21). Geschichte der Zoologie und ihrer wissenschaftlichen Probleme.
- Ehrhard, H. (1921). Geschichte der Zoologie.
- Locy, W.A. (1918). The Main Currents of Zoology.
- Hall, T.S. (ed.) (1951). A Sourcebook in Animal Biology.
- Petit, G. & Théodoridès, J. (1962). Histoire de la zoologie des origines à Linné.
- Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik.
- Dinzelbacher, P. (Hg.) (2000). Mensch und Tier in der Geschichte Europas.
- Böhme, H. et al. (Hg.) (2004). Tiere. Eine andere Anthropologie.
- Kalof, L. (ed.) (2007). A Cultural History of Animals, 7 vols.
- Ingensiep, H.W. & Baranzke, H. (2008). Das Tier.
- Wild, M. (2008). Tierphilosophie zur Einführung.

Tod

Das Wort ›Tod‹ (mhd. ›tōt‹, ahd. ›tōd‹) geht ebenso wie ›Tier‹ vermutlich auf die indogermanische Wurzel ›*dheu-‹ »stieben, blasen, atmen« zurück und bedeutet dann ursprünglich so viel wie »das Leben aushauchen«.

Das wissenschaftliche Studium des Todes und des Sterbens wird seit Anfang des 17. Jahrhunderts **Thanatologie** genannt.¹ Die ältere Verwendung dieses Wortes ist primär an christlichen Lehren orientiert.² J. Mencil definiert in seiner ›Thanatologie‹ von 1632 den Tod als Trennung der Seele vom Körper (»separatio animæ à corpore«) und als Verlust des Lebens (»Mors est privatio vitæ«).³ Ebenso wie seine Vorläufer in der Antike (s.u.) unterscheidet Mencil zwei Arten des Todes (»Mortis Species«), den *natürlichen Tod* (»Naturalis mors«) und den *gewaltsamen Tod* (»Violenta mors«).⁴

Antike

In der Antike lassen sich drei grundsätzlich verschiedene Interpretationen des Todes gegeneinander abgrenzen (vgl. Tab. 278)⁵: (1) Bei Heraklit, bei dem der griechische Ausdruck (»θάνατος«) überhaupt erstmals im Rahmen von naturphilosophischen Überlegungen erscheint, ist der Tod Teil des Lebens, ja er wird direkt mit dem Leben identifiziert. Weil alles Seiende in einen Kreislauf von Werden und Vergehen integriert ist, ist das Leben immer auch Tod und der Tod Leben.⁶ (2) In der materialistischen Theorie des Empedokles besteht der Tod in der Auflösung der besonderen Mischung der Elemente, die ein Lebewesen ausmachen.⁷ (3) Nach der Auffassung Platons erfolgt im Tod die Trennung der Seele vom Körper⁸; die Seele lebt danach als unsterbliche weiter, während der Körper vergeht. Im Grunde beginnt also mit dem Tod ein neues, reineres Leben.

Diese drei Interpretationen des Todes sind für alle späteren Theorien wegweisend. Nur nach der zweiten Interpretation stellt der Tod wirklich ein Ende dar, nach den beiden anderen bildet er eher einen Übergang in eine andere Existenzweise: entweder der eines anderen Lebewesens oder des gleichen Lebewesens in anderer Form. Nach Auffassung mancher antiker und nachantiker Autoren stellt aber auch die Auflösung eines Lebewesens in seine Teile kein vollständiges Vergehen dar, weil diese Teile Grundlage des Lebens von anderen Lebewesen werden können. In der Antike findet sich diese Auffassung u.a. bei Vergil; aufgegriffen wird sie u.a. von Nikolaus von

Seneszenz (Seneca 1. Jh.)	522
Nekrosis (Aretaios um 100)	523
gewaltsamer Tod (Lukian ca. 165)	517
natürlicher Tod	
(Ambrosius Theodosius Macrobius um 400)	517
Tod (ahd. 8. Jh.)	510
akzidenteller Tod (Le Blond 1544)	517
Thanatologie (Mencil 1632)	510
Partialtod (Gale 1677)	516
Aussterben (Müldener 1729)	524
Generaltod (Whytt 1751)	516
Altern (Meier 1755)	522
Alterstod (Campe 1807)	517
Artentod (Lyell 1833)	526
Nekrobiosis (Schultz 1844)	523
Ende des Lebens auf der Erde (Neumayr 1886)	528
Gesamtod (Langendorff 1887)	516
Gerontologie (Metchnikoff 1903)	522
Massenaussterben (von Bubnoff 1914)	527
Artensterben (Kuehn 1933)	528
nützlicher Tod (Allee et al. 1949)	522
Altern von Stammesreihen (Rensch 1954)	526
Biomorphose (Bürger 1956)	523
Pseudoextinktion (Webb 1969)	527
Apoptosis (Kerr, Wyllie & Currie 1972)	523
Hintergrundausterben (Raup 1978)	528

Kues.⁹ Der Tod erscheint also in vielen Darstellungen nicht als ein Ende des Lebens, sondern als eine bloße Umwandlung des Lebendigen und als Voraussetzung für die Schaffung neuen Lebens. Lukrez schreibt, es entstehe in der Natur kein neues Leben, wenn fremder Tod nicht zu Hilfe komme (»nisi morte adiuta aliena«¹⁰).

Etymologisch besteht eine Verbindung des griechischen Wortes für ›die Toten‹ (»νεκροί«) und dem Ausdruck ›Verschwunden‹ (»νέκυς«: »geht verloren«). Die Toten sind also die Verschwundenen, die der direkten Interaktion Entzogenen. Weil die Toten als Leiche noch nicht vollständig verschwunden sind, ist die Leiche, besonders in der Frühzeit der griechischen Antike, ambivalent besetzt: Sie ist nicht Lebewesen, aber auch noch nicht vollständig tot, weil in ihrer physischen Integrität noch nicht »verschwunden«.¹¹ Diese Skrupel gegenüber menschlichen Leichen führen zu einer gewissen Behinderung in der Entwicklung der Anatomie; andererseits ist gerade die in der griechischen Antike entwickelte Trennung von (ewiger) Seele und Körper eine Voraussetzung für die medizinische Untersuchung von toten Körpern (↑Anatomie). Einen besonders drastischen Ausdruck findet diese Entwertung der Leiche in einem bekannten Satz Heraklits: »Die Toten verdienen es mehr als Mist, dass man sie wegwirft«.¹²

Der Tod ist das Ende des Lebens eines Organismus.

Leben nur durch den Tod anderer

Eine sich durch die Jahrhunderte und Jahrtausende ziehende Tradition kommt dem Gedanken zu, dass Leben und Tod in der Weise unzertrennlich miteinander verbunden sind, dass das Leben des einen Individuums nur auf Kosten des Lebens anderer Individuen erfolgen kann. Knapp heißt es schon bei Heraklit »Unsterbliche sterblich, Sterbliche unsterblich: Sie leben gegenseitig ihren Tod und sterben ihr Leben« (Übers. H. Diels) oder, in der Übersetzung W. Jaegers: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben dieser«. ¹³ Ausgeweitet auf die anorganische Natur steht dahinter ein allgemeines Kontinuitätsprinzip, nach dem 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« ¹⁴, und ähnlich wird später in der Scholastik formuliert ¹⁵.

In den Abhandlungen zur Naturgeschichte im 18. Jahrhundert findet sich der Gedanke von der lebensvernichtenden Grundlage des Lebens 1764 bei C. de Bonnet: »la destruction des uns fait la conservation des autres« ¹⁶ und 1753 bei G.L.L. Buffon: »pour vivre il faut détruire, & ce n'est en effet qu'en détruisant des êtres que les animaux peuvent se nourrir & se multiplier« ¹⁷. Die basalen Lebensvollzüge der Ernährung, des Wachstums, der Entwicklung und der Fortpflanzung setzen nach Buffon eine vorhergehende Destruktion anderen Lebens voraus.

Mitte des 19. Jahrhunderts beschreibt A. Schopenhauer die organische Welt in drastischen Worten als einen »Tummelplatz gequälter und geängstigter Wesen, welche nur dadurch bestehn, daß eines das andere verzehrt, wo daher jedes reißende Thier das lebendige Grab tausend anderer und seine Selbsterhaltung eine Kette von Martertoden ist«. ¹⁸ Der Gedanke wird auch im Rahmen der zu dieser Zeit entstehenden Theorien des Stoffkreislaufs formuliert: Für J. Moleschott ist der Stoffwechsel der Organismen 1852 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«. ¹⁹ Ähnliche Formulierungen finden sich 1878 bei dem Physiologen C. Bernard: »[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«. ²⁰ Zu mancher Sentenz verleitet F. Nietzsche dieser Zusammenhang, z.B.: »Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens« ²¹ oder seine These, dass »das Leben essentiell, nämlich in seinen Grundfunk-

Einheit von Leben und Tod (Heraklit)

Der Tod ist Teil des Kreislaufs von Werden und Vergehen; das Leben ist zugleich Tod, so wie der Tod Leben ist.

Auflösung der Dinge in Elemente (Empedokles)

In der Entstehung eines Lebewesens werden die Elemente zu der Einheit eines Einzelwesens zusammengemischt; bei dessen Tod trennen sich die Elemente wieder.

Trennung von Körper und Seele (Platon)

Der Tod besteht in der Trennung der Seele vom Leib. Das Ewige der Seele bleibt nach dem Tod in reinerer Form bestehen, allein das Vergängliche des Körpers geht unter.

Tab. 278. Drei grundsätzliche Theorien des Todes in der Antike.

tionen verletzend, vergewaltigend, ausbeutend, vernichtend fungiert und gar nicht anders gedacht werden kann ohne diesen Charakter«. ²²

Wäre Leben ein Wert, dann wäre es also konstitutiv mit der Destruktion dieses Werts verbunden. In erster Linie beziehen sich diese Diagnosen aber auf das Leben der Tiere; das Leben der autotrophen Pflanzen geht doch nur insofern auf Kosten des Lebens anderer Organismen, als sie diesen Raum, Licht und andere Ressourcen streitig machen. In ihrer für alles Lebendige geltenden Allgemeinheit geht die These von der notwendigen Desktruktivität alles Lebenden also von der Annahme begrenzter Ressourcen aus, der zufolge die Erhaltung bestehender Lebewesen und die Entstehung neuer Lebewesen stets auf das Ende anderer Lebewesen angewiesen ist.

Vom Dualismus zum Naturalismus

Im Mittelalter ist die Konzipierung des Todes der Lebewesen durch christliche Vorstellungen beherrscht, insbesondere den Dualismus des Lebens von Körper und Seele (↑Leben). Das eigentliche Leben der Seele kann demnach den Tod des Körpers überdauern. In der Frühen Neuzeit setzen sich dagegen zunehmend naturalistische Deutungen des Todes durch, nach denen (wie schon bei antiken Vorläufern wie Aristoteles) eine enge Verbindung von Seele und Körper besteht und damit auch kein körperloses Fortbestehen der Seele nach dem Tod des Körpers möglich ist. Das Fortleben der Seele nach dem Tod des Körpers bezieht sich nach der dominanten christlichen Lehre allerdings allein auf den Menschen; bei den Tieren und Pflanzen beendet der Tod des Körpers auch die Seelenfunktionen (wie ↑Ernährung, ↑Wachstum und ↑Fortpflanzung).

In der Frühen Neuzeit gewinnen dagegen zunehmend naturalistische oder mechanistische Interpretationen des Todes an Verbreitung. In der Physiologie R. Descartes' hat die mechanistische Sicht der Lebewesen auch ein mechanistisches Verständnis ihres Todes zur Folge: Der lebendige Körper verhalte sich zu dem toten wie eine aufgezoogene Uhr zu einer, deren Antrieb abgelaufen oder kaputt sei, so Descartes. Allein das innere Bewegungsprinzip habe seine Aktivität aufgegeben²³; die Annahme einer Seele, die den Körper verlassen habe, wird damit bei den toten Lebewesen ebenso überflüssig wie bei den Maschinen, die kaputt gegangen sind.

Tod als Umwandlung, nicht als Ende

Die radikale Sicht Descartes' bleibt aber bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts eine Minderheitauffassung. Verbreitet ist es weiterhin, eine Kontinuität von etwas Lebendigem über den Tod eines Individuums hinaus anzunehmen. Eine solche Auffassung vertritt z.B. G.W. Leibniz. Er stellt sich einen ↑Organismus als eine bis ins Unendliche gegliederte Maschine vor, deren Teile selbst wiederum gestaltete Maschinen darstellen. Wegen der Organisiertheit auch der Teile gibt es nach Leibniz keinen Tod im eigentlichen Sinne; der Tod stellt vielmehr eine bloße Umwandlung dar: »la mort, comme la generation, n'est que la transformation du même animal, qui est tantost augmenté, et tantost diminué.«²⁴ Die Geburt bildet nach Leibniz die Auswicklung (»evolutio«) des schon zuvor Bestehenden; der Tod die Einwicklung (»involutio«) der Individualität. In gewisser Weise sind Lebewesen für Leibniz damit unzerstörbar (»[I]es Vivants seront toujours indestructibles, non seulement par rapport à la substance simple, mais encor par ce qu'elle [la substance simple] garde toujours quelque corps organique«²⁵).

In ähnlicher Weise stellt sich Buffon die elementaren Bestandteile der Lebewesen als belebt vor. Die Destruktion im Tod bedeutet demnach keine Zerstörung der eigentlichen Lebensträger; der Tod erfasse daher nur die Oberfläche, die Formen der Lebewesen, nicht aber ihre belebte Materie. In der bloßen Umwandlung einer Form in eine andere wird der Tod damit als ein Mittel gesehen, neues Leben zu ermöglichen.²⁶

Auch eine ökologische Interpretation erfährt dieser Gedanke, insofern der Tod als ein Faktor gesehen wird, der das unbegrenzte Anwachsen einer Population begrenzt und damit letztlich zum Erhalt des Lebens beiträgt. Der Tod erhält also das ↑Gleichgewicht in der Natur; die Aufgabe der Räuber sei es, dieses Gleichgewicht zu stabilisieren.²⁷ Besonders deutlich

kommt dies um 1782 bei G.C. Tobler zum Ausdruck, wenn er, in zunächst paradox anmutender Weise, von der Natur sagt, »der Tod ist ihr Kunstgriff, viel Leben zu haben.«²⁸

Gemäß eines Verständnisses des Todes als Übergang ist es eine verbreitete Vorstellung, dass es einen Tod im eigentlichen Sinne nicht gebe. So formuliert Leibniz in der »Monadologie«, jede Entstehung von Leben bestehe in Entwicklungen und Wachstum und jeder Tod in Einhüllungen und Verminderungen (»des Enveloppemens et des Diminutions«); einen vollkommenen Tod (»mort parfaite«) gebe es daher nicht.²⁹ Auch J.G. Herder ist am Ende des 18. Jahrhunderts der Auffassung, in der Natur sei alles bloße Verwandlung: »Es ist also kein Tod in der Schöpfung.«³⁰

Tod aus inneren Ursachen

In naturalistischer Perspektive stellt es ein zentrales Projekt der Todesforschung dar, seine Ursachen zu finden. Nicht als Ergebnis äußerer Einflüsse, sondern als Resultat eines inneren Prozesses, der das Organische zentral ausmacht, betrachtet F.W.J. Schelling 1799 den Tod. Nach Schellings Naturphilosophie, in der polare Oppositionen eine große Rolle spielen, besteht ein Wechselverhältnis von Erregbarkeit und Tätigkeit in einem Organismus. Durch die Einwirkungen von Reizen werde zwar die Lebenstätigkeit erhöht; die Erregbarkeit, die für das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt von Bedeutung ist, werde aber herabgesetzt. Diese Herabsetzung gehe im Laufe des Lebens allmählich so weit, dass sich der Organismus von seiner Umwelt vollständig unabhängig mache. Diese zunehmende Unabhängigkeit mache aber wiederum das Verhältnis des Organismus zur Außenwelt unmöglich, so dass er sich selbst die Grundlage seiner eigenen Existenz entziehe: »die Lebensthätigkeit ist die Ursache ihres eignen Erlöschens. Sie erlischt, sobald sie von der äußern Natur unabhängig, d.h. für äußere Reize unempfindlich zu werden anfängt, und so ist das Leben selbst nur die Brücke zum Tode«³¹.

Nicht nur naturphilosophisch inspirierte Autoren, auch Biologen zu Beginn des 19. Jahrhunderts betrachten den Tod als eine intrinsische Eigenschaft der Lebewesen. Der Tod wird also nicht auf äußere Ursachen, sondern innere Prozesse zurückgeführt. So formuliert J.B. de Lamarck 1809: »la cause qui amène essentiellement la mort de tout individu possédant la vie, est en lui-même et non hors de lui.«³² Für Lamarck besteht der Tod in dem Verlust der Organisation eines Lebewesens, nicht in dem Entweichen eines belebenden Prinzips, wie in vielen Lebenstheorien vor ihm.

Tod und Individualität

Ein enger Zusammenhang kann zwischen dem Phänomen des Todes und der Gliederung des Lebendigen in Individuen gesehen werden. Geburt und Tod sind die Ereignisse, die das Leben eines Individuums begrenzen.

G.W.F. Hegel sieht den Tod als Ausdruck der »Notwendigkeit des Übergangs der Individualität in die Allgemeinheit«.³³ In dem Tod zeige sich der Widerspruch zwischen Individuum und Gattung. Die »Unangemessenheit zur Allgemeinheit« des Organismus sei seine »ursprüngliche Krankheit und [der] angeborene Keim des Todes«.³⁴ Das individuelle Tier erhalte sich zwar im Leben »gegen seine unorganische Natur und seine Gattung, aber diese behält, als das Allgemeine, zuletzt die Oberhand«.³⁵

Auf diesem Widerspruch von Individuum und Gattung baut auch Schopenhauer seine Interpretationen des Todes auf: Das Leben des Individuums sei »im Grunde nur ein von der Gattung erborgtes« und gegenüber dem »Leben der Gattung« »sekundäres«.³⁶ Daher sei auch »jede Individualität nur ein spezieller Irrtum, Fehltritt, etwas, das besser nicht wäre«, so dass der Tod »der eigentliche Zweck des Lebens« sei.³⁷ In dem Tod liege »die große Gelegenheit, nicht mehr Ich zu sein«.³⁸

Das Verhältnis lässt sich auch anders herum formulieren, so dass der Tod als die Voraussetzung für die Individualität gelten kann, insofern er einem organisierten System seine Identität, sein zeitlich konturiertes »Selbst« verleiht: »Die Möglichkeit zu sterben ist der Preis des Selbstseins. Im Tod erlischt die Differenz, die die Innerlichkeit aufgeschoben hat, er ist der Rückfall in die bloße Identität mit der Umgebung, in die Gleichheit aller Dinge« (Hafner 1996).³⁹ Oder, wie es M. Heidegger 1927 formuliert: Erst im Tod als dem Ende des Daseins werde »die Ganzheit des Daseins konstituiert«.⁴⁰

Tod und Höherentwicklung

In vielen naturhistorischen Entwürfen des 18. Jahrhunderts ist der Tod der Tiere und Pflanzen Teil einer harmonischen Vorstellung von der Ordnung der Natur. Er wird nicht als individuelles zu vermeidendes oder aufzuschiebendes Schicksal konzipiert, sondern als notwendiger Teil der Kreisläufe und wechselseitigen Abhängigkeitsbeziehungen in der Natur. Erst im 19. Jahrhundert wird der Tod in der Natur als ein individuelles Schicksal zum Problem, dem in einer empathischen Leidensperspektive begegnet wird. Zunehmend wird der Tod der Individuen auch als ein Faktor verstanden, der zur generationenübergreifenden Veränderung der Arten und Gattungen führen

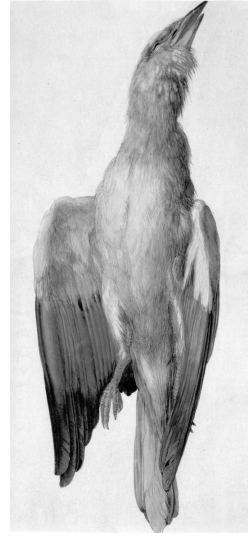


Abb. 526. Tote Blauracke (im Original farbiges Aquarell mit Deckfarben von Albrecht Dürer (ca. 1512); aus Koreny, F. (1985). *Albrecht Dürer und die Tier- und Pflanzenstudien der Renaissance*: 55).

kann. Der Tod kann dann als Motor der Höherentwicklung, des langfristigen Fortschritts in der Kette der Lebensformen verstanden werden.

Der Begründer der Evolutionstheorie, C. Darwin, schreibt dem Tod der Individuen eine solche Funktion im Rahmen der Höherentwicklung der Lebewesen zu. Nach Darwin ist der Tod das Mittel in der Konkurrenz der Individuen, das zur Durchsetzung der besser angepassten Formen führe: »from the war of nature, from famine and death, the most exalted object which we are capable of conceiving, namely, the production of the higher animals, directly follows«.⁴¹ Der Tod wird als eine kreative Kraft bestimmt, die vermittelt über das Prinzip der Selektion zur Höherentwicklung der Organisation von Lebewesen führt.⁴²

Für diesen Zusammenhang zwischen der Höherentwicklung der Organismen und dem Tod von einfachen Lebensformen lassen sich im weiteren Sinne ökologische Gründe anführen: Die begrenzten Ressourcen auf der Erde würden eine Höherentwicklung nicht erlauben, wenn alle einfachen Organismen am Leben blieben. In diesem Sinne beschreibt M. Scheller den Tod 1924 als »Opfer [...] zum Ziele einer gesteigerten höheren Organisation [...]; Abbruch eines Hauses, das das Leben aufgebaut und dessen Mechanismus es leitete und lenkte, um ein neues Haus von höherer Organisation aufzubauen«.⁴³

Bis in die Gegenwart ist diese (pseudo-)funktionale Interpretation des Todes verbreitet. In einem

aktuellen Lehrbuch der Biologie erhält diese funktionale Deutung sogar einen normativen Status: »Lebewesen sollen ihren Nachfahren, alte Menschen ihren Kindern Platz machen. [...] Der Tod schafft Raum für neues Leben, neu nicht nur im Sinne von erneut, sondern auch im Sinne von neuartig.«⁴⁴ Der Tod sei es, der letztlich den Menschen in der Evolution hervorgebracht habe. Nahegelegt wird damit der problematische Schluss von der faktischen (aber nicht normativen) Höherentwicklung in der Evolution (↑Fortschritt) auf das normative Sollen des Todes.

Problematisch an dieser Interpretation ist die Annahme einer Tendenz zur Höherentwicklung in der Evolution, einen Mechanismus, der das Leben dazu drängen würde, höher organisierte, d.h. komplexere Formen hervorzubringen. Die Evolutionstheorie, wie sie heute akzeptiert ist, kennt solche Mechanismen nicht. Der Tod vieler Individuen in der Evolution mag also notwendiger Grund dafür sein, dass sich aus ihnen im Laufe der Entwicklungsgeschichte komplexer organisierte Individuen entwickelt haben – diese notwendige Bedingung bedeutet aber nicht auch schon, dass dies der Weg der Evolution sein muss. Nur retrospektiv, aus der Perspektive einer hoch organisierten Lebensform, die in der Evolution geworden ist, lässt sich konstatieren, dass diese Lebensform ihre Existenz dem Tod vieler anderer Lebewesen verdankt, die durch ihren Tod die Lebensressourcen für andere Lebewesen geschaffen haben.

Weismann: Tod durch Mehrzelligkeit

Eine der ersten ausgearbeiteten biologischen Theorien des Todes entwickelt A. Weismann in den 1880er Jahren. Für Weismann erscheint der Tod in der Phylogenese mit der Entstehung mehrzelliger Organismen. Denn Einzeller sind nach Weismann potenziell unsterblich (»Die Einzelligen haben keinen physiologischen Tod, ihre Körper sind unsterblich«⁴⁵), in ihrer Fortpflanzung durch Teilung wird ihr Körper vollständig an die Nachkommen weitergegeben. Sie hinterlassen also keine Leiche und können ihren Körper potenziell unendlich perpetuieren. Bei Einzellern gebe es somit »keinen in den normalen Entwicklungsgang des Individuums gehörigen Tod«.⁴⁶ Bei den Mehrzellern bewahren dagegen allein die Zellen der »Keimbahn«, die von den Körperzellen getrennt sind und aus denen die Fortpflanzungszellen entstehen, (↑Genotyp/Phänotyp) die ursprüngliche potenzielle Unsterblichkeit. Die Körperzellen gehen dagegen mit dem Tod des Individuums, dessen Körper sie bilden, unter; aus ihnen entsteht die Leiche.

Der physiologische Tod lässt sich insofern als der Preis der Spezialisierung von Zellen in einem mehr-

zelligen Organismus deuten (Stearns 1992: »The cost of specialization into germ line and soma is death«).⁴⁷ Die Keimzellen spezialisieren sich in der funktionalen Differenzierung auf die Fortpflanzung und können in geschützten Räumen im Körperinnern ohne unnötige Zellteilungen und Differenzierungen für spezielle Funktionen weitgehend konstant überdauern; andere Zellen spezialisieren sich auf vegetative Funktionen wie Nahrungsaufnahme oder Schutz und machen in diesem Zusammenhang spezifische Transformationen durch. Weil diese letzteren Zellen aber eben keinen neuen Organismus erzeugen können, sondern in ihrem Differenzierungsstadium bleiben, können sie nur noch den Organismus, von dem sie ein Teil sind, stabilisieren und führen damit im Hinblick auf die eigene Reproduktion in eine Sackgasse: die Leiche des Organismus.

Weismann stellt sich den evolutionären Ursprung des (natürlichen) Todes in einem Evolutionsszenario vor, in dem sich aus Einzellern durch ihr Zusammenbleiben nach Teilungen mehrzellige Verbände bildeten: »Es entstanden so Colonien, die aus Körperzellen und aus Keimzellen zusammengesetzt waren und bei denen wohl zuerst die Erscheinung des individuellen Todes sich einbürgerte, indem die Körperzellen nach gewisser Zeit zugrunde gingen, während die Keimzellen allein die von den Protozoen ererbte Unsterblichkeit beibehielten.«⁴⁸ Auch bei den mehrzelligen Organismen sind es nach Weismann also nur bestimmte Zellarten, nämlich die somatischen Zellen im Gegensatz zu den Keimzellen, die einen »physiologischen Tod« haben: »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 selbständige einzellige Organismen.«⁴⁹

Es ist damit nach Weismann durchaus nicht richtig, »dass Sterblichkeit das Los alles Lebendigen sei«⁵⁰. Zwar unterlägen alle Lebewesen der Möglichkeit des Todes, etwa durch äußere Ursachen (Unfall oder Raub); die Sterblichkeit gehöre aber bei den Einzellern (und bei den Keimzellen der Metazoen) nicht zu ihrer biologischen Natur: Sie können zwar immer sterben, aber sie müssen es nicht. Die potenzielle Unsterblichkeit der Einzeller bezeichnet Weismann auch als eine »Nicht-Sterblichkeit«.⁵¹ Denn für sie gelte, dass sie »nicht sterben müssen, dass sie einen natürlichen Tod, einen Tod aus innern Ursachen nicht besitzen«⁵².

Dass der Tod nicht unbedingt ein Teil des Lebens sein muss, wird von Weismann immer wieder betont. Diese Betonung geht soweit, dass Weismann den

sterblichen Körper eines Lebewesens als »ein nebensächliches Anhängsel« bezeichnet; »der eigentliche Träger des Lebens« seien demgegenüber die potenziell unsterblichen Fortpflanzungszellen, weil diese über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen.⁵³ Das »eigentlich Lebendige« ist nach dieser Sicht also unsterblich.

Der Tod als Erneuerung der Art

Biologisch erklärungsbedürftig erscheint der Tod überhaupt, weil die ↑Selbsterhaltung ein grundlegendes Charakteristikum der Lebewesen darstellt, eine universale organische Leistung und eine der beiden ultimativen ↑Funktionen oder Zwecke (↑Zweckmäßigkeit) aller Lebewesen. Die einfache evolutionsbiologische Antwort auf die Frage nach den Ursachen des natürlichen Todes lautet, dass die Selbsterhaltung nicht der einzige ultimale Zweck biologischer Systeme ist, sondern, in populationstheoretischer Perspektive, vielmehr selbst bloß ein Mittel für die maximale Repräsentation eines Typs von Organismen in zukünftigen Generationen. Im Rahmen selektionstheoretischer Ansätze werden Theorien zur Erklärung des Todes entwickelt, die sich nicht auf physiologische Mechanismen bei verschiedenen Arten, sondern auf die allgemeine evolutionäre Dimension des Phänomens beziehen, also auf die *ultimate* Ebene biologischer Fragen (↑Funktion: Tab. 92).

Ausgehend von Modellen der Gruppenselektion (↑Selektion) argumentieren A.R. Wallace und später A. Weismann, indem sie Altern und Tod als nützlich für den Fortbestand der Art erklären, weil langlebige Individuen Konkurrenten um Nahrung für ihre Nachkommen darstellen.⁵⁴ So ist Weismann 1882 der Auffassung, »die Individuen nutzen sich äußerlich ab durch die Berührung mit der Aussenwelt«⁵⁵; ein mögliches nicht begrenztes Leben sei wertlos und sogar schädlich für die Art, weil die abgenutzten Organismen den »Besseren den Platz wegnehmen«. Er spricht daher in diesem Zusammenhang von der »Zweckmäßigkeit des Todes«; der Tod sei in letzter Instanz eine Anpassungserscheinung. Weismann vernachlässigt hier also die Möglichkeit einer der »Abnutzung« entgegenwirkenden Regeneration von Teilen eines Organismus während seines Lebens.

Der Tod als Nebenprodukt der Selektion

Später entwickelt Weismann eine andere, nicht-adaptationistische Theorie des Todes. Nach dieser Theorie wirkt auf alle Merkmale, die ohne Nutzen für den Erhalt der Art sind, keine positive Selektion, so dass diese nach und nach verschwinden; ein solches nutzloses Merkmal stelle auch der Körper eines Or-

ganismus nach seiner Fortpflanzung dar, so dass auch dieser wegen einer fehlenden Selektion dem Verfall unterliege.⁵⁶ Weismann bringt dies zum Ausdruck indem er die »Gleichgültigkeit« der Unsterblichkeit des Soma für die »Art« betont: »Nur wenn die Unsterblichkeit des Soma für die Art gleichgültig war, konnte dasselbe sich so hoch organisieren, daß es dadurch dem Tod verfiel.«⁵⁷

In der späteren Begrifflichkeit der Populationsbiologie ausgedrückt: Nicht die Selbsterhaltung, sondern die Ausbreitung eines Typs in der Zukunft einer Population bildet die durch Selektion maximierte Größe. Die Reproduktion leistet für dieses Ziel einen gewichtigeren Beitrag als die Selbsterhaltung. Denn über die Selbsterhaltung bringt ein Organismus nur sich selbst in die nächste Generation ein. Insbesondere bei Organismen, die über eine starke Reproduktionsfähigkeit verfügen, liegt ein geringer Selektionsdruck auf der Erhaltung des einzelnen Organismus im Alter. Seine Erhaltung liefert einen vernachlässigbar kleinen Beitrag für die Repräsentation seines Typs in der Zukunft, verglichen mit der Zahl seiner Nachkommen. Es werden sich also solche Organismen in der Population ausbreiten, die ihre Selbsterhaltung ihrer Vermehrung opfern. Oder, anders gesagt, es wird kein hoher Selektionsdruck in Richtung der Verlängerung des individuellen Lebens oder sogar der physiologischen Vermeidung des Todes wirken.

In der Lebensgeschichte, wie sie seit den 1950er Jahren entwickelt wird (↑Lebensgeschichte), ist es der Konflikt (»trade-off«) zwischen der Dauer des individuellen Lebens und der Anzahl der Nachkommen eines Organismus, der für die Begrenzung der individuellen Lebensspanne und damit für das Phänomen des Todes verantwortlich gemacht wird. 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.⁵⁸ Im Allgemeinen wird die Selektion also eher in Richtung vermehrter Reproduktion als verlängertem Leben des Individuums wirken. Die Tatsache, dass es entgegen der Argumentation Coles so viele langlebige Organismen gibt, die sich mehrmals in ihrem Leben fortpflanzen, wird als »Coles Paradox« bekannt.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird im Rahmen von Selektionsmodellen außerdem argumentiert, dass die Selektion gegen Krankheiten und andere Dysfunktionen, die zu einem späten Zeitpunkt im Leben, d.h. lange nach dem Einsetzen der Reproduktionsphase erscheinen, gering ist, weil sie nur wenig zur

Begrenzung der Ausbreitung eines Genotyps beitragen (Haldane 1941; Medawar 1952).⁵⁹ Die Selektion wird nach dieser Argumentation in der Weise wirken, die Expression vorteilhafter Gene in die frühen Phasen des Lebens vor der Reproduktion und die Expression nachteiliger Gene in die späten Lebensphasen zu verschieben. Allein bei solchen Organismen, die eine kontinuierliche Zunahme ihrer Reproduktionskapazität im Laufe ihres Lebens zeigen, liegt damit eine Selektion gegen Seneszenz vor. G.C. Williams nimmt in einem ähnlichen Modell 1957 die Existenz von pleiotropen Genen an, die in einer frühen Lebensphase positive Effekte haben, in einer späteren allerdings negative.⁶⁰ Empirische Untersuchungen legen nahe, dass die von Williams postulierten Gene tatsächlich existieren.⁶¹

Ausgehend von einem Optimalitätsmodell der Ressourcenallokation werden die älteren Ansätze für eine Erklärung des Todes in der *Theorie des disponiblen Somas* (Kirkwood & Holliday 1979: »disposable soma theory«) weiter entwickelt.⁶² Nach dieser Theorie stellt es eine nicht optimale Allokation von Ressourcen dar, wenn viel Energie in die Reparatur eines Körpers investiert wird, der aufgrund von externen Ursachen doch eine nur endliche Lebenserwartung hat (der sich also einem akzidentellen, nicht-natürlichen Tod prinzipiell nicht entziehen kann). Es ist im Hinblick auf die Fitness eines Organismus mit keinem Vorteil verbunden, wenn der Körper aufgrund seiner internen Reparaturmechanismen eine höhere Lebenserwartung hat als die, die ihm aufgrund seiner Bedrohung durch äußere Einflüsse zukommt. Die in die Reparatur gesteckte Energie, die eine Steigerung der Lebenserwartung über den Wert, der durch die äußere Bedrohung determiniert wird, bewirkt, wäre besser für andere fitnessrelevante Größen, wie z.B. den Schutz vor Feinden oder die Fortpflanzung, investiert worden. Gerade bei Organismen, die einer großen Bedrohung seitens der Umwelt ausgesetzt sind, läuft eine optimale Allokation der Ressourcen also auf geringe Investitionen in Reparaturmechanismen und somit einen regelmäßig physiologisch bedingten Tod hinaus.

Grenze zwischen Leben und Tod

Der Tod eines Organismus muss nicht ein scharf umrissenes, punktuelles Ereignis sein. Zwar wird wegen der wechselseitigen Bedingung der einzelnen (funktionalen) Teile eines Organismus der Ausfall eines essenziellen Teils die Zerstörung der anderen Teile nach sich ziehen. Die Abhängigkeit der Teile voneinander ist aber mehr oder weniger ausgeprägt, so dass ein Organismus mit ausgefallenen Teilsystemen

noch eine Zeit existieren kann. Der Tod stellt insofern mehr einen Prozess als ein Ereignis dar.

Das Phänomen der fortgesetzten Aktivität einzelner organischer Subsysteme nach Funktionsausfall anderer wird systematisch seit Mitte des 18. Jahrhunderts untersucht. J. Whytt unterscheidet dementsprechend auch zwei Ebenen des Todes: den Tod auf der Ebene der Organe und den Tod des Gesamtsystems.⁶³ D. Diderot spricht im Anschluss daran 1774 von einem momentanen Tod (»mort momentanée«) und einem absoluten Tod (»mort absolue«).⁶⁴

Allgemein wird seit langem dem Absterben von Teilen eines Organismus, das nicht zum Tod des ganzen Organismus führt, als *Partialtod* (Teiltod) dem *General-* oder *Totaltod* (GesamtTod) gegenübergestellt. Der Ausdruck *Partialtod* erscheint dabei zuerst im Englischen (Gale 1677: »Whereas the Earth in the winter season is as it were dead [...], the greatest number of those we call Insects are either really or seemingly dead, being without motion; and as for the more perfect Brutes, they are likewise under a kind of partial death«⁶⁵; Thomson 1731: »from partial death to death«⁶⁶; Bolton 1751: »Any Unfitness for the functions of life is a partial Death«⁶⁷). Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck in der Form »partieller Tod« im Deutschen gebraucht (Hebenstreit 1790: »Brand und Fäulniß eines Theils sind im Grunde nur partieller Tod«⁶⁸; Wehrs 1791: »Wir wählen uns klüglich selbst oft einen partiellen Tod. Wir lassen uns manchmal freiwillig ein schmerzhaftes Glied abnehmen, weil es nicht wieder geheilt werden kann«⁶⁹). In der zusammengesetzten Form als »Partialtod« kommt es aber erst am Ende des 19. Jahrhunderts auf (Weigert 1886: »eine Atrophie der Zellen, ein Partialtod, ja der Schwund einzelner Bestandtheile derselben«⁷⁰; Hertwig 1906: »Partialtod«⁷¹).

J. Whytt stellt 1751 dem *Partikulartod* den *General-* gegenüber: »By death is here meant the general death of the body as a system, and not the particular death of the several parts, which does not happen for some time after«.⁷² Neben »General-tod« wird im Englischen auch der Ausdruck *Total-*tod verwendet, aber erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts (Smee 1846: »Partial death following the attacks of aphides may be local at the part affected or remote [...]. The total death of the plant may arise from the death of a part necessary to the whole, which would thus cause its total death«⁷³; Watson 1850: »cold of a much inferior degree of intensity may very speedily occasion partial or total death. By partial death I mean the loss of vitality in certain parts of the body only – the ears, nose, fingers, toes, and feet«⁷⁴). Im Deutschen ist das Wort *Gesamt-*tod seit Ende des 19.

Jahrhunderts in Gebrauch (Langendorff 1887: »Der endliche definitive Tod der Organe, deren Gesamttod also erst den wahren Tod des ganzen Organismus bedeutet«⁷⁵; Schweizer 1896: »dass der Gesamttod des Individuums mit dem Lokaltod seiner Teile durchaus nicht zusammenfällt«⁷⁶).

R. Hertwig bezeichnet 1906 auch das Abwerfen der Blätter bei Bäumen und Sträuchern und das Absterben der oberirdischen Teile bei Zwiebel- und Knollengewächsen als »Partialtod«. Der Tod der Teile übernimmt hier also eine Funktion für das Überleben des Organismus als Ganzem. Es gilt, »daß Teile zugrunde gehen müssen, um dem Ganzen das Leben zu ermöglichen«.⁷⁷ Weil es gerade die am stärksten differenzierten Lebewesen sind, bei denen der Tod der Teile funktionale Aspekte aufweist, kann es Hertwig so sehen, dass »die höchsten Leitungen des Lebens zugleich zu den schärfsten Waffen des Todes« werden.⁷⁸ Die Möglichkeit des Absterbens nur einzelner Teile eines Organismus offenbart das organische Bauprinzip der Zusammensetzung des Ganzen aus weitgehend selbständigen Teilen, aus deren Wirkungen sich summarisch das Leben des Ganzen ergibt.

Aufgrund des Phänomens des Partialtodes von Organen kann es bei komplexen Organismen, die aus vielen mehr oder weniger essenziellen Organen bestehen, keine scharfe Grenze zwischen Leben und Tod geben. Dies konstatiert M. Verworn 1895: »Es giebt keine scharfe Grenze, welche Leben und Tod von einander scheidet, es findet vielmehr ein allmählicher Uebergang statt zwischen Leben und Tod, *der Tod entwickelt sich*. Gesundes Leben einerseits und Tod andererseits sind nur die äussersten Endglieder einer Entwicklung, die durch eine Reihe von Zwischenstadien lückenlos mit einander verbunden sind«.⁷⁹ Es besteht also (beim natürlichen oder physiologischen Tod) immer ein »allmählicher Verfall eines Organismus, der zum Tod führt« (Harms 1912).⁸⁰

Eine scharf umrissene Definition des Todes ist daher nur in Bezug auf einzelne Teilsysteme möglich, z.B. in Bezug auf die Aktivität des Herzens oder des Gehirns (und auch hier bedarf es einer weiteren Bestimmung dessen, was als Aktivität zu deuten ist und was nicht). Weil durch Stillstand der Atmung und des Kreislaufs allen anderen Teilen des Körpers »die Lebensbedingungen« entzogen würden, schlägt L. Jores 1910 den Stillstand von Atmung und Kreislauf (bei Wirbeltieren, insbesondere dem Menschen) als Kriterium zur Bestimmung des Todeszeitpunkts des gesamten Organismus vor: »Unter dem allgemeinen Tod des Organismus verstehen wir die mit dem endgültigen Stillstand der Atmung und des Kreislaufs gegebene von einem Erlöschen sämtlicher Lebens-

vorgänge notwendig gefolgte dauernde Störung und Einstellung der Funktionen«.⁸¹

Todesarten

Wichtige Unterscheidungen innerhalb der Todesarten beziehen sich auf die Todesursachen. Differenziert werden kann zunächst zwischen einem für eine Art gesetzmäßig erfolgenden »natürlichen Tod« (mit *interner* Todesursache)⁸² und einem durch Unfall, Raub oder Krankheit verursachten »unnatürlichen« Tod mit *externer* Todesursache.⁸³ Beide Ausdrücke sind seit der Antike in Bezug auf den Menschen geläufige Begriffe: Lukian unterscheidet in seinem »Lügenfreund« aus der Mitte des zweiten Jahrhunderts zwischen einem **gewaltsamen Tod** (»βίαως ἀποθανόντων«; z.B. durch Hängen, Köpfen oder Pfählen) und der natürlichen Form, bei der die Menschen »gemäß dem Schicksal gestorben sind« (»κατὰ μοῖραν ἀποθανόντων«).⁸⁴ Der gewaltsame Tod läuft auch unter anderen Bezeichnungen: Bereits in der Antike und im Mittelalter ist von einem Tod durch Zufall die Rede (Valerius Maximus 1. Jh.: »excessus e vita [...] fortuitos«⁸⁵). Ins Französische wird diese Bezeichnung als **akzidentellen Tod** spätestens Mitte des 16. Jahrhunderts übernommen (Le Blond 1544: »mort accidentelle«⁸⁶); im Englischen erscheint sie Mitte des 17. Jahrhunderts (Anonymus 1674: »accidental death«⁸⁷; Anonymus 1699: »accidental death«⁸⁸); später auch im Deutschen (Anonymus 1872: »accidenteller Tod durch Ueberfahren«⁸⁹; Weismann 1884: »accidenteller Tod«⁹⁰): »ein Tod, der lediglich aus äußeren Ursachen erfolgt, aus der Nichterfüllung gewisser äußerer Lebensbedingungen«⁹¹). Daneben ist auch vom **plötzlichen** oder **gewaltsamen Tod** die Rede (Anonymus 1670: »sudden and violent deaths«⁹²); G.R. Treviranus spricht 1802 in dieser Bedeutung vom **zufälligen Tod**⁹³.

Der Ausdruck **natürlicher Tod** erscheint im Lateinischen (»mors naturalis«) in der Spätantike, so bei Ambrosius Theodosius Macrobius⁹⁴ und Orosius⁹⁵ an der Wende vom vierten zum fünften Jahrhundert. Alternativ zu »natürlicher Tod« wird im Deutschen seit Beginn des 19. Jahrhunderts auch die Bezeichnung **Alterstod** verwendet (Campe 1807: »Den Alterstod erreichen Wenige«⁹⁶; Anonymus 1811: »An Alters Tod starb verhältnißmäßig nur ein geringer Theil«⁹⁷). Der Ausdruck verbreitet sich seit den 1820er Jahren (Röding 1826: »Alles unterm Himmel stirbt den Alterstod, zuletzt der Erdball selbst«⁹⁸).

Natürlicher und gewaltsamer Tod können auch verschränkt auftreten, insofern interne Prozesse, wie z.B. das Altern, eine erhöhte Empfindlichkeit für externe Todesursachen nach sich zieht (und geradezu

		Ort der Todesursache	
		endogen	exogen
Natürlichkeit und Nützlichkeit des Todes	natürlich (schwache Gegenselektion)	<i>Alterstod</i> (Tod nach einer arttypischen Lebenslänge)	<i>nützlicher (altruistischer) Tod</i> (z.B. Gefressenwerden des Männchens nach der Kopulation bei Spinnen)
	unnatürlich (starke Gegenselektion)	<i>krankheitsbedingter Tod</i> (Tod aufgrund einer (angeborenen) Krankheit)	<i>räuber- oder unfallbedingter Tod</i> (Tod durch einen Räuberangriff oder einen Unfall, z.B. einen Sturz)

Tab. 279. Kreuzklassifikation von vier Arten des Todes.

darüber definiert wird, s.u.). Gegen die Differenzierung zwischen ›natürlichem‹ und ›unnatürlichem‹ Tod (und Krankheit) wendet sich A. Röschlaub am Ende des 18. Jahrhunderts: Auch »Zustände des Uebelbefindens« sind demnach »Lebenserscheinungen am organischen Körper« und dem »inneren Princip« gemäß, das die Organismen auszeichnet.⁹⁹ Röschlaub entwickelt damit eine von dem Organismus ausgehende Theorie von Tod und ↑Krankheit. Bezüglich des Konzeptes des Natürlichen sind hier zwei Begriffe zu unterscheiden: ein physikalisch-kausaler und ein biologisch-funktionaler. Bestimmte Formen des Todes und der Krankheit sind damit zwar insofern natürlich, als sie den physikalischen Gesetzen nicht widersprechen, aber sie sind andererseits insofern unnatürlich, als sie die funktionale Organisation eines Organismus auf eine für seine Art untypische Weise stören oder zerstören.

Den natürlichen Tod gliedert F. Doflein 1919 in fünf Typen: (1) den durch Stoffwechselfvorgänge induzierten *Stoffwechseltod*; (2) den unmittelbar nach der Fortpflanzung erfolgenden *Fortpflanzungstod*; (3) den durch nervöse Prozesse verursachten, plötzlich auftretenden *Schocktod*; (4) den *Alterstod* und (4) den *Tod durch unharmonische Organisation*.¹⁰⁰ Ein physiologisch induzierter Stoffwechseltod wird z.B. über das Hormon einer »Todesdrüse« bei einigen Tintenfischen ausgelöst (Wodinsky 1977: »specific ›self-destruct‹ system«).¹⁰¹

Der Tod als Teil des Lebens

Gegen Weismanns These von der potenziellen Unsterblichkeit der Einzeller (und der Keimzellen) formiert sich Ende des 19. Jahrhunderts Widerstand, der den Tod als ein notwendiges Element jedes Lebens ansieht. Die These eines natürlichen Todes auch bei Einzellern wird dabei ausgehend von Züchtungsreihen bei Wimpertierchen zu stützen versucht. T.W. Engelmann und O. Bütschli beobachten in den 1870er Jahren ein Altern der von ihnen gezüchteten Stämme und schließen daher auf die Sterblichkeit auch der Einzeller und die Notwendigkeit von Maßnahmen

einer »Verjüngerung« (z.B. durch Konjugation).¹⁰² A.W. Goette betrachtet in der Folge den Tod als eine Notwendigkeit im Leben auch der Einzeller.¹⁰³ In Experimenten aus den 1880er Jahren werden die älteren Ergebnisse gestützt: Kolonien von Einzellern, bei denen der Austausch von genetischem Material (Konjugation) verhindert wird, unterliegen einer schnellen Alterung und sterben aus (»klonale Seneszenz«).¹⁰⁴

Andere Versuchsreihen zum Test der potenziellen Unsterblichkeit von Einzellern belegen dagegen eher das Fehlen einer Alterung: G.N. Calkins kultiviert im Jahr 1901-02 erfolgreich Pantoffeltierchen über 742 Generationen, ohne dass er deren Konjugation zulässt.¹⁰⁵ Eine noch längere Testreihe setzt L.L. Woodruff 1907 an: Bis 1924 durchläuft diese 11.000 Generationen, ohne dass es zu Alterserscheinungen kommt.¹⁰⁶

Selbst wenn es aber kein »Altern« in den Populationen von Einzellern geben sollte (wie deren Existenz seit einigen Milliarden Jahren nahe legt), ist damit noch nicht gesagt, dass es nicht sinnvoll ist, von einem ›natürlichen Tod‹ auch bei Einzellern zu sprechen. So ist M. Hartmann 1906 der Auffassung, nicht das Vorhandensein einer Leiche, sondern »der Abschluß der individuellen Entwicklung« sei »das Wesentliche des Individuentodes«.¹⁰⁷ Bei den Einzellern falle daher der Tod mit dem Moment der Fortpflanzung, d.h. dem Beginn einer neuen Individualentwicklung, zusammen. Sinnvoll ist diese Festlegung, weil damit überhaupt erst zeitliche Grenzen zwischen Individuen eingeführt werden. Wenn die Teilung von Einzellern nicht zum Ende, d.h. Tod eines individuellen Einzellers führen würde, dann müsste die gesamte Vorfahren- und Nachfahrenreihe eines Einzellers als ein Individuum zählen. Das Leben eines Einzellers endet also mit seiner Fortpflanzung in einer (äqualen) Teilung (analog zum Ende einer ↑Art mit der Ausbildung von Fortpflanzungsbarrieren zwischen Populationen); Mehrzellerindividuen überdauern dagegen ihre Fortpflanzung, wenn diese in der Abspaltung nur kleiner Teile (der Keimzellen) besteht.

Mit dieser Rechtfertigung der Anwendung des Todesbegriffs auf Einzeller, deren Leben ohne Leiche enden kann, kann die verbreitete Auffassung gestützt werden, dass der Tod allgemein einen Teil des Lebens bildet. Diese Auffassung ist die landläufig verbreitete und auch von vielen Philosophen favorisierte. So behauptet der Lebensphilosoph G. Simmel 1918, es sei »der Tod von vornherein und von innen her dem Leben verbunden«. ¹⁰⁸ Simmel spricht von der »Todesverflochtenheit des Lebens«. ¹⁰⁹ Der Tod liefere dem Leben erst seine Struktur und gebe ein »formales Moment« ¹¹⁰ des Lebens ab: »Schlechthin unvorstellbar wäre uns die Lebenseinrichtung irdisch unsterblicher Wesen«. ¹¹¹ Indem der Tod das Ende des individuellen Lebens markiert, hat er für Simmel auch eine gestaltgebende Kraft für das Leben; Simmel nennt den Tod den »Gestalter des Lebens« ¹¹², ihm komme eine »formgebende Bedeutung« ¹¹³ zu. Das auf eine ständige Entwicklung angelegte Leben bedürfe dieser Grenze, um zu etwas Bestimmtem werden zu können: »Das Leben fordert von sich aus den Tod«. ¹¹⁴ Ohne diese Grenze wäre das Leben »[e]in nur kontinuierliches, heraklitisches Fließen, ohne ein bestimmtes beharrendes Etwas«. ¹¹⁵ Die Grenze gibt nach Simmel dem Leben seine Form, denn »Form ist Grenze«. ¹¹⁶ Die notwendige Verbindung des Lebens mit dem Tod ermögliche auch erst die Setzung von Werten im Leben, also von einer Sphäre, die das Leben überschreitet und für sich unbedingte Geltung beansprucht: »Lebten wir ewig, so würde das Leben voraussichtlich mit seinen Werten und Inhalten un-differenziert verschmolzen bleiben«. ¹¹⁷

Auch manche Biologen schließen sich dieser Auffassung an. So heißt es bei R. Ehrenberg 1923: »Das biologische Grundgesetz, das alles Weitere zu tragen haben wird, soll bezeichnet werden als »Das Gesetz von der Notwendigkeit des Todes«. ¹¹⁸ Und weiter: »Nicht kein Leben ohne Tod. Sondern: ohne Tod kein Leben. [...] Wie sich das Gravitationsgesetz zum Strömen des Wassers verhält, so verhält sich unser Gesetz von der Notwendigkeit des Todes zum »Strom« des Lebens. [...] das Bewegende, die »ziehende Kraft« ist eben der Tod«. ¹¹⁹ Ebenso sieht 1935 J.S. Haldane den Tod als »ein Wesensmerkmal des Lebens«. ¹²⁰

Möglichkeit von Leben ohne Tod

Auch wenn der Tod bei den mehrzelligen Organismen auf der Erde eine ausnahmslose Erscheinung ist, ist er nach Auffassung vieler Biologen doch nicht notwendig mit dem Leben verbunden. Der Tod ist danach also auch für die mehrzelligen Organismen eine kontingente Eigenschaft des Lebens. Denn die

Definition des Lebensbegriffs enthält keine Referenz auf das notwendige Ende des individuellen Lebens. Das Ende ist quasi nur synthetisch dem Leben beigefügt (Singer 1914: »Birth and death [...] are only synthetically attached to life«). ¹²¹ Dass das Leben eines Individuums in dessen Tod an ein Ende kommt, stellt insofern eine begriffliche Erweiterung des Lebensbegriffs dar.

Die fehlende Notwendigkeit des Todes zeigt sich nach der bekannten Auffassung Weismanns am deutlichsten bei den Einzellern (s.o.). Die These von der Unsterblichkeit der Einzeller findet sich aber lange vor Weismann schon Anfang des 19. Jahrhunderts bei S.T. Coleridge (»a sort of minim immortal« ¹²²), und 1838 bei C.G. Ehrenberg ¹²³.

Manche Autoren sind der Auffassung, dass es trotz der Sterblichkeit der Individuen auch etwas Unsterbliches im Lebenden gebe, nämlich eine »gewisse Unsterblichkeit der lebenden Substanz in deren ununterbrochener Kontinuität von ihrem ersten Auftreten bis zu ihrer höchsten Entwicklung« (Korschelt 1917) (↑Leben). ¹²⁴ Diese lebende Substanz müsste dann vorgestellt werden als etwas, das sich über die Jahr-milliarden der Evolution des Lebens erhalten hat und sich in den verschiedenen Gestaltungen des Lebens manifestiert. Fraglich ist allerdings, ob von dieser Substanz sinnvoll ausgesagt werden kann, dass sie lebt, weil das Prädikat »lebendig« üblicherweise nur individuellen Systemen zugeschrieben wird. Eine »lebendige Substanz« lässt sich aber gerade nicht als individuelles System begreifen, sondern nur als Gefüge von Funktionen (wie Ernährung, Stoffwechsel und Fortpflanzung), das sich über seine Verkörperung in verschiedenen Individuen hinweg erhält.

Besonders unter Botanikern ist die Vorstellung eines potenziell unsterblichen Lebewesens nicht selten. A.P. de Candolle stellt 1805 fest, alle durch vegetative Ableger entstandenen Kartoffelpflanzen in Europa könnten physiologisch gesehen als ein Individuum betrachtet werden, das damit unsterblich genannt werden könnte (»tous les individus de pomme de terre, existans aujourd'hui dans l'Europe, seroient (aux yeux du Physiologiste) des parties d'un même individu, et qu'ainsi cette plante seroit, pour ainsi dire, immortelle«). ¹²⁵ Wegen ihrer potenziellen Unsterblichkeit sterben manche Pflanzen nach de Candolle grundsätzlich eines gewaltsamen Todes (»périr toujours de mort violente«). ¹²⁶

Auch C. Nägeli argumentiert 1865 grundsätzlich dafür, dass es einen natürlichen Tod in der Natur überhaupt nicht gebe. Das Sterben sei immer einer äußeren Ursache geschuldet. Dies werde durch Jahrtausende alte Bäume belegt, die nicht aufgrund von

innen heraus absterben, sondern allein durch ein äußeres Ereignis, z.B. einen Sturm oder einen Schädlingsbefall: »Meiner Ansicht nach sind die Eingriffe von Aussen zwar immer die Veranlassung des Todes für einen mehrtausendjährigen Baum; aber es bedarf, je altersschwächer er geworden, um so weniger, sein Leben zu vernichten«. ¹²⁷

Ein sehr hohes Alter können allgemein solche Pflanzen erreichen, die an einem Ende zeitlebens nachwachsen, während sie am anderen beständig absterben, so dass ihre Form und Größe weitgehend erhalten bleibt (z.B. Torfmoose oder die berühmte *Welwitschia mirabilis* aus den Wüsten Namibias). Experimentell lassen sich daneben Alterserscheinungen und auch der Tod bei Gewebekulturen und einigen Arten von Organismen verhindern. ¹²⁸

Für den Physiologen W. Preyer bildet der Tod 1869 das dem Leben konträr Entgegengesetzte: Tod und Leben können also nicht zugleich einem Gegenstand zukommen; aber es kann einen Gegenstand geben, der sich in einem dritten Zustand befindet; kontradiktorisch dem Begriff des Lebens entgegengesetzt ist für Preyer dagegen das Nicht-Lebende: Ein Gegenstand ist entweder lebend oder nicht lebend, aber nichts Drittes. Nicht lebend, aber auch nicht tot sind für Preyer solche Organismen, die z.B. durch Eintrocknung in einen Zustand ohne jeglichen Stoffwechsel versetzt werden können (*Anabiose*; ↑Schlaf). ¹²⁹

F. Doflein sieht 1919 die »potentielle Unsterblichkeit«, wie sie noch bei Einzellern und den Keimzellen der Vielzeller vorliegt, als eine Eigenschaft der lebenden Substanz: »Der Tod ist eine nachträgliche Belastung des Lebens, mit dem die hohe Entwicklung im Organismenreich bezahlt wird«; »das Leben unter den denkbar günstigsten Verhältnissen enthält die Bedingungen seines Abschlusses nicht in sich selbst«. ¹³⁰ H. Plessner weist 1928 die Auffassung des Todes als eines konstitutiven Teils oder Moments des Lebens als einen unbegründeten »Tragizismus« zurück. ¹³¹

»[D]er Tod beruht nicht auf einer Ureigenschaft der lebenden Substanz« (Weismann 1884) ¹³², er ist kein notwendiger Bestandteil des Lebens – so lassen sich diese Auffassungen zusammenfassen. Der Tod stellt vielmehr die Negation des Lebens dar. Wäre der Tod also Teil des Lebens, dann gehörte noch die Negation des Lebens zum Leben. Dass Organismen sterben, liegt demnach nicht in der Natur ihrer Organisation. Die Gründe für die weite Verbreitung des natürlichen Todes können vielmehr in evolutionstheoretischen Argumenten gefunden werden: Der Anteil des Überlebens eines Organismus an der genetischen Repräsentation seines Typs in späteren Generationen, also der Fitnessbeitrag des eigenen Überlebens, ver-

kleinert sich mit jedem Reproduktionsakt und kann schließlich vernachlässigbar gering werden.

›Tod‹ ist ein Konzept, das wesentlich als Negation, als Privation von Leben definiert ist. Was der Tod ist, wird also ausgehend von dem bestimmt, was Leben ist: »Our present concept of death is parasitic upon our concept of life« (Hirschmann 1973). ¹³³ Begrifflich unergiebig ist daher jede Definition des Lebens, die wiederum vom Begriff des Todes ausgeht, etwa die bekannte Bestimmung X. Bichats aus dem Jahr 1800 (»La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort« ¹³⁴). Ist der Tod als Negation des Lebens definiert, dann kann der Lebensbegriff nicht wieder unter Verweis auf den Tod bestimmt werden.

Tod als ständige Möglichkeit des Lebenden

Nicht die Notwendigkeit, aber die Möglichkeit des Todes ist analytisch mit dem Begriff des Lebens verbunden. Denn als ↑Organisation ist die besondere Daseinsform der Lebewesen in ihrem Erhalt nicht durch Naturgesetze gesichert, sondern besteht in einer labilen Existenzweise, die grundsätzlich gestört werden kann und für ihren Bestand auf entgegenkommende Verhältnisse der Umwelt angewiesen ist. Als Organisationen sind die Lebewesen also immer in ihrer Existenz bedroht. Der Tod ist insofern der Möglichkeit nach ein ständiger Begleiter des Lebens, notwendig ist er aber nur aus empirischen Gründen. Allein begrifflich ist ein Lebewesen eine Einheit der Natur, die immer sterben *kann*, aber nicht sterben *muss*. Auch die Computertechnologie, die die Speicherung aller Zustände des Zentralnervensystems eines Organismus, und damit die auf Ewigkeit angelegte Konservierung des individuellen Bewusstseins, verspricht, kann nicht garantieren, dass die Sicherheitskopie nicht zerstört wird. Das Konzept eines unzerstörbaren Lebens widerspricht dem Begriff des Lebewesens als organisiertes System. Mit der begrifflichen Abgrenzung von Lebewesen gegenüber naturgesetzlich determinierten Systemen, wie einem Pendel, in dem die Zustandsgrößen wechselseitig voneinander abhängen, ist damit auch die begriffliche Unmöglichkeit eines Paradieses gegeben: Eine Welt, in der Lebewesen als organisierte Systeme in ihrem Bestand nicht gefährdet sind (ein Paradies), kann es aus begrifflichen Gründen 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. ¹³⁵ Es ist daher sehr berechtigt, wenn P. Valéry den Satz: »das Leben ist das, was vernichtet werden kann«, als »Urwort der Biologie: erstes Axiom oder Definitionselement« bezeichnet. ¹³⁶

Tod als Ziel des Lebens

Weil das Leben zumindest aller mehrzelligen Organismen auf der Erde mit dem Tod endet, ist der Tod immer wieder als das Ziel oder der Zweck des Lebens interpretiert worden. K.E. von Baer konstatiert 1834, im Leben der Organismen sei allein der Tod gewiss, und er spricht in diesem Zusammenhang von einer »Reifung zum Tode«. ¹³⁷ Schopenhauer ist sogar der Auffassung, der Tod sei als »der eigentliche Zweck des Lebens« anzusehen ¹³⁸, und aufgrund eines »geheimen Zusammenhangs« zwischen Zeugung und Tod bilde dieser »das große Reservoir des Lebens« ¹³⁹. Ähnlich dichtet C. de Baudelaire in den 1850er Jahren: »C'est la Mort qui console, hélas! et qui fait vivre;/ C'est le but de la vie, et c'est le seul espoir/ Qui, comme un élixir, nous monte et nous enivre/ Et nous donne le cœur de marcher jusqu'au soir«. ¹⁴⁰

Begrifflich sollte aber selbstverständlich zwischen dem regelmäßigen Ende eines Geschehens und einem Ziel oder Zweck unterschieden werden. Schon Aristoteles wendet sich gegen das Wort eines unbekanntes Dichters: »Nun hat er das Ende, für das er einst geboren« mit der Bemerkung: »nicht jedes Prozeßende erhebt den Anspruch, Prozeßzweck zu sein«. ¹⁴¹

Fortpflanzung und Tod

Im Leben der Organismen vieler Arten gibt es einen empirischen Zusammenhang zwischen Fortpflanzung und Tod. Der Botaniker A.P. de Candolle stellt 1805 fest, dass das Leben der einkeimblättrigen Pflanzen durch die künstliche Verzögerung ihrer Fortpflanzung verlängert werden kann (»alonger ou abrégier la durée de la vie, en retardant ou en accélérant la fructification«). ¹⁴²

Hegel gibt für den Zusammenhang von Fortpflanzung und Tod die Erklärung, in der Fortpflanzung – er denkt dabei an die sexuelle Fortpflanzung und spricht von »Begattung« – erfülle das Individuum seine Bestimmung und gehe in das Allgemeine der Gattung ein und als Besonderes darin unter. Bei Insekten konstatiert Hegel auch einen direkten zeitlichen Zusammenhang zwischen Fortpflanzung und Tod: »Niedrige tierische Organismen, z.B. Schmetterlinge, sterben daher unmittelbar nach der Begattung, denn sie haben ihre Einzelheit in der Gattung aufgehoben, und ihre Einzelheit ist ihr Leben«. ¹⁴³

Auch wenn Biologen dieser naturphilosophischen Deutung kaum folgen, ist der empirische Zusammenhang doch oft bestätigt. In der Beschreibung eines erfahrenen Naturbeobachters: »Wenn wir einen der großen Caraben, die unsere Gärten und Wälder bevölkern, als Eremiten im Terrarium halten, so kön-

nen wir ihn dort so viele Jahre hegen, wie ihm sonst Tage oder Wochen zustehen. Geben wir ihm aber zur Begattung Gelegenheit, so stirbt er, oft schon nach Stunden, während das Weibchen ihm nach der Eiablage folgt« (E. Jünger 1962). ¹⁴⁴

Überwindung des Todes durch Technik

Vor dem Hintergrund der in Aussicht gestellten Synthese aus Computer- und Biotechnologie wird das Altern des Menschen als ein technisch überwindbares Phänomen angesehen. Bereits 1981 prognostiziert R. Jastrow, dass es einmal möglich sein werde, den gedanklichen und emotionalen Inhalt eines Gehirns in einem Computer zu speichern. ¹⁴⁵ R. Kurzweil prophezeit für das Jahr 2100 die Möglichkeit, Gehirnzustände von einer Festplatte stets neu wiedererzeugen zu können und damit das Altern und den Tod auszuschließen. Die Verschmelzung von Mensch und Computer ziehe es nach sich, dass der Begriff der Lebenserwartung für individuelle Lebewesen keine Bedeutung mehr habe. Die meisten bewussten Lebewesen würden keine permanente physische Präsenz mehr aufweisen. ¹⁴⁶ Das Zeitalter des »Posthumanismus«, in dem der Schritt vom *Homo sapiens* zum »Homo s@piens« (Kurzweil) vollzogen sein werde, 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 emotionale, kreative und ethische Kompetenz als der biologische Mensch verfügen.

Diese bizarre futuristische Perspektive stellt auch eine Konsequenz aus der begrifflich nur lockeren Verbindung von Leben und Tod dar; das individuelle Leben ist rein begrifflich eben nicht notwendig mit dem Tod verbunden. Trotzdem fordern diese Versuche, sich ein Leben ohne Tod vorzustellen und technisch anzustreben, d.h. die »Denaturalisierung des Todes« ¹⁴⁷ zu betreiben, vielfältige Widersprüche heraus, die u.a. Anstrengungen einer Wiederbelebung antiker Tugendlehren einschließen ¹⁴⁸.

Jedenfalls werden an diese technischen Visionen angepasste Definitionen des Todes nicht mehr von einem individuellen Körper ausgehen können. Wenn das individuelle Leben an einem individuellen Bewusstsein hängt, dieses Bewusstsein aber von einem Körper auf einen anderen übertragbar ist, dann ist auch der Tod des Individuums nicht mehr mit der Zerstörung eines Körpers gegeben. Statt an die Zerstörung eines organisierten Körpers müsste der Tod vielmehr an das Löschen aller Sicherheitskopien eines Bewusstseins gebunden werden. ¹⁴⁹

Ontologie des Todes

Für ontologische Verwirrung kann das Sprechen über den Tod sorgen, weil das nach naturalistischer Auffassung ontologisch radikale Ende eines Individuums mit seinem Tod sprachlich nicht immer genau markiert wird. Denn in alltäglicher Sprache kann das gleiche Subjekt eines Satzes eine Person oder allgemeiner ein Organismus und eine Leiche sein, etwa in der Aussage ›Tante Esther ist letzte Woche gestorben und morgen wird sie begraben‹. Dieser Satz legt es nahe, das Totsein als eine besondere Eigenschaft eines Organismus anzusehen. Tatsächlich liegt jedoch nach dem Tod eines Organismus überhaupt kein Organismus mehr vor, dem Eigenschaften zugeschrieben werden könnten. Tote Organismen sind keine Organismen. Die Rede von ›toten Organismen‹ oder ›toten Personen‹ kann daher nur als eine verkürzte Redeweise für die Aussage, dass ein Organismus oder eine Person gestorben ist, verstanden werden. Denn ein Leichnam ist auf einer fundamentalen ontologischen Ebene eine Entität anderen Typs als das Lebewesen, aus dem er hervorgegangen ist.¹⁵⁰

Nützlicher Tod

Wenn der Tod auch für das Individuum, das er betrifft, das Ende seiner Existenz bedeutet, so kann er doch für organische Einheiten oberhalb des betroffenen Individuums nützlich sein. Die Vorstellung vom nützlichen Tod eines Individuums stammt ursprünglich aus christlich-theologischem Kontext und wird auf den Tod Christi bezogen (Horneck 1695: »we remember this Beneficial Death«).¹⁵¹

In einem verbreiteten Ökologielehrbuch von 1949 beziehen W.C. Allee et al. einen solchen Tod eines Individuums, der für die Population des Individuums von Nutzen ist und eine Anpassung darstellt, als ›nützlichen Tod‹ (»beneficial death«).¹⁵² Diese Erscheinung sehen sie sowohl innerhalb eines mehrzelligen Organismus als auch in einer Population von mehreren Organismen verwirklicht. In einem Organismus liegt ein nützlicher Tod einzelner Zellen vor, wenn dieser zum Nutzen der anderen Zellen erfolgt. Dies ist z.B. bei den Gefäßen zur Wasserleitung von Bäumen oder bei den Zellen des Insektenflügels der Fall. Auf Populationsebene ist die Erscheinung des »Opfern« eines Organismus für andere insbesondere im Zusammenhang mit der Fortpflanzung und Brutpflege verbreitet. Bei zahlreichen Spinnenarten werden die Männchen nach der Kopulation von den Weibchen gefressen und tragen so indirekt zur Ernährung ihrer eigenen Nachkommen bei. Bei anderen Arten wird auch das Weibchen von ihren eigenen

Nachkommen nach und nach aufgefressen.¹⁵³ Fast analog zu den Verhältnissen bei den Einzellern wird auch hier der Körper der Vorfahren in den Körper der Nachfahren übernommen: ein Tod ohne Leiche.

In einem anekdotischen Bericht beschreibt bereits Herodot beide Phänomene: Er berichtet, bei einigen Schlangen würden die Männchen von den Weibchen gefressen und zur Vergeltung würden diese dann durch ihre Jungen von innen verzehrt.¹⁵⁴ Während diese Erscheinungen bis in die 1960er Jahre mit Modellen der Gruppenselektion erklärt werden – Allee et al. 1949: »[The] behavior pattern causing the beneficial death of individuals in overcrowded populations may be the result of adaptation within a population system«¹⁵⁵ – werden sie heute meist mittels Modellen der Selektion auf der Ebene von Verwandtschaftsgruppen oder von Genen gedeutet (↑Selektion).

Altern

Das Verb ›altern‹ mit der Bedeutung ›alt werden‹ wird seit Ende des 15. Jahrhunderts verwendet (Oesterreicher 1491: »gealtrott«).¹⁵⁶ Es ist abgeleitet von dem Substantiv ›Alter‹ »Lebensalter, Lebenszeit« (mhd. ›alter‹, ahd. ›altar‹) und geht über das Adjektiv ›alt‹ (mhd., ahd. ›alt‹) auf die indogermanische Wurzel ›*al-‹ »wachsen, wachsen machen, nähren« zurück (vgl. auch lat. ›altus‹ »hoch« und ›alere‹ »nähren, großziehen«). Das Substantiv ›Altern‹ erscheint seit dem 18. Jahrhundert (Meier 1755: »Die Veränderung des Alters kan man das Altern nennen«¹⁵⁷); als wissenschaftlicher Terminus, der grundlegend für die wissenschaftliche Erforschung des Phänomens ist, wird es aber erst seit Anfang des 20. Jahrhunderts verwendet.¹⁵⁸ Die entsprechende Disziplin wird **Gerontologie** (Metchnikoff 1903)¹⁵⁹ oder **Altersforschung** (Rössle 1917)¹⁶⁰ genannt. Nicht allein Lebewesen wird ein Altern zugeschrieben, sondern auch anorganischen Körpern, wie z.B. Baumaterialien.¹⁶¹ Hinsichtlich seiner Mechanismen lässt sich aber das Altern von Lebewesen von der Alterung von Materialien unterscheiden.

Der wissenschaftliche Terminus für den Vorgang des Alterns lautet **Seneszenz** (abgeleitet von dem lat. Verb ›senescere‹ »altern«). Das Wort erscheint bereits in der Antike (Seneca: »Innumerabilia undique exempla separatorum morte fratrum succurrunt, immo contra vix ulla umquam horum paria conspecta sunt una senescentia«¹⁶²). Im Englischen wird das Wort in einem allgemeinen Sinn seit Ende des 17. Jahrhunderts verwendet (Woodward 1695: »the Earth, Sea, and all natural things will continue in the state wherein they now are, without the least Senescence

or Decay«¹⁶³; Johnson 1756: »senescence«: »state of growing old; decay by time«¹⁶⁴). Im 19. Jahrhundert erfolgt eine zunehmende Einengung der Bedeutung auf Lebewesen (Minot 1880: »With each successive generation of cells the power of growth diminishes. [...] This loss of power I term senescence«¹⁶⁵).

Ein Unterschied zwischen Altern und Seneszenz wird darin gesehen, dass sich die Seneszenz allein auf die Alternerscheinungen in der letzten, post-reproduktiven Lebensphase bezieht. Nach einigen Definitionen kann das Altern dagegen in der reinen Zunahme an Lebenszeit eines Lebewesens bestehen, ohne dass damit ein körperlicher Verfall, eine Abnahme der Vitalität einhergeht.¹⁶⁶ M. Bürger unterscheidet 1956 zwischen *Biomorphose* als der biologischen Entwicklung bis zum (reproduktiven) Reifestadium (»Lebenswandlungskunde«) und der danach einsetzenden *Seneszenz*, die durch degenerative Erscheinungen charakterisiert ist.¹⁶⁷ Allgemein können unter »Biomorphose« alle Veränderungen im Laufe des Lebens eines Organismus verstanden werden (z.B. das Wachstum), die keine radikalen Umstrukturierungen (wie in der Metamorphose) einschließen. In diesem Sinne einer biologischen Gestaltbildung und -änderung wird der Ausdruck seit Ende der 1930er Jahre verwendet.¹⁶⁸

Auch wenn das Altern mit dem Verlust an Vitalität einhergeht, wird es seit der Antike doch als eine nicht krankhafte, sondern natürliche Eigenschaft lebender Körper gesehen. Ausdrücklich streicht z.B. Aristoteles heraus, dass das Altern (»γήρανσις«) kein naturwidriger Vorgang ist.¹⁶⁹

Physiologische Erklärungen

Theorien zur Erklärung von Altern und Tod bewegen sich auf verschiedenen Ebenen. Antworten auf ultimer Ebene sollen evolutionstheoretische Erklärungen liefern (s.o.), auf proximaler Ebene dagegen physiologische Theorien. Monokausale physiologische Erklärungen führen Altern und Tod auf bestimmte Prozesse zurück, z.B. auf die Entstehung differenzierter Zellen, die zu keiner Reparatur in der Lage sind (Minot 1908)¹⁷⁰, das Eindringen von Giften in den Körper (Metchnikoff 1907)¹⁷¹, eine Abnahme des Stoffwechsels im Alter (Child 1915)¹⁷² oder die begrenzte Menge an zur Verfügung stehender »Vitalität« in einem Leben (Pearl 1928)¹⁷³. Heute werden meist verschiedene physiologische Prozesse für das Altern verantwortlich gemacht, z.B. die Veränderung von Proteinen im Laufe des Lebens einer Zelle, somatische Mutationen, Schädigungen der DNA, Fehlerkatastrophen, das Ansammeln von freien Radikalen oder von Abfallstoffen sowie Störungen in der

Wechselwirkung zwischen Zellen. Im Allgemeinen lassen sich Theorien des stochastischen und des deterministischen (»programmierten«) Alterns unterscheiden.¹⁷⁴

Die Frage, ob Zellen ebenso wie Organismen prinzipiell einer Alterung unterliegen oder ob sie unter günstigen Bedingungen unsterblich sind, wird im 20. Jahrhundert kontrovers diskutiert. Erste Versuche von R. Harrison zeigen 1910, dass Zellen von Wirbeltieren außerhalb des lebendigen Organismus über lange Zeit kultiviert werden können.¹⁷⁵ A. Carrel und A.H. Ebeling weisen wenig später nach, dass Fibroblasten-Zellen des Hühnchenembryos über mindestens 34 Jahre in vitro erhalten werden können.¹⁷⁶ Die Auffassung von der potenziellen Unsterblichkeit der Zellen wird erst erschüttert, nachdem L. Hayflick und P.S. Moorhead 1961 in einer klassischen Arbeit nachweisen, dass kultivierte menschliche Fibroblastenzellen eine begrenzte Anzahl von Zellteilungen durchlaufen und dann absterben.¹⁷⁷ Das stereotype Muster des Absterbens von Zellen, das sich u.a. in der Kondensation des Kernchromatins und dem Schrumpfen des Zytoplasmas äußert, wird später mit dem Konzept des *programmierten Zelltoedes* (Lockshin & Williams 1964: »programmed cell death«¹⁷⁸) oder der *Apoptosis* (Kerr, Wyllie & Currie 1972)¹⁷⁹ bezeichnet. In einem noch nicht terminologischen Sinn ist »Apoptosis«, wörtlich »das Fallen der Knochen«, ein bereits von Hippokrates verwendetes Wort.¹⁸⁰ Mit den Untersuchungen zum programmierten Zelltod kann die Aufgabe angegangen werden, die sichtbaren Veränderungen des Körpers beim Altern auf einer zellulären Basis zu erklären.¹⁸¹

Die Apoptosis ist als ein kontrollierter physiologischer Prozess zu unterscheiden von der *Nekrose*, die sich auf pathologische Fälle des Absterbens von Zellen oder Teilen von Geweben in einem lebenden Organismus bezieht (abgeleitet von griech. »νέκρωσις« »Absterben«). Der Ausdruck wird bereits von dem alexandrinischen Arzt Aretaios an der Wende des ersten zum zweiten Jahrhundert verwendet.¹⁸² In der Neuzeit erscheint er seit Mitte des 16. Jahrhunderts (lat. Übers. von Aretaios von 1554: »necrosis«¹⁸³; Roch Le Baillif 1578: »telia necrosis«¹⁸⁴; Barrough 1583: »necrosis«¹⁸⁵; Nedham 1665: »Necrosis or inward Mortification«¹⁸⁶).

Verwandt mit dem Begriff der Nekrose ist der Terminus *Nekrobiosis*. Dieser Ausdruck wird 1844 von C.H. Schultz in allgemeiner Bedeutung für den medizinischen Begriff der Krankheit verwendet (1844: »Allgemeiner Begriff der Krankheit als Necrobiosis«¹⁸⁷; 1845: »Todesprozess im Kampfe mit der Gesundheit: Nekrobiosis [sic!]<«).¹⁸⁸ 1854 übernimmt

R. Virchow diesen Ausdruck und bezeichnet damit das Absterben von Teilen im Körper »mit Vernichtung derselben«. ¹⁸⁹ Im Gegensatz zur Nekrose, bei der das abgestorbene Gewebe in seiner Form erhalten bleibt, bestimmt Virchow die Nekrobiose als eine »Erweichung« des Gewebes, bei der es zu einem vollständigem Verlust der Gestalt kommt. ¹⁹⁰ In dieser spezielleren Bedeutung etabliert sich der Begriff in der Medizin.

Definitionen und Merkmale

Explizite Definitionen des Altersbegriffs werden v.a. seit Mitte des 20. Jahrhunderts gegeben. A. Comfort bestimmt das Altern 1960 als eine mit der Lebenszeit abnehmende Kraft und zunehmende Anfälligkeit für den Tod (»an increased liability to die, or an increasing loss of vigour, with increasing chronological age, or with the passage of the life cycle«). ¹⁹¹ Ähnlich heißt es bei J. Maynard Smith 1962, Altersprozesse seien solche Vorgänge, die mit zunehmendem Lebensalter und aufgrund innerer oder äußerer Faktoren zu einem erhöhten Todesrisiko führen (»those which render individuals more susceptible as they grow older to the various factors, intrinsic or extrinsic, which may cause death«). ¹⁹²

B. Strehler gibt 1982 vier Bedingungen an, die die Veränderungen beim Altern ausmachen. Die Vorgänge beim Altern sind danach (1) schädlich, d.h. sie reduzieren die Funktionalität, (2) fortschreitend, d.h. sie erfolgen graduell, (3) intrinsisch, d.h. sie sind nicht durch Umwelteinflüsse ausgelöst und (4) universell, d.h. alle Mitglieder einer Art zeigen diese graduellen Schwächen mit zunehmendem Alter. ¹⁹³ Daran angelehnt gibt R. Arking 1991 die so genannte *CUPID-Definition* des Alterns, nach der das Altern eine Folge kumulativer, universaler, progressiver, intrinsischer und funktional schädlicher Wandlungsprozesse ist: »[W]e may define aging as those series of cumulative, universal, progressive, intrinsic, and deleterious functional and structural changes that usually begin to manifest themselves at reproductive maturity and eventually culminate in death«. ¹⁹⁴ Die Formen des Alterns unterscheiden sich in erheblichem Maße bei den verschiedenen Organismenarten. Eine Typologie kann das Altern in *plötzliche*, *graduelle* und *vernachlässigbare* Formen einteilen. ¹⁹⁵

Für Säugetiere formuliert B.R. Troen 2003 ein Syndrom von Faktoren, das als kennzeichnend für das Altern gelten kann: (1) zunehmende Mortalität, (2) Veränderungen der biochemischen Zusammensetzung der Gewebe, (3) Abnahme der physiologischen Leistungsfähigkeit, (4) Abnahme der Fähigkeit zur adaptiven Reaktion auf Umweltreize und (5)

zunehmende Empfindlichkeit für Verletzungen und Krankheiten. ¹⁹⁶

Korrespondierend mit der Definition von Seneszenz als Zunahme der Sterbewahrscheinlichkeit im Laufe der Zeit wird eine Phase, in der eine *Abnahme* der Sterbewahrscheinlichkeit erfolgt, als *negative Seneszenz* bestimmt (Carey et al. 1992: »negative senescence«¹⁹⁷). Beim Menschen stellt der Übergang vom Säuglings- zum Kleinkindstadium eine solche Phase dar, weil Kleinkinder eine größere Überlebenswahrscheinlichkeit haben als Säuglinge.

Extrem alte Organismen

Als ältester vielzelliger Organismus der Erde gilt seit den 1990er Jahren ein Busch der Art *Lomatia tasmanica*, der sich über 1,6 km an einem Fluss in Tasmanien entlang zieht und rund 40.000 Jahre alt sein soll. ¹⁹⁸

Funde von Bakterien in Salzstöcken und Kohlelagerstätten deuten allerdings darauf hin, dass diese in Form ihrer Sporen Hunderte von Jahrmillionen überleben können. Hinweise dazu finden sich bereits seit den 1920er Jahren, insbesondere durch die Untersuchungen von tiefliegenden Kohleschichten durch C.B. Lipman. ¹⁹⁹ In Salzlagerstätten aus dem Zechstein (Oberperm) findet H.J. Dombrowski seit den frühen 1960er Jahren ebenfalls Bakterien, die sich teilweise reaktivieren ließen. ²⁰⁰ In späteren Untersuchungen können die Ergebnisse Dombrowskis reproduziert werden. ²⁰¹

Aufsehen erregt aber erst die Beschreibung von angeblich 250 Millionen Jahre alten Bakterien aus einer Salzlagerstätte in New Mexico, die im Labor wieder zu normalen Lebensfunktionen erweckt werden konnten. ²⁰² Die Ergebnisse sind allerdings umstritten, weil das Alter der Bakterien immer nur indirekt aus der Datierung der Gesteinsschicht, aus der die Funde stammen, erfolgen kann, und weil eine Kontamination der Proben nie ganz ausgeschlossen ist. ²⁰³ Weil es sich bei den in Salzstöcken gefundenen Bakterien aber um ungewöhnliche Formen (obligat halophile Archaeobakterien) handelt, die normalerweise nicht in einem Labor vorkommen, ist eine Kontamination zumindest unwahrscheinlich. Völlig unklar sind allerdings die biochemischen Mechanismen, über die so komplexe Substanzen wie Proteine und Nukleinsäuren über Hunderte von Jahrmillionen erhalten werden können. ²⁰⁴

Aussterben

Das deutsche Verb »aussterben« geht etymologisch zurück auf spätmhd. »üzsterben« »untergehen (von

Familien, Völkern, Pflanzen- und Tiergattungen)«. Mitte des 16. Jahrhunderts wird das Partizip Perfekt als Adjektiv sowohl auf Regionen (Wicelius 1558: »als were die halbe stadt ausgestorben«²⁰⁵) als auch Familien (Georg Fürst von Anhalt 1555: »der alte Stam der Churfürsten zu Brandenburg ausgestorben war«²⁰⁶) bezogen.

In Antike und Mittelalter wird ein mögliches Aussterben von Arten und Gattungen gelegentlich diskutiert (in Bezug auf den Menschen z.B. von Augustinus im fünften Jahrhundert: »totum genus humanum perire posse«). Mitte des 13. Jahrhunderts verweist Albertus Magnus in seinem Tierbuch auf die Schrift über den Geschlechtsakt (>De coitu<) von Konstantin dem Afrikaner aus der Mitte des 11. Jahrhunderts, in der dieser argumentiert, der Schöpfer wolle das Tierreich gleichbleibend erhalten und habe deswegen die Tiere zur Reproduktion befähigt, so dass keine Gattung aussterbe (»Creator volens animalium genus firmiter ac stabiler permanere et non perire«).²⁰⁷

Der deutsche Ausdruck erscheint in Bezug auf Tier- oder Pflanzenarten, die einmal existiert haben, aber im Laufe der Erdgeschichte verschwunden sind, vereinzelt in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts, v.a. im Kontext von theologischen Diskussionen über die Sintflut (Müldener 1729: »Ob einige Thier-Geschlechter ausgestorben und gänzlich verlohren gegangen?«²⁰⁸); im naturwissenschaftlichen Kontext taucht er seit den 1770er Jahren auf (Anonymus 1770: »das Thier, dem die Knochen gehört haben, jetzt gänzlich ausgestorben sey«²⁰⁹; von Zimmermann 1778: »ein ähnliches amerikanisches Thier des Hirschgeschlechtes, vormalis in Irrland gelebt und jetzt dort ausgestorben«²¹⁰). Auch die Infinitivform wird in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts auf das Verschwinden von Familien oder Völkern bezogen (Spener 1667: »Gott lässet gantze Geschlechter/ die lange floriret und geblühet haben/ endlich aussterben und abgehen«²¹¹; von Besser 1711: »das Geschlecht eines so redlichen Mannes nicht aussterben zu lassen«²¹²). Später bezeichnet es das Verschwinden von ganzen Arten von Lebewesen, zunächst des Menschen (Wolff 1740: »Weil aber das menschliche Geschlecht nicht aussterben soll: so sind daher dem Menschen die Gliedmasen gegeben, wodurch er zur Zeugung geschickt gemacht wird: welches zu seiner Glückseligkeit sehr vieles beyträgt«²¹³; Anonymus 1751: »Ich behaupte alsdenn, daß [...] das menschliche Geschlechter in wenig Jahren von dem Erdboden vertilget werden und aussterben«²¹⁴), dann auch von nicht-menschlichen Arten (Sander 1780: »die grössten Schwärme der Heuschrecken können nie so star-

ke Verheerungen anrichten, daß darüber eine andre Thiergattung aussterben müste. Jede Art hat gleichsam ihr eigenes Magazin«²¹⁵). Daneben wird das Wort auch auf das lokale Verschwinden von Arten bezogen (von Leysser 1774: »Wobey wir jedoch mit anführen müssen, daß sowohl das Merschweinchichen, als auch noch einige andere Thiere, die künftig in diesem Verzeichnisse mit vorkommen werden, wenn sie, unter freyem Himmel, sich selbst überlassen wären, gar bald wieder aussterben würden; weil sie unsere kalten Winter nicht aushalten können«²¹⁶; Gleditsch 1775: »Zuweilen helfen sie [die Pappeln] aber auch eine verwüstete Waldung, nur so lange unterhalten, bis sie entweder selbst aussterben und bessern Arten Platz machen müssen«²¹⁷).

Der entsprechende englische Ausdruck »extinct« entstammt nicht biologischen Zusammenhängen, sondern wird seit dem 15. Jahrhundert zunächst auf anorganische Vorgänge wie das Erlöschen eines Feuers bezogen, seit dem späten 17. Jahrhundert kann er das Ende eines individuellen Lebens bezeichnen²¹⁸ und im frühen 18. Jahrhundert das Erlöschen einer Familie (Defoe 1719: »my Father was dead, and my Mother, and all the Family extinct«).²¹⁹ Spätestens seit Ende des 17. Jahrhunderts wird der Ausdruck auch auf das Verschwinden von Tier- oder Pflanzenarten bezogen (Bentley 1693: »some vast prodigious Animals, whose Species is now extinct«²²⁰; Worldidge 1716: »If the Species of Trees may be wholly extinct«²²¹; Playfair 1802: »many larger species of animals, now extinct, inhabited the earth«²²²).

19. Jh.: Parallele vom Individuen- und Artentod

Die Erkenntnis, dass es in lange vergangenen Zeiten Tiere und Pflanzen auf der Erde gab, die zu anderen Arten als den jetzt vorhandenen gehörten, setzt sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts durch (↑Fossil). Besonders die Arbeiten G. Cuviers belegen die Existenz von Fossilien, die nicht zu den heutigen Arten zu rechnen sind.²²³

Erklärt wird die Existenz dieser Fossilien über das Konzept des Aussterbens, d.h. einer Parallelisierung des Sterbens von ↑Arten mit dem Sterben von Individuen. Diese Parallelisierung einer phylogenetischen Entwicklung mit der ontogenetischen eines Individuums etabliert sich im naturphilosophischen Kontext zu Beginn des 19. Jahrhunderts. So heißt es 1805 bei G.R. Treviranus, »daß jede Art, wie jedes Individuum, gewisse Perioden des Wachstums, der Blüthe und des Absterbens hat, daß aber ihr Absterben nicht Auflösung, wie bey dem Individuum, sondern Degeneration ist.«²²⁴ 1814 stellt G. Brocchi die These auf, dass es ein Altern der Arten gebe und sie allmählich

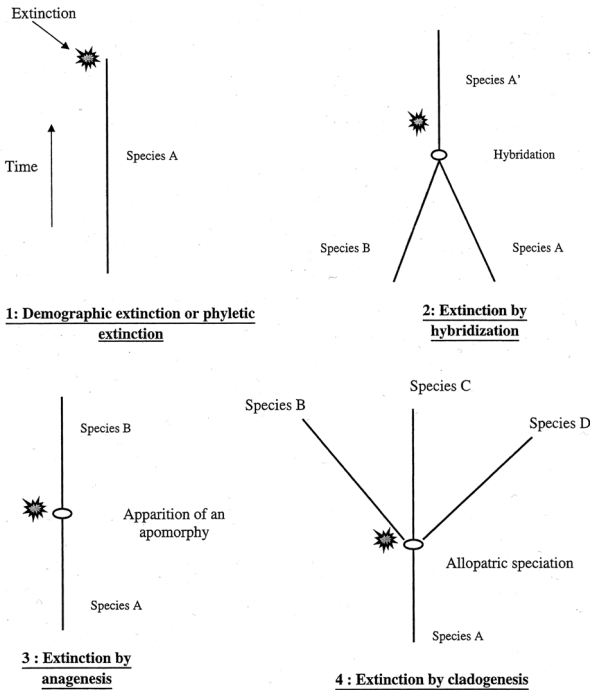


Abb. 527. Vier Typen des Aussterbens einer Art: Bei demografischer Extinktion erlischt eine Art mit dem Tod ihrer letzten Vertreter; bei Extinktion durch Hybridisierung verschwindet eine Art, weil sich ihre Vertreter mit den Angehörigen einer anderen Art paaren und daraus eine neue Art hervorgeht; bei Extinktion durch Anagenese erfolgt das Aussterben durch die graduelle Transformation ihrer Vertreter zu einer anderen Art; und bei Extinktion durch Kladogenese ist das Aussterben eine Folge der Spaltung einer Art in mehrere reproduktiv isolierte Tochterarten. Umstritten ist insbesondere der dritte Fall, die Extinktion durch Anagenese (»Pseudo-Extinktion«) (aus Delord, J. (2007). *The nature of extinction. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 38, 656-667: 658).

aufgrund physiologischer Schwäche zugrunde gingen.²²⁵

Auch britische Naturforscher übernehmen später die Vorstellung von einem Tod von Arten. C. Lyell und C. Darwin in seinen Notizbüchern verwenden in den 1830er Jahren die Formulierung *Artentod* (Lyell 1833: »the gradual birth and death of species«).²²⁶ Der Begriff des Artentodes ist für Darwin nicht ungewöhnlicher als der des Todes eines Individuums (1837-38: »There is nothing stranger in death of species, than individuals«²²⁷). In seinem Hauptwerk beschreibt Darwin das Aussterben (»extinction«) als ein Verschwinden von Varietäten, das sich als notwendige Folge von Konkurrenz und Selektion ergibt (»Extinction caused by Natural Selection«).²²⁸ Darwin bezieht den Begriff des Aussterbens nicht allein

auf Arten und höherrangige Taxa, sondern auch auf Varietäten innerhalb einer Art. Ähnlich wie Darwin sieht auch A.R. Wallace als Ursache des Aussterbens weniger Änderungen der anorganischen Umwelt oder Naturkatastrophen als vielmehr organische Interaktionen an: »The most effective agent in the extinction of species is the pressure of other species«²²⁹.

Aufgrund der Analogie des Entstehens und Vergehens von Arten in der Evolution mit der Lebensgeschichte eines Organismus hält es C. Nägeli 1865 für gerechtfertigt, Arten als Individuen anzusehen (↑Art) und vom »Aussterben« und »Tod einer Art« zu sprechen.²³⁰ Nägeli bemerkt, eine Art »stirbt also in der That aus wie ein Individuum; die neue Art entwickelt sich, ebenfalls wie ein Individuum, aus einem kleinen Keime, den man ihr Verbreitungszentrum nennt«.²³¹ Er beurteilt die »in der Zukunft bevorstehende massenhafte Vernichtung von Pflanzen- und Thierarten« durch den Menschen als einen kulturellen Fortschritt, der »mit Intelligenz und Absicht vollbracht wird. An die Stelle der wildwachsenden Pflanzen treten Culturgewächse; an die Stelle der wilden die Hausthiere«.²³² Der gesamte Prozess stellt für Nägeli eine »Veränderung der Natur in der Richtung des Nützlichen und Zweckmässigen« dar.²³³

E. Haeckel teilt 1866 die Entwicklung der Arten und Stämme wie die des Individuums in die Phasen der »Aufblühzeit (Epacme)«, »Blüthezeit (Acme)« und »Verblühzeit (Paracme)« ein.²³⁴ Die letztere sieht er durch physiologische und morphologische Degenerationserscheinungen gekennzeichnet. Später werden in dem paläontologischen Befund Evidenzen für das Altern von Stammesreihen gesucht. A. Hyatt hält die Zunahme der Einrollung und der Skulpturierung der Oberfläche bei Ammoniten für Alterserscheinungen, die sich kurz vor ihrem Aussterben häuften.²³⁵ C.E. Beecher ist 1898 der Auffassung, das Auftreten von bestachelten Formen in verschiedenen Gruppen sei ein Zeichen für hohes Alter.²³⁶ Sich gegen solche Analysen wendend, streicht B. Rensch 1947 heraus, »daß in unzähligen Fällen Stammesreihen zugrunde gehen, ohne daß an den letzten Formen irgendwelche morphologischen oder pathologischen Degenerationserscheinungen erkennbar sind«.²³⁷ Rensch ist es auch, der 1954 unter Bezug auf Haeckel den Ausdruck *Altern von Stammesreihen* prägt.²³⁸

Der Ausdruck »Artentod« erscheint im Deutschen seit den späten 1860er Jahren (Jäger 1869).²³⁹ Im 20. Jahrhundert hat er sich im biologischen Kontext

etabliert.²⁴⁰ Daneben ist seit Mitte des 19. Jahrhunderts auch vom *Untergang der Arten* die Rede (so 1853 bei Schaaffhausen²⁴¹ und 1858 bei Bronn²⁴²). Im Französischen erscheint der entsprechende Ausdruck im naturwissenschaftlichen Kontext bereits Mitte des 18. Jahrhunderts (Maupertuis 1745: »la production des variétés accidentelles; la succession de ces variétés d'une génération à l'autre; & enfin l'établissement ou la destruction des especes«²⁴³; de Saint-Pierre 1784: »La conservation des individus entraîneroit la destruction des espèces«²⁴⁴; engl. Übers. 1803: »extinction of species«²⁴⁵). Im Englischen taucht die Formulierung vereinzelt seit Beginn des 19. Jahrhunderts auf (Anonymus 1804: »Among the more perfect animals, the ardour of passion and the gratification annexed to the perceptions of sense sufficiently guard again it against diminution or extinction of species«).²⁴⁶

Vorzuziehen ist diese letztere Formulierung, weil sie nicht voraussetzt, dass Arten ein Leben zugeschrieben wird. Wenn nur Organismen leben und sterben, ist es angemessener, bei Klassen von Organismen zu sagen, sie würden aussterben oder untergehen (es sei denn, Arten werden ebenfalls als Individuen betrachtet: †Art/Arten als Individuen).

Aussterben und phylogenetischer Artbegriff

Nach der Logik des phylogenetischen Spezieskonzepts ist eine Art erst dann »vollständig«, wenn sie sich in Tochterarten, die reproduktiv voneinander isoliert sind, aufgelöst hat (†Art). Die Art ist damit an ihr natürliches Ende gekommen. Zu unterscheiden ist dieses Ende einer Art im Sinne der Aufspaltung von dem nachkommenlosen Sterben aller Organismen einer Art, dem eigentlichen Artensterben. Geläufig ist es allerdings, beide Formen des Erlöschens von Arten – die Auflösung einer Art durch ihre Aufspaltung in Tochterarten und das nachkommenlose Sterben ihrer Mitglieder – als »Aussterben« zu bezeichnen.²⁴⁷ Seit Anfang der 1970er Jahre bezeichnen D.M. Raup und S.M. Stanley die erste Form als *phyletische Extinktion* (»phyletic extinction«²⁴⁸) oder *Pseudoextinktion* (»pseudoextinction«²⁴⁹). Wird außerdem auch noch das Ende eines Taxons durch Transformation aller seiner Mitglieder in ein anderes Taxon (also eine »monotypische Evolution« ohne Artaufspaltung; †Evolution) als Möglichkeit angenommen (die aber umstritten ist), dann liegt ein dritter Typ des Aussterbens vor, der ebenfalls als »Pseudoextinktion« oder *taxonomische Extinktion* (Webb 1969: »taxonomic extinction«) bezeichnet wird (»change of generic names from an ancestral to a descendant stage within a continuous lineage«).²⁵⁰

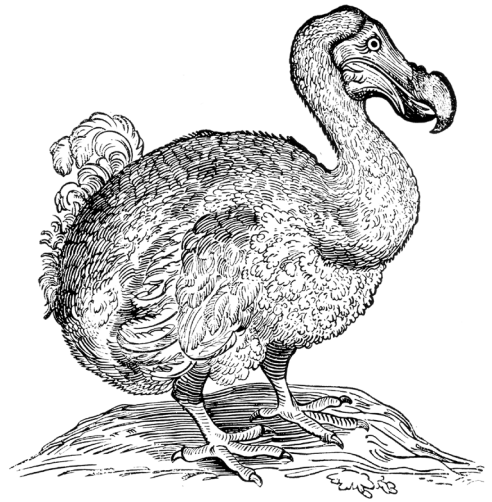


Abb. 528. Der Dodo (*Raphus cucullatus*), ein flugunfähiger Vogel von der Insel Mauritius, der am Ende des 17. Jahrhunderts ausgerottet und damit zu einem Symbol für den durch den Menschen verursachten Artentod wird (aus Strickland, H.E. & Melville, A.G. (1848). *The Dodo and Its Kindred*).

Massen- und Hintergrundausterben

Nach gegenwärtigen Schätzungen ist ein Großteil der Arten, die auf der Erde jemals existierten, nämlich mindestens 99%, heute ausgestorben.²⁵¹ Das Aussterben der Arten vollzog sich dabei nicht in einer konstanten Rate, sondern es werden Phasen des **Massenaussterbens** identifiziert. Dieser Ausdruck erscheint 1914 auf Deutsch in der Rezension eines russischen Werks von A.D. Archangelskij über die geologischen Ablagerungen in der Kreidezeit im Osten des europäischen Russlands (von Bubnoff: »Massenaussterben der Fauna«, das sich geologisch in der Ablagerung von Phosphorsäure in den Sedimenten manifestiert²⁵²). In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird das Wort aber meist auf die Mitglieder einer Art bezogen: Ein »Massenaussterben« wird beschrieben als Teil von periodischen Fluktuationen in der Populationsdichte²⁵³, also im Sinne eines Wechsels von »Massenvermehrungen« und »Massenvernichtungen«²⁵⁴ (Sewertzoff 1934). Es wird also anfangs nicht unterschieden zwischen Massensterben (von Individuen) und Massenaussterben (von Arten). Im Englischen erscheint der Ausdruck »mass extinction« in den frühen 1940er Jahren²⁵⁵; er wird noch vielfach auf die Individuen einer Art bezogen, z.B. auch auf den Menschen²⁵⁶. Seit Ende der 50er Jahre wird unter einem Massenaussterben aber primär das zeitlich pa-

rallele Aussterben vieler Arten verstanden (Udvardy 1958).²⁵⁷

D.M. Raup unterscheidet 1978 Ereignisse des Massenaussterbens von einem *Hintergrundausterben* (»background extinction«²⁵⁸), das die weitgehend konstante Rate des Verschwindens von Arten ohne katastrophalen Verlauf bezeichnet. Äquivalent dazu ist die Unterscheidung zwischen *episodischem* und *kontinuierlichem Aussterben* (Raup 1986: »Episodic Versus Continuous Extinction«).²⁵⁹ Für die letzten 600 Millionen Jahre werden mindestens fünf Ereignisse des Massenaussterbens identifiziert, nämlich im Ordovizium, Devon, Perm, Trias und in der Kreidezeit (↑Diversität: Abb. 82). Sie werden meist auf externe Faktoren wie Meteoriteneinschläge auf der Erde zurückgeführt; eine Periodizität dieser Ereignisse wird diskutiert.²⁶⁰

Die durch Ereignisse des Aussterbens bedingte durchschnittliche Existenzdauer einer Art ist relativ kurz (weniger als 10 Millionen Jahre); die Massenaussterbeereignisse am Ende des Perm und der Kreide löschen mindestens die Hälfte (und vielleicht bis zu 96%) aller bestehenden Arten aus.²⁶¹ Schätzungen aufgrund realistischer Daten gehen von einer durchschnittlichen Aussterberate von 9% pro Millionen Jahre aus; in einer Biosphäre mit zwei Millionen Arten entspricht dies einem Verlust von einer Art in fünf Jahren.²⁶² Das durch den Menschen bewirkte Massenaussterben wird von einigen Autoren als in seinem Umfang den natürlichen Aussterbeereignissen vergangener geologischer Epochen vergleichbar eingeschätzt.²⁶³

Artensterben

In der Debatte um das durch den Menschen verursachte massenweise Aussterben von Tierarten nimmt der Begriff des *Artensterbens* eine zentrale Rolle ein. In dieser Bedeutung wird er im Deutschen seit den frühen 1980er Jahren verwendet (Duve 1981).²⁶⁴ Im Gegensatz zu der fortschrittsgläubigen Theorie des Artensterbens im 19. Jahrhundert (etwa von Nägeli; s.o.) ist die gegenwärtige Debatte zur Sorge um die ökologische Zukunft der Erde getragen (↑Diversität; Gleichgewicht).

In paläontologischen Schriften wird das Wort bereits seit den 1930er Jahren gebraucht; es bezeichnet dort das Verschwinden von Arten in der fossilen Überlieferung (Kuehn 1933).²⁶⁵

Ende des Lebens auf der Erde

Die wissenschaftliche Rede von einem »Ende des Lebens auf der Erde« erscheint außerhalb eines primär

religiösen Kontexts seit Ende des 19. Jahrhunderts (Neumayr 1886: »Ende des Lebens auf der Erde«²⁶⁶), zu Beginn des 20. Jahrhunderts auch im Englischen (Dean 1911: »The end of all terrestrial life will probably come either by the violence of collision [with a comet] or by quiet refrigeration«²⁶⁷; dt. Übers. 1912: »das Ende des Lebens auf der Erde«²⁶⁸).

Seit Mitte der 1960er Jahre häufen sich die Nachweise im Zusammenhang mit der ökologischen Krise und der politischen Konfrontation im Kalten Krieg. Der politische Journalist K. Mehnert formuliert 1967: »Das Ende der Welt – oder sagen wir bescheidener: das Ende des Lebens auf der Erde – hatte bis vor einem Vierteljahrhundert nur in religiösen Vorstellungen Raum; heute ist es in den Bereich des technisch Möglichen gerückt«.²⁶⁹ Ein »führender europäischer Biologe« wird 1970 mit den Worten zitiert »I suppose we have between 35 and 100 years before the end of life on earth.«²⁷⁰ Die ökologischen Folgen des menschlichen Handelns werden direkt mit diesem Ende des Lebens in Verbindung gebracht. A.A. Hässler formuliert 1976: »Kompetente Wissenschaft[er] und Forscher sagen uns, daß das Ende des Lebens auf der Erde in Sicht ist, wenn wir weiter[ver]fahren, diese Erde so auszuplündern, wie wir es jetzt tun.«²⁷¹ B. Garde schreibt 1988: »Das Waldsterben ist eins der frühesten Anzeichen für das Ende des Lebens auf Erden«²⁷²; und H.-P. Müller und B. Wegener sehen 1995 »das drohende Ende des Lebens auf Erden durch ökologischen Kollaps«.²⁷³

Das Leben, zumindest in Form der hoch differenzierten und an spezifische ökologische Nischen angepasste Lebensformen, ist also durch die spät in der Evolution entstandenen intelligenten Lebewesen bedroht, denen es gelingt, ihre Umwelt und Lebensgrundlage in dramatischer Weise zu verändern. Außerdem wird der technologische Fortschritt des Menschen auf der Erde vermutlich zur Entwicklung von Waffen führen, die alles Leben auf der Erde auszulöschen vermögen. Die historische Erfahrung, dass vorhandene Waffen auch eingesetzt werden, und sei es nur einmal in den Hunderten, Tausenden oder Zehntausenden von Jahren, die dem zivilisierten Leben auf der Erde bevorstehen könnten, lässt hier wenig Hoffnung aufkommen.

Auch die Tatsache, dass bisher noch kein Kontakt des Menschen zu außerirdischen Zivilisationen besteht, obwohl diese doch einen Vorsprung von einigen Jahrmilliarden gegenüber der Entwicklung des Lebens auf der Erde haben könnten, kann in diesem Zusammenhang als ein Argument dafür genommen werden, dass das Leben in einer »Zivilisation« ein hohes Potenzial an Selbstzerstörung besitzt: Würden

hoch technisierte Zivilisationen langlebig sein, hätten wir längst zu ihnen Kontakt haben müssen.

Vor diesem Hintergrund ist es nicht ausgeschlossen, dass jeder Schritt des technischen Fortschritts als ein Schritt in Richtung Selbsterstörung der Zivilisation zu werten ist. Es könnte sich so darstellen, wie es F.G. Jünger in seiner Technikkritik sieht: Die Technik, die das Leben in den frühen Stadien der Entwicklung angenehm gestaltet, wendet sich irgendwann gegen das Leben selbst und zerstört damit ihre eigene Basis: »Nicht der Anfang, das Ende trägt die Last.«²⁷⁴

Ende des Lebens im Universum

Das Leben auf der Erde ist aber nicht nur durch seine eigenen Produkte, die technischen Zivilisationen des Menschen, sondern auch durch seine materielle Basis bedroht. Diese Basis bedingt es, dass nicht nur jedem einzelnen Lebewesen und nicht nur dem Leben auf der Erde, sondern dem Leben insgesamt keine Ewigkeit beschieden ist. Der Grund hierfür ist kein biologischer, sondern ein physikalischer und hängt mit der voraussichtlichen Entwicklung des Universums zusammen. In astronomischen Dimensionen ergibt sich das Ende des Lebens auf der Erde aus dem Aufblähen der Sonne zu einem »Roten Riesen« und der daraus folgenden Erhitzung der Erdoberfläche.²⁷⁵ Zu Beginn des 20. Jahrhunderts postuliert J. Jeans aufgrund kosmologischer Berechnungen eine sehr lange astronomische Zeitskala mit einer Lebensdauer der Sonne von hundert Billionen Jahren.²⁷⁶ Diese Zeitskala wird später auf eine Lebensdauer der Sonne von einigen Milliarden Jahren verkürzt.

Auch für den gesamten Kosmos besteht auf der Grundlage physikalischer Theorien keine Hoffnung auf eine Ewigkeit des Lebens. Nach den aktuell akzeptierten kosmologischen Theorien wird das Universum zwar ewig expandieren, die mittlere Energie- und Materiedichte aber immer weiter abnehmen. Das für das irdische Leben nächste relevante kosmische Datum besteht in dem Aufblähen der Sonne zu einem Roten Riesen und der Verkohlung der Erde (in etwa 10^{10} Jahren); danach werden irgendwann (in etwa 10^{14} Jahren) auch alle anderen Sterne erloschen sein; die Materie wird sich zu schwarzen Löchern verdichten, die ganze Galaxien verschlingen werden und schließlich selbst »verdampfen« (in ca. 10^{100} Jahren).

Das größte Problem in den letzten Phasen des (möglichen) Lebens im Universum wird die Beschaffung von Energie zur Aufrechterhaltung des Stoffwechsels sein, weil die Expansion zu einer immer geringeren Dichte von Materie und Energie führen wird. Es wird allerdings auch dafür argumentiert, dass das Energieproblem von untergeordneter Bedeutung ist,

wenn das Leben mit Informationsverarbeitung identifiziert wird. Denn es kann gezeigt werden, dass – unter bestimmten Voraussetzungen, z.B. einer beliebig langsamen Verarbeitung – eine dissipationslose Informationsverarbeitung möglich ist. Ein System mit dissipationsloser Informationsverarbeitung darf allerdings keine Informationen vergessen, weil damit die Reversibilität verlassen wäre; seine Informationsverarbeitung bestünde also im Wesentlichen in einem Umschichten von Informationen, einem ewigen Durchleben der eigenen Vergangenheit.²⁷⁷

Nachweise

- 1 Mencil, J. (1632). *Thanatologia: sive de morte tractatus theoreticus et practicus*; ders. (1657). *Thanatologia. Das ist: Betrachtung deß Todts*; Hacker, J.B.N. (1795-99). *Thanatologie oder Denkwürdigkeiten aus dem Gebiete der Gräber*, 4 Bde.; Anselm, S. (1795). *Thanatologia sive in mortis naturam, causas, genera ac species et diagnosis disquisitiones*; Dunglison, R. (1842). *Medical Lexicon* (nach OED 1989).
- 2 Budaeus, W. (1603). *Thanatologia, comprehendens personarum illustres et doctas, quae proxime elapsis 100. annis in vita esse desiderunt*; Neuberger, T. (1629). *Bio-Thanatologia sive descriptio vitae et obitus [...] Martini Fusselii*.
- 3 Mencil (1632): 28.
- 4 a.a.O.: 31.
- 5 Vgl. Hügli, A. (1998). *Tod. Hist. Wb. Philos.* 10, 1227-1242: 1229f.
- 6 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B21; B26.
- 7 Empedokles (Diels/Kranz) 31 B8f.
- 8 Platon, *Gorgias* 524b2-4; Phaidon 67d3f.
- 9 Vergil, *Georgica* 4, 226; Nikolaus von Kues (1440). *De docta ignorantia* (Philosophisch-theologische Werke, Bd. 1, Hamburg 2002): II, 105 (Buch 2, Kap. 12).
- 10 Lukrez, *De rerum natura* I, 264.
- 11 Vgl. Meyer, M.F. (2008). *Der Wandel des Psyche-Begriffs im frühgriechischen Denken von Homer bis Heraklit. Arch. Begriffsgesch.* 50, 9-28: 10f.
- 12 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B96.
- 13 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. n. Jaeger, W. (1953). *Die Theologie der milesischen Naturphilosophie* (in: Gadamer, H.-G. (Hg.) (1968). *Um die Begriffswelt der Vorsokratiker*, 49-87): 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.). *Philologia et linguistica. Historia, pluralitas, universitas*, 512-528.
- 14 Aristoteles, *De generatione et corruptione*: 318a.
- 15 Anonymus [fälschlich Thomas von Aquin zugeschrieben], *De natura materiae* (ed. J.M. Wyss, Fribourg 1953): C. 1.
- 16 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (*Ceuvres d'histoire naturelle et de philosophie*, Bd. 7-9,

- Neuchâtel 1781): I, 284.
- 17** Buffon, G.L.L. (1753). Le bœuf. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 358-359): 358.
- 18** Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, ed. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 744.
- 19** Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe: 84.
- 20** Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 148.
- 21** Nietzsche, F. (1885-87). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 12): 167.
- 22** Nietzsche, F. (1887). Zur Genealogie der Moral. Eine Streitschrift (KSA, Bd. 5, 245-412): 312; vgl. ders. (1886). Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft (KSA, Bd. 5, 9-243): 207.
- 23** Descartes, R. (1649). Les passions de l'âme (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 330f.
- 24** Leibniz, G.W. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340; vgl. ders. (1704). [Brief an Lady Masham von Anfang Mai 1704]. (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887: 340) und [Brief an Lady Masham vom 30. Juni 1704] (a.a.O.: 356); Duchesneau, F. (1998). Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz: 340.
- 25** Leibniz, G.W. (1711). [Brief an Des Maizeaux vom 8. Juli 1711]. (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 534-536): 535.
- 26** Buffon (1753).
- 27** [Chambers, R.] (1844/47). Vestiges of the Natural History of Creation: 265f.
- 28** Tobler, G.C.(ca. 1782). Die Natur [Fragment] (In: Goethe, Sophienausgabe, Bd. II, 11, 5-9): 7.
- 29** Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (Nr. 73).
- 30** Herder, J.G. (1787/1800). Gott (Sämtliche Werke, Bd. 16, 401-580): 566.
- 31** Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 132; vgl. Rang, B. (1988). Schellings Theorie des Lebens. Z. philos. Forsch. 42, 169-197: 179f.
- 32** Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: II, 125.
- 33** Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 535 (§374).
- 34** a.a.O.: 535 (§375).
- 35** a.a.O.: 536 (§375).
- 36** Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, Stuttgart 1960): II, 653 (Erg. 4. Buch, Kap. 42).
- 37** a.a.O.: 628 (Erg. 4. Buch, Kap. 41).
- 38** a.a.O.: 649f. (Erg. 4. Buch, Kap. 41).
- 39** Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 295.
- 40** Heidegger, M. (1927). Sein und Zeit (Tübingen 1979): 240.
- 41** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 490; vgl. Cornell, J.F. (1986). Newton of the grassblade? Darwin and the problem of organic teleology. Isis 77, 405-421: 414.
- 42** Vgl. Kohn, D. (1980). Theories to work by: rejected theories, reproduction, and Darwin's path to natural selection. Stud. Hist. Biol. 4, 67-170.
- 43** Scheler, M. (1923-24). Das Wesen des Todes (Schriften aus dem Nachlass, Bd. 3. Philosophische Anthropologie, hg. v. M.S. Frings, Bonn 1987, 253-337): 291; vgl. Hösle, V. (1987). Pflanze und Tier. In: Petry, M.J. (Hg.). Hegel und die Naturwissenschaft, 377-416: 414.
- 44** Müller, W.A. (1995). Entwicklungsbiologie: 251; vgl. ders. & Hassel, M. (2006). Entwicklungsbiologie und Reproduktionsbiologie von Mensch und Tier: 655.
- 45** Weismann, A. (1885). Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. 4, 650-691: 690.
- 46** Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 214.
- 47** Stearns, S.C. (1992). The Evolution of Life Histories: 183; vgl. auch Sousa, R. de (2000). What Aristotle didn't know about sex and death. In: Sfendoni-Mentzou, D. (ed.). Aristotle and Contemporary Science, vol. 1, 267-276.
- 48** Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 10.
- 49** Weismann (1885): 690.
- 50** a.a.O.: 688.
- 51** a.a.O.: 689.
- 52** ebd.
- 53** Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
- 54** Wallace, A.R. (1865-70). The action of natural selection in producing old age, decay, and death. In: Finch, C.E. (1990). Longevity, Senescence, and the Genome: 669f.; Weismann, A. (1882). Über die Dauer des Lebens.
- 55** Weismann (1882): 31.
- 56** Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 214-216.
- 57** a.a.O.: I, 216.
- 58** Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137.
- 59** Vgl. Haldane, J.B. (1941). New Paths in Genetics; Medawar, P.B. (1952). An unsolved problem of biology (in: The Uniqueness of the Individual, London 1957, dt. Die Einmaligkeit des Individuums, Frankfurt/M. 1969, 43-71).
- 60** Williams, G.C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. Evolution 11, 398-411; Hamilton, W.D. (1966). The moulding of senescence by natural selection. J. theor. Biol. 12, 12-45.
- 61** Charlesworth, B. (1980). Evolution in Age-Structured Populations.
- 62** Kirkwood, T.B.L. & Holliday, R. (1979). The evolution of ageing and longevity. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B 205, 531-546: 540; vgl. Kirkwood, T.B.L. (1979). Senescence and the selfish gene. New Scientist 81, 1040-1042: 1042; ders. (1977). Evolution of ageing. Nature 270, 301-304; ders. (1981). Repair and its evolution: survival versus res-

production. In: Townsend, C.R. & Calow, E. (eds.). *Physiological Ecology*, 165-189.

63 Whytt, J. (1751). *An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals*: 377.

64 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): 312.

65 Gale, T. (1677). *The Court of the Gentiles*, part IV. *Of Reformed Philosophie*: 447.

66 Thomson, J. [1731]. *Verses occasioned by the death of Mr Aikman*. In: *The Works of James Thomson* (London 1750), vol. 2: 219.

67 Bolton, R. (1751). *On the Employment of Time*: 8.

68 Hebenstreit, E.B.G. (1790). *Handbuch der militairischen Arzneikunde für Feldärzte und Wundärzte*. Nach dem Plane eines englischen Werks von Hamilton, Bd. 3: 6.

69 Wehrs, G.F. (1790). *Doctor Franklin*. *Hannoversches Magazin* 28, 1035-1040: 1038 (Übersetzung eines Briefs B. Franklins an E. Hubbard vom 23. Feb. 1756; vgl. Benjamin Franklin, *Complete Works*, vol. 2, New York 1887, 455f.).

70 Weigert (1886). *Entzündung*. *Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde*, Bd. 6 (2. Aufl.), 325-358: 342.

71 Hertwig, R. (1906). *Über die Ursache des Todes*. *Allgem. Zeitung, Beilage H. 50*, Nr. 288, 489-492; Nr. 289, 497-501: 491; vgl. Harms, J.W. (1944). *Altern und Somatod der Zellverbandstiere*. *Z. Altersforsch.* 5, 73-126: 74.

72 Whytt (1751): 377.

73 Smee, A. (1846). *Lecture upon the plague of aphids*. *The Agricultural Magazine and Journal of Scientific Farming* 1, 165.

74 Watson, T. (1850). *Lectures on the Principles and Practice of Physic*: 66.

75 Langendorff (1887). [Über physiologische Untersuchungen an überlebenden Organen]. *Schriften der Königlichen Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg* i. Pr. (Bericht über die in den Sitzungen der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg in Pr. gehaltenen Vorträge im Jahre 1887) 28, 3-5: 4; vorher im philosophischen Kontext: Jacobi, F.H. (1802). [Brief an Friedrich Köppen, 10. Aug. 1802]. In: Köppen, F. (1803). *Schellings Lehre oder das Ganze der Philosophie des absoluten Nichts*, 209-241: 225.

76 Schweizer, K. (1896). *Brown, Virchow, Helmholtz-Hertz*. *Ueber die Beziehungen der Form und Funktion des Körperbetriebes und die neuesten Anschauungen über Blut und Blutbewegung*. Eine initial-propaedeutische Skizze: 40; vgl. Kramář, S. (1898). *Die Hypothese der Seele, ihre Begründung und metaphysische Bedeutung*, Bd. 2: 31; 37.

77 Hertwig (1906): 491.

78 a.a.O.: 501.

79 Verworm, M. (1895). *Allgemeine Physiologie*: 320.

80 Harms, W. (1912). *Beobachtungen über den natürlichen Tod der Tiere*. *Zool. Anz.* 40, 117-145: 145.

81 Jores, L. (1910). *Wann ist ein Lebewesen tot? Umschau* 14, 113-114: 114.

82 Feucht, J. (1577). *Zwo catholische und diser zeit sehr nutzliche Predigen Deren die erste von Anbetung Christi handelt; Die ander handelt von unserm natürlichen Tod*;

Heuermann, G. (1755). *Georg Heuermanns Physiologie Theil 4, Worinn die Lehre von der Ernährung, Absonderung des Urins, Erzeugung, Empfängniß, Tragung und Geburt eines Menschen, wie auch die Verschiedenheit eines gebornen Kindes mit einem ungebornen, und die Veränderungen desselben, bei seinem Anwachs, und der natürliche Tod deutlich abgehandelt werden*; Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte*, Bd. 1: 72; Weismann, A. (1884). *Ueber Leben und Tod*: 83; vgl. Ribbert, H. (1908). *Der Tod aus Altersschwäche*.

83 Vgl. Hertwig (1906): 489; Korschelt, E. (1917/22). *Lebensdauer, Altern und Tod*: 268.

84 Lukian (ca. 165). *Der Lügenfreund oder der Ungläubige* (hg. v. M. Ebner, Darmstadt 2001): 97 (Nr. 29).

85 Valerius Maximus (1. Jh.). *Factorum et dictorum memorabilium libri IX* (dt. Sammlung merkwürdiger Reden und Thaten, 5 Bde., übers. F. Hoffmann, Stuttgart 1828-29): 603 (IX, xiii).

86 Le Blond, J. [1544]. *Les dix livres de Valere le Grand* (Paris 1579): 437 (IX, xiii: *De convitiose de vivre*).

87 Anonymus (1674). [Verlagsankündigung W. Crook: *A Sermon at the Funeral of a man drowned in a Pit: wherein accidental death is handled* (1670)]. In: *Bulteel, J. (1674). A New Collection of Poems and Songs*: [157]; Boyer, A. (1711). *The Royal Dictionary, French and English, and English and French*: [casualty]; Anonymus (1726). *The British Apollo*, vol. 1: 268; Medawar, P.B. (1946). *Old age and natural death* (in: ders. (1957). *The Uniqueness of the Individual* (dt. 1969), 14-42): 15; Kirkwood, T.B.L. & Cremer, T. (1982). *Cytogerontology since 1881: a reappraisal of August Weismann and a review of modern progress*. *Hum. Genet.* 60, 101-121: 107.

88 *The Council of Buda in the Year 1279*. In: Dupin, L.E. (1691). *Nouvelle bibliothèque des auteurs ecclesiastiques, contenant l'histoire de leur vie, le catalogue, la critique, et la chronologie de leurs ouvrages* (engl. *A New History of Ecclesiastical Writers*, vol. 11, London 1699, 129-130): 130 (46. Kanon); nicht in: *Synodus Budensis anni 1279*, in: Hube, R. (Hg.) (1856). *Antiquissimae constitutiones synodales provinciae Gneznensis*, 72-164: 104f. (Caput 50).

89 Anonymus (1872). *Berichte des Sanitäts-Collegiums von Basel-Stadt vom Jahr 1870*: 35.

90 Weismann, A. (1884). *Ueber Leben und Tod*: 75.

91 Weismann, A. (1885). *Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen*. *Biol. Centralbl.* 4, 650-691: 661.

92 Anonymus (1670). *A Sermon Preached at the Funeral of a Sober Religious Man, Found Drown'd in a Pit, Not Long Ago*: 2.

93 Treviranus (1802): 72.

94 Ambrosius Theodosius Macrobius, *Commentarii in Somnium Scipionis*: lib. 1, cap. 13, par. 18.

95 Orosius, *Historiarum aduersum paganos libri vii*: Cl. 0571, vol. I, lib. 3, cap. 23, par. 63.

96 Campe, J.H. (1807). *Wörterbuch der deutschen Sprache*, Bd. 1: 113 (Zitat von [J.H.] Abicht); ebenso *DWB* 1 (1854): 270.

97 Anonymus (1811). *Bevölkerungszustand des Churmärkschen Regierungs-Departements im Jahre 1810 nach*

- den Resultaten der neuesten Populationslisten. Viertes Ergänzungsbild zum Amtsblatt der Königlichen churmärkischen Regierung 25-35: 33.
- 98** Röding, C.N. (1826). Columbus. Amerikanische Miscellen, Bd. 1. Amerika im Jahre 1826: 480; Anonymus (1826). Allgemeines deutsches Reimlexikon, Bd. 2: 290; Treviranus, L.C. (1838). Physiologie der Gewächse, Bd. 2/2: 666 (§653); Herrich, K. & Popp, K. (1848). Der plötzliche Tod aus inneren Ursachen: 254.
- 99** Röschlaub, A. (1798/1800). Untersuchungen über Pathogenie, oder Einleitung in die medizinische Theorie, Theil 1: 19 (§24).
- 100** Doflein, F. (1919). Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren: 110.
- 101** Wodinsky, J. (1977). Hormonal inhibition of feeding and death in *Ocypus*: control by optic gland secretion. Science 198, 948-951: 951.
- 102** Engelmann, T.W. (1875). Über Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morph. Jahrb. 1, 573-635; Bütschli, O. (1876). Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 10, 213-464.
- 103** Goette, A.W. (1883). Über den Ursprung des Todes.
- 104** Maupas, E. (1889). La rejeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. Expér. 7, 149-517; 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.
- 105** Calkins, G.N. (1904). Studies on the life history of protozoa, IV. Death of the A series. Conclusions. J. exper. Zool. 1, 423-461.
- 106** Woodruff, L.L. (1912). Immortality of Protozoa. Biochem. Bull. 1; vgl. Cole, F.J. (1926). History of Protozoology: 50.
- 107** Hartmann, M. (1906). Tod und Fortpflanzung. Eine biologische Betrachtung (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. 1, Stuttgart 1956, 17-31): 27.
- 108** Simmel, G. (1918). Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 298.
- 109** a.a.O.: 305.
- 110** a.a.O.: 299.
- 111** a.a.O.: 301.
- 112** a.a.O.: 306.
- 113** a.a.O.: 299.
- 114** a.a.O.: 308.
- 115** a.a.O.: 222.
- 116** a.a.O.: 225.
- 117** a.a.O.: 309.
- 118** Ehrenberg, R. (1923). Theoretische Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges: 5.
- 119** a.a.O.: 6.
- 120** Haldane, J.S. (1935). The Philosophy of a Biologist (dt. Die Philosophie eines Biologen, Jena 1936): 65.
- 121** Singer, E.A. (1914). The pulse of life. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 645-655: 655.
- 122** Coleridge, S.T. (1817). Biographia literaria: 87 (Kap. IV).
- 123** Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen – ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur; Weismann, A. (1882). Über die Dauer des Lebens; vgl. Cole, F.J. (1926). History of Protozoology: 48f.
- 124** Korschelt, E. (1917). Lebensdauer, Altern und Tod: 154; vgl. 2. Aufl. 1922: 282; 3. Aufl. 1924: 412.
- 125** Candolle, A.P. de (1805). Flore française, Bd. 1: 223.
- 126** ebd.
- 127** Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art (2. Aufl.): 37.
- 128** Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 109.
- 129** Preyer, W. (1869). Der Kampf um das Dasein: 39.
- 130** Doflein, F. (1919). Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren: 112; 114.
- 131** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 148.
- 132** Weismann, A. (1884). Ueber Leben und Tod: 84.
- 133** Hirschmann, D. (1973). Function and explanation. Aristotelian Society Suppl. 47, 19-38: 32.
- 134** Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 43.
- 135** Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 172.
- 136** Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 281.
- 137** Baer, K.E. von (1834). Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwicklung (in: Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, 1. Theil, St. Petersburg 1864, 35-74): 39.
- 138** Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, ed. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 628; vgl. 817.
- 139** Schopenhauer, A. (1851). Parerga und Paralipomena (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, ed. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): I, 592.
- 140** Baudelaire, C. de (1857). Les fleurs du mal (Oeuvres complètes, Paris 1869): 340 (La mort des pauvres).
- 141** Aristoteles, Physica 194a (Übers. H. Wagner, Berlin 1967).
- 142** Candolle, A.P. de (1805). Flore française, Bd. 1: 223.
- 143** Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 519f.
- 144** Jünger, E. (1962). Das spanische Mondhorn (Sämtliche Werke, Bd. 13. Essays VII. Fassungen II, Stuttgart 1981, 49-82): 58.
- 145** Jastrow, R. (1981). The Enchanted Loom; vgl. Örstan, A. (1990). How to define life: a hierarchical approach. Persp. Biol. Med. 33, 391-401: 400.
- 146** Kurzweil, R. (1999). The Age of Spiritual Machines. (dt. Homo s@piens, Köln 1999): 452f.
- 147** Assheuer, T. (2003). Wenn Sokrates nicht helfen kann. Die Zeit 3/2003, 40.

- 148** Höffe, O. (2002). Medizin ohne Ethik?
- 149** Vgl. auch Gert, B., Culver, C.M. & Clouser, K.D. (1997/2006). *Bioethics*: 293.
- 150** Rosenberg, J.F. (1983). *Thinking Clearly About Death*: 27f.; Hennig, B. (2006). *Naturteleologie, reduktiv. Philos. Jahrb.* 113, 296-315: 302.
- 151** Horneck, A. (1686/95). *The Crucified Jesus*: 6; vgl. auch Jortin, J. (1790). *Tracts, Philological, Critical, and Miscellaneous*: 427.
- 152** Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*: 692.
- 153** Evans, T.A., Wallis, E.J. & Elgar, M.A. (1995). Making a meal of mother. *Nature* 376, 299.
- 154** Herodot, *Historiae* III, 109.
- 155** Allee et al. (1949): 692.
- 156** Oesterreicher, H. (Übers.) (1491). *Columella, De re rustica*: 1, 5 (LV) (nach DWB, 2. Aufl. Bd. 2, Stuttgart 1998).
- 157** Meier, G.F. (1755). *Metaphysik*, Bd. 1: 362; vgl. auch Michaelis, J.D. (1776). *Mosaisches Recht*, Bd. 3: 5.
- 158** Vgl. Lorand, A. (1909). *Das Altern. Seine Ursachen und seine Behandlung durch hygienische und therapeutische Maßnahmen*; Mühlmann, M. (1910). *Das Altern und der physiologische Tod. Ergänzungen zur physikalischen Wachstumslehre*; Martius, F. (1911). *Altern und Altwerden*.
- 159** Metchnikoff, É. (1903). *Études sur la nature humaine*: 386.
- 160** Rössle, R. (1917). *Wachstum und Altern*. In: *Ergebnisse der allgemeinen Pathologie und pathologischen Anatomie*, Bd. 18, II, 677-817: 696; vgl. *Monatsberichte. Organ für internationale Altersforschung und Altersbekämpfung (Chi sinau, Rumänien) 1935-36; Alters-Forschung. Untersuchungen und Berichte über Lebensdauer, Altern und Tod (Bad Reinerz) 1935-37; Zeitschrift für Altersforschung (Berlin) 1939-1991*.
- 161** Vgl. Strohmeier, C.E. (1907). *Das Altern von weichem Stahl. Metallurgie. Zeitschrift für die gesamte metallurgische Technik* 4, 385-414; Dreyer, A. (1921). *Über Blaubrüchigkeit und Altern des Eisens*.
- 162** Seneca, *Consolatio ad Polybium* (in: *Schriften zur Ethik: die kleinen Dialoge*, hg. v. G. Fink, Düsseldorf 2008, 612-661): 648 (Nr. 15); vgl. auch Tertullian, *De pallio*: cap. 4.
- 163** Woodward, J. (1695). *An Essay Toward a Natural History of the Earth and Terrestrial Bodies*: 61.
- 164** Johnson, S. (1756). *A Dictionary of the English Language*, vol. 2.
- 165** Minot, C.S. (1880). On the conditions to be filled by a theory of life. *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.* 28, 411-415: 413; vgl. ders. (1908). *The Problem of Age, Growth, and Death. A Study of Cytomorphosis*: 270.
- 166** Medawar (1952): 45f.
- 167** Bürger, M. (1956). *Biomorphose – die Lebenswandlungskunde des menschlichen Organismus und seiner Funktionen*. *Ärztl. Fortbildung* 5, 409-423.
- 168** *Bio-Morphosis. Internationale Zeitschrift für Morphologie und Biologie des Menschen und der höheren Wirbeltiere* 1.1938/39.
- 169** Aristoteles, *Physica* 230a28.
- 170** Minot (1908).
- 171** Metchnikoff, E. (1907). *The Prolongation of Life. Optimistic Studies*.
- 172** Child, C.M. (1915). *Senescence and Rejuvenescence*.
- 173** Pearl, R. (1928). *The Rate of Living*.
- 174** Vgl. Arking, R. (1991). *Biology of Aging*: 283ff.
- 175** Harrison, R.G. (1910). The outgrowth of the nerve fiber as a mode of protoplasmic movement. *J. exper. Zool.* 9, 787-848.
- 176** Carrel, A. (1912). On the permanent life of tissues outside the organism. *J. exper. Med.* 15, 516-527; Ebeling, A.H. (1913). The permanent life of connective tissue outside of the organism. *J. exper. Med.* 17, 273-285.
- 177** Hayflick, L. & Moorhead, P.S. (1961). The limited in vitro lifetime of human diploid cell strains. *Exper. Cell Res.* 25, 585-621.
- 178** Lockshin, R.A. & Williams, C.M. (1964). Programmed cell death, II. Endocrine potentiation of the breakdown of the intersegmental muscles of silkworms. *J. Insect Physiol.* 10, 643-649; vgl. Lockshin, R.A. & Zakeri, Z. (2001). Programmed cell death and apoptosis: origins of the theory. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2(7), 545-50.
- 179** Kerr, J.F.R., Wyllie, A.H. & Currie, A.R. (1972). Apoptosis: a basic biological phenomenon with wider ranging implications in tissue kinetics. *Brit. J. Cancer* 26, 239-257; vgl. Sen, S. (1992). Programmed cell death: concept, mechanism and control. *Biol. Rev.* 67, 287-319.
- 180** Hippokrates, *Mochlicon*: 35, 376; vgl. Degli Espositi, M. (1998). Apoptosis: who was first. *Cell Death Diff.* 5, 719.
- 181** Troen, B.R. (2003). *The biology of aging*. *Mount Sinai J. Med.* 70, 3-22.
- 182** Aretaios, *De causis et signis acutorum morborum (The Extant Works of Aretaeus, the Cappadocian, ed. F. Adams, London 1856)*: 44 (Buch II, Kap. 10); vgl. *Digital Hippocrates (www.chlt.org/hippocrates)*.
- 183** Aretaios (1554). *Medici lib. VIII*: 65.
- 184** Roch Le Baillif (1578). *Le Demosterion*: 126.
- 185** Barrough, P. (1583). *Methode of Phisicke*: 231 (nach OED).
- 186** Nedham, M. (1665). *Medela Medicinæ*: 410 (nach OED).
- 187** Schultz, C.H. (1844). *Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre*, Bd. 1: 5.
- 188** Schultz, C.H. (1845). *Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre*, Bd. 2: xxxiv.
- 189** Virchow, R. (1854). *Allgemeine Störungen der Ernährung*. In: ders. (Hg.). *Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie*, Bd. 1. *Allgemeine Störungen der Ernährung und des Blutes, Krankheiten des Bewegungsapparates*, 271-371: 273.
- 190** Virchow, R. (1859). *Die Cellularpathologie*: 290.
- 191** Comfort, A. (1960). In: Discussion session: Definition and universality of aging. In: Strehler, B.L. (ed.). *The Biology of Aging*, 3-13: 8.
- 192** Maynard Smith, J. (1962). Review lectures on senescence, I. The causes of aging. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 157, 115-127: 115.
- 193** Strehler, B. (1982). *Time, Cells and Aging*.

- 194** Arking, R. (1991). *Biology of Aging*: 9.
- 195** Vgl. Finch, C.E. (1990). Longevity, Senescence, and the Genome: 9.
- 196** Troen, B.R. (2003). The biology of aging. *Mount Sinai J. Med.* 70, 3-22: 5f.
- 197** Carey, J.R., Liedo, P., Orozco, D. & Vaupel, (1992). Slowing of mortality rates at older ages in large medfly cohorts. *Science* 258, 457-461: 460; Vaupel, J.W. (2004). The biodemography of aging. *Popul. Developm. Rev.* 30, Suppl.: Aging, Health, and Public Policy, 48-62: 60.
- 198** Vaillancourt, R.E., Jordan, G., Cambaceses, J. & Lynch, A.J.J. (1996). Is *Lomatia tasmanica* a 43,000 year old clone? Presented at the Royal Botanical Gardens Commemorative Conference, Proteaceae Symposium, Sept. 29-Oct. 5. Melbourne, Vic.
- 199** Lipman, C.B. (1928). The discovery of living microorganisms in ancient rocks. *Science* 68, 272-273; vgl. Kennedy, M.J., Reader, S.L. & Swierczynski, L.M. (1994). Preservation records of micro-organisms: evidence of the tenacity of life. *Microbiol.* 140, 2513-2529; Binder, H. (2001). Dornröschenschlaf bei Mikroorganismen? *Stud. Integr. J.* 8, 51-55.
- 200** Dombrowski, H.J. (1960). Balneologische Untersuchungen der Bad Nauheimer Quellen. *Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene* 178, 83-90; ders. (1961). *Bacillus circulans* aus Zechsteinsalzen. *Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene* 183, 173-179; ders. (1962). Lebende Bakterien – Jahrmillionen alt. *Kosmos* 58, 131-132; ders. (1963). Bacteria from Paleozoic salt deposits. *Ann. NY Acad. Sci.* 108, 453-460; ders. (1965). Das Alter des Lebens. *Bild der Wissensch.* 2/1965, 654-663.
- 201** Bibo, F.-J., Söngen, R. & Fresenius, R.E. (1983). Vermehrungsfähige Mikroorganismen in Steinsalz aus primären Lagerstätten. *Kali u. Steinsalz* 1983, 367-373.
- 202** Vreeland, R.H., Rosenzweig, W.D. & Powers, D.W. (2000). Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal. *Nature* 407, 897-900; vgl. Powers, D.W., Vreeland, R.H. & Rosenzweig, W.D. (2001). How old are bacteria from the Permian age? *Nature* 411, 155-156.
- 203** Vgl. Gaur, D. & Pupko, T. (2001). The permian bacterium that isn't. *Molec. Biol. Evol.* 18, 1143-1146; Wilterslev, E. & Hebsgaard, M.B. (2005). New evidence for 250 Ma age of halotolerant bacterium from a Permian salt crystal: Comment and reply. *Geology* 33, e93-e94.
- 204** Vgl. Parkes, R.J. (2000). A case of bacterial immortality? *Nature* 407, 844-845.
- 205** Wicelius, G. (1558). Epitome oder abkürzung aller Sontagischer Predigten: 411.
- 206** Georg Fürst von Anhalt (1555). *Predigen und andere Schriften*: 409.
- 207** Konstantin von Afrika, *Liber de coitu* (ed. E. Montero Cartelle, Santiago de Compostela 1983): 76; vgl. Albertus Magnus, *De animalibus libri XXVI* (ed. H. Stadler, Aschendorff 1920): 1349 (22. Buch).
- 208** Müldener, J.C. (1729). Astronomischer und geographischer Begriff von dem natürlichen Zustand unserer Welt- und Erd-Kugel: 221; Inhaltsverzeichnis (XV, 8).
- 209** Anonymus (1770). [Rez. *Philosophical Transactions* 58 (1769)]. *Physikalisch-ökonomische Bibliothek*, Viertes Stück, 578-585: 579.
- 210** Zimmermann, E.A.W. von (1778). *Geographische Geschichte des Menschen, und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere*: 267 (Das Elenn).
- 211** Spener, P.J. (1667). I. Danck-Predigt wegen der Geburt des Kayserlichen Printzens. *Gehalten Franckfurt 1667*. In: ders. (1710). *Christliche Buß-Predigten*: 3.
- 212** [Besser, J. von] (1711). *Des Herrn von B. Schriften*: 86.
- 213** Wolff, C. (1740). Von dem Vergnügen, welches man der Tugend zu gewarten hat (*Gesammelte kleine philosophische Schriften*, Bd. 5, 395-570): 424.
- 214** Anonymus (1751). *Der Mensch. Eine moralische Wochenschrift*, Theil 2: 365.
- 215** Sander, H. (1780). Von der Güte und Weisheit Gottes in der Natur: 119; vgl. ders. (1780). *Ueber Natur und Religion für die Liebhaber und Anbether Gottes*, Bd. 1: 222.
- 216** [Leysser, F.W. von] (1774). Von den vierfüßigen Thieren in der Gegend um Halle (Forts.). *Beiträge zu Beförderung der Naturkunde*, Bd. 1, 113-128: 126.
- 217** Gleditsch, J.G. (1775). Systematische Einleitung in die neuere aus ihren eigenthümlichen physikalisch-ökonomischen Gründen hergeleitete Forstwissenschaft, Bd. 1: 535.
- 218** Vgl. OED.
- 219** Defoe, D. (1719). *Robinson Crusoe*: 331.
- 220** Bentley, R. (1693). *A Confutation of Atheism*, part 2: 30.
- 221** Worlidge, J. (1716). *A Compleat System of Husbandry and Gardening*: 133.
- 222** Playfair, J. (1802). *Illustrations of the Huttonian Theory of the Earth*: 476.
- 223** Cuvier, G. (1812). *Recherches sur les ossemens fossiles des quadrupèdes*, 4 Bde.
- 224** Treviranus, G.R. (1805). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte*, Bd. 3: 225.
- 225** Brocchi, G. (1814). *Conchiologia fossile subappennina con osservazioni geologiche*; vgl. Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. *Actes XII^e Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968*, Bd. VII, 41-46: 45.
- 226** Lyell, C. (1833). *Principles of Geology*, vol. 3: 33; vgl. vol. 2 (1832): 151.
- 227** Darwin, C. (1837-38). *Notebook B*. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*, 167-236: 176 (B 22).
- 228** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 80; vgl. 6. Aufl. 1872: 85f.
- 229** Wallace, A.R. (1880). *Island Life*: 61.
- 230** Nägeli, C. (1865). *Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art*: 37.
- 231** ebd.
- 232** a.a.O.: 38.
- 233** a.a.O.: 39.
- 234** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 321f.
- 235** Hyatt, A. (1894). *Phylogeny of an acquired character*

- ristic. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 32, 349-640.
- 236** Beecher, C.E. (1898). The origin and significance of spines. A study in evolution. *Amer. J. Sci. ser. 4*, vol. 6, 1-20; 125-136; 249-268; 329-359.
- 237** Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 235.
- 238** Rensch, B. (1947/54). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 246; vgl. ders. (1947): 232.
- 239** Jäger, G. (1869). Die Darwin'sche Theorie und ihre Stellung zu Moral und Religion: 76; ders. (1874). In *Sachen Darwin's*, insbesondere contra Wigand: 11; ders. (1880). *Artentod*. In: *Handwörterbuch der Zoologie, Anthropologie und Ethnologie*, Bd. 1, 243-244; Peschel, O. (1870). Neue Probleme der vergleichenden Erdkunde als Versuch einer Morphologie der Erdoberfläche: 57.
- 240** Weismann, A. (1902). *Vorträge über Descendenztheorie*, 2 Bde.: II, 390; Conrad-Martius, H. (1938). *Ursprung und Aufbau des lebendigen Kosmos*: 129; Francé, R.H. (1940). *Lebenswunder der Tierwelt*: 91 (nach DWB Arch.); Ziswiler, V. (1965). *Bedrohte und ausgerottete Tiere*: 57.
- 241** Schaaffhausen, H. (1853). Ueber Beständigkeit und Umwandlung der Arten. *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westphal.* 10, 420-451: 442.
- 242** Bronn, H.G. (1858). *Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt*: 140; 310.
- 243** Maupertuis, P.L.M. de (1745). *Vénus physique*: 153f. (II, 5).
- 244** Saint-Pierre, J.H.B. de (1784-87). *Études de la nature* (5 Bde., Paris 1804): I, 385; vgl. die Ausgabe hg. v. C. Duflo, Saint-Étienne 2007: 168.
- 245** St. Pierre, J.H.B. (1803). *Studies of Nature* (Übers. L.T. Rede, London): 90.
- 246** Anonymus (1804). On propagation of life among animals and vegetables. *The Universal Magazine* 2 (Jul.-Dec.), 14-17: 14.
- 247** Damuth, J. (1992). Extinction. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 106-111: 108.
- 248** Raup, D.M. & Stanley, S.M. (1971). *Principles of Paleontology*: 330.
- 249** ebd.
- 250** Webb, S.D. (1969). Extinction-origination equilibria in late Cenozoic land mammals of North America. *Evolution* 23, 688-702: 692.
- 251** Raup, D.M. (1984). Death of species. In: Nitecki, M.H. (ed.). *Extinction*, 1-19; ders. (1986). *Biological extinction in earth history*. *Science* 231, 1528-1533.
- 252** Bubnoff, S. von (1914). [Rez. Arkhangelsky, A. (1912). *Die oberen Kreideablagerungen im Osten des europäischen Rußlands*; russ.]. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1, 456-471: 470.
- 253** Sewertzoff, A.N. (1934). Vom Massenwechsel bei den Wildtieren. *Biol. Zentralbl.* 54, 337-364: 347.
- 254** a.a.O.: 362.
- 255** Camp, C.L., Taylor, D.N. & Welles, S.P. (1942). *Bibliography of Fossil Vertebrates, 1934-1938*: 402.
- 256** Eiseley, L.C. (1943). Archaeological observations on the problem of post-glacial extinction. *Amer. Antiqu.* 8, 209-217: 214.
- 257** Udvardy, M.D.F. (1958). Ecological and distributional analysis of North American Birds. *Condor* 60, 50-66: 59; Cloud, P.E. Jr. (1959). Paleocology: retrospect and prospect. *J. Paleontol.* 33, 926-962: 954.
- 258** Raup, D.M. (1978). Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiol.* 4, 1-15: 8.
- 259** Raup (1986): 1529.
- 260** Alvarez, L.W. et al. (1980). Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208, 1095-1108; Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. Jr. (1984). Periodicity and extinctions in the geologic past. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 81, 801-805.
- 261** Raup, D.M. (1988). Diversity crises in the geological past. In: Wilson, E.O. (ed.) *Biodiversity*, 51-57: 52.
- 262** a.a.O.: 54.
- 263** Myers, N. (1988). Tropical forests and their species: going, going...? In: Wilson, E.O. (ed.). *Biodiversity*, 28-35.
- 264** Duve, F. (1981). It never rains in southern California. *Forum Sept./Okt.* 1981: 8; Schmitz, H.-G. (1984). Die Henning-Kaufmann-Stiftung zur Pflege der Reinheit der Deutschen Sprache: Ein Neuanfang deutscher Sprachpflege. In: Henning-Kaufmann-Stiftung (Hg.). *Jahrbuch* 1984, 9-21: 10; Stanley, S.M. (1988). Krisen der Evolution. *Artensterben in der Erdgeschichte*; Wehnert, D. (1988). Noahs letzte Warnung. *Artensterben und menschliche Zivilisation*; Gorke, M. (1999). *Artensterben. Von der ökologischen Theorie zum Eigenwert der Natur*.
- 265** Kuehn, O. (1933). Das Becken von Isfahan-Saidabad und seine altmiocäne Korallenfauna. *Palaeontogr.* 79A, 143-218: 165.
- 266** Neumayr, M. (1886). *Erdgeschichte*, Bd. 1. *Allgemeine Geologie*: 638 (Register); vgl. 96f.
- 267** Dean, J.C. (1911). The universe a mechanism. *Popular Astronomy* 19, 19-30: 29.
- 268** Anonymus (1912). [Rez. Dean, J.C. (1911). *The universe a mechanism*. *Popular Astronomy* 19, 19-30]. *Astronomischer Jahresbericht* 13: 415.
- 269** Mehnert, K. (1967). *Der deutsche Standort*: 20.
- 270** Marx, L. (1970). American institutions and ecological ideals. *Science* 170, 945-952: 946.
- 271** Häslar, A.A. (1976). Interview über Freiheit für den Widerspruch. In: Goldschmidt, H.L., *Freiheit für den Widerspruch*, 9-19: 12.
- 272** Garde, B. (1988). „Selbst wenn die Welt unterginge, würden deine Weibergeschichten nicht aufhören“. Zwischen „Butt“ und „Rätin“, Frauen und Frauenbewegung bei Günter Grass: 255.
- 273** Müller, H.-P. & Wegener, B. (1995). Die Soziologie vor der Gerechtigkeit. Konturen einer soziologischen Gerechtigkeitsforschung. In: dies. (Hg.). *Soziale Ungleichheit und soziale Gerechtigkeit*, 7-52: 7.
- 274** Jünger, F.G. (1946/53). *Die Perfektion der Technik*: 157.
- 275** Vgl. Haber, H. (1965). *Unser blauer Planet. Die Entwicklungsgeschichte der Erde* (Reinbek 1979): 126-128.
- 276** Vgl. Koehler, O. (1960). Darwin und wir. In: Heberer, G. (Hg.). *Hundert Jahre Evolutionsforschung*, 11-31: 28.
- 277** Vgl. Krauss, L.M. & Starkman, G.D. (2000). *Life, the*

universe and nothing: life and death in an ever-expanding universe. *Astrophysical J.* 531, 22-30.

Literatur

- Kirkwood, T.B.L. & Cremer, T. (1982). Cytogerontology since 1881: a reappraisal of August Weismann and a review of modern progress. *Hum. Genet.* 60, 101-121: 107.
- Schlich, T. & Wiesemann, C. (Hg.) (2001). *Hirntod. Zur Kulturgeschichte der Todesfeststellung.*

Typus

Das griechische Wort $\tau\acute{\upsilon}\pi\omicron\varsigma$ mit der Bedeutung »Schlag; das auf einen Schlag Hervorgebrachte; Form, Gestalt, Abbild, Modell« findet sich wieder in dem lateinischen Ausdruck »typus« (»Figur, Bild«). Das Wort entstammt dem handwerklichen Bereich, in dem es um die wiederholte Herstellung einer Figur ausgehend von einem Modell geht. Bereits in der Antike bezeichnet der Typus sowohl eine Einrichtung, die einander ähnliche Gegenstände hervorbringen kann, also z.B. eine prägende Form (Hohlform, Muster, Modell) als auch die Menge der einander ähnlichen Gegenstände, also das Geprägte (z.B. Statuen, Münzen, Buchstaben). Herausgelöst aus dem handwerklichen Kontext bezeichnet der Typus eine verschiedenen Gegenständen gemeinsame Grundform oder Gestalt. Im klassischen Griechisch schwankt die Bedeutung zwischen dem »Unförmig-Groben« und dem »Grundlegenden«.¹ Galen verwendet den Begriff zur Bezeichnung des Typischen von Krankheiten, insbesondere den zeitlichen Verlauf des Fiebers bei einer Erkrankung.² Im Mittelalter erfährt der Begriff eine Einbettung in das allgemeine allegorische Denken. Besonders prominent wird er in der Theologie. Dort bezeichnet er in der biblischen Exegese Personen oder Ereignisse des Alten Testaments, die als Vorausweisungen zum Neuen Testament gedeutet werden. Seit Anfang des 18. Jahrhunderts ist vom Typus im Sinne von »Urbild, Urgestalt, idealisierte Form« in verschiedenen Wissenschaften die Rede. Zu einem Terminus der vergleichenden Anatomie wird er Mitte des 18. Jahrhunderts. Besonders in der biologischen Verwendung hat der Typusbegriff eine Bedeutung, die zwischen dem Individuell-Besonderen und dem Repräsentativ-Allgemeinen changiert: Im Typus zeigt sich das Allgemeine im Einzelnen, oder wie es G. Simmel 1908 in einem Beispiel formuliert: Im »Typus Rose« offenbare sich »im Unterschied gegen die individuelle Wirklichkeit der einzelnen Rose, das Allgemeine aller Rosen«.³

Allgemein dienen Typusbegriffe zur Strukturierung oder Ordnung einer Mannigfaltigkeit von Erscheinungen. Sie erscheinen daher als »Wörter für Ausdrucks-, Verweisungs- und Vermittlungs-

Specimen (Klein 1747) 548
 Grundplan (Brandenburg 1749) 556
 Prototyp (Buffon 1753) 539
 Zentralform (Reynolds 1761) 547
 Typus (Buffon 1765) 537
 Urbild (Martini 1772) 540
 Urpflanze (Herder 1776) 540
 Organisationstyp (Marivetz & Goussier 1783) 557
 Grundform (Grohmann 1793) 551
 einziger Plan (Geoffroy Saint Hilaire 1796) 542
 Entwicklungsstufe (Schelling 1799) 558
 Organisationsstufe (Wagner 1803) 558
 Urtier (Buhle 1804) 540
 Zentraltypus (Cassel 1810) 546
 Grundmuster (von Schrank 1824) 556
 Bauplan (von Ringseis 1841) 551
 Archetypus (Maclise 1846) 543
 Holotyp (Schuchert 1897) 548
 Funktionsplan (von Uexküll 1908) 555
 Allotyp (Muttkowski 1910) 548
 Morphotyp (Brues 1910) 548
 Leistungsplan (von Uexküll 1912) 555
 Körpergrundgestalt (Seidel 1936) 557
 Entwicklungszwang (Rensch 1947) 554
 diagrammatischer Typus (Remane 1948) 546
 generalisierter Typus (Remane 1948) 546
 systematischer Typus (Remane 1948) 546
 dynamischer Typus (Meyer-Abich 1963) 541
 constraints (Weiss 1967) 554
 phylotypisches Stadium (Sander 1983) 557

verhältnisse zwischen einem Einzelnen und einem übergreifenden Zusammenhang, sei der nun als das Allgemeine, das Gruppenhafte, das Gesellschaftliche, das Wesentliche, das Strukturbestimmende, das Gesetzmäßige, das Ganze gedacht«.⁴ Das Allgemeine des Typus wird dabei meist nicht als Summierung oder Durchschnittsbildung verstanden, sondern als Idealisierung. Der Soziologe M. Weber spricht daher zu Beginn 20. Jahrhunderts auch von den *Idealtypen*, weil diese aus einer Mannigfaltigkeit durch Idealisierung gewonnen seien, »durch einseitige Steigerung eines oder einiger Gesichtspunkte und durch Zusammenschluß einer Fülle von diffus und diskret, hier mehr, dort weniger, stellenweise gar nicht vorhandenen Einzelercheinungen«.⁵

»Typus« in der vergleichenden Anatomie

Die empirische Grundlage für die Entwicklung des biologischen Typusbegriffs bilden die Ähnlichkeiten verschiedener Organismen in ihrem inneren und äußeren Bau. Diese Ähnlichkeiten sind seit der Antike bekannt und werden u.a. von Empedokles und Aristoteles beschrieben (↑Analogie; Anatomie). Für die zoologischen Schriften von Aristoteles ist kennzeichnend, dass er das für eine Art Charakteristische und

Ein Typus ist eine Gestalt oder Form, die über ein Merkmal oder Bündel von Eigenschaften charakterisiert ist. Dieses ist einer Menge von Organismen gemeinsam und fasst sie zu einer einheitlichen Gruppe zusammen. Typen können auf unterschiedlichen taxonomischen Hierarchieebenen bestimmt werden: von den »Stämmen«, »Klassen« und Arten bis zu den Phäno- und Genotypen innerhalb einer Art.

Typische hervorhebt und sich damit von der älteren Naturgeschichte, die häufig allein in der Beschreibung der Leistung einzelner Individuen besteht, löst. Diese Fokussierung auf das Allgemeine in der Beschreibung der Tiere folgt aus Aristoteles' Überzeugung, dass nur das Allgemeine, nicht der Einzelfall, möglicher Gegenstand einer wissenschaftlichen Erkenntnis sein kann. Denn das Konkrete, Sinnliche ist nach Aristoteles in beständigem Fluss, so dass es von ihm keine Wissenschaft geben könne.⁶ Das Wissen sei dagegen auf das Allgemeine einer Sache ausgerichtet, denn dieses sei intrinsisch mit ihr verbunden, betreffe ihr Wesen; allein von diesem könne es ein Wissen geben, denn das, wovon es Wissen gibt, kann sich nach Aristoteles nicht anders verhalten.⁷ – Aristoteles' vermeintlich typologisches Denken ist mit einer Veränderlichkeit von Arten durchaus in Einklang zu bringen (Balme 1972: »There is nothing in Aristotle's theory to prevent an ›evolution of species‹, i.e., a continuous modification of the kinds being transmitted. But he had no evidence of evolution«⁸; ↑Phylogenese).

In der Wissenschaft der späten Renaissance sind es u.a. P. Belon⁹ und M.A. Severinus¹⁰, die auf die Analogien im Knochenbau verschiedener Wirbeltiere aufmerksam machen. Severinus spricht auch bereits von einem *Protyp* (»πρωτότυπον«), der »allen erschaffenen Tieren zugrunde« liege.¹¹ Gemeint ist bei ihm damit aber weniger eine strukturelle Ähnlichkeit als das Verhalten gemäß einem Grundmuster. So bilde der Fuchs den Prototyp der Tücke und der Esel den der Dummheit.

Anatomisch ist dagegen der Ansatz J. Swammerdams von 1672, die Wirbeltiere als Variationen einer gemeinsamen basalen Form zu interpretieren.¹² Im Anschluss an Leibniz' Vorstellungen von einer durchgehenden Kontinuität der Formen in der Natur vertritt P.L.M. Maupertuis 1751 die Auffassung, die Ähnlichkeit (»analogie«) unter den Organismen erstreckte sich von den Tieren über die Zoophyten bis zu den Pflanzen, ja selbst bis zu den Mineralien und Metallen.¹³

Die Darstellung des Typischen

Typisierende Darstellungen von Organismen finden sich in den Beschreibungen von Pflanzen- und Tierarten, die in der Renaissance zunächst als bloße Aufzählung in Form von Listen erscheinen, später aber zunehmend in ein hierarchisches System gebracht werden (↑Taxonomie). Die Typisierung erfolgt einerseits in Form bildlicher Darstellungen, bei denen das Charakteristische einer Art hervorgehoben wird, andererseits in Form textlicher Beschreibungen, die das Kennzeichnende und Unterscheidende der Arten mit Worten wiedergeben. Auch wenn die Pflanzen- und

Tierdarstellungen vom 16. bis zum 18. Jahrhundert z.T. zumindest auf den ersten Blick sehr realistisch und naturalistisch anmuten, stellen sie doch Idealisierungen und Typisierungen dar, die eine theoriegeleitete Merkmalsauswahl und Schematisierung ausdrücken.¹⁴

Die Bilder werden aber durchaus nicht immer als Abstraktionen und Typisierungen verstanden. So hat C. von Linné offenbar ein Verständnis von Pflanzenbildern als individuellen und singulären Entitäten, die einem lebendigen Organismus in der Natur oder einem gepressten Exemplar in einem Herbar entsprechen. Alle können sie den Ausgangspunkt einer Klassifikation bilden. Im Gegensatz zur bildlichen Darstellung von Arten lehnt Linné es ab, taxonomische Einheiten oberhalb der Ebene der Art, etwa Gattungen, bildlich zu repräsentieren.¹⁵ Der Grund hierfür kann in der unterschiedlichen Konzipierung von Arten und Gattungen durch Linné gesehen werden: Arten sind Gruppen von Individuen, die miteinander in einem Reproduktionszusammenhang stehen und durch ihre Fortpflanzung immer ähnliche Individuen erzeugen¹⁶; Gattungen dagegen setzen sich nur vermittelt über die Arten aus Individuen zusammen: es gibt also keinen Reproduktionszusammenhang, der die Gattungen unmittelbar erhält. Die Rechtfertigung der bildlichen Repräsentation von Arten durch Linné kann im Anschluss daran durch sein Verständnis von Bildern als Individuen gedeutet werden: Die bildlichen Darstellungen von Arten stehen in einem ähnlichen Reproduktionszusammenhang wie die natürlichen Individuen: Sie sind als Kopien von lebenden, herbarisierten oder zuvor bildlich dargestellten Individuen entstanden.¹⁷ Weil aber die Arten einer Gattung nicht wie die Individuen einer Art in einem Reproduktionszusammenhang stehen – es gibt für Linné keinen Übergang von einer Art zu einer anderen – sollten von ihnen auch keine bildlichen Darstellungen angefertigt werden.

Im Gegensatz zu seinen Vorgängern in der botanischen Klassifikation (etwa Tournefort) gibt Linné also keine Abbildungen von Pflanzengattungen. Eine typisierende Beschreibung der Gattungen nimmt er aber doch vor – und zwar in einer Weise, die sich einer bildlichen Darstellung annähert: Nach einem bestimmten typografischen Muster zählt er die Eigenschaften auf, die die sechs von ihm unterschiedenen Teile der Blüte und der Frucht von Pflanzen einer Gattung charakterisieren (vgl. Abb. 529). Er beschreibt diese Teile nach den von ihm so genannten *vier Verschiedenheiten* (»quatuor diversitates«): Anzahl, Gestalt, relative Größe und Lage (↑Systematik).¹⁸ Eine Kombination dieser Verschiedenhei-

ten für jedes der sechs Merkmale definiert für Linné einen Pflanzentypus. Er bezeichnet einen solchen Typus als *Charakter* (»character«) oder *Definition* (»definitio«) – zwei Begriffe, die für ihn weitgehend synonym sind.¹⁹

Buffon: Typus als Grundgestalt

Es ist G.L.L. Buffon, der im Kontext der vergleichenden Anatomie den Terminus »Typus« einführt. Bei Buffon bildet ein Typus die gemeinsame Grundgestalt von verschiedenen Gegenständen der Natur. Zur Beschreibung der Bildung dieser Gestalten verwendet Buffon vielfach Begriffe aus der Präge- und Gusstechnik. So spricht Buffon auch als erster von der »Reproduktion« der Lebewesen (↑Fortpflanzung) und führt die Ähnlichkeit von Eltern und Nachfahren auf den Einfluss einer *inneren Gussform* (»moule intérieure«) zurück.²⁰ Den Typusbegriff gebraucht Buffon anfangs v.a., um die verschiedenen biologischen Arten gegeneinander abzugrenzen. 1753 bezeichnet Buffon die Grundform, die allen Individuen einer Art gemeinsam ist, als *Prototyp*: »Il y a dans la Nature un prototype général dans chaque espèce sur lequel chaque individu est modelé.«²¹ 1765 verwendet er in diesem Zusammenhang auch einfach den Ausdruck »Typus« einer Art: »L’empreinte de chaque espèce est un type dont les principaux traits sont gravés en caractères ineffaçables & permanens à jamais.«²² Aufgrund seines genealogischen Verständnisses von biologischen ↑Arten (die Art als Kette von Organismen, die über ihre Fortpflanzung miteinander verbunden sind) neigt Buffon auch zu einer genealogischen Interpretation des Proto- oder Archetyps: Dieser stellt dann den ersten Vertreter innerhalb einer Fortpflanzungskette dar. Der Prototyp wird von Buffon aber nicht immer als ein konkretes Lebewesen vorgestellt, sondern auch als ein organisierendes Prinzip, ein inneres Muster, nach dem sich die Strukturbildung vollzieht.²³ Neben den nach Arten differenzierten Typen nimmt Buffon auch noch einen artübergreifenden Typus an, der z.B. allen Vierfüßern gemeinsam ist (»l’idée d’un premier dessein, sur lequel tout semble avoir été conçu«).²⁴

Diderot, Robinet, Vicq d’Azyr und Herder

D. Diderot weitet diesen Typusbegriff 1754 auf alle Tiere aus und spricht – die spätere Position des »unité de plan« von É. Geoffroy Saint-Hilaire vorwegnehmend – von einem allen Tieren gemeinsamen Grundbauplan: »un premier animal, prototype de tous les animaux.«²⁵

Eine ähnliche Auffassung findet sich 1768 bei J.B.R. Robinet, der die verschiedenen Formen der

556. ROSA. * *Tournef.* 408.

CAL. *Perianthium* monophyllum, quinquefidum, basi campanulato-globosum; *laciniis* longis, lanceolato-angustis, quarum *duæ alterne* utrinque appendiculatæ; *duæ aliæ alterne* utrinque nudæ; quinta hinc tantum appendiculatæ.

COR. *Petala* quinque, obcordata, longitudine calycis, calyci inferta.

STAM. *Filamenta* plurima, capillaria, brevissima, calycis collo inferta. *Antherae* trigonæ.

PST. *Germina* numerosa, in fundo calycis. *Styli* totidem, villosi, brevissimi, collo calycis arcte compressi, lateri germinis inferti. *Stigmata* obtusa.

PER. Calycis basis carnosâ, turbinata, colorata, mollis, unilocularis, laciniis rudibus coronata, collo coerctata.

SEM. numerosâ, oblonga, hirta, undique calyci adnata.

OBS. Pericarpium calycem *baccam mentitur*. *Appendices calycine in spontaneis, quam in cultis, constantiores observantur.*

Abb. 529. Typisierende Beschreibung der Pflanzengattung der Rosen (Rosa) in Bezug auf sechs standardisiert unterschiedene Pflanzenteile: Kelch (Calyx), Krone (Corolla), Staubblätter (Stamina), Stempel (Pistill), Fruchthülle (Perikarp) und Samen (Semen). Die Merkmale dieser Teile werden insbesondere nach den »vier Verschiedenheiten« beschrieben: Anzahl, Gestalt, relative Größe und Lage (aus Linné, C. von (1737/54). Genera plantarum: 217).

Natur als Versuche der Natur, den Menschen hervorzubringen, wertet. Die Formen der Natur, von den Steinen (!) über die Pflanzen bis zu den Tieren interpretiert Robinet als Variationen eines gemeinsamen Grundplans (»ils ont tous été conçus & formés d’après un dessein unique dont ils sont des variations graduées à l’infini«).²⁶ Die Grundform, der gegenüber alle Dinge der Natur Abwandlungen darstellen, bezeichnet Robinet als *Modell* (»modele«), *originales Exemplar* (»exemplaire original«) oder, ebenso wie zuvor Buffon und Diderot, als *Prototyp* (»prototype«).²⁷

In diese Richtung weist auch die Darstellung F. Vicq d’Azyrs aus dem Jahr 1786: Im Weg der Natur durch ihre verschiedenen Formen erscheine die Wirksamkeit eines primitiven und allgemeinen Modells (»la marche de la Nature, qui semble opérer toujours d’après un modele primitif et général«²⁸), so dass nicht nur die Struktur verschiedener Tiere, sondern auch die ihrer inneren Organe nach einem Typus oder allgemeinen Modell geformt seien (»La Nature paroît donc suivre un type ou modele général«²⁹).

Bei J.G. Herder wird der Typus zu einem inneren Prinzip der Natur, nach dem sie ihre lebenden und toten Formen gestaltet. Jede Gestalt enthalte ihren Typus als eine ihr innewohnende genetische Kraft. Diese »unsichtbare Kraft« werde »in einer ihr zugehörigen Masse sichtbar und muß, wie und woher es auch sei, den Typus ihrer Erscheinung in ihr selbst haben«.³⁰ Formen, die nicht einem Typus gemäß sind, könnten sich in der Natur nicht bilden.

In den meisten Entwürfen des 18. Jahrhunderts werden die Prototypen als die ersten Vertreter einer Gattung oder Art als durch eine Schöpfung hervorgebracht vorgestellt und haben insofern keine Vorfahren. Der Bezug auf Gottes Schöpfung ermöglicht auch eine Lösung des Problems, wie die Objektivität und klare Abgrenzbarkeit der Typen gesichert werden kann: Die Objektivität liegt im Plan Gottes. Allerdings ergibt sich trotzdem die Frage, mittels welcher operationalisierbaren Verfahren die Typen rekonstruiert werden können.

Goethe: Typus als Gestaltpotenzial

J.W. von Goethe schwebt ein Typus als *Urpflanze* bzw. als *Urtier* vor; letzteres stelle »den Begriff, die Idee des Tieres« dar, wie er um 1816 schreibt.³¹ – Das Wort »Urpflanze« verwendet Herder bereits 1776 (»Wer bildete nun die Urpflanzen, in denen Keime fürs ganze Geschlecht lagen?«³²); bei Goethe findet es sich elf Jahre später.³³ Auch »Urtier« ist schon vor Goethe in Gebrauch.³⁴ In einem spekulativen Gedanken entwirft J.G. Buhle 1804 ein Urtier als Urahnen aller Tiere: »[Es] entstand eine unendliche Zahl von Thieren aus einem einzigen Urthiere; eine unendliche Zahl von Geschöpfen, die aus dem Urgeschöpfe emanirten. Die organisirte Natur beruht auf einem einzigen Acte.«³⁵ Buhle ist es bezeichnenderweise auch, der in dem gleichen Werk den Begriff der ↑Selbstorganisation für die Biologie prägt.

L. Oken versteht unter den »Urthieren« 1805 die »Bestandtheile« der »höheren Thiere«, und er denkt von ihnen, »daß sie bei der Schöpfung eben so allgemein und unverteilbar entstanden, als Erde, Luft, und Wasser, daß sie, wie diese Elemente in ihrer Sphäre, Elemente in der organischen Welt sind, [...] sie können daher in diesem weitern Sinne Urstoffe des Organischen heißen.«³⁶

Sowohl Herder³⁷ als auch Kant (1790)³⁸ und Goethe (1796)³⁹ bezeichnen den Typus einer Gruppe von Organismen auch als *Urbild*.⁴⁰ Der Terminus erscheint in seiner biologischen Bedeutung bereits 1772 als Übersetzung von Buffons *prototype*.⁴¹ Gemeint ist damit nicht ein genealogischer Vorfahre von einander ähnlichen Organismen, sondern einen ihnen gemeinsames Grundmuster im Körperbau. Zwar spricht Goethe wiederholt von dem *allen* Tieren gemeinsamen Typus, in der Praxis seiner morphologischen Studien sind es aber meist allein die Wirbeltiere, die er auf ihre Gemeinsamkeiten hin näher untersucht. Einen gemeinsamen Typus für Wirbeltiere und Insekten nimmt er allein insofern an, als sie in die drei Teile von »Haupt«, »Mittel- und Hinterteil« gegliedert werden können.⁴²

Goethes Vorstellung des anatomischen Typus der Tiere enthält in seinen Worten von 1795 einen Vorschlag »zu einem allgemeinen Bilde, worin die Gestalten sämtlicher Tiere, der Möglichkeit nach, enthalten wären und wornach man jedes Tier in einer gewissen Ordnung beschrieb.«⁴³ Ausführlicher formuliert Goethe in der nachgelassenen Arbeit »Versuch über die Gestalt der Thiere« (ca. 1790): »Wie nun aber [...] die Wissenschaft auf einmal zur Konsistenz gelangt, ein allgemeiner Leitfadend durch das Labyrinth der Gestalten gegeben ein allgemeines Fachwerk, 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.«⁴⁴

Goethe zielt also auf die Formulierung eines *Bauplans* (s.u.) der Organismen, eines idealisierten Modells für die räumliche Anordnung der Körperteile, eines Schemas der relativen Lageverhältnisse seiner Körperteile. Ein solcher Typus ist für Goethe allerdings kein starres Schema im Sinne eines idealen Bauplans, sondern etwas Anschauliches, das das Potenzial eines realen Prozesses der Gestaltänderung beschreiben kann. Das Urbild der Pflanze und des Tieres darf dabei nicht als gemeinsamer Vorfahre aller Pflanzen bzw. Tiere vorgestellt werden, sondern spielt eher die Rolle einer platonischen Idee als Grundmuster einer Vielfalt von Erscheinungen (Meyer 1934: »Goethe würde zweifellos entsetzt gewesen sein, wenn man ihm eine primitive Alge mit der Frage vorgelegt hätte, ob das nicht die von ihm gesuchte Urpflanze sei. Goethe war Platoniker und deshalb idealistischer Morphologe und Typologe, beileibe kein Präodarwinist«⁴⁵). Allerdings legt Goethe doch selbst Wert darauf, dass die Urpflanze keine reine Idee ist, sondern ein Gegenstand der Erfahrung, den er mit seinen Augen sehen kann, wie er es im ersten Zusammentreffen mit dem »Kantianer« Schiller (1794) formulierte (autobiografisch von Goethe 1817 als »Glückliches Ereignis« festgehalten). Fraglich ist allein, ob Goethe die Urpflanze sich als einzelnen Organismus, der in der Natur zu finden ist, vorstellte oder ob er sie nicht vielmehr in der Mannigfaltigkeit der realen Pflanzen verwirklicht sah. In jedem Fall unterscheidet die Betonung der Sinnlichkeit als Erkenntnisquelle Goethe von einem echten Platoniker.

Bei den Pflanzen bemüht sich Goethe insbesondere um eine Rückführung der Vielfalt der Blattformen auf eine gemeinsame Grundform. Der Typus dieses

Blattes ist dabei eine theoretische Konstruktion, die aber zugleich anschaulich sein soll.⁴⁶ Den Typus schlägt Goethe als eine »Norm« vor, an der man die Teile »prüfen« könne; das »allgemeine Bild« werde auf eine *genetische Weise* (die aber doch keine genealogische Weise meint) von der Vielfalt der Formen abgezogen: »Die Idee muß über dem Ganzen walten und auf eine genetische Weise das allgemeine Bild abziehen.«⁴⁷

Ambivalent bleibt Goethes Einschätzung in Bezug auf den empirischen Status des Typus. In seinen anfänglichen Studien betrachtet er ihn als reale Einheit in der Natur und macht sich auf seinen Reisen auf die Suche nach ihm; später, u. a. unter dem Einfluss Schillers, nimmt er davon Abstand, ihn als Erscheinung in der Natur selbst nachzuweisen und betrachtet ihn als ideale Referenz, als Ausdruck der Gesetzlichkeit der organischen Natur. Er behält aber seine ambivalente methodologische Position, wenn er 1795 formuliert, man könne den Typus und seine Variationen »teils aus dem Begriff, teils aus der Erfahrung herleiten und abstrahieren.«⁴⁸

Bemerkenswert für den goetheanischen Typusbegriff ist in erster Linie, dass er nicht allein eine statische Figur bezeichnet, sondern ihm eine dynamische Komponente zukommt. Goethe erkennt eine große »Schwierigkeit den Typus einer ganzen Klasse im allgemeinen festzusetzen so daß er auf jedes Geschlecht und jede specie passe«; er beschreibt den Typus daher als einen wandelbaren »Proteus«.⁴⁹ Um den dynamischen Charakter zum Ausdruck zu bringen, wird der Typus von Goethe als eine Art Kraft vorgestellt, die ihre eigene Materialisierung bewirkt.⁵⁰ Er zielt mit seinem Typusbegriff damit nicht auf eine Separierung einzelner Formen, sondern gerade auf eine Darstellung der Kontinuität der Formen; die von ihm beschriebene Natur ist ein beständig sich wandelndes Kontinuum von Gestalten.⁵¹ A. Meyer führt daher 1963 im Anschluss an Goethe und den Botaniker W. Troll den Begriff des *dynamischen Typus* ein. Das Typische kann sich danach über verschiedene Formen hinweg in einer Gestaltbewegung entfalten. Der dynamische Typus bildet nach Meyer »das methodische Prinzip, Gestalten in ihrer geschichtlich gewordenen Ganzheitlichkeit zu beschreiben.«⁵² Troll spricht in diesem Sinne bereits 1928 davon, der Typus entfalte sich in der Zeit, in dem die Formenmannigfaltigkeit nicht »zentrisch«, sondern »entlang einer Linie geeint« erscheine; der »Formenkreis« werde ersetzt durch das Bild der »morphologischen Reihe« (vgl. Abb. 533).⁵³

Bei Goethe zeigt sich der Versuch, das Dynamische der Natur in Sprache zu bringen, auch daran, dass er

sich keiner starren Terminologie bedient, sondern in einem »Variationsstil« (Pörksen 1986)⁵⁴ verschiedene Wörter für die gleiche Erscheinung verwendet. Die Sprache wird als Instrument der Annäherung an die Sache aus verschiedener Perspektive eingesetzt. Dieses Verfahren der »Synonymenvariation« und der »Vermeidung des prägnanten Wortes«⁵⁵, ein die Sache offen haltender Sprachgebrauch, dient Goethe auch dazu, den Namen und Begriff nicht mit der Sache selbst zu verwechseln, eine Gefahr, die er selbst formuliert: »wie schwer ist es, das Zeichen nicht an die Stelle der Sache zu setzen, das Wesen immer lebendig vor sich zu haben und es nicht durch das Wort zu töten.«⁵⁶

In seinen morphologischen Schriften wird das Konzept einer Urform bei Goethe zunehmend in die Metamorphosenlehre integriert oder sogar durch diese ersetzt. So erscheint der Ausdruck »Urpflanze« in Goethes »Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären« von 1790 überhaupt nicht mehr.⁵⁷ Die Urform bildet dann nicht mehr das Schema oder den Bauplan eines Verwandtschaftskreises, sondern repräsentiert die Möglichkeiten der Entwicklung einer organischen Grundform und kann daher als Mittel der Rekonstruktion der tatsächlichen Entwicklung dienen. Der Typus wird damit gleichsam verstanden als »Prozessgesamtheit« in dem Vorgang der Gestaltveränderung.⁵⁸ Der »Typ der Pflanze« könnte nach der Goetheschen Konzeption und in den Worten O. Breidbachs bestimmt werden als »das, was der Natur in der Pflanzenform möglich wäre.«⁵⁹ Der Typus werde konturiert durch die »sich erst in der Dynamik des Naturprozesses realisierende Möglichkeit.«⁶⁰

Typus und Evolution

Anders als in ihrer späteren Entgegensetzung stehen die Typenlehren am Ende des 18. Jahrhunderts häufig in Verbindung mit Evolutionsvorstellungen. Besonders deutlich wird dies bei I. Kant, wenn er 1790 von der »Übereinkunft so vieler Thiergattungen in einem gewissen gemeinsamen Schema« sagt: »Diese Analogie der Formen, sofern sie bei aller Verschiedenheit einem gemeinschaftlichen Urbilde gemäß erzeugt zu sein scheinen, verstärkt die Vermuthung einer wirklichen Verwandtschaft derselben in der Erzeugung von einer gemeinschaftlichen Urmutter durch die stufenartige Annäherung einer Thiergattung zur andern, von derjenigen an, in welcher das Princip der Zwecke am meisten bewährt zu sein scheint, nämlich dem Menschen, bis zum Polyp, von diesem sogar bis zu Moosen und Flechten und endlich zu der niedrigsten uns merklichen Stufe der Natur, zur rohen Materie.«⁶¹ Hier wird der gemeinsame Typus des Baus

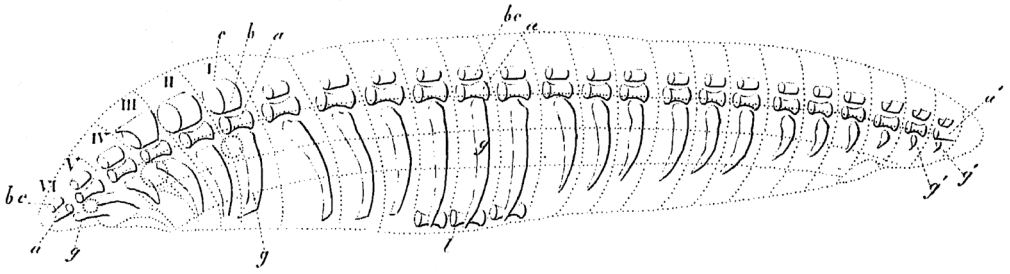


Abb. 530. Bauplan des Knochengerüsts eines Wirbeltiers (aus Carus, C.G. (1828). Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüsts: Tab. IV, Fig. 1).

vieler Organismen als Argument für ihre genealogische Verwandtschaft genommen – die spätere Polarisierung von zeitlosem Typus und vergänglicher Form in der Evolution erscheint hier noch nicht.

Typen als Differenzschemata

Während bei dem vergleichenden Anatomen L.J.M. Daubenton Typen allein auf der Ebene von Arten bestimmt und die höheren taxonomischen Kategorien (wie meist von Buffon) als Erfindungen abgetan werden, bemüht sich G. Cuvier darum, auch auf höheren Ebenen der Systematik Typen zu identifizieren. Diese Typen sind aber wiederum nicht so allgemein, wie sie im 18. Jahrhundert als gemeinsames Schema für alle Tiere verstanden wurden, sondern bilden durchaus Differenzschemata, d.h. Modelle, die die Unterscheidung von Grundmustern im Bau der Organismen ermöglichen.⁶² Cuvier versucht dies auf der Grundlage der Einteilung der Organismen nach ihren Unterschieden in einzelnen Funktionssystemen. Priorität für die taxonomische Einteilung sollen dabei solche Funktionssysteme haben, die am weitesten verbreitet sind und die geringste Variation zeigen. Nach Cuviers Auffassung ist dies das Nervensystem, dessen vier Typen daher an der Basis seiner Einteilung des Tierreichs in die vier von ihm unterschiedenen Äste (»embranchements«) stehen: Vertebrata, Mollusca, Articulata und Radiata (↑Taxonomie: Tab. 276). Mit der Nebenordnung von vier Typen löst sich Cuvier von der alten streng vertikalen Anordnung der Lebensformen in der »Kette der Wesen« (↑Hierarchie).

Innerhalb dieser Typen können andere Typisierungen auf der Grundlage anderer Funktionssysteme erfolgen. Das von ihm beobachtete Zusammenstimmen (»convenance«) der Teile in dem Ganzen eines Organismus ermöglicht es Cuvier, »Gesetze der Form« aufzustellen, die seiner berühmten Methode der Rekonstruktion des Baus eines ganzen Tieres aus der Kenntnis eines einzigen Knochens zugrunde liegen.⁶³

Statt der Bezeichnung »embranchement« wird 1816 von H.-M. D. de Blainville explizit der Begriff *Typus* vorgeschlagen (»Je me suis ensuite occupé de grouper les animaux d'après [...] l'ensemble de leur organisation, en la considérant comme formant des Types pouvant offrir certaines anomalies pour un but déterminé«).⁶⁴ Blainville verfolgt damit das Ziel, natürliche Gruppen (»groupes naturels«) zu bilden, und berücksichtigt dabei verschiedene Organsysteme. In einer hierarchisch gegliederten Übersicht über alle ihm bekannten Tiere (»Tableau Analytique«) bilden die Typen lediglich eine Hierarchieebene: Das Reich der Tiere gliedert sich in drei Unterreiche, nämlich die Tiere mit einer bilateralen Symmetrie (»Sous-règnes Pairs ou Artiomorphes«), die Tiere mit einer radiären Symmetrie (»Sous-règne Rayonnées ou Actinomorphe«) und die unregelmäßig geformten Tiere (»Sous-règne Sans forme régulière ou Hétéromorphe«). Nur für das erste Unterreich gibt Blainville Typen an, nämlich die beiden Typen der Vertebraten (»Type I Vertébrés ou Ostéozoaires«) und Invertebraten (»Type II Invertébrés ou Anostéozoaires«).⁶⁵ In einer anderen Übersicht bezeichnet Blainville auch die beiden ersten der zuvor den Unterreichen zugeordneten Gruppen als »Typen«.⁶⁶ Die Typen untergliedert Blainville auf der nächsten Hierarchieebene in Untertypen (»Sous-types«).

Geoffroy St. Hilaire: Einheit des Plans

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden die Vorstellungen von der Einheit des Plans aller Lebewesen in der Theorie É. Geoffroy Saint-Hilaires besonders populär. Bereits 1796 behauptet er, die Natur habe sich selbst in gewisse Grenzen eingeschlossen und postuliert einen **einzigsten Plan** für alle Lebewesen: »la nature s'est renfermée dans de certains limites, et n'a formé tous les êtres vivans que sur un plan unique, essentiellement le même dans son principe«.⁶⁷ Diese Sicht baut Geoffroy in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts zu einem Forschungsprogramm

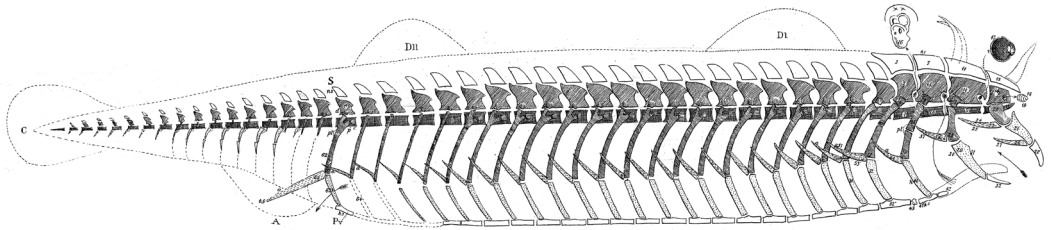


Abb. 531. Der »Archetypus« des Wirbeltierskeletts: »ideal pattern or archetype of the vertebrate endoskeleton, as shown in a side view of the series of typical segments or »vertebrae« of which it is composed« (aus Owen, R. (1848). *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*: pl. 2, fig. 1).

aus und sammelt Belege für die ↑Homologie (die er »Analogie« nennt) von Teilen bei Tieren sehr unterschiedlicher Gestalt.

Den Ausgangspunkt von Geoffroys empirischen Untersuchungen bildet seine Sammlung von Fischen, die er während einer mehrjährigen Forschungsreise nach Ägypten aufbaut. In der Beschreibung des Knochenbaus der Fische sieht sich Geoffroy mit dem Problem konfrontiert, solchen Knochen einen Namen zu geben, die keine Entsprechung bei Vertretern anderer Wirbeltierklassen haben – in dieser Situation ist er aber trotzdem bemüht, Analogien herzustellen.⁶⁸ Dabei entwickelt Geoffroy eine strikt morphologische Methode, die von der relativen Lage der Knochen zu einander ausgeht und insbesondere ihre jeweilige Funktion unberücksichtigt lässt.⁶⁹ In seiner »Anatomie philosophique« von 1818 bezeichnet Geoffroy den Grundsatz seines Vorgehens als das *Prinzip der Einheit der organischen Komposition* (»principe de l'unité de composition organique pour tous les animaux vertébrés«⁷⁰; 1820: »l'unité de composition«⁷¹).

Später weitet er dieses Prinzip auf den Vergleich der Wirbeltiere mit anderen Tiergruppen wie den Insekten und Weichtieren aus und gerät damit in Widerspruch zur Lehrmeinung, wie sie von Cuvier vertreten wird, der zufolge die großen taxonomischen Gruppen unterschiedliche Baupläne aufweisen.⁷² In dem später allgemein bekannt gewordenen »Akademiestreit« nimmt Geoffroy einen gemeinsamen Typus für die vier von Cuvier unterschiedenen Grundtypen von Tieren an.⁷³

Mit der Anerkennung der Zellenlehre seit Mitte der 1830er Jahre wird ein allgemeiner Typus für alle Lebewesen nicht auf anatomisch-morphologischer, sondern auf zytologischer Ebene formuliert. H. Dutrochet konstatiert bereits 1837 eine erstaunliche Einförmigkeit des Plans (»admirable uniformité de plan«) auf der Ebene der Zellen bei Pflanzen und Tieren.⁷⁴

Archetypus

In den Bemühungen der Rückführung der anatomischen Gestalt von Organismen verschiedener Arten spielt in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts das Konzept des *Archetypus* eine wichtige Rolle. Das Wort geht auf antike Autoren zurück. Es wird u.a. von Cicero⁷⁵ und Plinius⁷⁶ verwendet, um ein Original oder Vorbild für eine später kopierte und vielfältige Schrift oder Plastik zu bezeichnen. Mit R. Descartes, J. Locke und D. Hume erlangt es eine erkenntnistheoretische Bedeutung im Sinne von etwas, das einer Vorstellung oder Empfindung korrespondiert, ein Muster oder (externes) Modell. Innerhalb der Biologie exponiert zuerst A. von Haller das Wort, indem er 1766 annimmt, dass die bereits im Keim jedes Lebewesens vorliegende präformierte Gestalt als ihr »Archetypus« von Gott geschaffen wurde (»in primævo fetus archetypo«).⁷⁷

Zu einem biologischen Terminus wird »Archetypus« aber erst in der vergleichenden Anatomie seit Mitte der 1840er Jahre. Als erster verwendet ihn J. MacIise 1846 in diesem Kontext.⁷⁸ MacIise versteht unter dem Archetyp eine Einheit (»Unity«) oder komplexe Struktur, aus der durch Abänderung oder Verminderung (»metamorphosis or subtraction«) einfacher gebaute Strukturen abgeleitet werden können.⁷⁹ Komplexe Knochengerüste, insbesondere das des Menschen, kommen dem Archetyp damit näher als einfacher strukturierte.

Besonders bekannt wird das Konzept des Archetyps in der Biologie aber erst durch R. Owen, der damit die hypothetische ideale Form eines Wirbeltierskeletts bezeichnet, von dem alle anderen Formen dieser Verwandtschaftsgruppe abgeleitet werden können. Anders als bei MacIise, mit dem Owen in einen Prioritätsstreit über die Einführung des Begriffs gerät, bezeichnet das Wort bei Owen den Bauplan eines einfach strukturierten Organismus einer taxonomischen Gruppe. Owens Archetyp der Wirbeltiere von 1848 (vgl. Abb. 531)⁸⁰ ähnelt z.B. dem Skelett

des 1844 beschriebenen Lanzettfischchens (*Amphioxus lanceolatus*), einem der am einfachsten gebauten Chordatiere. Owens Abbildung des Wirbeltierarchetyps, die im Wesentlichen eine Abfolge von Wirbeln darstellt, hat ihre sachlichen und gestalterischen Vorgänger bei Arbeiten deutscher Naturphilosophen: L. Oken schreibt 1811 zu der Grundform der Wirbeltiere: »Das ganze Knochensystem ist nichts als ein wiederholter Wirbel«⁸¹, und C.G. Carus gibt 1828 eine Abbildung des Wirbeltiertypus, die derjenigen Owens sehr ähnelt (vgl. Abb. 530)⁸².

Bei seiner anfänglichen Einführung liefert Owen keine explizite Definition des Ausdrucks; später definiert er einen Archetyp als ideal ursprüngliches oder fundamentales Muster, auf dessen Grundlage eine natürliche Gruppe von Tieren oder System von Organen konstruiert und modifiziert wurde (»that ideal original or fundamental pattern on which a natural group of animals or system of organs has been constructed, and to modifications of which the various forms of such animals or organs may be referred«⁸³).

Umstritten ist, inwiefern mit dem Archetyp eine idealistische platonische Form eingeführt ist, der keine reale Existenz zukommt, oder lediglich eine induktive Verallgemeinerung, die den Grundplan der Wirbeltiere wiedergibt.⁸⁴ Vieles spricht dafür, dass Owen selbst den Archetyp lediglich als eine heuristisch wertvolle Konstruktion konzipiert; an einer Stelle bezeichnet er ihn ausdrücklich als »Kunstgriff« (»the artifice of an archetype vertebrate animal«).⁸⁵ Der Archetyp enthält insofern keine essenziellistische Festlegung einer taxonomischen Gruppe, sondern dient lediglich als Modell oder Hilfsmittel zur Ordnung der Formen (Owen: »[t]o demonstrate the evidence of the community of organisation«⁸⁶). Eindeutig ist C. Darwin in der Frage nach dem ontologischen Status des Archetyps: Er notiert am Ende seiner Ausgabe von Owens Buch, dass er den Archetyp als mehr sieht als ideal (»more than ideal«); für ihn stellt er eine »reale Repräsentation« eines tatsächlich einmal lebenden Tieres dar: »the parent of its class«.⁸⁷

Darwin und die Folgen

Der rein morphologische Typusbegriff gerät mit Darwins Abstammungslehre in die Kritik. Für Darwin stellt die Abstammung die einzige sichere Ursache für organische Ähnlichkeiten dar (»the only certainly known cause of similarity in organic beings«).⁸⁸ Auch die klassische Typenlehre ist für Darwin daher durch die Abstammungslehre zu fundieren: »On my theory, unity of type is explained by unity of descent«.⁸⁹ In der Rekapitulation am Ende des »Origin of Species« streicht er dies noch einmal deutlich heraus: »The real

affinities of all organic beings, in contradistinction to their adaptive resemblances, are due to inheritance or community of descent. The Natural System is a genealogical arrangement«.⁹⁰ Darwin postuliert hier, dass alle Pflanzen und Tiere von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, den er ihren *Prototyp* nennt.⁹¹

Besonders deutlich wird der durch Darwin ausgelöste Wandel im Verständnis des Typusbegriffs in den »Grundzügen der vergleichenden Anatomie« des Anatomen C. Gegenbaur: In der ersten Auflage von 1859 spricht dieser zwar von den »verwandtschaftlichen Beziehungen«⁹², die zwischen den Organismen gleichen Typs bestehen. Wie eine Grafik Gegenbaur zu deutlich macht, ist damit aber weniger eine genealogische Abstammung im Sinne eines sich sukzessive verzweigenden Baums gemeint als ein auf morphologischer Ähnlichkeit und Bauplantypen beruhendes Netz von Beziehungen. In der zweiten Auflage von 1870 ist dann aber ausdrücklich von einem »Stammbaum«⁹³ die Rede (und auch die Grafik ändert sich zu einem Baum: ↑Phylognese: Abb. 390). Gegenbaur formuliert jetzt, jeder Typus »begreife« eine »Summe durch genealogische Beziehungen d.h. durch Abstammung unter einander verwandter Organismen«.⁹⁴

»Typus« in der »idealistischen Morphologie«

Von Seiten der sich als zentrales Paradigma der Biologie durchsetzenden Evolutionstheorie unterliegt der Begriff des Typus einer anhaltenden Kritik und wird als irreführendes Erbe einer *idealistischen Morphologie* (↑Morphologie) abgetan. Im Anschluss an Darwin wird versucht, die »idealistischen«, nicht als objektiv geltenden Bestimmungen des Begriffs durch den Bezug auf das historische Konzept einer *Stammbaum* (↑Phylognese) zu ersetzen.

Von entwicklungsbiologischer Seite macht in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts schon K.E. von Baer deutlich, dass der Grund für die Ähnlichkeit der Organismen nicht in ihrer gemeinsamen Abstammung liegen müsse, sondern auf die Ähnlichkeit der in ihnen wirksamen Kräfte zurückzuführen sei: »man suche das Schaffende in jedem Organismus«.⁹⁵ Den Begriff des Typus führt von Baer in der Konsequenz als ein rein morphologisches Konzept ein, indem er 1826-27 bestimmt, die »Art der Verbindung der Theile ist das, was wir den *Typus* nennen«.⁹⁶

Vor dem Hintergrund einer angestrebten nicht-phylogenetischen Klassifikation wird die Kennzeichnung des Typus als »idealistisch« nicht als Disqualifizierung des Begriffs empfunden. Besonders in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts dient seine Erläuterung als »idealistische Abstraktion« gerade

als eine Verteidigung.⁹⁷ Die sich in idealistischer Tradition sehende vergleichende Anatomie in Deutschland (und der Schweiz) versteht den Typus als ein morphologisch-deskriptives Konzept, das auf anderer methodologischer Basis steht als physiologisch-ätiologische Untersuchungen. Der Typus soll allein durch die Methode der Vergleichung der Formen konzipiert werden und eine »rein ideelle Beziehung« (Naef 1917) darstellen.⁹⁸ Der vergleichenden und abstrahierenden Betrachtung wird dabei ein *morphologisches Primit* (Naef 1919)⁹⁹ gegenüber der historischen Analyse eingeräumt: Erst nach und mittels der morphologischen Vergleichung der Formen könne der verwandtschaftliche Stammbaum aufgestellt werden.

In seiner grundlegenden Monografie zur idealistischen Morphologie von 1919 definiert A. Naef den Typusbegriff wie folgt: »Der Typus ist [...] diejenige gedachte (aber durchaus naturmögliche Form), von der sich eine Mehrheit von typisch ähnlichen auf dem nächsten Wege, d.h. durch die einfachsten und kürzesten Metamorphosen ableiten läßt.«¹⁰⁰ Eine »typische Ähnlichkeit« besteht dabei »zwischen komplexen Naturdingen, wenn dieselben sich in unserer Vorstellung durch stufenweise Abänderung aus einer gemeinsamen Urform (dem »Typus«) entstanden denken (>ableiten<) lassen.«¹⁰¹ Der Typus wird also über ein Sparsamkeitsprinzip, das Prinzip der geringsten Anzahl von Transformationsschritten von der idealen Grundform zu ihren Varianten, den realen Naturdingen, eingeführt. Dem Grundgedanken nach kann diese Definition als ein Vorläufer der Kladistik gelten (↑Systematik). Es wird dabei eine Klassifikation nach Ähnlichkeit, aber (im Unterschied zur phylogenetischen Systematik) nicht unbedingt nach den Verhältnissen der Abstammung angestrebt. Den Typus selbst bestimmt Naef als »eine bloß gedachte Form, die *Idee* eines Naturwesens.«¹⁰² Der »ideale Typus« repräsentiere »ein möglichst vollständiges, mögliches, wenn auch nur vorgestelltes Naturwesen, welches die zugehörige Gruppe oder systematische Einheit in hohem Maße charakterisiert und weitgehend determiniert, ohne ihr jedoch einen gewissen Spielraum zu nehmen.«¹⁰³

E. Dacqué postuliert 1921 Typen auf der Ebene von Arten. Er bestimmt sie als »den wirklichen Formen zugrunde liegende, in ihnen realisierte Artpotenzen.«¹⁰⁴ Sie seien nicht nur als Abstraktionen aus den konkreten Formen zu verstehen, sondern seien vielmehr »letzte genotypische Realitäten und Potenzen jenseits des Gegenständlich-Phänotypischen.«¹⁰⁵ Als »gegebene Grundformen« seien die Typen nicht phylogenetisch als »Fortschritt oder Entwicklungs-



Abb. 532. »Urtypische Gesamterscheinung eines höheren Säugetieres, d.h. der Placentalia«. Vorgestellt wird der Typus hier als die Erscheinung eines Lebewesens, das in der Vergangenheit einmal real in Raum und Zeit existiert hat und das ein Vorfahre heute lebender Organismen ist, die zusammen eine monophyletische taxonomische Gruppe bilden: »Zeit: Obere Kreide. Umgebung: Gebüsch und Wald vorwiegend aus Angiospermen. Charakter: Sehr bewegliches, kletterfähiges Tier mit hoher, konstanter Temperatur. Dicht behaart. Hornschuppen nur noch in verkümmertem Zustande auf dem Rücken, am Schwanz aber noch dicht geschlossen, mit Ausnahme von Wurzel und Spitze, wo die Behaarung überwiegt« (aus Naef, A. (1931). Phylogenie der Tiere. In: Baur, E. & Hartmann, M. (Hg.). Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. III/I: 24).

produkt zu verstehen«, denn sie würden nur »ideell ineinander überleiten.«¹⁰⁶

Aufbauend auf einem derartigen nicht-phylogenetisch gedachten Typusbegriff ließe sich eine Klassifikation von Organismen nach morphologisch-typologischen Kriterien durchführen; in ökologischer Perspektive wird dies im 20. Jahrhundert v.a. in einer Typologie von ↑Lebensformen versucht.¹⁰⁷

Der Typusbegriff in der Evolutionstheorie

Trotz ihrer offenen Opposition gegenüber der »idealistischen Morphologie« kommt aber gerade die Evolutionstheorie nicht ohne einen Typusbegriff aus, ja die Transformation von Organismen im Laufe der Evolution ist überhaupt nur vor dem Hintergrund eines Denkens in Typen als Veränderung beschreibbar. Denn als Transformationstheorie ist die Evolutions-

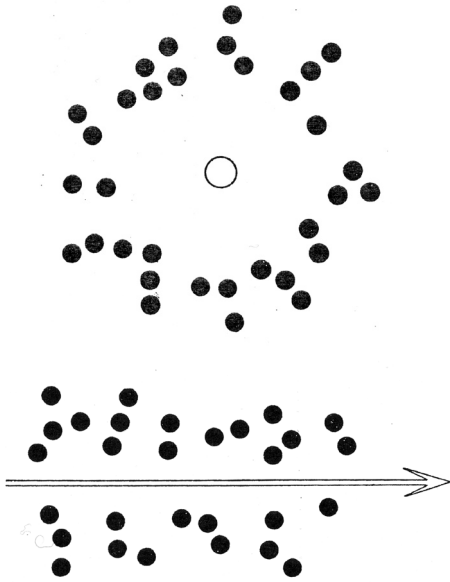


Abb. 533. »Der Typus inmitten seines »Formenkreises« (oben) und die »gerichtete Entfaltung des Typus« (unten). In der oberen Grafik wird die »ältere Typusauffassung« veranschaulicht, nach der der Typus als »Mittelpunkt eines »Formenkreises«« erscheint. Nach diesem Modell bildet der Typus eine morphologische Abstraktion, die sich aus dem Mittelwert der Eigenschaftsverteilung von Mitgliedern einer Population ergibt. In der unteren Grafik hat der Typus eine »Translation« erfahren und wird zur »Linie mit bestimmter Richtung, welche den Entwicklungsgang angibt und etwa der Abstammungslinie der Deszendententheorie entspricht«. Auch nach diesem Modell bezeichnet der Typus aber eine Abstraktion, weil die real existierenden Organismen (die »manifesten Einzelformen«) nicht auf der Linie des Typus liegen, sondern »nach Art einer Streuung neben ihr«. Deutlich wird in beiden Darstellungen die Vereinbarkeit der Variation der realen Formen mit dem typologischen Denken (aus Troll, W. (1928). *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*: 34f.).

theorie nur formulierbar, wenn sie die Veränderung von Organismen als Übergang von einem Typus zu einem anderen darstellt.¹⁰⁸ Folglich operiert auch das »Populationsdenken« der Evolutionsbiologie mit zumindest zeitweise als konstant gedachten Typen, von denen »Varianten« angegeben werden.¹⁰⁹

Erklärt werden soll über die Evolutionstheorie die Veränderung der Größe einer Teilmenge von Individuen in einer Population, die darüber bestimmt ist, dass ihre Mitglieder (die Individuen) über eine gemeinsame Eigenschaft, ein *Merkmal* verfügen. Die Population wird also in Teilpopulationen zergliedert, die unter Zugrundelegung eines Merkmals gebildet werden: Die Teilpopulation, deren Mitglieder über

das Merkmal verfügen, bildet in Bezug auf dieses Merkmal einen Typus.

Dieser evolutionsbiologische Typusbegriff, vertraut v.a. in dem Begriffspaar von ↑*Genotyp* und *Phänotyp*, ist aber offensichtlich ein anderer als der der (idealistischen) Morphologie. Während in der Evolutionstheorie Organismen über die Gemeinsamkeit eines Merkmals (z.B. rote oder weiße Blüten) in Typen klassifiziert werden, ist in der Morphologie mit dem Typus eine komplexe und stabile Gestalt gemeint, die nicht ohne weiteres in einen anderen Typ transformiert werden kann. Im Wandel der Verwendung des Typusbegriffs manifestiert sich also der Anspruch der Evolutionstheorie, den Übergang des einen (morphologischen) Typus in einen anderen über viele Zwischenstufen von (evolutionstheoretischen) Typen darstellbar zu machen.

Typen von Typen

Bei aller Kritik aus evolutionstheoretischer Sicht bleibt der Begriff des Typus doch in der Morphologie fest verankert. Der Zoologe A. Remane versteht den Typus 1952 als »Ausdruck einer begrifflich oder ideell geschauten Einheit, die eine Vielzahl in sich verschiedener Wesen überspannt«.¹¹⁰ Zur Klärung des Konzeptes unterscheidet er 1948 vier Arten des Typus: Ein **diagrammatischer Typus** enthält eine Darstellung des Bauplans von Organismen, die in ihrer Gesamtorganisation, d.h. in allen ihren Organen, homolog zueinander sind. In einem **generalisierten Typus** ist das Gemeinsame von verwandten Organismen dargestellt, wobei alle Anpassungserscheinungen an besondere Lebensweisen vernachlässigt sind. Ein **Zentraltypus** kann für Organismen verschiedener Arten (oder Taxa höherer Rangstufe) angegeben werden, wenn sie sich in Reihen der Ähnlichkeit anordnen lassen, die um eine zentrale Gestalt herum kreisen (in dieser Bedeutung wird der Ausdruck schon im 19. Jahrhundert verwendet; Cassel 1810: »[die Palmen als der] Centraltypus [der Monocotyledonen]«¹¹¹; Ratzel 1878: »Compositen [...] weichen nicht so weit von einem Centraltypus ab, wie die Cäsalpinen oder Mimosen«¹¹²). Der **systematische Typus** schließlich bezeichnet die Stammform, aus der sich Organismen anderer Arten entwickelt haben (s.u.)¹¹³

Im Gegensatz zu den ersten beiden Typen enthalten ein Zentraltypus und ein systematischer Typus die Beschreibung der Merkmale einer einzelnen Organismenart und weisen damit eine erhöhte Objektivität auf. Allerdings können auch diese Konzepte »idealistisch«, d.h. als abstrakte Ordnungsschemata verstanden werden; so bemüht sich F. Michelis in

der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts darum, eine **Zentralform** für alle Pflanzen und Tiere zu finden. Für ihn bilden die Moose die Zentralform der Pflanzen und die Weichtiere die Zentralform der Tiere.¹¹⁴

Eine wichtige Rolle spielt der Begriff der Zentralform bereits im kunstwissenschaftlichen Diskurs der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. J. Reynolds, der erste Vorsitzende der ›Royal Academy of Arts‹ in London, versucht es dabei auch, den Begriff für eine Beschreibung der Natur zu nutzen: In jeder Pflanzen- und Tierart lässt sich nach Reynolds' Darstellung von 1761 eine spezifische Form finden: »Every species of the animal as well as the vegetable creation may be said to have a fixed or determinate form towards which Nature is continually inclining, like various lines terminating in the center; or it may be compared to pendulums vibrating in different directions over one central point.«¹¹⁵ Die zentrale Form ergibt sich nach Reynolds dabei aus der Häufigkeitsverteilung der Merkmale (»the central form [...] is oftener found«¹¹⁶). Zehn Jahre später führt Reynolds in einer Rede vor den Studenten der Akademie weiter aus, in einer Art könnten zwar mehrere zentrale Formen vorkommen (»various central forms«), diese könnten aber wiederum zu einer höheren allgemeinen Form (»general form«) vereinigt werden. Alle diese Formen würden aber nicht ein Individuum repräsentieren, sondern eine Klasse (»class«) von Individuen; und diese Klasse werde durch Abstraktion gebildet (»the abstract of the various individual forms«). Das Ideal der Schönheit sieht Reynolds in der Form verwirklicht, die ausgehend von allen Mitgliedern einer Art entwickelt wurde (»that form which is taken from all«): »For perfect beauty in any species must combine all the characters which are beautiful in that species. It cannot consist in any one to the exclusion of the rest: no one, therefore, must be predominant, that no one may be deficient.«¹¹⁷ Reynolds verbindet in seinem Diskurs also unmittelbar eine Analyse der Ordnung der Natur mit einer Betrachtung des ästhetischen Ideals.

Im späten 18. und 19. Jahrhundert greifen verschiedene Autoren diesen Begriff einer zentralen Form auf. Diskutiert wird er meist in Bezug auf den Menschen und meist als eine mehr oder weniger statistische Größe, die sich z.B. aus der Bildung eines Mittelwerts der verschiedenen »Rassen« ergeben soll (Anonymus 1865: »an average standard man – a central form of organization from which other races diverge and around which they cluster«.¹¹⁸

Neben diesen spezifischen Typen werden in der vergleichenden Morphologie noch andere besondere Typen identifiziert; verbreitet sind v.a. die Konzepte

Gestalttypus (Troll 1928)

»urbildliche Einheit«, »anschauliche Ganzheit« (Troll 1928, 88)

Organisationstypus (Troll 1928; Ritterbusch 1982)

»Einheit der Organisation«, »Grundriß«, »Schema«, »Diagramm«, von der Gestalt »abstrahiert« (Troll 1928, 88), »Homolog-Modell«: Typen, die auf Homologien, d.h. genealogischer Verwandtschaft basieren (Ritterbusch 1982, 140f.)

Konstruktionstypus (Ritterbusch 1982)

»Baugepräge«, »Analog-Modell«: Typen, die auf Analogie, d.h. Funktionsähnlichkeit basieren (Ritterbusch 1982, 140f.)

Lebensformtypus (Remane 1943)

»Organismen, die in Zusammenhang mit gleicher Lebensweise einen Komplex gleichartiger Strukturen aufweisen, so daß Rückschlüsse von der Struktur auf die Lebensweise möglich sind« (Remane 1943, 167).

Lebenszyklustypus (Hagemann 2005)

Typus des Lebenszyklus von Organismen einer Art, z.B. der »antithetische Generationswechsel bei Moosen und Farnen, in dem zwei morphologisch gänzlich verschiedene Organisationstypen – Haplont und Diplont – miteinander verbunden sind« (Hagemann 2005, 85).

Tab. 280. Typen biologischer Typen.

des Gestalt-, Organisations-, Konstruktions- und Lebensformtyps (vgl. Tab. 280).¹¹⁹

Typus als taxonomisches Referenzexemplar

Neben dem Begriff des Typus zur Bezeichnung eines abstrakten Schemas etabliert sich im 19. Jahrhundert ein weiterer Typusbegriff, der sich auf ein konkretes (meist totes) Individuum bezieht. W. Whewell grenzt in diesem Sinne 1840 den morphologischen Typus von einer logischen Klasse von Individuen ab. Der Typus ist demnach ein für eine Gruppe repräsentativer Organismus (oder eine Gruppe von Organismen, die repräsentativ ist für eine größere Gruppe): »A Type is an example of any class, for instance, a species of a genus, which is considered as eminently possessing the characters of the class«.¹²⁰ Entscheidend für den Typus sind nach Whewell seine repräsentativen Eigenschaften: »the type must be connected by many affinities with most of the others of its group; it must be near the center of the crowd, and not one of the stragglers«.¹²¹ Der Typusbegriff wird von Whewell als zentrales Konzept für die natürliche Klassifikation von Organismen angesehen. Er grenzt die *Methode des Typus* (»Method of Type«) von der »Methode der Definition« ab und betrachtet es als wesentlichen Vorzug der ersten Methode, dass das

Holotype

A single specimen selected by the author of a species as its type, or the only specimen known at the time of description

Paratype

A specimen other than the holotype

Topotype

A specimen from the original locality

Metatype

A specimen compared by the author of the species with the [holo]type and determined by him as conspecific with it

Homotype

A specimen compared by another than the author of a species with the [holo]type and determined by him as conspecific with it

Syntype

One of two or more specimen upon which a species is based when no holotype has been selected (=cotype)

Lectotype

A syntype selected as a holotype

Allotype

A paratype of the opposite sex to the holotype

Monotype

The holotype of a species based on a single specimen

Plesiotype

A specimen upon which subsequent or additional description or figure is based

Neotype

A plesiotype selected to represent the holotype when the holotype is lost or destroyed

Morphotype

The type of the dimorphic form of a species

Androtype

Male type

Gynotype

Female Type

hand dessen die Erstbeschreibung einer Art erfolgte und das zu Referenzzwecken meist in einem Museum aufbewahrt wird. O. Thomas legt 1893 besonderes Gewicht darauf, dass dieser Typus allein einen einzelnen Organismus (oder genauer: seinen konservierten Leichnam) bezeichnet: »A Type is a single specimen either unaccompanied by others at the same time of description, or else deliberately selected as such by the author out of a series«¹²³. Bestimmt wird ein Typus in diesem Sinne nach der Logik des ostensiven Definierens.

Für ein solches Exemplar, auf dem die wissenschaftliche Beschreibung einer Art basiert, prägt C. Schuchert 1897 den Terminus **Holotyp**: »A holotype in natural history is a particular individual deliberately selected by the author of a species, or it may be the only example of a species known at the time of original publication«¹²⁴ (Muttkowski 1911: »the single specimen on which a description should be based«¹²⁵; Hemming 1950: »The single specimen designated or indicated as »the type« by the original author at the time of the publication of the original description«¹²⁶).

Ergänzend dazu prägt R.A. Muttkowski 1910 den Ausdruck **Allotyp** (»allotype«), um damit bei Arten mit ausgeprägtem Sexualdimorphismus (↑Polymorphismus) den Typ des anderen Geschlechts als das des Holotyps zu bezeichnen (»the sex not designated by the holotype«¹²⁷).

Bestehen daneben noch weitere morphologische Typen innerhalb einer Art nebeneinander, schlägt C.T. Brues für diese das Wort **Morphotyp** (»morphotype«) vor: »the second form of a dimorphic sex«¹²⁸ (Frizzell 1933: »the type specimen of a different form of a dimorphic or polymorphic species«¹²⁹). Eine davon abweichende Bedeutung gibt R. Zangerl 1948 dem Wort, indem er darunter allgemein den Bauplan eines Organismus eines Typs versteht, genauer die Summe der Merkmale, die einen Typus von Organismen charakterisiert, und zwar im Gegensatz zu dem umfassenderen *strukturellen Plan*.¹³⁰ C. Patterson fasst den Ausdruck schließlich 1982 als die Liste der ↑Homologien (d.h. der Synapomorphien; ↑Systematik) einer monophyletischen Gruppe.¹³¹

Bereits seit Ende des 17. Jahrhunderts wird neben dem Ausdruck »Typus« für ein Belegexemplar einer Art im Englischen auch das Wort **Specimen** verwendet. Es wird besonders für Repräsentanten einer Art verwendet, die zwischen Naturforschern ausgetauscht werden (z.B. Insekten oder Herbarpflanzen). Bis ins 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck meist im Sinne von »Probe« verwendet, die eine ganze Reihe von Individuen umfasst (Anonymus 1669: »to send

Tab. 281. Terminologischer Vorschlag zur Abgrenzung von Typen zur Bezeichnung von Individuen in der Taxonomie (nach Banks, N. & Caudell, A.N. (1912). *The Entomological Code. A Code of Nomenclature for Use in Entomology*: 14f.).

Kriterium der Klassifikation nicht willkürlich ausgewählt, sondern aus der Natur der Gegenstände selbst gewonnen ist.¹²²

Später wird dieser Begriff des Typus im Sinne eines charakteristischen Repräsentanten einer Gruppe von Organismen auf ein Individuum bezogen, an-

over a Specimen of all Medicinal Herbs«¹³²; Derham 1702: »Of the first Kind [of gnats] I never saw but one Species, which I have here enclosed sent you a Specimen of, marked (Nr. 2. Lr.b.)«¹³³; Bosman 1705: »I have sent you herewith, as a Specimen, a Boxful, containing above a hundred of the most rare Species of [insects]«¹³⁴). Eindeutig zur Bezeichnung eines Individuums wird der Ausdruck erst seit Mitte des 18. Jahrhunderts verwendet (Klein 1747: »I could not easily count the Number of Legs, because, having but one Specimen, I was loth to destroy it«¹³⁵). Ähnlich wie ›Typus‹ transportiert auch ›Specimen‹ eine typologische Konnotation, obwohl es sich seit dem 18. Jahrhundert meist auf nur ein Individuum bezieht.

Niedergang des typologischen Denkens

In der heutigen Biologie sind typologische Vorstellungen durch das an der Evolution orientierte »Populationsdenken« (E. Mayr) zurückgedrängt (↑Population). Eine typologische Morphologie im Sinne Goethes, die noch bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts vereinzelte akademische Anerkennung findet (v.a. bei Troll in der Botanik sowie bei Naef und Portmann in der Zoologie)¹³⁶, wird danach kaum noch betrieben.

Insbesondere E. Mayr stellt seit Ende der 1950er Jahre das typologische Denken in direkte Opposition zu evolutionstheoretischen Vorstellungen (1959: »The assumptions of population thinking are diametrically opposed to those of the typologist. [...] For the typologist, the type (*eidōs*) is real and the variation an illusion, while for the populationist the type (average) is an abstraction and only the variation is real. No two ways of looking at nature could be more different«¹³⁷). Das Denken in Typen hält Mayr also für ein großes Hindernis auf dem Weg zur Formulierung einer Evolutionstheorie, und seine Überwindung bilde daher die größte Revolution der Biologie (»the greatest conceptual revolution that has taken place in biology«).¹³⁸ Auch andere prominente Vertreter der synthetischen Theorie der Evolution schließen sich dieser Sicht an. So bringt 1961 G.G. Simpson das traditionelle typologische Denken in einen Gegensatz zu einem modernen dynamischen Evolutionsverständnis: »Typological theory is inextricably linked with philosophical idealism, which on pragmatic grounds (if no others) must be excluded from modern science. The concept of distinct and static patterns cannot meaningfully be applied to real groups of organisms, which are parts of an evolutionary continuum and which are always highly variable.«¹³⁹

Fraglich ist allerdings, ob das Typuskonzept tatsächlich in Opposition zu einem evolutionstheoretischen Denken in Populationen steht. Denn manche

der von Mayr mit dem Typuskonzept verbundenen Vorstellungen werden von den Anhängern des typologischen Denkens tatsächlich nicht vertreten¹⁴⁰: So ist mit dem typologischen Denken nicht unbedingt ein »Fixismus« im Sinne der Behauptung der Unveränderlichkeit von Arten verbunden. Typologie (oder »Essenzialismus«) auf der einen Seite und »Fixismus« auf der anderen Seite betreffen im Grunde unterschiedliche Gegenstände: Das eine bezieht sich auf die Klassifikation natürlicher Gegenstände, das andere auf kausale Relationen (Amundson 2005: »Essentialism is a doctrine about natural kinds, not about the causal relations between these kinds. [...] In contrast, species fixism is a doctrine about causal relations – the causal relation of *generation* between parents and offspring. Essentialism may entail that a dog cannot transform into a cat, but it cannot (by itself) entail that a dog cannot *give birth* to a cat«¹⁴¹). Anhänger eines typologischen (essenziellistischen) Denkens halten also lediglich daran fest, dass Arten wie Hunde und Katzen ihrem Wesen nach verschiedene Gegenstände sind, ohne damit aber zu bezweifeln, dass diese aufgrund eines evolutionären Prozesses in genealogischen Beziehungen zueinander stehen (durch einen gemeinsamen Vorfahren). Von manchen Vertretern des typologischen Denkens im 20. Jahrhundert, z.B. von W. Troll, wird der Typus ausdrücklich als dynamisch, d.h. veränderlich entworfen (vgl. Abb. 533). Nicht richtig ist es außerdem, den typologisch argumentierenden Biologen vorzuwerfen, sie würden individuelle Variationen nicht berücksichtigen. Das Aufstellen von Typen wird vielfach gerade als klassifikatorisches Instrument zur Beschreibung und Analyse der Variation von Individuen in Populationen verstanden (vgl. Abb. 533). Das Denken in Typen muss also nicht gegen ein Denken in Populationen und gegen die Evolutionstheorie gerichtet sein; gekennzeichnet ist es im Wesentlichen durch die These eines »Primates der Morphologie« (Schindewolf 1962)¹⁴², nach der auch populationsorientierte Analysen in einem ersten Schritt Klassifikationen der vorhandenen (morphologischen) Mannigfaltigkeit (nach Typen) zu leisten haben.

Zu unterscheiden ist das Denken in Typen auch vom »Essenzialismus«. Beide kommen zwar darin überein, Klassifikationsverfahren zu sein; typologische Klassifikationen können aber im Gegensatz zu essenziellistischen unscharfe Ränder haben. Denn für essenziellistische Ansätze gibt es wesentliche (essenzielle) Merkmale, die der Klassifikation zugrund liegen; typologische Klassifikationen bestehen dagegen in der Auszeichnung eines typischen Vertreters einer Gruppe (↑Systematik: Tab. 271; 272).

Eine Wiederbelebung typologischen Denkens wird in letzter Zeit von entwicklungsbiologischer Seite versucht. Es wird dabei die Forderung aufgestellt, eine vollständige Evolutionstheorie müsse auch die Stabilität von Organisationstypen erklären.¹⁴³ Die von der Evolutionstheorie ausgehende naturgeschichtliche und an der äußeren Anpassung orientierte Darstellung wird dabei als unzureichend empfunden, um die »Gesetze der Form«, die in der Morphogenese wirksam sind, systematisch zu erfassen.¹⁴⁴

Die neueren typologischen Theorien verzichten darauf, den Typus quasi-normativ aufzuladen und ihn als den natürlichen Zustand einer Art oder eines höherstufigen Taxons auszuzeichnen. Sie vermeiden dadurch metaphysische Annahmen nach dem Modell des älteren Typusdenkens, die 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«.¹⁴⁵ Den neueren Vertretern des Typusbegriffs geht es vielmehr um eine Erklärung der langfristigen Stabilität bestimmter Bauplantypen. Als ein Typus erscheint dabei z.B. die Tetrapodenextremität, die über Hunderte von Jahrmillionen als eine in ihrem Aufbau weitgehend konservierte Struktur bewahrt wird. Der evolutionäre Entwicklungsbiologe G. Wagner ist 2007 der Auffassung, eine Erklärung für diese Stabilität einer Struktur könne nicht auf der Ebene von Selektions- und allgemein Populationsphänomenen gegeben werden, sondern müsse sich auf die Stabilität des Bauplans selbst beziehen: »entities like the tetrapod limb transcend the limits of species and there can be no population genetic mechanism which lends cohesion to these entities«.¹⁴⁶ Die Robustheit des Bauplans kann nach einem bekannten Modell als ein *homöostatisches Merkmalscluster* (Boyd 1991: »homeostatic property cluster«¹⁴⁷), d.h. als ein Gefüge von sich wechselseitig stabilisierenden Strukturen verstanden werden (↑Art). Im Sinne eines derartigen Gefüges sollen die Typen der evolutionären Entwicklungsbiologie als Hilfsmittel zur Erklärung des Verlaufs der Phylogenese dienen, die weitgehend unabhängig von Erklärungen über den Wert der Strukturen im Sinne von Anpassungen (an die Umwelt) Bestand haben (Lewens 2009: »developmental types [...] enable the explanation of pathways of evolutionary change independently of adaptationist concerns about relative fitness«¹⁴⁸).

Insgesamt kann die Geschichte der modernen Typusterminologie in der Biologie als der immer wieder neu einsetzende Versuch gelesen werden, das Abstrakt-Idealistische zu eliminieren und sich allein auf etwas Konkret-Gegebenes zu beziehen. Beson-

ders deutlich wird dies an dem letzten Kandidaten der Typologie, dem *Grundmuster* (s.u.). Dieser Begriff soll – entgegen seinem Wortlaut – gerade keine Schematisierung bezeichnen, sondern einen konkreten, einmal existierenden Organismus bezeichnen.

Unter dem Einfluss der Evolutionstheorie und der Gentechnologie, die Übergangsformen zwischen den Typen suchen oder zu konstruieren in Aussicht stellen, kann allgemein ein *Typenschwund* in der Geschichte der Biologie der letzten 150 Jahre konstatiert werden. Mit dem technischen Potenzial der realen »Typenbildung« (in der Biotechnologie) schwindet die Möglichkeit der begrifflichen »Typensetzung« (in der Taxonomie). Oder, wie ein distanzierter Beobachter der Biologie 1963 bemerkt: »Wir dürfen aus dem Typenschwund auf einen Schwerpunktwechsel im menschlichen Geist schließen. Er ist verbunden mit immer tieferen Einstiegen in das Ungesonderte und seine Geheimnisse. Indem der Geist sich dabei den typenbildenden und typenträchtigen Mächten nähert, erleidet er nowendig Einbuße an seiner typensetzenden Gewalt« (E. Jünger).¹⁴⁹

Typus und Biologie

Bei aller evolutionstheoretischen Kritik bleibt der Typusbegriff aber doch ein zumindest populäres Konzept. Für die Bemühungen zur Klassifikation der Vielfalt der Organismen erscheint der Begriff attraktiv, weil diese Vielfalt doch beschrieben werden kann als »diskontinuierliche Variation« (Bateson 1891)¹⁵⁰ oder »gruppenweise Anordnung bestimmter Merkmalsverteilungen« (Dobzhansky 1937)¹⁵¹. Vorteile gegenüber logischen Klassenbegriffen bietet das Konzept außerdem, weil es unscharfe Abgrenzungen ermöglicht: »Bei Typusbegriffen – im Gegensatz zu Gattungsbegriffen oder Klassenbegriffen – ist es nicht der Fall, dass Einzelgegenstände einfach unter sie fallen oder nicht unter sie fallen, sondern sie *entsprechen* ihnen mehr oder weniger gut. Jedes Element einer Klasse oder Menge ist genauso gut ein Element wie jedes andere; aber Individuen (»tokens«) können ihren Typus besser oder schlechter instantiieren« (McLaughlin 2005).¹⁵² Der Typusbegriff erscheint also geeignet, der Variation biologischer Gegenstände gerecht zu werden. Diese Gegenstände bilden eben nicht nur Elemente hierarchischer Systeme mit einander ausschließenden Mengen (wie sie als Ergebnis der Phylogenese entstehen: ↑Hierarchie: Abb. 208; Systematik: Abb. 503), sondern lassen sich auch in Ähnlichkeitsclustern ordnen.

Für die Wissenschaftstheorie der Biologie ist der Typusbegriff aber nicht allein im Hinblick auf klassifikatorische und morphologische Fragen von Bedeu-

tung. U. Krohs zeigt in seiner ›Theorie biologischer Theorien‹ (2004), dass wichtige Grundbegriffe der Biologie Bezüge zu typologischem Denken aufweisen. So lässt sich auch der fundamentale biologische Funktionsbegriff ausgehend von dem Typuskonzept bestimmen (↑Funktion): Funktionsträger sind demnach Teile eines Systems, die über Eigenschaften verfügen, die ihnen als Typ von etwas und nicht als jeweilige besondere Gegenstände (›token‹) zukommen. Ein funktionaler Teil eines Organismus ist nach dieser Theorie ein typfixierter Teil, d.h. eine Komponente, wenn sie »als *token* ihres *types* und nicht lediglich wegen ihrer individuellen Eigenschaften Teil der Entität ist«. ¹⁵³ Ein Herz beispielsweise sei nicht wegen seiner besonderen Eigenschaften als individueller Gegenstand ein Funktionsträger, sondern weil es über typische Eigenschaften verfüge, also solchen Eigenschaften, die konkreten Herzen typischerweise zukommen. Die *Typfixierung* der Merkmale eines Organismus erfolgt nach Krohs auf der Ebene der Genetik.

Bauplan

Das Wort ›Bauplan‹ erscheint seit Ende des 18. Jahrhunderts zunächst im außerbiologischen Kontext (Herder 1774: »Bauplan allmächtiger Weisheit«). ¹⁵⁴ 1841 wird es in einer allgemeinen Enzyklopädie definiert als »Plan zu einem zu errichtenden Bauwerke, besteht in Grundrissen u. Ansichten des Baues von allen Seiten, Längen- u. Querdurchprofilen u. Situation«. ¹⁵⁵

Der Vergleich eines Plans eines Gebäudes mit einer Darstellung der Anordnung der Organe in einem Organismus wird bereits im 18. Jahrhundert gezogen; so spricht C. de Bonnet von einem *architektonischen Plan* (»plan d'Architecture«), um den Typus von Tieren zu bezeichnen. ¹⁵⁶ Aber auch schon lange vorher, nämlich bevor sich der Begriff des ↑Organismus etabliert, wird zumindest implizit eine Parallele zwischen der Struktur eines Bauwerks und eines Organismus gezogen. So verwendet 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«). ¹⁵⁷

Das deutsche Wort ›Bauplan‹ erscheint seit den 1840er Jahren in Bezug auf die organische Welt. J.N. von Ringseis gebraucht es 1841 noch nicht in vergleichend-anatomischer, sondern entwicklungsbiologischer Perspektive: »Daß, wenn auch bewußtlos, vollständige Vorbilder, der auszuführende Bauplan des nachher auszubildenden Körpers, in der vegeta-

tiven Seele vorhanden seyen, zeigt auch der ganze Entwicklungsprozeß«. ¹⁵⁸ Bis zur Mitte des Jahrhunderts wird der Ausdruck aber selten verwendet (Brühl 1845: »Bauplan des Hinterhauptbeinkörpers« ¹⁵⁹; Steenstrup 1846: »die Einheit in dem Bauplan auch nahe stehender Formen« ¹⁶⁰; Schmidt 1849: »die Wirbelthiere [...] stimmen überein in der architectonischen Anlage, in dem Bauplane ihrer Organisation, sie tragen alle das Gepräge eines gemeinsamen Typus, einer gemeinsamen Grundform« ¹⁶¹).

Die später einschlägige morphologische Bedeutung des Wortes etabliert sich in den 1850er Jahren. H. von Helmholtz hält es 1853 für eine richtungweisende Idee Goethes, »dass die Verschiedenheiten in dem anatomischen Bau der verschiedenen Thiere aufzufassen seien als Abänderungen eines gemeinsamen Bauplanes oder Typus, bedingt durch die verschiedenen Lebensweisen, Wohnorte, Nahrungsmittel«. ¹⁶² Der Ausdruck findet sich wenige Jahre später bei C. Gegenbaur im Kontext der vergleichenden Anatomie und wird weitgehend gleichbedeutend mit ›Grundtypus‹ oder ›Grundform‹ gebraucht. ¹⁶³ K. Snell schreibt 1863: »Zu der Zeit dieser Organbildung war der Bauplan der menschlichen Knochen- und Gliederbildung schon entworfen. In dem Knochenbau aller Säugethiere ist dieser Bauplan streng enthalten.« ¹⁶⁴

E. Haeckel verwendet ›Bauplan‹ in seiner ›Generellen Morphologie‹ von 1866, wenn auch nur sehr vereinzelt ¹⁶⁵; sein meist gebrauchter entsprechender Terminus, den er wahrscheinlich von Bronn übernommen hat ¹⁶⁶, lautet *Grundform*. Dieses Wort erscheint am Ende des 18. Jahrhunderts in biologischen Schriften (Grohmann 1793 »[es] konnte doch nicht jedes [Elternteil], ob schon im Besitz der lebendigen Grundform des künftigen Geschöpfs, allein zeugen« ¹⁶⁷; Göden 1814: »organische Grundform; sie ist die Höchste, das Wesen im Organischen, das Innere im Organismus« ¹⁶⁸; von Uechtritz 1819: »Abweichungen von der Grundform (Pflanzenvarietäten« ¹⁶⁹). In der Botanik zu Beginn des 20. Jahrhunderts werden unter den ›Grundformen‹ die »physiognomischen Haupttypen« von Pflanzen verstanden, die verschiedenen verwandtschaftlichen Gruppen angehören können (Du Rietz 1921). ¹⁷⁰

1874 identifiziert Haeckel den neuen Begriff des Bauplans, den er meist in Anführungszeichen setzt, mit dem älteren Begriff des Typus. Der Bauplan bestimme »die eigenthümliche Lagerung und Verbindung der constituirenden Organe«. ¹⁷¹ Jedem der sieben von Haeckel unterschiedenen Stämme des Tierreichs sei ein Bauplan und ein Typus eigen: »soviel Typen, soviel Phylen«. ¹⁷² Wenig später wird der

Begriff des Bauplans auch von anderen Zoologen und Botanikern verwendet.¹⁷³

T. Boveri bezeichnet 1906 als ›Bauplan‹ die »stilistische Übereinstimmung« in der Anordnung der inneren Organe, wie sie z.B. bei Wal und Maus vorliegt; er grenzt diese Übereinstimmung von einer »funktionellen« Ähnlichkeit zwischen Hai und Wal ab, die sich aus einer ähnlichen Lebensweise ergebe.¹⁷⁴ In einem Handbuchartikel von 1914 stellt L. Rhumbler dar, dass es die Aufgabe eines Bauplans sei, die »Lagerung der Organe im Tierkörper, die Körperregionen, kurz das Anordnungsprinzip der unter sich unterscheidbaren Bestandteile des Tierkörpers und, soweit möglich, auch die zweckentsprechende Brauchbarkeit der betreffenden Lagerungsverhältnisse der Körperteile im Tierganzen anzugeben bzw. aufzuklären«.¹⁷⁵ Ein Bauplan dient danach also zur Darstellung sowohl der Lage- als auch der Funktionsverhältnisse der Teile in einem Körper. Als zentrale Elemente des Bauplans werden die Achsen- und Symmetrieverhältnisse eines Organismus angesehen, insgesamt alle diejenigen Aspekte, die von Haeckel 1866 zur *Promorphologie* (Grundformenlehre) gerechnet werden (↑Morphologie).

Einer der ersten Biologen, bei dem der Begriff des Bauplans eine wichtige theoretische Rolle erhält, ist J. von Uexküll. Nach von Uexküll werde das Aufstellen eines Bauplans »durch Vergleichung« ermöglicht; in ihm sei wesentlich das Muster der Anordnung der homologen Organe dargestellt. Von Uexküll versteht unter dem Begriff zweierlei: zum einen »die räumlich gegebene Anordnung der Teile in einem Ganzen«, zum anderen »den Betriebsplan einer Maschine und den Funktionsplan eines Lebewesens«.¹⁷⁶ Auch von Uexküll rechnet also nicht nur die räumlichen Verhältnisse zum Bauplan, sondern auch die funktionalen Beziehungen der Teile zueinander, ja man werde in einem Bauplan »auf den ersten Blick nur funktionelle Beziehungen erkennen können«.¹⁷⁷

Ein Bauplan kann neben der Beschreibung der topografischen Relation der Teile eines Organismus zu einem Zeitpunkt auch die zeitliche Sequenz der Veränderung der Teile beinhalten. Meist wird ein Bauplan nicht für ein einzelnes Individuum, sondern für eine taxonomische Gruppe, z.B. eine Klasse oder einen Stamm aufgestellt. B. Rensch bezeichnet 1947 als ›Bauplan‹ in diesem Sinne kurz »die Merkmale einer höheren systematischen Einheit«.¹⁷⁸ Üblich ist es bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts, in Bauplänen allein solche Merkmale anzugeben, die ↑Homologien darstellen. So stellt C. Gegenbaur 1859 fest, »dass homologe Bildungen von Organen nur innerhalb bestimmter grösserer Thierabtheilungen

wahrzunehmen sind, woraus denn der gemeinsame Bauplan, der allen hieher zu rechnenden Wesen zugrunde gelegt ist, hervorleuchtet«.¹⁷⁹ Und bei von Uexküll heißt es 1920/28, ein Bauplan beschränke sich auf die Darstellung »der Anordnung homologer Organe«.¹⁸⁰ Im 20. Jahrhundert wird – im sachlichen Anschluss an diese älteren Auffassungen –, der Bauplan mit der Summe der homologen Merkmale eines Taxons identifiziert (Valentine 1986: »particular assemblages of homologous architectural and structural features«¹⁸¹).

Eine Definition des Artbauplans im Sinne einer durch Abstraktion gewonnenen organischen »Konstruktion« gibt W. Verraes 1981: »A species (specific-) Bauplan is a construction on a higher degree of abstraction than is used for the description of an individual. It is built up by features which are similar in Bauplan-stages [i.e., »the Bauplan of an organism at one moment (or a small period) of its life-time«] of different individuals. Thus, mere individual features are omitted, which implies that the specific Bauplan is not observed as such in any individual«.¹⁸²

Die heutige Auffassung sieht in einem Bauplan eine idealisierte Darstellung der Anordnung der Teile eines Organismus, so wie sie typisch für die systematische Gruppe ist, zu der der Organismus gerechnet wird. Ein Bauplan enthält damit eine Beschreibung oder grafische Darstellung des Musters der homologen Merkmale einer Gruppe von Organismen (↑Homologie). Übereinstimmungen von Organismen in ihrem Bauplan bedeuten also nicht Ähnlichkeiten hinsichtlich der Funktionen der beschriebenen Teile, sondern allein eine Abstammungsverwandtschaft. Die Möglichkeit der Erstellung von Bauplänen beruht auf der hohen Konservierung von Strukturen im Laufe der Evolution trotz Wechsels ihrer Funktionen. Die von der Evolutionstheorie ausgehenden Ansätze verfolgen damit das Ziel, den Bauplan von seinem unsicheren Status einer bloßen Abstraktion mit unklarer objektiver Referenz zu befreien und ihn als eine Form mit realer Verkörperung zu verstehen, nämlich als Form, die sich aus Homologien, d.h. den realen Verwandtschaftsverhältnissen der Organismen ergibt.

Verbreitet ist es im Rahmen des neueren Ansatzes der evolutionären Entwicklungsbiologie (↑Entwicklung), einen Bauplan primär als eine entwicklungsbiologisch bedingt stabile Struktur zu verstehen. Im Zeithorizont der Evolution entstehen und vergehen Baupläne, über relativ lange Zeiträume sind sie aber aufgrund ihrer entwicklungsbiologischen Stabilität konstant: »The need is not to regard the Bauplan as the idealized, unchangeable abstraction of Geoffroy

but to treat it as a fundamental, structural, phylogenetic organization that is constantly being maintained and preserved because of how ontogeny is structured« (Hall 1999).¹⁸³

Von nicht wenigen Evolutionsbiologen wird das Konzept des Bauplans aber ganz abgelehnt. M. Ghiselin argumentiert 2010, das Konzept sei eng mit der idealistischen Morphologie verbunden, insofern es auf eine essenzialistische Definition von Taxa bezogen sei. Im Rahmen einer evolutions-theoretischen Konzeption, in der alle taxonomische Kategorien Individuen darstellten und insofern als raum-zeitlich konkrete Einheiten und nicht über essenzielle Merkmale definiert werden könnten, sei das Konzept schlicht überflüssig: »when we are discussing taxonomic groups, which are individuals, not classes, there is no need whatsoever for a Bauplan that ›defines‹ a taxon. [...] Der Bauplan ist ein Aberglaube.«¹⁸⁴

Nach klassischer Auffassung entspricht jedem Stamm ein Bauplan (Haeckel 1874: »soviel Typen, soviel Phylen«; s.o.); zirkulär oder zumindest redundant wird die Bestimmung allerdings, wenn umgekehrt ein Stamm über das Vorhandensein eines einheitlichen Bauplans charakterisiert wird.¹⁸⁵ Manche Biologen sehen aber gerade in dem Vorliegen eines einheitlichen Bauplans einen Grund für die Realität, d.h. den nicht-konventionellen Charakter von Stämmen (Bromham 2003: »phyla represent a fundamental level of organization«).¹⁸⁶

Die konkreten Abbildungen von Bauplänen, die sich in Lehrbüchern der Zoologie finden, beziehen sich oft nicht auf den taxonomischen Rang des Stamms, sondern den der »Klasse«. Baupläne werden also z.B. für die Gruppe der Schnecken, Kopffüßer, Insekten, Seeigel, Vögel oder Säugetiere dargestellt (vgl. Abb. 534), nicht aber für Weichtiere, Gliederfüßer, Stachelhäuter oder Chordatiere.

Der Bauplan als »constraint«

In Bezug auf die evolutionäre Entwicklung eines Organismus wird sein Bauplan oft als *Einschränkung* oder Kanalisierung eines Entwicklungspotenzials gesehen: Der Bauplan ermöglicht bestimmte evolutionäre Transformationen, macht aber gleichzeitig andere unmöglich. In diesem Sinne spricht

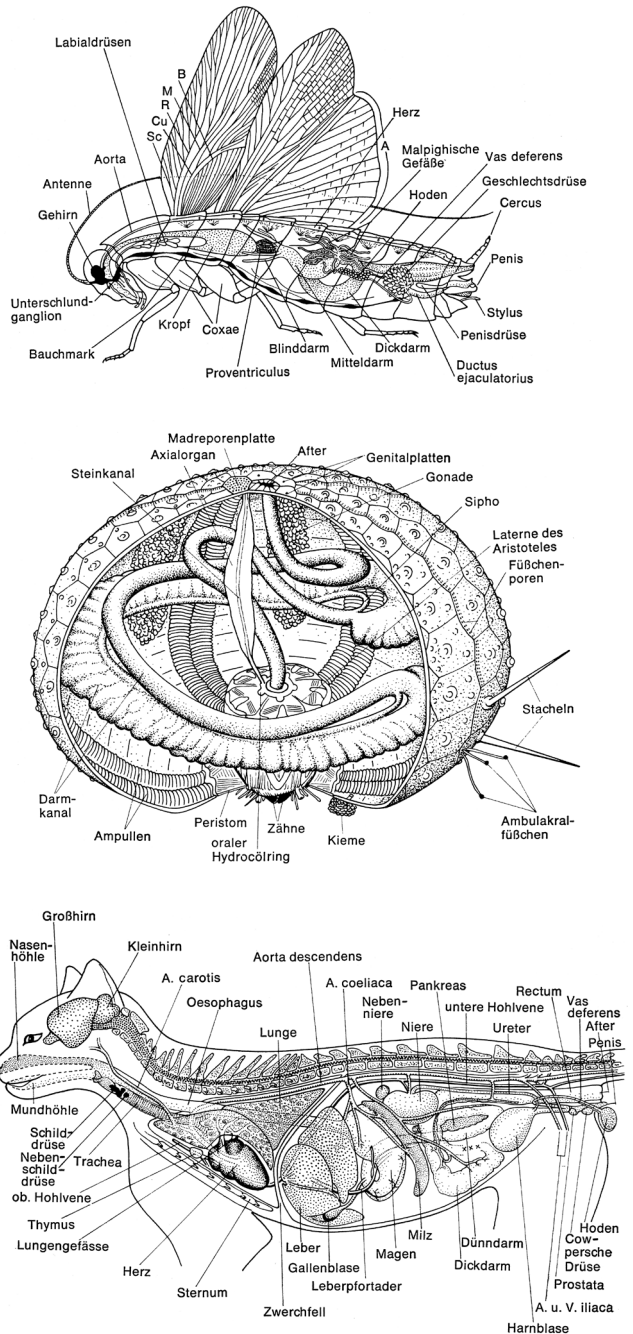


Abb. 534. Drei »Baupläne« von taxonomischen Gruppen (»Klassen«) der Metazoen, nämlich von Insekten, Seeigeln und Säugetieren (aus Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1972/81). Kurzes Lehrbuch der Zoologie (3. Aufl.): 413, 430, 485) (in der 1. und 2. Auflage sind die ersten beiden Abbildungen nicht enthalten).

B. Rensch 1947 von dem *Entwicklungszwang*, der mit der »Organisation der Tierkörper« und den jeweiligen Umweltverhältnissen gegeben sei.¹⁸⁷ (In anderer Bedeutung, nämlich für einen allgemeinen Zwang zur Höherentwicklung erscheint der Ausdruck bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts, z.B. bei H. Planck 1905: »der Entwicklungszwang liege im Wesen der Materie«.¹⁸⁸)

In der englischsprachigen Literatur ist für die morphologische Bedeutung meist von *constraints* (»Einschränkungen«) die Rede.¹⁸⁹ Dieser Ausdruck wird seit Mitte der 1960er Jahre verwendet. P. Weiss gebraucht ihn 1967 im Zusammenhang mit Phänomenen der Selbstorganisation und erläutert ihn als Rahmen von integrierten Interdependenzen (»frame of integral interdependencies«).¹⁹⁰ Bei Prozessen der Selbstorganisation können nach Weiss aus Wechselwirkungen (»interactions«) wechselseitige Abhängigkeiten (»interdependencies«) entstehen (↑Wechselseitigkeit).¹⁹¹ Frühe Interaktionen der Systemkomponenten legen also die spätere Entwicklung des Systems fest (»Through their results, dynamics modify the setting for subsequent dynamics. Dynamically created forms, if somehow consolidated, become moulds for the course of further activity«).¹⁹²

Im entwicklungsbiologischen Zusammenhang wird »constraints« 1985 definiert als eine Verschiebung in der Bildung von Phänotypen oder ihrer Variabilität, die durch die Struktur oder Dynamik des Entwicklungssystems bedingt ist (Maynard Smith et al. 1985: »A developmental constraint is a bias on the production of variant phenotypes or a limit of phenotypic variability caused by the structure, character, composition, or dynamics of the developmental system«).¹⁹³ Unterschieden werden kann zwischen *universalen constraints*, die für alle Organismen gelten und sich aus unveränderlichen physikalischen Gesetzen ergeben (z.B. den Hebelgesetzen), und *lokalen constraints*, die für einen bestimmten Bauplan eines Taxons von Organismen gilt. Bauplanmerkmale bilden eine Einschränkung für weitere Entwicklungen, weil sie in das komplexe Merkmalsgefüge des Organismus eingebettet sind, weil also die Merkmale in ihrer Bildung, Struktur und Funktion wechselseitig voneinander abhängen: Die Veränderung eines Merkmals würde eine Kaskade weiterer Veränderungen nach sich ziehen. *Constraints* werden in der Regel als Hemmnisse für Anpassungsprozesse durch Selektion verstanden, die Unterscheidung von *constraints* und Selektion ist aber nicht immer einfach. So kann die Selektion selbst in einigen Kontexten als *constraint* wirken, insofern sie eine Population auf ein lokales Optimum der Fitness festlegt und verhindert, dass ein

benachbartes globales Optimum der Fitness erreicht wird (Maynard Smith et al. 1985: »Some constraints arise from the hill-climbing nature of the evolutionary processes underlying adaptation«).¹⁹⁴ Ein in der Evolution neu entstandenes Merkmal kann sich von einer isolierten zufälligen Veränderung allmählich zu einem Bauplanmerkmal entwickeln, indem die Ausbildung anderer Merkmale von ihm abhängig werden (Kaspar 1977: »Fixierungsweg«¹⁹⁵; Maynard Smith et al. 1985: »Constraints Resulting from Canalizing Selection«¹⁹⁶).

In der Erklärung konkreter Merkmale gelten die *constraints* häufig als Alternative zur Annahme einer ↑Anpassung: S.J. Gould und R.C. Lewontin zeigen in einer bekannten Analyse aus dem Jahr 1979, dass selbst komplexe Strukturen Ergebnis nicht eines Anpassungsprozesses, sondern allein Ausdruck eines konstruktiven Zwanges sein können. So seien die sogenannten »Spandrillen« eines Gebäudes mit einer Kuppel (Hängezwickel, Pendentifs), d.h. Wandelemente in Form eines räumlich gekrümmten Dreiecks, die den Übergang vom Grundriss des Gebäudes zur Rundung des Kuppelgrundrisses vermitteln, trotz ihrer häufig starken ornamentalen Betonung nicht als Strukturteil, dessen Anwesenheit einer besonderen Erklärung bedarf, zu interpretieren, sondern sie würden vielmehr eine schlichte architektonische Notwendigkeit einer auf einem eckigen Grundriss errichteten Kuppel darstellen. Die architektonische Analogie hat allerdings ihre Tücken: Einerseits sind Pendentifs nicht die einzige Möglichkeit, um eine Kuppel mit geraden Wandelementen zu verbinden; sie sind also keine bauplanbedingten »Zwänge« im strengen Sinne (Houston 1990).¹⁹⁷ Andererseits gibt es gute architektonische Gründe, Pendentifs in einem Bauwerk zu verwenden (Mark 1996)¹⁹⁸; architektonisch können sie also als »adaptiv« beurteilt werden (aber nicht als Träger von Kunstwerken). Mit einem anderen gouldschen Begriff können die Pendentifs also als kunsthistorische *Exaptationen* (↑Anpassung) gelten: Strukturen, die ursprünglich im Kontext einer anderen (nämlich architektonischen) Funktion entstanden sind, bevor sie ihre später primäre Funktion als Träger von Gemälden übernommen haben.

In einem biologischen Beispiel von Gould und Lewontin wird das Kinn des Menschen als *constraint* gedeutet, das sich aus den Entwicklungsprozessen der Kieferknochen ergibt, und damit nicht als Anpassung interpretiert.¹⁹⁹ Nach dieser Erklärung durch Verweis auf *constraints* sind es also Zwänge der Konstruktion, die eine Formeigentümlichkeit bedingen. Die Organismen sind damit nicht allein unter der Perspektive der optimalen Lösung eines Konstruktionsproblems

zu verstehen, sondern müssen gleichzeitig als Träger einer historischen Bürde, die sich aus ihrem Bauplan ergibt, betrachtet werden.

Im Kontext der Adaptationismus-Debatte wird allerdings ein etwas anderer Begriff des *constraints* verwendet als im Zusammenhang der Entwicklungsbiologie: Während im einen Fall die Behauptung eines *constraints* eine gegenüber der Anpassung alternative Erklärung zum Vorhandensein eines Merkmals liefert, wird damit im anderen Fall eine Einschränkung der Variabilität eines Merkmals beschrieben.²⁰⁰ Evolutionsbiologisch dürfen die *constraints* auch nicht allein als negative Faktoren beurteilt werden, die bestimmte Entwicklungswege ausschließen; sie können vielmehr auch als positive, generative Faktoren gesehen werden, die wesentlich die Evolutionsfähigkeit von Bauplänen ermöglichen und damit eine Erklärung für kanalisierte und gerichtete Evolutionsmuster liefern.²⁰¹

Constraints sind stets relativ zu einem bestimmten Merkmal und relativ zu einer Verwandtschaftsgruppe zu formulieren. Für diese Gruppe haben die *constraints* eine veränderungseinschränkende Wirkung; eine langfristige evolutionäre Veränderung und damit ein Verlust der Einschränkung ist aber nie ausgeschlossen. *Constraints* haben also eine zeitliche Erstreckung und sind selbst Einheiten mit einer evolutionären Geschichte (Schwenk & Wagner 2003: »Constraints are attributes of living systems and as such, they arise, evolve, and eventually disappear. In other words, constraints have phylogenetic continuity«).²⁰² *Constraints* sind außerdem relativ zu einem bestimmten Entwicklungsstadium zu formulieren, im Hinblick auf das sie ein Hemmnis der Veränderung (durch Selektion) darstellen. K. Schwenk und G. Wagner definieren ein *constraint* im Jahr 2003 dementsprechend als einen Mechanismus oder Prozess, der die evolutionäre Reaktionsfähigkeit eines Merkmals auf externe Selektion begrenzt und in einem bestimmten Entwicklungsstadium wirksam ist (»a mechanism or process that limits or biases the evolutionary response of a character to external selection acting during the focal life stage«).²⁰³ Auf *constraints* basierende Erklärungen fungieren damit als eine Alternative zu solchen Erklärungen, die auf dem Konzept der ↑Anpassung an eine externe Umwelt beruhen: Im Falle der *constraints* wird die langfristige Konstanz von Merkmalen über *evolutionär stabile Konfigurationen* (Wagner & Schwenk 2000: »evolutionarily stable configurations«²⁰⁴) der inneren, bauplanbedingten morphologisch-physiologischen Verhältnisse erklärt, im Falle der Anpassung über die Konstanz von Faktoren der äußeren Umwelt. Ebenso

wie Anpassungserklärungen (↑Anpassung) bedürfen auch Erklärungen mittels *constraints* einer Vergleichssituation, d.h. einer Gruppe von Organismen, in der das betreffende Merkmal nicht als Ergebnis der Selektion bzw. des *constraints* stabilisiert ist.

Funktionsplan

Der Ausdruck »Funktionsplan« erscheint zuerst 1899 im Rahmen der Bewusstseinspsychologie (Marcus 1899).²⁰⁵ Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird er auf die Gehirnanatomie bezogen (Anton 1906: »Funktionsplan des ganzen Gehirnes«²⁰⁶; Weiß 1907: »Unterschied im Bau- und Funktionsplan [des Gehirns] höherer und niederer Wirbeltiere«²⁰⁷), bevor er sich als allgemeiner biologischer Terminus, der parallel zu »Bauplan« gebildet ist, etabliert. In dieser allgemeinen biologischen Bedeutung verwendet J. von Uexküll den Begriff seit 1908.²⁰⁸ Er versteht ihn meist als einen Aspekt von »Bauplan«; in ihm werde »nicht die Form allein, sondern auch die Leistungen der einzelnen Teile und ihre Einfügung ins Gesamtgetriebe zur Anschauung gebracht.«²⁰⁹

Von Uexküll verwendet seit 1913 parallel dazu auch den Ausdruck **Leistungsplan**.²¹⁰ Unter einem Leistungsplan versteht von Uexküll eine Beschreibung der »dreifachen Harmonie«, die im Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt besteht: »erstens zwischen Umwelt und Rezeptoren, zweitens zwischen Rezeptoren und Effektoren im Tiere selbst und drittens zwischen Effektoren und Wirkungswelt«.²¹¹ Bei von Uexküll ist dieser Begriff also in seiner wahrnehmungsphysiologisch fundierten Analyse des Organismus-Umwelt-Verhältnisses verankert (↑Umwelt). Im sozialwissenschaftlichen Kontext erscheint der Ausdruck »Leistungsplan« bereits 1868 bei S. Oppenheim (»Leistungsplan oder Statuten, die die Art und Weise, wie die Leistungen zu vollziehen [sind], fixiren«²¹²).

In Abgrenzung von einem Bauplan betrifft ein Funktions- oder Leistungsplan nicht die Struktur und relative Lage der Körperteile zueinander, sondern die als Anpassungen an die jeweiligen Funktionen entstandenen Merkmale und Merkmalssyndrome. In einem Funktionsplan können also insbesondere die als ↑Analogien identifizierten Funktionsgleichheiten von Körperteilen in ihrem Zusammenwirken als System dargestellt werden.

Nach A. Meyer-Abichs Erläuterung von 1963 drückt der Funktionsplan das physiologische Verhalten einer Formgestalt aus.²¹³ Weil der Funktionsplan vielfach die Relation des Organismus zu seiner Umwelt betrifft, sind es v.a. die äußeren Körperteile und

die Gestalt des Organismus, die von einer Änderung des Funktionsplans betroffen sind. Delphine und Fische weisen z.B. einen grundlegend anderen Bauplan auf, sie verfügen aber über einen in vielem ähnlichen Funktionsplan (aufgrund gleichgerichteter Anpassungen an das Schwimmen im Wasser); Delphine und Fledermäuse haben dagegen einen grundlegend verschiedenen Funktionsplan, ihr Bauplan ist aber sehr ähnlich (aufgrund der gemeinsamen Zugehörigkeit zu der Verwandtschaftsgruppe der Säugetiere).

Dieser Differenzierung entsprechend ordnet H.-W. Koepcke 1971 dem Bauplan diejenigen Strukturen zu, die die inneren Lebensvorgänge betreffen, die also nur eine indirekte Umweltbeziehung aufweisen (z.B. das Verdauungs-, Zirkulations- oder Regulationssystem); in dem Leistungsplan sind nach Koepcke dagegen diejenigen Teile und Funktionen dargestellt, welche in direkter Beziehung zur Umwelt stehen (z.B. Ernährung, Schutz und Lokomotion).²¹⁴

Grundmuster, Grundplan, Körpergrundgestalt

Der Ausdruck *Grundmuster* wird seit den 1820er Jahren in der Biologie gebraucht (von Schrank 1824: »alle Blüten [müssen] nach einerley Grundmuster gebaut seyn«²¹⁵). In terminologischer Verwendung erscheint er in den morphologischen Diskussionen in der Mitte des 20. Jahrhunderts. Der Entomologe G.F. Ferris verwendet ihn seit 1942 (»basic pattern«).²¹⁶ Er bemüht sich darum, aus der Mannigfaltigkeit der Insektenformen ein altes Muster (»ancient pattern«) zu identifizieren, das den Bau der gemeinsamen Vorfahren aller Insekten wiedergibt. Sein Programm formuliert er 1943 als Rekonstruktion des Grundmusters der Insekten (»reconstruction of the basic pattern of insects«).²¹⁷ Methodisch sieht Ferris den Morphologen in einer ähnlichen Rolle wie den Archäologen, der eine vergangene Kultur rekonstruiert. Das Material für den Morphologen bildeten die Formen der verschiedenen rezenten Insekten, aus denen das gemeinsame Grundmuster herauszulesen sei. Ferris rückt seinen Begriff des Grundmusters in die Nähe des Genotypkonzepts und ist der Auffassung, ihm entspreche im Gegensatz zum morphologischen Typus eine reale Einheit in der Natur. H. Weber wendet 1952 kritisch dagegen ein, dass auch das (genetische) Grundmuster im Sinne von Ferris nur als reale Einheit *betrachtet* werden könne, aber ebenso wenig einen beobachtbaren Gegenstand darstelle wie der Typus.²¹⁸

In der phylogenetischen Systematik wird unter einem »Grundmuster« die Gesamtheit der Merkmale eines Organismus verstanden, die zur Stammart einer monophyletischen Gruppe gehört. P. Ax bestimmt

1984 das »Grundmuster der geschlossenen Abstammungsgemeinschaft der Natur« als »singuläres gruppenspezifisches Muster von Merkmalen«.²¹⁹ Ein Grundmuster in diesem Sinne verfüge über mindestens eine evolutive Neuheit (Apomorphie), die es als Beschreibung einer Stammart ausweist. Nach Ax sind die rezenten Säugetiere durch ein Grundmuster ihrer gemeinsamen Stammart mit über 60 evolutiven Neuheiten charakterisiert. Insofern das Grundmuster sich auf die Merkmale nur einer Art, der »Stammart«, bezieht, ist es nicht für alle Organismen der aus dieser Stammart entstandenen Arten des monophyletischen Taxons kennzeichnend; aus der Stammart hervorgegangene Arten können also von dem Grundmuster der Stammart abweichen.²²⁰

Zwei verwandte Konzepte des Grundmusters sind der *systematische Typus* von A. Remane (s.o.) und der *Grundplan* von W. Hennig. Ein systematischer Typus stellt für Remane nicht eine »Idee« oder »gedankliche Abstraktion« dar, sondern »ein Wesen, das als Art einmal tatsächlich existiert hat«²²¹. Ambivalent bleibt diese Bestimmung, weil damit nicht klar gestellt ist, ob es sich bei dem systematischen Typus um ein konkretes Individuum oder einen abstrakten Typ handelt.

W. Hennig verwendet den Ausdruck »Grundplan« seit seiner wichtigen Monografie zur phylogenetischen Systematik von 1950 (»den gemeinsamen Grundplan«).²²² Später definiert er den Grundplan einer taxonomischen Gruppe als die »Angabe aller Merkmale, die bei der angenommenen, nur den Arten dieser Gruppe gemeinsamen Stammart entstanden sind und unverändert oder verändert an die Nachkommenarten weitergegeben worden sind«.²²³ Weil der Grundplan so über Merkmale definiert ist, stellt er ein abstraktes Schema dar, das eine Art im Hinblick auf die an sie anschließende Evolutionsgeschichte charakterisiert.

In einem allgemeinen, nicht streng terminologischen Sinn ist das Wort »Grundplan« in der Biologie seit langem verbreitet; es erscheint bereits in der Mitte des 18. Jahrhunderts (Brandenburg 1749: »[die Natur wirkt] nach demselben Bilde, und überschreitet niemahls, ohne eine widernatürliche äußerliche Gewalt, diesen Grundplan. Nicht ohne Ursache haben daher die Naturforscher in dem Saamen einer jeden Pflanze, die Anlage des ganzen Baumes oder des ganzen Gewächses vermuthet«²²⁴; Hortensius 1758: »Nach dem Grundplane, welchen der weise Schöpfer in die Natur und ganze Haushaltung der Fische gelegt, muß jede Gattung derselben an den Orten brüten, an und in welchen Wassern ihre Conception geschehen/ die junge Brut belebet/ und ihr eine ge-

deyhliche Nahrung werden kann«²²⁵). Häufiger wird der Ausdruck in den Schriften zur vergleichenden Anatomie des 19. Jahrhunderts gebraucht, so 1835 bei F.S. Voigt: »Die Zahl und relative Gestalt dieser Knochen [der Wirbeltiere] ist zwar, sowohl bei den verschiedenen Klassen, als selbst den Thieren einer einzelnen, ungleich, aber immer behauptet doch das Gerippe sämmtlicher Skeletthiere ein und denselben Grundplan, so daß man nach einem Muster desselben (*typus*) alle Skelete gegen einander halten und nach ihm vergleichend beurtheilen kann.«²²⁶ Später verwendet u.a. C. Gegenbaur (1855; 1859) den Ausdruck.²²⁷

Verwandt mit dem Begriff des Grundmusters ist auch der von F. Seidel 1936 geprägte Terminus *Körpergrundgestalt*.²²⁸ Eine Körpergrundgestalt ist nach Seidel ein für jeden Tierstamm kennzeichnendes Anordnungsmuster der Körperteile seiner Mitglieder; es bringe den »Stammtypus« zur Anschauung.²²⁹

Weil es sich dabei um ein bestimmtes ontogenetisches Entwicklungsstadium handelt, schlägt K. Sander dafür 1983 die Bezeichnung *phylotypisches Stadium* (»phylotypic stage«) vor.²³⁰ Das phylotypische Stadium ist nach Sander diejenige Phase der individuellen Entwicklung, in der sich alle Angehörigen eines Stammes am meisten ähneln. Auf dieser Stufe befinden sich alle Körperteile als undifferenzierte Zellhaufen in einer typischen Form und relativen Lage zueinander. Das phylotypische Stadium der Wirbeltiere ist nach Sander u.a. durch Chorda, Neuralrohr und Kiemenspalten charakterisiert. Ob sich ein solches Stadium wirklich durchgehend angeben lässt, ist umstritten.²³¹

Organisationstyp

Der Ausdruck erscheint im Französischen vereinzelt seit Ende des 18. Jahrhunderts, so 1783 bei É.-C. Marivetz und L.-J. Goussier (»Dieu a coordonné à chaque type d'organisation un système de sensations, d'idées, d'intelligence, d'opérations intellectuelles propres à chaque espece«²³²) und 1798 bei A. Leroy in Bezug auf den morphologischen Bauplan von Tieren, insbesondere Haustieren, der sich von einer Generation an die nächste vererbt.²³³ Im Plural gebraucht H. de Blainville 1814 den Ausdruck (»types d'organisation«²³⁴) für zwei Bautypen bei Mollusken. In seiner Übersicht über das Tierreich, »angeordnet nach seiner Organisation«, verwendet G. Cuvier den Ausdruck 1817 (»Les myriapodes ou mille-pieds sont les seuls dont la bouche offre un autre type d'organisation, que j'exposerai en traitant de ces insectes«).²³⁵

Im Anschluss an Cuviers Einteilung der Organismen in vier Zweige (»embranchements«) verwendet auch K.E. von Baer 1826-27 im Deutschen den Ausdruck »Organisationstypen« bei Tieren.²³⁶ In seinem Hauptwerk von 1828 spricht von Baer von einem »Typus der Organisation«, den er mit dem »Lagerungsverhältniß der Theile« gegeben sieht.²³⁷ Diese Typen sind nach von Baer auch in ihrer Embryogenese voneinander unterschieden; in seiner individuellen Entwicklung durchlaufe ein Tier eines Typs also nicht andere Typen, wie dies von Biologen vor von Baer (gemäß dem »biogenetischen Grundgesetz«; ↑Entwicklung) angenommen wurde: »Der Embryo des Wirbelthiers ist schon anfangs ein Wirbelthier, und hat zu keiner Zeit Uebereinstimmung mit einem wirbellosen Thiere.«²³⁸ Auch vor dem Gebrauch bei von Baer erscheint das Wort »Organisationstyp« im Deutschen (offenbar zuerst 1823 in der Übersetzung einer Schrift A. von Humboldts: »Organisations-Typen«).²³⁹

Im 20. Jahrhundert dient der Begriff des Organisationstyp vielfach dazu, auf einer nicht-phylogenetischen, sondern rein morphologischen Basis Typen von Organismen gegeneinander abzugrenzen. W. Rothmaler schlägt 1948 ein taxonomisches System für alle Organismen vor, in dem er vier Reiche unterscheidet, die er auch »Organisationstypen« nennt: (1) die kernlosen *Anucleobionta* (u.a. die Bakterien), (2) die einzelligen oder thallosen *Protobionta* (Einzeller, Algen, Pilze, Flechten), (3) die vielzelligen *Cormobionta* (Pflanzen mit Spaltöffnungen) und schließlich (5) die vielzelligen *Gastrobionta* (Tiere mit Magen-Darm-Kanal) (↑Taxonomie).²⁴⁰ Wenig später diskutiert A. Arber Goethes Vorstellungen einer Urpflanze unter diesem Titel (»organisation type«²⁴¹), und E. Fauré-Frémiet bezeichnet damit 1957 den Bau der Protisten, sofern sie aus nur einer Zelle bestehen (»type d'organisation«).²⁴² Einen Überblick über die Organisationstypen der Tiere gibt P. Ax 1960.²⁴³

In der Botanik hat sich der Terminus »Organisationstyp« für morphologisch einheitlich gebaute Pflanzen, die nicht miteinander verwandt sein müssen, etabliert. Er wird in dem von F. Ehrendorfer bearbeiteten Teil ab der 32. Auflage von Strasburgers »Lehrbuch der Botanik« (1983) verwendet und dort definiert als Organismengruppen, »die zwar nicht notwendigerweise verwandt sind, aber in Merkmalen ihrer äußeren (d.h. morphologischen) bzw. auch inneren (d.h. anatomischen und cytologischen) Organisation weitgehend übereinstimmen. Organisations-typen entsprechen vielfach Entwicklungs- bzw. Organisationsstufen und spiegeln dann die im Verlaufe der Evolution mehrfach unabhängig vollzogenen

Anpassungen an die hauptsächlichen Lebensbedingungen auf unserer Erde und die allgemeine Höherentwicklung der Organismen wider.«²⁴⁴ Ehrendorfer unterscheidet für die Botanik sieben Organisationstypen: Bakterien, Prokaryotische Algen, Eukaryotische Algen, Schleimpilze, Pilze, Flechten sowie Moose und Gefäßpflanzen (Embryophyta). In der 35. Auflage von 2002 und in der 36. Auflage von 2008 des ›Strasburger‹ ordnet J.W. Kadereit im Gegensatz zu Ehrendorfer auch die Organisationstypen in einem hierarchischen System an; so werden sowohl die Embryophyten (Moose, Farne und Samenpflanzen) als auch die Tracheophyten (Farne und Samenpflanzen) und Pteridophyten (Farne) allein als ›Organisationsstufen‹ bezeichnet.²⁴⁵

Organisations- und Entwicklungsstufe

In älteren Auflagen des ›Strasburger‹ teilt D. von Denffer die Pflanzen bereits in die »drei großen« Organisationsstufen der *Protophyten*, *Thallophyten* und *Cormophyten* (↑Taxonomie).²⁴⁶ Im Deutschen wird der Ausdruck **Organisationsstufe** seit Beginn des 19. Jahrhunderts verwendet (Wagner 1803: »Individuen von dieser Organisationsstufe«²⁴⁷; Wolf 1806: »Die Hauptsysteme des thierischen Organismus, so wie dann selbst des menschlichen, als höchster Organisationsstufe sind das Nerven- und Muskelsystem«²⁴⁸). Bei J. Müller erscheint 1825 die Formulierung »Organisationsstufe der Insecten«²⁴⁹; von Baer spricht 1826–27 von »Stufen der Organisation«²⁵⁰; auch einzelnen Organen wird eine Organisationsstufe zugeschrieben²⁵¹. Seit den 1830er Jahren ist der Ausdruck in der vergleichenden Anatomie etabliert²⁵² und erlangt schließlich nach der Anerkennung der Evolutionstheorie in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts besondere Verbreitung²⁵³. J. Reinke führt 1907 die einzelligen Lebewesen und die Säugetiere als Beispiele für zwei extreme Organisationsstufen an.²⁵⁴

Das französische Äquivalent zu ›Organisationsstufe‹, der Ausdruck *Organisationsgrad* (↑Organisation) erscheint bereits Mitte des 18. Jahrhunderts. J.B. Robinet verwendet ihn 1761 für den Vergleich von Tieren hinsichtlich ihrer morphologischen Ausstattung und der Differenziertheit ihrer Instinkte (Robinet 1761: »degré d'organisation«²⁵⁵). J.B. de Lamarck fasst 1809 die zehn von ihm unterschiedenen Klassen von Tieren zu sechs verschiedenen Organisationsgraden (»degrés d'organisation«) zusammen, wobei er sich im Wesentlichen an dem Vorliegen und der Struktur des Nervensystems der Organismen orientiert.²⁵⁶

Ein parallel zu ›Organisationsstufe‹ gebildeter Ausdruck ist **Entwicklungsstufe**.²⁵⁷ Dieses Wort wird in

der Naturphilosophie an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert viel verwendet und erscheint 1799 bei F.W.J. Schelling: »Die Mannichfaltigkeit der Gestalten, welche jenes Product in der Metamorphose annimmt, wurde erklärt durch die Verschiedenheit der Entwicklungsstufen«.²⁵⁸ Neben seiner Bedeutung für die typologische Einteilung der ausgewachsenen Organismen in große taxonomische Gruppen wird der Ausdruck auch auf die Gliederung der Phasen der Entwicklung des Individuums bezogen.²⁵⁹ Die Entwicklungsstufen des Individuums werden aber zugleich als Stufen der Entwicklung der Lebewesen insgesamt betrachtet – eine Parallele, die später mit dem von Haeckel so genannten »biogenetischen Grundgesetz« ausgedrückt wird (↑Entwicklung).

Verwandt mit dem Begriff der Entwicklungsstufe ist O. Abels paläontologisches Konzept der *Stufenreihe*, das er 1912 einführt und von dem der *Ahnenreihe* und *Anpassungsreihe* unterscheidet.²⁶⁰ Eine Ahnenreihe ist nach Abel eine Abfolge von Organismen oder Gruppen von Organismen, die direkt voneinander abstammen; eine Stufenreihe ist dagegen eine Abfolge von Typen von Organismen, die nicht direkt voneinander abstammen, sondern als Entfaltungen auf einem Organisationsniveau beschrieben werden können. Wenn diese Organisationsniveaus als besondere Anpassungskomplexe vorliegen, wie z.B. die Ausbildung von Flügeln, dann liegt nach Abels Einteilung eine Anpassungsreihe vor.

Im englischen Sprachraum wird statt ›Organisationsstufe‹ häufig der Terminus *grade* verwendet. E.R. Lankester gebraucht dieses Wort bereits 1877, um damit eine Gruppe von Organismen zu bezeichnen, die zum selben Zeitpunkt von einer gemeinsamen Stammgruppe abgespalten wurden.²⁶¹ Bei Lankester weist die Bedeutung des Wortes also noch starke Bezüge zu phylogenetischen Einheiten auf. F.A. Bather verwendet den Ausdruck 1927 dann in einem rein typologischen Sinn zur Bezeichnung einer nicht-phylogenetisch, sondern strukturell gedachten Organisationsstufe²⁶²; er stellt hierzu eine »phylogenetische« und eine »funktionale Klassifikation« (»Functionall or Adaptive Classification«) einander gegenüber.²⁶³ Auch J. Huxley, der das Wort seit 1955 verwendet, versteht es streng typologisch im Sinne eines Organisationstyps, der ein bestimmtes Niveau des Fortschritts ausdrückt und in verschiedenen Abstammungslinien unabhängig voneinander ausgebildet werden kann (»anagenetische Einheiten«; ↑Fortschritt).²⁶⁴ Den »grades« als typologische Einteilung stellt Huxley *Kladen* (»clades«) als phylogenetische Einheiten gegenüber. Der Ausdruck ›Kladen‹ findet später auch Eingang in die Literatur zur Theorie der

↑Systematik. So ordnet Huxley das Taxon ›Mensch‹ zwar phylogenetisch zu den Primaten, in Bezug auf den Organisationstypus (›grade‹) schlägt er aber eine ganz neue Klasse vor, die er *Psychozoa* nennt (↑Mensch).²⁶⁵

Nachweise

- 1 Strengé, B. (1998). Typos; Typologie. Hist. Wb. Philos. 10, 1587-1594: 1587.
- 2 Galen, De typis 2.
- 3 Simmel, G. (1908). Das Problem des Stiles (Gesamtausgabe, Bd. 8, hg. v. A. Cavalli & V. Krech, Frankfurt/M. 1993, 374-384): 375.
- 4 Schlenstedt, D. & George, M. (2005). Typisch/Typ(us). In: Barck, K. et al. (Hg.). Ästhetische Grundbegriffe. Ein historisches Wörterbuch in sieben Bänden, Register- u. Supplementbd., 191-246: 193.
- 5 Weber, M. (1904). Die »Objektivität« sozialwissenschaftlicher und sozialpolitischer Erkenntnis (Gesammelte Aufsätze zur Wissenschaftslehre, hg. v. J. Winkelmann, Tübingen 1988, 146-214): 191; vgl. Schmid, M. (1994). Idealisierung und Idealtyp. Zur Logik der Typenbildung bei Max Weber. In: Wagner, G. & Zipprian, H. (Hg.). Max Webers Wissenschaftslehre. Interpretation und Kritik, 415-444.
- 6 Aristoteles, *Metaphysica* 987a34; 1078b15; ders., *Analytica posteriora* 75b24.
- 7 Aristoteles, *Analytica posteriora* 71b9-16; ders., *Ethica Nicomachea* 1139b19-24.
- 8 Balme, D.M. (1972). Aristotle's *De partibus animalium* I and *De generatione animalium* I: 97; Vgl. Lennox, J.G. (1988). Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 339-359; ders. (2001). Are Aristotelian species eternal? In: ders., *Aristotle's Philosophy of Biology. Studies in the Origins of Life Science*, 131-159; Pietsch, C. (1994). Biologische Evolution und antike Ideenlehre. *Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption* 4, 17-30.
- 9 Belon, P. (1555). *L'histoire de la nature des oiseaux*.
- 10 Severinus, M.A. (1645). *Zootomia Democritea*: II, Kap. 1 und 2.
- 11 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 118.
- 12 Swammerdam, J. (1672). *Miraculum naturae, sive uteri muliebris fabrica*.
- 13 Maupertuis, P.L.M. (1751). *Système de la nature* (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 174.
- 14 Nickelsen, K. (2000). *Wissenschaftliche Pflanzenzeichnungen – Spiegelbilder der Natur?:* 92.
- 15 Linné, C. von (1737). *Corollarium genera plantarum: Ratio operis*: §13.
- 16 a.a.O.: §5.
- 17 Vgl. Müller-Wille, S. (2002). Text, Bild und Diagramm in der klassischen Naturgeschichte. In: *kunsttexte*. de 4.2002, 1-14.
- 18 Vgl. Cain, A.J. (1994). *Numerus, figura, proportio, situs*; Linnaeus's definitory attributes. *Archives of Natural History* 21, 17-36.
- 19 Müller-Wille (2002): 9.
- 20 Vgl. Jacob, F. (1970). *La logique du vivant* (dt. Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 91f.
- 21 Buffon, G.L.L. (1753). *Le cheval* (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 352f.): 352.
- 22 Buffon, G.L.L. (1765). *De la nature. Seconde vue* (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 35-41): 38 (= *Histoire naturelle, générale et particulière*, Bd. 13, i-xx: ix).
- 23 Vgl. Dougherty, F.W.P. (1996). Zum Typusbegriff der Aufklärung und der Romantik. In: ders., *Gesammelte Aufsätze zu Themen der klassischen Periode der Naturgeschichte*, 239-250: 244.
- 24 Vgl. Buffon, G.L.L. (1753). *L'asne* (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358): 354.
- 25 Diderot, D. (1754). *Pensées sur l'interprétation de la nature* (Œuvres complètes, Bd. 9, Paris 1981, 24-111: 36 (§XII)).
- 26 Robinet, J.B.R. (1768). *Considérations philosophiques de la gradation naturelle des formes de l'être ou les essais de la nature qui apprend à faire l'homme*: 2.
- 27 ebd.
- 28 Vicq-d'Azyr, F. (1786). *Traité d'anatomie et de physiologie*: 9.
- 29 a.a.O.: 12.
- 30 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, 274; vgl. Nisbet, H.B. (1967). Herder, Goethe and the natural type. *Publ. Engl. Goethe Soc. N.S.* 37, 83-119.
- 31 Goethe, J.W. von (ca. 1816). *Der Inhalt* bevorwortet (LA, Bd. I, 9, 11-14): 13.
- 32 Herder, J.G. (1776). *Älteste Urkunde des Menschengeschlechts*, Bd. 2 (Sämtliche Werke, Bd. 7, hg. v. B. Suphan, Berlin 1884, 1-172): 79.
- 33 Goethe, J.W. von (1787). Eintrag vom 25.3.1787. In: *Italienische Reise* (WA, Bd. I, 31): 75.
- 34 Vermutlich als Druckfehler in: Eder, W. (Übers.) (1676). *Ærumnæ Jesu* (4. Aufl., München 1745): 415.
- 35 Buhle, J.G. (1804). *Geschichte der neuern Philosophie seit der Epoche der Wiederherstellung der Wissenschaften*, Bd. 6: 334.
- 36 Oken, L. (1805). *Die Zeugung*: 22.
- 37 Herder (1784-91): II, 624 (Nachtrag); vgl. 693.
- 38 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 234; 418.
- 39 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): 198.
- 40 Vgl. André, H. (1931). *Urbild und Ursache in der Biologie*; Troll, W. (1948). *Urbild und Ursache in der Biologie*. *Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss.*: 6. Abh.; Borsche, T. (2001). *Urbild*. *Hist. Wb. Philos.* 11, 354-356.
- 41 Martini, F.H.W. (Übers.) (1772). *Herrn Buffons Naturgeschichte der vierfüßigen Thiere*, Bd. 1: 62.
- 42 Goethe, J.W. (1795). *Erster Entwurf einer allgemeinen*

Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 123.

43 a.a.O.: 121.

44 Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.

45 Meyer, A. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis: 123.

46 Vgl. Spinner, H. (1933). Goethes Typusbegriff; Schaeppi, H. (1951). Goethes Morphologie der Pflanzen und ihre Bedeutung in der Gegenwart. In: Goethe und die Naturwissenschaft, 92-108; Henel, H. (1956). Type and protophenomenon in Goethe's science. Publ. Mod. Language Ass. Amer. 71, 651-668; Pörksen, U. (1988). „Alles ist Blatt“. Über Reichweite und Grenzen der naturwissenschaftlichen Sprache und Darstellungsmodelle Goethes. In: ders. (1994). Wissenschaftssprache und Sprachkritik, 108-130; Malsch, G. (2001). Urfpflanze. Hist. Wb. Philos. 11, 373-375.

47 Goethe (1795): 121.

48 a.a.O.: 142.

49 Goethe, J.W. von [1788]. Botanik als Wissenschaft (LA, Bd. I, 10, 50-63): 50.

50 Vgl. Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter, 2 vols.: I, 43.

51 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 80.

52 Meyer-Abich, A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 85f.

53 Troll, W. (1928). Die urbildliche Denkweise (in: ders. (1941). Gestalt und Urbild, 51-90): 77f.

54 Pörksen (1986): 82.

55 Pörksen (1988): 119.

56 Goethe, J.W. von (1810). Zur Farbenlehre. Didaktischer Teil (LA, Bd. I, 4): 222 (Nr. 754).

57 Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 25; 34.

58 a.a.O.: 104.

59 a.a.O.: 108.

60 a.a.O.: 110.

61 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 418f.

62 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 181.

63 Cuvier, G. (1816). Le règne animal distribué d'après son organisation, 2 Bde.; vgl. Eigen, E.A. (1997). Overcoming first impressions: Georges Cuvier's types. J. Hist. Biol. 30, 179-209.

64 Blainville, A.D. de (1816). Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris 1816, 105[113]-124: 106.

65 a.a.O.: 107.

66 a.a.O.: 108.

67 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1796). Mémoire sur les rapports naturels des Makis Lemur. L. et description d'une espèce nouvelle de mammifère. Magasin encyclopédique 2e année, 1, 20-50: 20; vgl. Farber, P.L. (1976). The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century. J. Hist. Biol. 9, 93-119: 109; Appel, T. (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate. French Biology in the Decades Before Darwin: 28.

68 Vgl. Appel (1987): 71.

69 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1807). Mémoires sur les poissons [3 Teile]. Ann. Mus. Hist. Nat. 9, 357-372; 9, 413-427; 10, 87-104; ders. (1807). Considérations sur les pièces de la tête osseuse des animaux vertébrés. Ann. Mus. Hist. Nat. 10, 342-365.

70 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818). Philosophie anatomique des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses: 9; vgl. Appel (1987): 110.

71 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (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.

72 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (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; vgl. Appel (1987): 110.

73 Vgl. Appel (1987).

74 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.

75 Cicero, Epistulae ad Atticum XVI, 3, 1.

76 Plinius d. J., Epistulae V, 15; vgl. Hüllen, J. (1971). Archetypus. Hist. Wb. Philos. 1, 497-500.

77 Haller, A. von (1766). Elementa physiologiae corporis humani, Bd. 8. Fetus hominisque vita: 278 (Sectio IV, §IX).

78 Maclise, J. (1846). On the nomenclature of anatomy (addressed to Professors Owen and Grant). Lancet 14. Mar. 298-301: 300; ders. (1847-49). Skeleton. In: Todd, R.B. (ed.). Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, vol. 4, 622-676: 623; vgl. Rupke, N.A. (1993). Richard Owen's vertebrate archetype. Isis 84, 231-251: 234.

79 Maclise, J. (1847). Comparative Osteology: Texte zu Tafel 15 und 16.

80 Owen, R. (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: pl. 2, fig. 1; vgl. ders. (1847). Report on the archetype and homologies of vertebrate skeleton. Rep. 16th Meet. Brit. Assoc. Adv. Sci. 1846, 169-340 [dort noch nicht die Abbildung].

81 Oken, L. (1811). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 3: 61f.

82 Carus, C.G. (1828). Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüstes: Tab. IV, Fig. 1; vgl. Zaunick, R. (1930). Oken, Carus, Goethe. Zur Geschichte des Gedankens der Wirbel-Metamorphose. In: Historische Studien und Skizzen zur Natur- und Heilwissenschaft. Festschrift G. Sticker, 118-129; Rupke (1993): 241.

83 [Owen, R.] (1856). Archetype. In: Brande, W.T. & Cox, G.W. (eds.). A Dictionary of Science, Literature, and Art, Vol. 1: 146; vgl. Rupke (1993): 235.

84 Vgl. Rupke, N. (1994). Richard Owen. Victorian Natu-

- ralist: 199; Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 109f.
- 85** Owen, R. (1868). On the Anatomy of Vertebrates, vol. 3: 788.
- 86** ebd.; vgl. Camardi, G. (2001). Richard Owen, morphology and evolution. *J. Hist. Biol.* 34, 481-514: 505f.
- 87** Vgl. Gregorio, M.A. di (1982). In search of the natural system: problems of zoological classification in Victorian Britain. *Hist. Philos. Life Sci.* 4, 225-254: 249; Desmond, A. (1982). Archetypes and Ancestors: 50.
- 88** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 456.
- 89** a.a.O.: 206.
- 90** Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 566.
- 91** Darwin (1859): 191.
- 92** Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 38.
- 93** Gegenbaur, C. (1859/70). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 77.
- 94** a.a.O.: 74.
- 95** Baer, K.E. von (1876). Ueber Darwins Lehre (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, 235-480): 480.
- 96** Baer, K.E. von (1826-27). Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere. *Nova Acta Physico-Medica* 13(2), 523-762: 740.
- 97** Vgl. z.B. Schips, M. (1919). Die Idee vom Typus und ihre Bedeutung für Morphologie und Systematik. *Naturwissensch. Wochenschr. N.F.* 18, 401-407: 406.
- 98** Naef, A. (1917). Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Ursache ihrer Stammesgeschichte; 17; vgl. ders. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik; ders. (1931). Die Gestalt als Begriff und Idee. In: Bolck, L. Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hg.). *Handbuch der vergleichenden Anatomie*, Bd. 1, 77-118.
- 99** Naef (1919): 25.
- 100** a.a.O.: 13.
- 101** a.a.O.: 9.
- 102** a.a.O.: 13.
- 103** a.a.O.: 15.
- 104** Dacqué, E. (1921). Vergleichende biologische Formkunde der fossilen und niederen Tiere: 728.
- 105** a.a.O.: 729.
- 106** ebd.
- 107** Vgl. z.B. Koepcke, H.-W. (1971-74). *Die Lebensformen*, 2 Bde.
- 108** Vgl. Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 64.
- 109** Jeuken, M. (1968). A note on models and explanation in biology. *Acta Biotheor.* 17, 283-290: 289.
- 110** Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 145f.
- 111** Cassel, F.P. (1810). Versuch über die natürlichen Familien der Pflanzen mit Rücksicht auf ihre Heilkraft: 100; vgl. Paula Gruthuisen, F. von (1811). Von den Beschaffenheiten, statt einer Metaphysik des Sinnlichen: 62.
- 112** Ratzel, F. (1878). Einige Bemerkungen über tropischen Naturcharakter *Globus* 33, 330-334; 346-347; 360-361: 333; auch in: *Kleine Schriften*, Bd. 1, hg. v. H. Helmolt, München 1906, 67-83: 74; vgl. auch Ehrenfels, C. von (1907). Die konstitutive Verderblichkeit der Monogamie. *Arch. Rassen- Gesellschaftsbiol.* 4, 615-651, 803-830: 628; 629.
- 113** Remane, A. (1948). Die Theorie sprunghafter Typen-neubildung und das Spezialisationsgesetz. *Naturwiss.* 35, 257-261: 260; vgl. ders. (1951). Das Problem des Typus in der morphologischen Biologie. *Stud. Gen.* 4, 390-399: 398; ders. (1952): 146ff.
- 114** Michelis, F. (1885). Das Gesamtergebniss der Naturforschung denkend erfasst: 122; 128; 285; vgl. ders. (1859). Das Formentwicklungsgesetz im Pflanzenreiche.
- 115** [Reynolds, J.] (1761). [The true idea of beauty]. *The Idler*, vol. 2 (No. 82), 165-172: 167.
- 116** ebd.
- 117** Reynolds, J. (1771). Discourse III, Delivered to the students of the Royal Academy, on the distribution of the prizes, December 14, 1770. In: *Discourses on the Fine Arts Delivered to the Students of the Royal Academy* (London 1853), 10-13: 11; vgl. Anonymus (1771). [Rez. Reynolds, J. (1770). A Discourse Delivered to the Students of the Royal Academy, on the Distribution of Prizes]. *The Monthly Review* 44, 373-377: 375.
- 118** Anonymus (1865). [Rez. Vogt, C. & Hunt, J. (1864). *Lectures on Man*]. *The London Review of Politics, Society, Literature, Art, & Science* 330-331: 330.
- 119** Nachweise für Tab. 280: Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 88; Ritterbusch, A. (1982). Organisation und Konstruktion von Früchten. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 95, 133-147: 140f.; Remane, A. (1943). Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Biologia Generalis* 17, 164-182: 167; Hagemann, W. (2005). Die typologische Methode: ein Schlüssel zu einer organis-mischen Botanik erläutert am Beispiel der Wiederkehr des offenen Repens-Typus. In: Harlan, V. & Jahn, I. (Hg.). *Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie*, 81-125: 85.
- 120** Whewell, W. (1840). *The Philosophy of the Inductive Sciences*, 2 vols.: I, 476.
- 121** a.a.O.: I, 477.
- 122** a.a.O.: II, 569.
- 123** Thomas, O. (1893). Suggestions for the more definite use of the word "type" and its compounds, as denoting specimens of a greater or less degree of authenticity. *Proc. Zool. Soc.* 1893, 241-242: 242.
- 124** Schuchert, C. (1897). What is a type in natural history? *Science* 5, 636-640: 637f.
- 125** Muttkowski, R.A. (1911). The composition of taxonomic papers. *Annals of the Entomological Society of America* 4, 194-217: 206.
- 126** Hemming, F. (ed.) (1950). International Commission on Zoological Nomenclature. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 4: 186.
- 127** Muttkowski, R.A. (1910). *Catalogue of the Odonata of North America*, vol. 1 (= *Bulletin of the Public Museum of the City of Milwaukee*, vol. 1): 10; vgl. Gloyd, L.K. (1982). The original definition and purpose of the term "al-lotype". *Syst. Zool.* 31, 334-336.

- 128** Brues, C.T., in Muttkowski (1910): 10.
- 129** Frizzell, D.L. (1933). Terminology of types. *Amer. Midl. Nat.* 14, 637-668: 657; vgl. Drake, C.J. & Harris, H.M. (1928). Two undescribed water-striders from Grenada (Hemiptera). *Florida Entomol.* 12, 7-8: 8.
- 130** Zangerl, R. (1948). The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. *Evolution* 2, 351-374: 355f.
- 131** Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*, 21-74: 35.
- 132** Anonymus (1669). Enquiries and directions for the Ant-Iles, or Caribbe-Islands. *Philos. Trans. Roy. Soc.* 3, 634-639: 636.
- 133** Derham, W. [1702]. [Brief an J. Ray vom 24. Juni 1702]. In: Ray, J. (1710). *Historia insectorum*, 262-266: 262; vgl. ders. (1713/20). *Physico-Theology*: 248.
- 134** Bosman, W. (1705). A New and Accurate Description of the Coast of Guinea: 275.
- 135** Klein, J.T. (1747). A new species of insects. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 9, 4-7: 7.
- 136** Vgl. z.B. Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. *Stud. Gen.* 4, 376-389; Portmann, A. (1948/60). *Die Tiergestalt*; Lorenzen, J.T. (1958). *Metamorphosen in der Entwicklungsgeschichte von Mensch und Tier*; vgl. Claßen-Bockhoff, R. (2001). *Plant morphology: the historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber*. *Ann. Bot.* 88, 1153-1172.
- 137** Mayr, E. (1959). Typological versus population thinking (in: *Evolution and the Diversity of Life*, Cambridge, Mass. 1997, 26-29): 27f.
- 138** Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*: 5f.
- 139** Simpson, G.G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*: 31.
- 140** Vgl. Levit, G.S. & Meister, K. (2006). The history of essentialism vs. Ernst Mayr's "essentialism story": a case study of German idealistic morphology. *Theor. Biosci.* 124, 281-307: 298ff.
- 141** Amundson, R. (2005). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: 209.
- 142** Schindewolf, O.H. (1962). „Neue Systematik“. *Palaeontol. Z.* 36, 59-78: 68.
- 143** Waddington, C.H. (1967). The principles of archetypes in evolution. In: Moorhead, P.S. & Kaplan, M.M. (eds.). *Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution*, 113-115.
- 144** Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. *J. Soc. Biol. Struct.* 5, 15-47; dies. (1996). *Form and Transformation. Generative and Relational Principles in Biology*.
- 145** Sober, E. (1980). Evolution, population thinking, and essentialism. *Philos. Sci.* 57, 350-383; vgl. ders. (1986). Philosophical problems for environmentalism. In: Norton, B.G. (ed.). *The Preservation of Species*, 173-194: 183f.
- 146** Wagner, G. (2007). How wide and how deep is the divide between population genetics and developmental evolution? *Biol. Philos.* 22, 145-153: 148.
- 147** Boyd, R. (1991). Realism, anti-foundationalism, and the enthusiasm for natural kinds. *Philos. Stud.* 61, 127-148.
- 148** Lewens, T. (2009). What is wrong with typological thinking? *Philos. Sci.* 76, 355-371: 370.
- 149** Jünger, E. (1963). *Typus Name Gestalt*: 48 (Nr. 45).
- 150** Bateson, W. (1891). On the variation in floral symmetry of certain plants having irregular corollas (*Scientific Papers*, 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.
- 151** Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species* (dt. *Die genetischen Grundlagen der Artbildung*, Jena 1939): 214.
- 152** McLaughlin, P. (2005). Funktionalität. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). *Philosophie der Biologie. Eine Einführung*, 19-35: 21.
- 153** Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien. Status und Gehalt von Funktionsaussagen und informationstheoretischen Modellen: 82.
- 154** Herder, J.W. (1774). Auch eine Philosophie der Geschichte zur Bildung der Menschheit: 559; Burkhart (1777). *Vollständige Christenlehrpredigten für alle Sonn- und Festtage*, V. Theil: 336; Anonymus (1782). [Anmerkungen]. In: Maier, J., Fust von Stromberg: 18; Hebel, br. Z. (1804): S. 188 (nach DWB Arch.); Jean Paul (1809). *Dämmerungen für Deutschland* (Sämtliche Werke, Abt. I, Bd. 14, Berlin 1939, 39-152): 54.
- 155** Pierer, H.A. (Hg.) (1841). *Universal-Lexikon der Gegenwart und Vergangenheit* (2. Aufl.) Bd. 4: 29.
- 156** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 195 (VIII, Kap. 17).
- 157** Bruno, G. (1584). *Spaccio de la bestia trionfante, Epistola explicatoria* (Œuvres complètes, Bd. V/1, ed. G. Aquilicchia, Paris 1999): 23.
- 158** Ringseis, J.N. von (1841). *System der Medizin. Ein Handbuch der allgemeinen und speziellen Pathologie und Therapie*: 63 (§40).
- 159** Brühl, C.B. (1845). *Die Methode des osteologischen Details, dargestellt am Karpfen-Skelette*: 134.
- 160** Steenstrup, J.J. (1846). *Undersøgelse over Hermaphroditismens tilværelse i Naturen* (dt. *Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur*, übers. v. C.F. Hornschuch, Greifswald 1846): 13.
- 161** Schmidt, E.O. (1849). *Handbuch der vergleichenden Anatomie*: 11.
- 162** Helmholtz, H. von (1853). *Ueber Goethe's naturwissenschaftliche Arbeiten* (Vorträge und Reden, Bd. 1, Braunschweig 1896, 25-45): 26.
- 163** Gegenbaur, C. (1859). *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*: 36.
- 164** Snell, K. (1863). *Die Schöpfung des Menschen*: 146.
- 165** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 97; 298; II, 387f.; vgl. auch ders. (1868/89). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*: 47.
- 166** Bronn, H.G. (1850). *Allgemeine Zoologie*: 97.
- 167** Grohmann, J.C.A. (1793). *Aphorismen über Zeugung. Magazin zur Erfahrungsseelenkunde* 10, 8-42: 22.
- 168** Göden, F.H.A. (1814). *Von dem Wesen der Bösartigkeit im Fieber und ihrer Diagnosis*. *Archiv für praktische*

- Medizin und Klinik 26, 273-341: 280.
- 169** Uechtritz, M. von (1819). Botanische Bemerkungen. Flora, oder Botanische Zeitung 34, 525-537: 529.
- 170** Du Rietz, G.E. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie: 13.
- 171** Haeckel, E. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 45.
- 172** a.a.O.: 46.
- 173** Ratzel, F. (1873). Wandertage eines Naturforschers, Bd. 1: 112; Kerner von Marilaun, A. (1887). Pflanzenleben, Bd. 1: 14; 369; 529.
- 174** Boveri, T. (1906). Die Organismen als historische Wesen: 5.
- 175** Rhumbler, L. (1914). Körperregionen und Bauplan der Tiere. In: Korschelt, E. et al. (Hg.). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 5, 964-977: 964.
- 176** Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 136; 157; vgl. ders. (1905). Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere: 8; ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 27.
- 177** a.a.O.: 136.
- 178** Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 266.
- 179** Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 36.
- 180** Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 157.
- 181** Valentine, J.W. (1986). Fossil record of the origins of Baupläne and its implications In: Raup, D.M. & Jablonski, D. (eds.). Patterns and Processes in the History of Life, 209-222: 209; vgl. Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74: 35.
- 182** Verraes, W. (1981). Theoretical discussion on some functional-morphological terms and some general reflexions on explanations in biology. Acta Biotheor. 30, 255-273: 257.
- 183** Hall, B.K. (1992/99). Evolutionary Developmental Biology: 99.
- 184** Ghiselin, M. (2010). Der Bauplan ist ein Aberglaube. In: Jahn, I. & Wessel, A. (Hg.). Für eine Philosophie der Biologie, 35-41: 39.
- 185** Vgl. auch Scholtz, G. (2004). *Baupläne versus* ground patterns, *phyla versus* monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology. In: ders. (ed.). Evolutionary Developmental Biology of Crustacea, 3-16: 4f.
- 186** Bromham, L. (2003). What can DNA tell us about the Cambrian explosion? Integrative and Comparative Biology 43, 148-156: 148.
- 187** Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 65.
- 188** Planck, H. (1905). Die Grundlagen des natürlichen Monismus bei Karl Christian Planck. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie und Soziologie 29, 27-65: 57.
- 189** Pattee, H. (1969). Physical conditions for primitive functional hierarchies. In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). Hierarchical Structures, 161-177: 161; ders. (1970). The problem of biological hierarchy. In: Waddington, C.H. (ed.). Towards a Theoretical Biology, vol. 3. Drafts, 117-136: 117; vgl. 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. London Ser. B 205, 581-598: 594; vgl. Sansom, R. (2003). Constraining the adaptationism debate. Biol. Philos. 18, 493-512.
- 190** Weiss, P. (1967). $1 + 1 \neq 2$ (One plus one does not equal two). In: Quarton G.C., Melnechuk, T. & Schmitt, F.O. (eds.). The Neurosciences, 801-821: 808.
- 191** a.a.O.: 805.
- 192** a.a.O.: 804.
- 193** Maynard Smith, J. et al. (1985). Developmental constraints and evolution. Quart. Rev. Biol. 60, 265-287: 266.
- 194** a.a.O.: 270.
- 195** Kaspar, R. (1977). Der Typus – Idee und Realität. Acta Biotheor. 26, 181-195: 192.
- 196** Maynard Smith et al. (1985): 270.
- 197** Houston, A.I. (1990). Matching, maximization and melioration as alternative descriptions of behaviour. In: Meyer, J.-A. & Wilson, S.W. (eds.). From Animals to Animates. Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior, 498-509; ders. (1997). Are the spandrels of San Marco really Panglossian pendentives? Trends Ecol. Evol. 123, 125.
- 198** Mark, R. (1996). Architecture and evolution. Amer. Sci. 84, 383-389; vgl. Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2000). The fall and rise of Dr Pangloss: adaptationism and the *Spandrels* paper 20 years later. Trends Ecol. Evol. 15, 66-70.
- 199** Gould & Lewontin (1979).
- 200** Vgl. Amundson, R. (1994). Two concepts of constraint: adaptationism and the challenge from developmental biology. Philos. Sci. 61, 556-578; Antonovics, J. & van Tienderen, P.H. (1991). Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology. Trends Ecol. Evol. 6, 166-169.
- 201** Vgl. Laubichler, M.D. (2005). Das Forschungsprogramm der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie. Eine Einführung, 322-337: 329.
- 202** Schwenk, K. & Wagner, G.P. (2003). Constraint. In: Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.). Key Words and Concepts in Evolutionary Developmental Biology, 52-61: 56.
- 203** a.a.O.: 58.
- 204** Wagner, G.P. & Schwenk, K. (2000). Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability. In: Hecht, M.K., MacIntyre, R.J. & Clegg, M.T. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 31, 155-217; vgl. Schwenk, K. & Wagner, G.P. (2001). Function and the evolution of phenotypic stability: connecting pattern to process. Amer. Zool. 41, 552-563.
- 205** Marcus, E. (1899). Die exakte Aufdeckung des Fundaments der Sittlichkeit und Religion: 21.
- 206** Anton, G. (1906). Über den Wiederersatz der Funktion bei Erkrankungen des Gehirnes: 24.

- 207** Weiß, O. (1907). [Rez. Monakow, C. von (1905). Gehirnpathologie, 2 Bde.]. Arch. Psychol. 9, 81-87: 83.
- 208** Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Rivista di Scienza „Scientia“ 4, Anno II, N. VII, 72-86: 80; vgl. ders. (1912). Die Merkwelten der Tiere. Deutsche Revue 1912, 1-7: 2; ders. (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 157.
- 209** von Uexküll (1920/28): 157.
- 210** Uexküll, J. von (1912). Wie gestaltet das Leben ein Subjekt? Die neue Rundschau 23 (Aug.), 1082-1091: 1082; vgl. ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 206; 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; vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 118.
- 211** von Uexküll (1912): 1082.
- 212** Oppenheim, S. (1868). Die Natur des Capitals und des Credits, Bd. 1: 89.
- 213** Meyer-Abich, A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 83.
- 214** Koepcke (1971-74): I, 118; 154.
- 215** Schrank, F. von (1824). Botanische Beobachtungen. Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung 7, 1. Beilage, 1-64: 15.
- 216** Ferris, G.F. (1942). Atlas of the Scale Insects of North America, vol. 4. The Diaspididae: 20.
- 217** Ferris, G.F. (1943). Some fundamental concepts in insect morphology. Microentomol. 8, 2-7: 7; vgl. Ferris, G.F. (1948). The principles of comparative morphology. Microentomol. 13, 49-56.
- 218** Weber, H. (1952). Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. N.F. 9, 18-231: 27.
- 219** Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 156.
- 220** Vgl. Scholtz, G. (2004). *Baupläne versus* ground patterns, phyla *versus* monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology. In: ders. (ed.). Evolutionary Developmental Biology of Crustacea, 3-16: 6.
- 221** Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 156.
- 222** Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 176.
- 223** Hennig, W. (1957/79). Taschenbuch der Speziellen Zoologie, Bd. 2. Wirbellose I: 24.
- 224** Brandenburg, M.C. (1749). Betrachtung über die Möglichkeit der Auferstehung der Todten: 16.
- 225** Hortensius (1758). Gedanken, woher es komme, daß nicht in allen Wassern allerley Leich, insonderheit von Karpfen aufkommen könne. Nützliche Sammlungen 75, 1177-1192: 1179.
- 226** Voigt, F.S. (1835). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1: 160 (Nr. 183).
- 227** Gegenbaur, C. (1855). Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden: 194; ders. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 193; 542; vgl. auch Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 333.
- 228** Seidel, F. (1936). Entwicklungsphysiologie des Insekten-Keims. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 38, 291-336: 293; ders. (1937). Entwicklungsphysiologie. Fortschr. Zool. N.F. 1, 406-459: 411.
- 229** Seidel, F. (1960). Körpergrundgestalt und Keimstruktur. Zool. Anz. 164, 245-305: 254.
- 230** 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: 140.
- 231** Vgl. Hall, B.K. (1997). Phylotypic stage or phantom: is there a highly conserved embryonic stage in vertebrates? Trends Ecol. Evol. 12, 461-463.
- 232** Marivetz, É.-C. & Goussier, L.-J. (1783). Physique du monde, Bd. 3: 378.
- 233** Leroy, A. (1798). De la nutrition, et son influence sur la forme et la fécondité des animaux sauvages et domestiques. Mémoires de la société médicale d'émulation 6, 416-478: 470.
- 234** de Blainville, H. (1814). Mémoire sur la classification méthodique des animaux mollusques. Bulletin des sciences par la Société philomatique de Paris 1814, 175-180: 176.
- 235** Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 4 Bde.: III, 129.
- 236** Baer, K.E. von (1826-27). Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere. Nova Acta Physico-Medica 13(2), 523-762: 739.
- 237** Baer, K. E. von (1828). Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 207f.
- 238** a.a.O.: 220.
- 239** Humboldt, A. von (1823). Essai géognostique sur le gisement des roches dans les deux hémisphères (dt. Geognostischer Versuch über die Lagerung der Gebirgsarten in beiden Erdhälften, übers. v. K.C. Ritter von Leonhard, Straßburg 1823): 38 (im franz. Orig.: 36); von Baer (1826-27): 739; Brandt, J.F. (1835). Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven (*Nervus Simpithicus seu Nervi reproductorii*) der Evertebraten. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg 3 (6. Ser.), 561-611: 599.
- 240** Rothmaler, W. (1948). Über das natürliche System der Organismen. Biol. Zentralbl. 67, 242-250.
- 241** Arber, A. (1950). The Natural Philosophy of Plant Form: 59.
- 242** Fauré-Frémiet, E. (1957). Organismes, cellules, molécules. Le cas des infusoires ciliés. Biol. Jahrb. 1957, 47-55: 49.
- 243** Ax, P. (1960). Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich.
- 244** Ehrendorfer, F. (1983). Übersicht des Pflanzenreiches. In: Lehrbuch der Botanik, 32. Aufl., 549-550: 549.
- 245** Kadereit, J.W. (2008). Systematik und Stammesgeschichte [Allgemeine Grundlagen und Samenpflanzen]. In: Lehrbuch der Botanik, 36. Aufl., 609-945: 744; 765.
- 246** Denffer, D. von (1958). Morphologie. In: Lehrbuch der Botanik, 27. Aufl., 6-174: 46.
- 247** Wagner, J.J. (1803). Von der Natur der Dinge: 522 (§520); vgl. 317 (§344); 424 (§432).

- 248** Wolf, S. (1806). Die Natur einwirkender Potenzen: 115 (§171).
- 249** Müller, J. (1825). Über die Entwicklung der Eier im Eierstock bei den Gespenstheuschrecken. *Nova acta physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum* 4(2), 553-672: 642.
- 250** Baer, K.E. von (1826-27). Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere. *Nova Acta Physico-Medica* 13(2), 523-762: 740.
- 251** Eble, B. (1828). Ueber den Bau und die Krankheiten der Bindehaut des Auges: 68.
- 252** Schmidt, J.H. (1831). Zwölf Bücher über Morphologie: 94; Schultz, C.H. (1832). Natürliches System des Pflanzenreichs: 180; Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 541.
- 253** Seidlitz, G. (1871). Die Darwin'sche Theorie: 170; vgl. Möbius, K. (1895). Die ästhetische Betrachtung der Thiere. *Sitzungsber. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin* 1895, 1005-1015: 1009; Franz, V. (1920). Probiologie und Organisationsstufen. Eine Hypothese und ihre Anwendung auf die Morphologie.
- 254** Reinke, J. (1907). Die Natur und Wir: 104.
- 255** 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.
- 256** Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 277ff.
- 257** Nees von Esenbeck, C.G.D. (1814). Die Algen des süßen Wassers: nach ihren Entwicklungsstufen dargestellt; Goldfuß, A. (1817). Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres; von Baer (1826-27): 740.
- 258** Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie: 49.
- 259** Meckel, J.F. (1808). Beiträge zur vergleichenden Anatomie: 109; Remak, R. (1851). Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, I. Ueber die Entwicklung des Hühnchens im Ei: 5.
- 260** Abel, O. (1912). Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere: 632-640; vgl. Simpson, G.G. (1953). *The Major Features of Evolution*; Panchen, A.L. (1992). *Classification, Evolution and the Nature of Biology*: 52ff.
- 261** Lankester, E.R. (1877). Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ layers. *Quart. J. Microscop. Sci. n.s.*, 17, 399-454: 440; ders. (1909). *Treatise on Zoology*.
- 262** Bather, F.A. (1927). Biological classification: past and future. *Quart. J. Geol. Soc. London* 83, lxii-civ: ciii.
- 263** a.a.O.: lxii.
- 264** Huxley, J. (1955). Evolution, cultural and biological (in: ders. (1957). *New Bottles for New Wine*, 61-92): 90; ders. (1957). The three types of evolutionary process. *Nature* 180, 454-455: 455; ders. (1958). Evolutionary processes and taxonomy with special references to grades. *Uppsala Univ. Arsskrift* 1, 21-39; vgl. Simpson, G.G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*: 126.
- 265** Huxley (1955): 91.

Literatur

- Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. *Stud. Gen.* 4, 376-389.
- Remane, A. (1951). Das Problem des Typus in der morphologischen Biologie. *Stud. Gen.* 4, 390-399.
- Nisbet, H.B. (1967). Herder, Goethe and the natural type. *Publ. Engl. Goethe Soc.N.S.* 37, 83-119.
- Farber, P.L. (1976). The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century. *J. Hist. Biol.* 9, 93-119.
- Hammen, L. van der (1981). Type concepts, higher classification and evolution. *Acta Biotheor.* 30, 3-48.
- Trienes, R. (1989). Type concept revisited. A survey of german idealistic morphology in the first half of the twentieth century. *Hist. Philos. Life Sci.* 11, 23-42.
- Dougherty, F.W.P. (1996). Zum Typusbegriff der Aufklärung und der Romantik. In: ders., *Gesammelte Aufsätze zu Themen der klassischen Periode der Naturgeschichte*, 239-250.
- Harlan, V. & Jahn, I. (Hg.) (2005). Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie.

Umwelt

Der Ausdruck ›Umwelt‹ erscheint im Deutschen seit Anfang des 19. Jahrhunderts und wird zunächst für die geografische Umgebung eines von Menschen bewohnten Ortes verwendet. Vereinzelt wird er bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts im biologisch-wahrnehmungsphysiologischen Kontext verwendet, meist in Texten der Schönen Literatur (Zschokke 1822: »Wie ich in mir bin, so will ich die Umwelt sehen!«¹), aber auch bereits in biologischen Abhandlungen (Troxler 1829: »Allein die Sinneswahrnehmung ist eben dadurch verschieden von der Gefühlsempfindung und der Verstandeserkenntniß, daß die Kraftäußerung des sinnlich-geistigen Seelenorgans sich in den Einflüssen und Eindrücken der Umwelt unmittelbar inne wird, sich also gleichsam in den Gegenständen selbst sinnlich empfindet und erkennt«²).

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts entwickelt sich der Begriff zu einem zentralen Konzept der Biologie; er wird dabei anfangs in einer spezifischen Bedeutung verwendet, die sich aber später ausweitet. In der deutschsprachigen Biologie des 20. Jahrhunderts ersetzt das Wort weitgehend das ältere ›Außenwelt‹; mit dieser Ersetzung wird die enge Verbindung von einem Organismus und der ihn umgebenden Welt betont. Seit Ende der 1960er Jahre ist der Ausdruck zu einem Signalwort der öffentlichen Debatten geworden und steht im Kontext der Gefährdung der Lebensbedingungen von Organismen vieler Arten auf der Erde, einschließlich des Menschen. Weil diese Gefährdung von den technischen Aktivitäten des Menschen selbst ausgeht, z.B. von der Erzeugung und Freisetzung chemischer Stoffe im Rahmen der Massenproduktion von Gütern, transportiert das Wort eine mahnende Botschaft, die auf Kehrseite und Kosten des technischen Fortschritts verweist.

Sprachlich liegt ›Umwelt‹ auf einem ähnlichen Abstraktionsniveau wie ›Organismus‹. Die beiden Ausdrücke können daher als Begriffspaar in direkter Korrespondenz zueinander verwendet werden (von Uexküll 1908: »lebendigen Wechselwirkungen zwischen Organismus und Umwelt«³). Die Angleichung des Abstraktionsniveaus von ›Umwelt‹ (bzw. ›environment‹) an das von ›Organismus‹ erfolgt allerdings erst allmählich im 19. Jahrhundert. Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts sind es eher einzelne Faktoren der Umwelt, die in Relation zum Organismus bezeich-

Ressource (16. Jh.) 587
 Lebensbedingungen (Burnet 1737) 586
 Mitwelt (Breithaupt 1771) 573
 Außenwelt (Platner 1776) 582
 Innenwelt (Krug 1795) 582
 Existenzbedingungen (Cuvier 1800) 586
 Milieu (Lamarck 1800) 583
 Umgebung (Novalis 1802) 581
 Umwelt (Troxler 1829) 566
 Eigenwelt (Kastner 1849) 572
 Umweltdeterminismus (Lloyd Morgan 1892) 594
 Merkwelt (von Uexküll 1912) 570
 Wirkwelt (von Uexküll 1913) 570
 Peristase (Fischer 1919) 579
 genotypisches Milieu (Četverikov 1926) 585
 Positionsfeld (Plessner 1928) 571
 Wohnwelt (Woltereck 1932) 572
 Minimalumwelt (Weber 1939) 574
 Realumwelt (Weber 1939) 574
 Synerg (Bock & von Wahlert 1965) 591
 Environ (Patten 1975) 578

net werden (wie Klima und Boden); im Englischen vielfach mit einem Terminus im Plural (›circumstances‹), im Deutschen dagegen bereits mit dem Singular ›Außenwelt‹ (s.u.). In seiner summarischen Zusammenfassung als ›die Umwelt‹ wird die Heterogenität der Faktoren und Gegenstände der Umwelt verdeckt, und die Umwelt damit als ein gegenüber einem Organismus analoges System konzipiert, so dass beide auf einer Ebene miteinander in »Wechselwirkungen« stehen können. Erst durch diese Abstraktionsleistung wird ›Umwelt‹ zu einer Einheit konstruiert (Pearce 2010: »the word ›environment‹ does metaphysical work«⁴).

environment, milieu, medium, μέσον, περίεχον

Der als Äquivalent für das deutsche Wort gebrauchte englische Ausdruck ›environment‹ erscheint zuerst 1828 in einer kommentierenden Übersetzung des deutschen ›Umgebung‹ aus einer Passage bei Goethe, in der es nicht nur einen Ort, sondern auch eine geistige Einstellung ausdrückt (Carlyle 1828: »such an environment of circumstances«⁵; Goethe: »bei solcher Umgebung«⁶). Wenig später wird der englische Ausdruck auch in rein geografischer Bedeutung verwendet (›Baireuth, ›with its kind picturesque environment«⁷). Vor dem deutschen Wort, nämlich bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, wird es regelmäßig im biologischen Kontext eingesetzt. Als frühe Nachweise für den biologischen (oder allgemeiner: systemtheoretischen) Umweltbegriff können folgende Zitate gelten: »the division of the environment into the two halves, soil and air« (Spencer 1855⁸) und »the organism is continually adapted to

Die Umwelt ist die Summe der Gegenstände und Bedingungen außerhalb eines Organismus, die sein Überleben und seine Fortpflanzung betreffen, z.B. die von ihm genutzten Ressourcen und die ihn bedrohenden Gefahren.

its environment« (Sidgwick 1874⁹). Paradigmatisch für die spätere Debatte stellt bereits W. Bateson 1894 als Ursache für organische Variationen Faktoren der Umwelt (»environment«) solchen des Organismus (»intrinsic nature of organisms themselves«) einander gegenüber.¹⁰

Bevor das Wort »environment« im Englischen Verwendung findet, sind Ableitungen des Wortstammes im Französischen in Gebrauch, um die Umwelt eines Organismus zu bezeichnen (Malebranche 1674-75: »c'est principalement par les passions que l'âme se répand au dehors, & qu'elle sent qu'elle tient effectivement à tout ce qui l'environne«).¹¹ D. Diderot definiert 1778 die Sinnlichkeit als etwas, das zwischen einem Organismus und dem ihn Umgebenden vermittelt (»La sensibilité est une qualité propre à l'animal, qui l'avertit des rapports qui sont entre lui et tout ce qui l'environne«).¹² Bevor der Terminus zur Verfügung steht, sind es also Umschreibungen aus dem Wortfeld von »environment«, die die Sache bezeichnen.

Ein gutes halbes Jahrhundert vor dem englischen Wort ist das französische »milieu« in der Sprache der Biologen fest verankert (s.u.). Es ist abgeleitet von dem lateinischen »medium«, das ebenso wie der französische Ausdruck eine doppelte Bedeutung hat: Es kann sowohl die Mitte einer Sache als auch das diese Mitte Umgebende bezeichnen.¹³

Das lateinische »medium« wiederum ist eine Übersetzung des griechischen »μέσον«, das gleichfalls die Mitte einer Sache und metonymisch das Umfeld der Mitte bezeichnet. Bei Aristoteles, der das Wort viel verwendet, steht es in sehr unterschiedlichen Kontexten, von der Naturphilosophie bis zur Ethik. Terminologisch verwendet wird es in der Logik, in der es den Mittelbegriff eines Syllogismus bezeichnet, und in der Ethik als Ausdruck für die tugendhafte Haltung, die den mittleren als den der Sache angemessenen Weg wählt. Es ist ein positiv besetztes Wort, insofern mit ihm der richtige Weg der Mitte zwischen zwei Extremen benannt ist. Ebenso wie das lateinische »medium« erscheint auch der griechische Ausdruck meist in Verbindung mit einer Präposition; die absolute Stellung gilt demgegenüber als abgeleitet.

Neben »μέσον« steht im Griechischen ein anderes Wort, der semantisch »Umwelt« entspricht: περιέχον. Es bezeichnet allgemein das Umgebende der lebendigen Welt (Raum, Luft, Himmel, Atmosphäre, Klima).¹⁴ Dieses Medium wird allerdings nicht als etwas von den Dingen Getrenntes vorgestellt, sondern vielmehr als etwas sie Erfüllendes und mit ihnen Verwachsenes; die Dinge und ihr Milieu bilden zu-

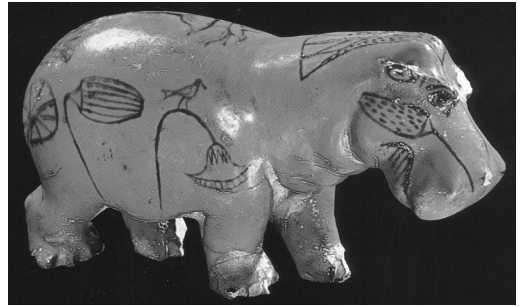


Abb. 535. Ihre Umwelt ist den Organismen eingeschrieben. Altägyptische Plastik eines Nilpferds, auf dessen Hautoberfläche Sumpfpflanzen und ein Vogel aus der Umwelt des Nilpferds abgebildet sind (im Original 10 cm hohe blaue Fayence im Ägyptischen Museum, Kairo, datiert auf 1900 v. Chr.; aus National Geographic Society (1978/89). Ancient Egypt. Discovering its Splendors, dt. Ägypten. Schatzkammer der Pharaonen, Augsburg 1998: 181).

sammen eine Einheit der Sympathie, des Mitleidens. Aristoteles verwendet den Begriff an verschiedenen Stellen, u.a. in den Schriften zur Physik und Meteorologie¹⁵ und führt außerdem die Eigenschaften von Menschen verschiedener Völker auf Unterschiede des περιέχον zurück: die »Feuchtigkeit« der Skythen und Thraker ebenso wie die »Trockenheit« der Äthiopier¹⁶ – eine frühe Milieutheorie (s.u.: »Umweltterminismus«).

Frühe Wortgeschichte

Erste Nachweise des Wortes »Umwelt« finden sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts in poetischen Werken. Hier bezeichnet das Wort die Gesamtheit oder einzelne Aspekte der physischen (v.a. geografisch-klimatischen) Umgebung des Menschen und seiner Siedlungen. Als älteste Fundorte gelten die Elegien »Napoleon« (1800) und »Parthenais« (1795/96 entstanden, 1807 umgearbeitet) des dänischen (auch auf Deutsch schreibenden) Dichters J. Bagesen. In Bagesens Ode »Napoleon« heißt es: »Und es verwandelt die Flut in Feuer sich, Nebel in Nordlicht./ Regen in Strahlenerguß, daß von fern erscheint der Umwelt/ Ein' ätherische Feste die Schicksalshölle des Dichters«.¹⁷ Bereits 1790 verwendet Bagesen das dänische Wort »Omegn«, das dem deutschen »Umgehend« entspricht und das Bagesen in einer Fußnote mit dem Fremdwort »environs« erläutert.¹⁸ Das dänische »omverden« als spätere Übersetzung von »Umwelt« erscheint dagegen erst im 19. Jahrhundert. Die Wortneuschöpfungen stehen bei Bagesen meist allein in seinen in Hexametern gedichteten Versen, erscheinen dagegen nicht in der Prosa. Sie stehen vielfach am

Ende eines Verses und sind so gebildet, dass sie zwei etwa gleich lange Silben enthalten, so dass sie dem angestrebten Versfuß des Spondeus entsprechen¹⁹ – poetische Erwägungen waren also für die Prägung der Wörter leitend. Semantisch bezeichnet ›Umwelt‹ bei Baggesen das als unwirtlich und feindlich empfundene Land, das eine Stadt umgibt; mit dem Ausdruck wird also die Distanz des Menschen von der Natur betont.

J.H. Campe definiert ›Umwelt‹ in seinem Wörterbuch von 1811 neutral als »die umgebende Welt, die Welt um uns her.«²⁰ Auch in den Werken Goethes, der die Dichtungen Baggesens kannte²¹, taucht der Ausdruck wiederholt auf.²² Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts wird er aber nur wenig verwendet und gilt weitgehend als »nicht definierte, konzeptfreie, vorwiegend auf den Menschen bezogene, nahezu topographische Wortneubildung« (Müller 2001).²³ Die wiederholt aufgestellte Behauptung, das deutsche ›Umwelt‹ werde bereits ab Mitte des 19. Jahrhunderts als Entsprechung zum französischen Terminus ›milieu‹ verwendet²⁴, trifft wohl nicht zu; dies erfolgt erst seit der Jahrhundertwende.²⁵

Antike

Die Bedeutung der Umwelt für die Lebensprozesse ist seit der Antike bekannt und wird im medizinischen Kontext etwa in der hippokratischen Schrift (ursprünglich ohne Titel) ›Von Lüften, Gewässern und Ortslagen‹ formuliert. Bertillon bezeichnet diese Schrift 1872 als die erste Abhandlung der Umweltlehre (»le premier traité de Mésologie«²⁶); ins Deutsche übersetzt wird sie seit 1955 (nach einem Vorschlag von M. Pohlenz aus dem Jahr 1938²⁷) unter dem Titel ›Von der Umwelt‹.²⁸

Auch von Aristoteles wird die Abhängigkeit der Lebewesen von ihrer Umwelt betont. Nach seiner Theorie der spontanen Lebensentstehung sind es Bedingungen der Umwelt (z.B. die Feuchte des Mediums), die für die Bildung von Lebewesen ausschlaggebend sind.²⁹ Aristoteles' Schüler Theophrast streicht die Abhängigkeit der Pflanzen von den mit Erdboden, Luft und Wasser zusammenhängenden Faktoren wiederholt heraus.³⁰

Später sind es v.a. Galen und unter seinem Einfluss arabische Gelehrte des Mittelalters, die den Einfluss der Umwelt für die Bildung und Gestaltung der Lebewesen betonen.³¹

Umwelt und Organismus

Trotz seiner zentralen Bedeutung für die Biologie wird der Begriff der Umwelt erst spät in der Biologiegeschichte terminologisch fixiert. Vor der Etab-

lierung des Terminus ›Umwelt‹ bzw. ›environment‹ sind es eine ganze Reihe anderer Ausdrücke, die seine Stellung einnehmen, u.a. die Wörter ›Milieu‹, ›Außenwelt‹ und ›Lebensbedingungen‹ (s.u.). Eine systematische Stellung innerhalb biologischer Theorien erhält das Umweltkonzept zuerst bei Autoren des französischen Sprachraums mit der Bezeichnung ›milieu‹.

Neben seiner späten terminologischen Fixierung ist auch die häufig unklare Bestimmung und Abgrenzung des Umweltbegriffs vom Begriff des ↑Organismus bemerkenswert. Bis in die Gegenwart hat sich keine allgemein anerkannte Unterscheidung von Organismus und Umwelt etablieren können. Immer wieder wird auch das als Teil des Organismus angesehen, was auf ihn wirkt, aber nicht Teil seines morphologischen und physiologischen Wechselwirkungsgefüges ist. Die Unschärfe des Umweltbegriffs hängt offenbar mit der Unklarheit des komplementären Begriffs der ↑Organisation zusammen.

Weitgehend anerkannt ist, dass von einer ›Umwelt‹ nur in Bezug auf organisierte Systeme die Rede sein kann oder, wie es P. Valéry formuliert: »Nicht-organisierte Körper sind von der Umwelt nicht isoliert – und kommen mit ihr ins Gleichgewicht, wogegen organisierte Körper mit Anpassungen darauf reagieren. Und sobald die letzteren aufhören, sich anzupassen [...], hören sie auch auf, sich zu erhalten, und bringen mit ihrem Tod sich in Einklang mit ihrer Umwelt«³².

Eine Umwelt besteht also nur relativ zu einem (offenen) System. Funktional geschlossene Systeme oder Systeme, die rein materiell oder lokal bestimmt sind, haben keine Umwelt, sondern nur eine Umgebung. Für offene Systeme wie Organismen ist ihre Umwelt dagegen notwendig. Ein offenes System ist notwendig auf eine Umwelt als Ressource für seine Erhaltung bezogen: Allein durch seinen Stoffwechsel mit der Umwelt kann es den Bestand seiner Identität als Gefüge von funktional aufeinander bezogenen Prozessen behaupten. Eine Umwelt kann daher auch nur unter Bezug auf einen Organismus konzipiert werden, sie bildet also das Komplement eines Organismus und stellt für sich kein System dar. Es macht somit auch keinen Sinn, von einer System-Umwelt-Interaktion zu sprechen; nur einzelne Elemente in der Umwelt können auf ein System wirken, nicht aber dieses als Gesamtheit (weil es eine Menge von Gegenständen und Bedingungen, aber kein konkreter Körper ist).³³

Frühes 19. Jh.: Erste Konzeptualisierungen

Erst mit der Konstituierung der ↑Biologie als einheitlicher Wissenschaft der Pflanzen und Tiere als ↑Or-

ganismen an der Wende zum 19. Jahrhundert bildet sich ein spezifischer Terminus der Umwelt heraus. Im Rahmen der verschiedenen theoretischen Entwürfe der Naturphilosophie und frühen Physiologie etablieren sich dabei unterschiedliche Ausdrücke, v.a. die beiden Termini ›Außenwelt‹ und ›Milieu‹ (s.u.). Betont wird in diesen Ansätzen nicht nur die Unterschiedenheit von Organismus und Umwelt, sondern ebenso der enge Zusammenhang von beiden, d.h. die Abhängigkeit der Organismen von ihrer Umwelt und ihre Wirkung auf die Umwelt – eine Beziehung, die als Wechselwirkung beschrieben wird (s.u.). Trotz der theoretisch wichtigen Rolle des Konzepts kommt es bis zum Ende des Jahrhunderts zu keiner terminologischen Vereinheitlichung der verschiedenen Ansätze.

Darwin

Selbst Darwin, für den das Konzept der Umwelt in seiner Evolutionstheorie zentral wird, verwendet keinen speziellen Terminus dafür. Wenn Darwin die Entität, an die sich die Organismen anpassen, näher bestimmt, verwendet er meist den Ausdruck *Lebensbedingungen* (»conditions of life«³⁴), vereinzelt auch *externe* (»external«³⁵) oder *physische Bedingungen* (»physical conditions«³⁶), *Existenzbedingungen* (»conditions of existence«³⁷) (für die Geschichte dieser Ausdrücke s.u.: Lebensbedingungen), *Standort* (»place in the economy of nature«³⁸; »as each [animal] exists by a struggle for life, it is clear that each must be well adapted to its place in nature«³⁹) oder schließlich *Heimat* (»home«)⁴⁰ der Organismen. Den erst später etablierten Ausdruck ›environment‹ verwendet Darwin nicht. Erst parallel zum Erscheinen von Darwins Hauptwerk etabliert sich ein spezieller Umweltbegriff in der englischsprachigen Biologie (vgl. die Nachweise oben). Auch Darwins deutsche Übersetzer kommen ohne einen allgemeinen Begriff der Umwelt aus.

In Darwins Theorie wird die Umwelt nicht nur als Existenzbedingung im wörtlichen Sinne als Summe der Faktoren, die das Leben von Organismen ermöglichen, verstanden, sondern auch als Komplex der Faktoren, mit denen die Organismen in einem »Kampf« stehen (1859: »struggle for existence [...] with the physical conditions of life«) (↑Konkurrenz).⁴¹ Die Evolution der Organismen hängt nach Darwins zuweilen geäußerter Auffassung von einer Veränderung der Umwelt ab: »If it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability«.⁴² An anderer Stelle beschreibt Darwin die Evolution der Organismen aber

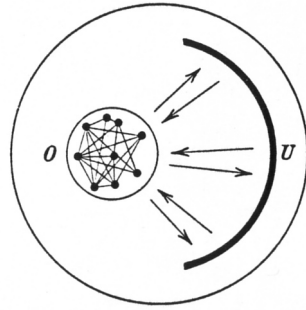


Abb. 536. Diagramm zur Darstellung des Organismus (O) in seiner Beziehung zur Umwelt (U) (aus Woltereck, R. (1932/40). *Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte*: 209).

auch als einen primär selbstbezüglichen Vorgang, der sich auch ohne Veränderung der anorganischen Umwelt vollzieht (s.u.; ↑Evolution).

20. Jh.: biologisch zentraler Begriff

Zu einem zentralen biologischen Begriff wird das Wort ›Umwelt‹ seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Als spezifischer wissenschaftlicher Terminus erscheint es zuerst in den Schriften des Geografen F. Ratzel seit 1899, anfangs im Kontext einer Diskussion der »Beziehungen zwischen der Menschheit und der Erde«.⁴³ In einem Vorlesungsmanuskript aus dieser Zeit definiert Ratzel die Umwelt bereits sehr allgemein und führt den Ausdruck als Übersetzung des englischen ›environment‹ ein: »Die Umgebung oder Umwelt (Environment) ist die Natur außerhalb eines Lebewesens, die sich zwar in Licht, Luft, Nahrung in dessen innerstes Wesen hinein fortsetzen kann, aber keinen Theil von seinem Organismus ausmacht«.⁴⁴ Anregungen zur Einführung des Wortes erhält Ratzel offenbar einerseits durch die Rezeption englischer Aufsätze von W.Z. Ripley und C. Mindeleef⁴⁵, in denen der Ausdruck ›environment‹ erscheint (in einer Rezension übersetzt Ratzel dies anfangs als »Umgebung«⁴⁶) sowie andererseits durch die Publikation eines Bandes seines Schülers H.F. Helmolt, in dem auf die Wortgeschichte von ›Umwelt‹ im Deutschen eingegangen wird.⁴⁷

Neben seiner wichtigen Stellung in der Biologie erlangt der Begriff ›Umwelt‹ an der Wende zum 20. Jahrhundert auch in anderen Disziplinen eine große Bedeutung; so erscheint er als »soziale Umwelt« in der Soziologie (Gumplowicz 1895; Schäffle 1875/96; Tille 1896; Simmel 1907).⁴⁸

von Uexküll: *Umwelt als Merkwelt*

Eine nachhaltige Aufnahme in die biologische Fachsprache erfährt das Wort durch seine terminologische Verwendung bei J. von Uexküll, vereinzelt seit 1905 (»Tierorganismen [...] bilden jeweils] eine Einheit, die sich durch die Art des Ineinandergreifens ihrer chemischen und physikalischen Leistungen von der Umwelt abtrennt und ein selbständiges Dasein führt«⁴⁹), regelmäßig seit 1908.⁵⁰ Im deutschsprachigen Raum gilt von Uexküll daher als Begründer des biologischen Umweltbegriffs. Nach von Uexkülls Formulierung schlägt er das Wort für »die spezielle Umgebung eines Lebewesens« vor und will es »in dem gleichen Sinne wie früher das Wort ›Milieu‹ anwenden.⁵¹ In seinen frühen Schriften, so in einem programmatischen Aufsatz aus dem Jahr 1907, verwendet von Uexküll an der Stelle, an der später von der ›Umwelt‹ die Rede ist, meist das Wort ›Milieu‹ (s.u.).⁵² Die Umwelt als die »Gesamtheit aller subjektiven Wirklichkeiten« grenzt von Uexküll 1929 von der Welt als der »Gesamtheit der objektiven Wirklichkeiten« ab.⁵³

Die Einführung des Umweltbegriffs bei von Uexküll geht vom individuellen Organismus und dessen sinnesphysiologischer Erschließung seiner Umgebung aus. Betont wird mit dem Begriff die enge Verbundenheit des Organismus mit seiner Umwelt, weil beide über ein *Merken* und *Wirken* des Organismus eng miteinander verzahnt sind. Von Uexküll spricht daher seit 1912 von der rezeptorischen *Merkwelt*⁵⁴, der er komplementär die effektorische *Wirkungswelt* (1912)⁵⁵ oder *Wirkwelt* (1913)⁵⁶ gegenüberstellt (›Merkwelt‹ verwendet von Uexküll 1913 als direkte Ersetzung für das zuvor von ihm gebrauchte ›Milieu‹⁵⁷; ›Wirkungswelt‹ bzw. ›Wirkwelt‹ und ›Umwelt‹ bilden also zeitweise ein Begriffspaar⁵⁸; später ordnet von Uexküll dagegen ›Merkwelt‹ und ›Wirkwelt‹ als komplementäres Begriffspaar der ›Umwelt‹ unter⁵⁹). Die Betonung liegt dabei darauf, dass das Funktionsverhältnis von Merkwelt und Wirkwelt einen »geschlossenen Kreislauf«, eine jeweilige »Welt für sich«⁶⁰ darstellt. Merken und Wirken sind für von Uexküll zwei Handlungen, die aufeinander verweisen; sie lassen sich als geschlossener Kreislauf, als *Funktionskreis* darstellen (↑Verhalten: Abb. 558). Dieser Funktionskreis bezeichnet bei von Uexküll zweierlei: zunächst allgemein die als Wechselverhältnis modellierte Relation des Organismus zu seiner Umwelt, daneben die funktionalen Einheiten, in die das Verhalten von Organismen gegliedert werden kann, nämlich die Komplexe der Ernährung, der Feindabwehr, der Fortpflanzung »und wenige mehr« (↑Verhalten).⁶¹

Nach dem allgemeinen Modell des Funktionskreises wählt ein Organismus seiner Bauart entsprechend selektiv Reize aus der Außenwelt aus; er reagiert auf diese, indem er Gegenstände seiner Außenwelt verändert, und schließlich wirken Gegenstände der veränderten Außenwelt auf ihn wieder zurück. Es besteht also ein Kreislauf von Funktionen, insofern die zyklische Wiederkehr von charakteristischen Verhaltensweisen für das Leben der Tiere kennzeichnend ist. In diesem Sinne zur Beschreibung des rhythmischen Wechsels von organischen Tätigkeiten im Verhalten der Tiere verwendet bereits H. Spencer Mitte des 19. Jahrhunderts den Ausdruck ›Funktionskreis‹ (»the cycle of the functions«; ↑Kreislauf).⁶²

In seiner organismuszentrierten Umweltlehre verwendet von Uexküll den Umweltbegriff, um die Relativität der Umwelt eines jeden Organismus (als »Subjekt«; ↑Selbstorganisation) herauszustellen. Er ist der Auffassung, es sei »jedes Tier, mag es einfach oder kompliziert sein, gleich vollkommen in seine Umwelt angepaßt. Die Umwelt der einfachen Tiere ist einfach und diejenige der vielseitigen Tiere vielfältig. Umwelt und Tier bedingen sich gegenseitig.«⁶³ Es bilde daher »der Organismus mit seinem Milieu zusammen ein zweckmäßiges Ganzes«⁶⁴; es bestünden »Wechselwirkungen zwischen Tier und Umwelt«⁶⁵. In seiner Monografie zur ›Umwelt und Innenwelt der Tiere‹ (1909) heißt es: »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«.⁶⁶ Beide seien nicht »getrennte Dinge«, sondern bildeten vielmehr »zusammen einen höheren Organismus«.⁶⁷

Insofern die Umwelt als Merkwelt immer über die Sinnesorgane eines Organismus vermittelt sind, versteht von Uexküll die Umwelt auch als die über die Wahrnehmungsmöglichkeiten des Organismus kanalisiert Einflüsse der Umgebung. Er spricht 1922 von einem »Umwelttunnel« und erläutert diesen als »den Lebensweg eines Subjektes, der nach allen Seiten von Objekten abgeschlossen ist, welche zugleich den Sinnesorganen des Subjektes als Merkmalsträger und seinen Handlungsorganen als Wirkungsträger dienen«.⁶⁸ Erläutert wird dies in einem mechanistischen Modell, das die Einbindung des Organismus in seine Umwelt als eine »Planmäßigkeit« (↑Zweckmäßigkeit) beschreibt (vgl. Abb. 537).

Von Uexkülls Terminus ›Umwelt‹ beginnt sich schon bald nach dem Erscheinen des Buches von 1909 durchzusetzen. So verwendet J. Reinke in der zweiten Auflage seiner ›Einleitung in die theoretische Biologie‹ (1911) an einigen Stellen, an denen in der

ersten Auflage (1901) von »Aussenwelt« die Rede war, den neuen Ausdruck.⁶⁹

Der Sache nach hat von Uexkülls These von der Organismusabhängigkeit der Umwelt viele Vorläufer, zu denen u.a. G.W. Leibniz, J.G. Herder, F.W.J. Schelling, W. James und G. Simmel gehören (vgl. Tab. 282).⁷⁰

Die Vorgänger und Nachfolger von Uexkülls bezeichnen die gemeinsame Sache allerdings nicht immer mit dem Terminus »Umwelt«. So führt H. Plessner 1928 den Begriff **Positionsfeld** ein und versteht darunter die Summe der außerhalb des (morphologisch bestimmten) Organismus liegenden Faktoren, die zusammen mit dem (morphologischen) Organismus die eigentliche organisierte Ganzheit in der Natur bildet – den »Lebenskreis«, wie Plessner sagt.⁷¹ Auch bei Plessner hat das Positionsfeld eine sinnesphysiologisch bestimmte Dimension: »Die Sinnesorgane haben in demselben Maße Reize aufzunehmen wie abzublenden. Sie sind Augen und Scheuklappen in Einem.«⁷² Plessners »Positionsfeld« entspricht damit weitgehend von Uexkülls »Umwelt«.

In der Theorie der Ökologie des 20. Jahrhunderts ist es der Begriff der ökologischen ↑Nische, der viele Komponenten des uexküllschen Umweltbegriffs aufnimmt.

Ausweitung der Bedeutung

Trotz seiner schnellen Übernahme durch andere Autoren wird das Wort »Umwelt« nicht immer in der engen Bedeutung verwendet, die von Uexküll ihm verliehen hat. Schon L.J. Henderson betont 1913, dass er den Ausdruck nicht in dem »speziellen technischen Sinne« von Uexkülls verstehen möchte.⁷³ Nicht in dem technischen Sinn, sondern allein in weiterer Bedeutung setzt sich der Ausdruck im 20. Jahrhundert durch. Wenn also auch die innovative Wortverwendung von Uexkülls so folgenreich war wie kaum eine andere des 20. Jahrhunderts, so war es die Begriffsprägung im Rahmen seiner spezifischen Theorie gerade nicht.

Als problematisch an dem uexküllschen Umweltbegriff erweist sich in den Augen vieler Autoren dessen wahrnehmungsphysiologische Einengung nach einem Reiz-Reaktions-Modell. Zur Umwelt gehört nach von Uexküll allein das, was der Organismus wahrnimmt und auf das er adäquat reagiert. Nicht für alle relevanten Außenfaktoren besitzt ein Organismus aber Wahrnehmungsorgane. Die Gaszusammen-

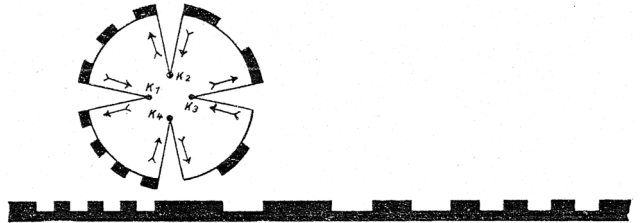


Abb. 537. Die »Zeitgestalt« eines Organismus in seinem »Umwelttunnel«. Die Umwelt des Organismus ist in Form einer horizontal liegenden Stange mit Zapfen und Fugen dargestellt. Der als Zahnrad repräsentierende Organismus rollt in seiner Zeitgestalt die Stange entlang, wobei seine »Merkmalsträger« (rezeptorischen Eigenschaften) als Fugen und seine »Wirkungsträger« (ausführende, motorische Einrichtungen) als Zähne genau dem Muster des »Umwelttunnels« entsprechen. Die nach außen gerichteten Pfeile in dem Zahnrad deuten den Beginn einer ausführenden Tätigkeit des Organismus an; die nach innen gerichteten Pfeile deren Ende und den Einsatz der Rezeption eines Umweltereignisses (aus Uexküll, J. von (1922). *Technische und mechanische Biologie. Ergeb. Physiol.* 20, 129-161: 143.)

setzung der Atmosphäre oder deren Belastung durch Krankheitserreger z.B. müssen von einem Organismus nicht wahrgenommen werden können, damit sie als relevante Faktoren seiner Umgebung anzusehen sind.

Eine Kritik in dieser Richtung wird in der Rezeption von Uexkülls vielfach geäußert.⁷⁴ Am entschiedensten trägt sie H. Weber Mitte der 1930er Jahre vor. Er kritisiert, dass die Umgebung nicht allein über Sinnesorgane und ein Nervensystem auf einen Organismus einwirkt, und dass daher jeder Umweltbegriff, der allein diese Verhältnisse berücksichtigt, zu eng sei.⁷⁵ Weber plädiert dafür, »daß in die Umwelt des Individuums auch die von der Umweltlehre vernachlässigten Umgebungswirkungen einbezogen werden, die nicht den Weg über die Sinnesorgane und das Nervensystem nehmen, die also keinem Reflexbogen im weitesten Sinn des Worts angehören.«⁷⁶ Notwendig sei die Formulierung eines Umweltbegriffs »für die ganze Welt der Lebewesen« (also einschließlich der Pflanzen), der »alle Beziehungen, die zwischen den Lebewesen und ihrer Umgebung bestehen können, erfasse.«⁷⁷ Auch Weber versteht das Konzept der Umwelt aber als »Beziehungsbegriff«, weil eine jeweilige Umwelt allein ausgehend von einem Organismus gegeben sei. Daher grenzt auch er die Begriffe »Umwelt« und »Umgebung« (s.u.) voneinander ab. Den uexküllschen Umweltbegriff hält Weber allein für einen psychologischen, aber nicht einen allgemein-biologischen Begriff.⁷⁸ Weil von Uexküll in seiner Modellierung nach einem Reiz-Reaktions-Schema tatsächlich einen Sonderfall der

»[I]l y a comme autant de differens univers, qui ne sont pourtant que les perspectives d'un seul« (Leibniz 1714, 464).

»[J]edes [Geschöpf] ist für sein Element organisiert, jedes lebt und webt in seinem Elemente. Kein Punkt der Schöpfung ist ohne Genuß, ohne Organ, ohne Bewohner: jedes Geschöpf hat also seine eigne, eine neue Welt« (Herder 1784, 86).

»[Dem Lebenden ist] eine *eigenthümliche* Sphäre der Receptivität durch seine eigene Natur zum Voraus bestimmt« (Schelling 1799, 181).

»My world is but one in a million alike embedded, alike real to those who may abstract them. How different must be the worlds in the consciousness of ant, cuttle-fish, or crab!« (James 1890, 277).

»Die Sinnesvorstellungen der Tiere, mit denen sie auf die Einwirkungen der Aussenwelt antworten, müssen vielfach von den unseren aufs stärkste abweichen. Zweifellos haben manche Tiere Sinnesempfindungen, die uns völlig fehlen [...]. Die Ursache dieser Verschiedenheit kann keine andere sein, als dass für die eine Tierart diese, für die andere jene Art der Sinnesausstattung die nützlichste, ihren Lebensbedingungen angepasste ist. Nun aber können aus so verschiedenem Material unvermeidlich nur ganz verschiedene Weltbilder hervorgehen. Die Vorstellungen vom Seienden, die die Tiere sich bilden, sind also in ihrer Verschiedenheit durchaus von ihren subjectiven Lebenserfordernissen bedingt« (Simmel 1895, 40).

»Die Umwelt der einfachen Tiere ist einfach und diejenige der vielseitigen Tiere vielfältig. Umwelt und Tier bedingen sich gegenseitig. Sie sind zusammen da, und eines gewinnt nur Sinn durch das andere. Das Fell des Eisbären hat nur einen Sinn im Schnee Grönlands, und der Springfuß des Känguruh gehört zu den Steppen Australiens« (von Uexküll 1908, 695).

Tab. 282. Die Welt und Umwelt eines Organismus als Resultante seiner jeweiligen Konstitution und Perspektive.

Organismus-Umwelt-Beziehung behandelt, wäre es wohl angemessener, seinen Begriff nicht ›Umwelt‹, sondern *Wahrnehmungswelt* zu nennen – oder bei seinem Terminus der *Merkwelt* zu bleiben.⁷⁹

Kritisch wird von vielen Autoren auch bemerkt, dass von Uexküll den Pflanzen ausdrücklich abspricht, über Merk- und Wirkorgane und damit über eine Umwelt zu verfügen. Infolgedessen könne es für sie keine Bedeutungsträger und keine Funktionskreise geben.⁸⁰ Die Zuschreibung einer Umwelt zu den Pflanzen ist bei von Uexküll allerdings schwankend. Gelegentlich spricht er ihnen eine Umwelt »im strengen Sinne« ab⁸¹, an anderem Ort spricht er sie ihnen aber zu⁸². Die Welt der Pflanzen zerfällt nach

von Uexküll aufgrund des Mangels an Sinnesorganen aber nicht in eine Merkwelt und Wirkwelt, wie die des Tieres, sondern in eine bloße *Nutzwelt* und *Trutzwelt*⁸³; auch eine *Wohnwelt* gesteht von Uexküll den Pflanzen zu⁸⁴. Gerade vor dem Hintergrund des Funktionskreismodells ist nicht einzusehen, warum den Pflanzen eine Umwelt grundsätzlich abgesprochen werden sollte. Denn die basalen Funktionskreise, die von Uexküll angibt⁸⁵, finden sich auch bei Pflanzen. So gesteht von Uexküll auch selbst ein, dass Pflanzen über die Fähigkeit zur Auswahl aus den auf sie eindringenden Wirkungen der Außenwelt verfügen; auch ohne Nervensystem können die Pflanzen also ihre Relation zur Umwelt regulieren.

Wohnwelt und Eigenwelt

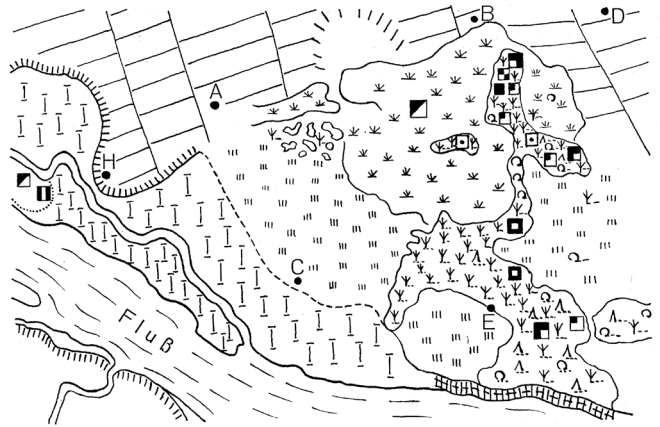
Der Ökologe K. Friederichs ist 1937 der Auffassung, von Uexkülls Begriff der *Wohnwelt*⁸⁶ entspreche dem inzwischen etablierten Konzept der Umwelt in der weiten Bedeutung, nämlich eines Weltausschnitts im räumlichen Sinn (von Uexküll verwendet den Ausdruck ›Wohnwelt‹ in seinen gedruckten Schriften wohl erst ab 1940⁸⁷). Das Wort ›Wohnwelt‹ erscheint im geografischen Sinne für die von Menschen besiedelten Erdregionen bereits in den 1830er Jahren (Groskurd 1834: »Indien und Iberien, die östlichen und westlichen Enden der Wohnwelt«⁸⁸); R. Woltereck verwendet es 1932 im Sinne von Uexkülls für die subjektiv wahrgenommene Welt, »die uns unmittelbar umgebende irdische ›Wohnwelt‹; bei den Tieren falle ihre Wohnwelt mit ihrer »Merkwelt« zusammen.⁸⁹ Im Sinne von Uexkülls gebraucht auch dessen Schüler H. Brüll den Ausdruck 1937 (vgl. Abb. 538).⁹⁰

Für den eingeschränkten Begriff der Umwelt bei von Uexküll, der allein das einschließt, was ein Organismus (aufgrund seiner sinnesphysiologischen Ausstattung) bemerkt, verwendet von Uexküll seit 1909 auch den Ausdruck *Eigenwelt*.⁹¹ Friederichs empfiehlt 1937, diesen Terminus grundsätzlich für den Komplex zu verwenden, den von Uexküll als ›Umwelt‹ bezeichnet.⁹² ›Eigenwelt‹ erscheint im naturphilosophischen und physiologischen Kontext vereinzelt bereits Mitte des 19. Jahrhunderts (Kastner 1849: Es trete »schon in der Gallerte der Versuch hervor: sich, gleichsam der Welt die wir Erde nennen gegenüber, als Eigenwelt zu behaupten und in eigener Räumlichkeit seinen Gesamtbestand zu sichern«⁹³; Noack 1858: »die in der Eigenwelt des Leibes wurzelnden Erregungsursachen für die Nerven-thätigkeit«⁹⁴; ders. 1858: »von der Umwelt oder der Eigenwelt des Leibes ausgehenden Erregungen oder Bewegungen«⁹⁵). F. Hempelmann verwendet

das Wort 1926 unter Verweis auf von Uexküll in der Tierpsychologie.⁹⁶ F. Brock versteht 1950 unter der Eigenwelt die von einem Organismus (auch einem Forscher) konstruierte Welt, die »Sphäre seiner gesamten Wirklichkeit, die immer seine subjektive Erscheinung und Ordnung bleibt.«⁹⁷ Jedes Subjekt ist für Brock mit seiner Eigenwelt kontrapunktisch verbunden; über das Verhältnis von »Bedürfnisspannung« und »Bedürfnisbefriedigung« lägen vielfältige »Subjekt-Eigenwelt-Verflechtungen« vor.⁹⁸ Methodisch will Brock den Begriff der Eigenwelt für einen Neuanfang in der Biologie nutzen, die *biologische Eigenweltforschung*, die nach seiner Auffassung zwischen der »Scylla des Zwanges neutraler Kausalreihen« und der »Charybdis introspektiver Deutungswillkür« hindurchzusteuern vermag.⁹⁹

Außenwelt/Umwelt, Umwelt/Mitwelt

Auf funktionaler Grundlage sind zwei Schranken in der Unterscheidung von Umweltkomponenten wesentlich: die Relevanz-Irrelevanz-Schranke und die Dependenz-Interdependenz-Schranke. Unterschieden werden kann damit zwischen der für einen Organismus irrelevanten *Außenwelt*, der für sein Überleben und seine Fortpflanzung relevanten *Umwelt* (Ressourcen und Feinde) und denjenigen Faktoren und Gegenständen außerhalb seines eigenen Systems, mit denen er in einer wechselseitigen funktionalen Beziehung oder Abhängigkeit steht, kurz der *Mitwelt*. Dieser Ausdruck erscheint in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts (Breithaupt 1771: »Siehst du den Frommen auf der Bare, / und seine Mitwelt schon verwaist«¹⁰⁰; Bock 1773: »so floß dein Leben sanft dahin – und ohne Gepränge nüttest du deiner Mitwelt«¹⁰¹), später seit Beginn des 19. Jahrhunderts, u.a. bei Goethe und Schiller, analog zu »Vor-« und »Nachwelt« zur Bezeichnung der Gesamtheit der zu einem Zeitpunkt bestehenden Welt.¹⁰² Bei H. Münsterberg heißt es 1908: »Als wollendes Selbst finde ich mich nicht nur in Beziehung zur Außenwelt, sondern von vornherein auch in Beziehung zur Mitwelt. Im unmittelbaren Erlebnis nehme ich Stellung zu Freund und Feind, und wirke, mitstrebend oder widerstrebend, in steter Rücksicht auf andere wollende Wesen.«¹⁰³



- | | | | |
|---|---------------------------|---|---------------------------|
| ◻ | = Horst des Habichts | Ω | = Laubholz |
| ◼ | = Horst des Sperbers | Λ | = Fichten |
| ◻ | = Horst der Kornweibe | Y | = Kiefern |
| ◻ | = Horst der Rohrweibe | ✱ | = Moor |
| ◻ | = Horst der Waldohreule | | = Heide |
| ◻ | = Horst der Sumpfohreule | ≡ | = Wasserwiesen |
| ◻ | = Horst des Mäusebussards | ┌ | = Feldmark (Kultursteppe) |
| ◻ | = Horst des Turmfalken | ┌ | = Marschweiden |
| ◻ | = Horst des Baumfalken | | |
| ◻ | = Horst des Wanderfalken | | |

Abb. 538. »Wohnweltskizze« zur Lage typischer Horststandorte von deutschen Greifvögeln; links offene Landschaft, rechts Waldlandschaft (aus Brüll, H. (1937). *Das Leben deutscher Greifvögel. Die Umwelt der Raubvögel unter besonderer Berücksichtigung des Habichts, Bussards und Wanderfalken*: 7).

Philosophisch bedeutsam wird der Begriff in der Daseinsontologie Heideggers in der Beschreibung der Welt als eines Beziehungszusammenhangs.¹⁰⁴ H. Plessner stellt 1928 die Mitwelt neben die Außenwelt und die Innenwelt (des Menschen) und bestimmt sie als das, was eine Person »trägt«, »indem sie zugleich von ihr getragen und gebildet wird.«¹⁰⁵ W.E. Mühlmann unterscheidet 1952 für den Menschen zwischen der *Vitalmitwelt*, zu der er alle lebendigen Mitmenschen rechnet, und der *Kulturmitwelt*, d.h. dem »ganzen Komplex sinnerfüllter Bedeutungsgehalte«. Zu letzterer sei im Grunde die ganze Menschheitsentwicklung zu rechnen, weil in ihr die »Ausdrucksbedeutung« aller Dinge entstanden sei.¹⁰⁶ Auch in die Theorie der Ökologie wird der Ausdruck übernommen: K. Friederichs verwendet ihn 1950 im Sinne von »lebender Umwelt«¹⁰⁷, und E. Ungerer bezeichnet 1942 die Synökologie, die sich insgesamt mit den

Interaktionen von Organismen in Biozöosen befasst, als *Mitweltlehre* im Unterschied zur »Umweltlehre«, der Autökologie (↑Biologie: Abb. 61).¹⁰⁸

Seit den 1990er Jahren wird der Begriff der Mitwelt v.a. im umweltethischen Zusammenhang verwendet, besonders prominent 1990 bei K.M. Meyer-Abich mit seiner Devise »Von der Umwelt zur Mitwelt«. ¹⁰⁹ Bei Meyer-Abich hat das Konzept der Mitwelt aber nicht nur eine ethische, sondern auch eine erkenntnistheoretische Dimension, weil er im Sinne einer holistischen Epistemologie auf die Kontextbezogenheit jedes Erfahrungsgegenstandes verweist: Ebenso wie für ein Lebewesen gelte auch für einen anorganischen Naturkörper wie einen Stein, dass er nicht lediglich als materieller Körper mit einer bestimmten Grenze vorliege, sondern vielmehr »in seiner Identität über diese Grenze hinausragt«: »Vielleicht gehört sogar die ganze Landschaft zu ihm. Die Mitwelt ist ein Teil seiner selbst. Was man in die Hand nehmen kann, ist nur in und mit seiner Mitwelt, was es ist.«¹¹⁰

»Umwelt« als Stufenbegriff

K. Friederichs plädiert 1950 dafür, »Umwelt« als einen »Stufenbegriff« zu verstehen, der einen Gegenstand mit unterschiedlichem Umfang bezeichnen kann, angefangen von dem gesamten »Weltzusammenhang in Bezug auf ein Lebewesen« über die »physiologische Umwelt« als dem »Komplex der direkten Beziehungen zur Außenwelt, die in Wirkung und Gegenwirkung bestehen« bis hin zu der »Minimalumwelt« als dem »Komplex der für die Art lebensnotwendigen Außenfaktoren«. ¹¹¹ Auch die Minimalumwelt kann gestuft konzipiert werden: sie kann für einen einzelnen Organismus oder für eine Art definiert werden, also entweder allein die Bedingungen der Selbsterhaltung oder diese einschließlich der zur Fortpflanzung notwendigen Umweltbedingungen umfassen.

Ausdrücklich argumentiert Friederichs auch dafür, nicht nur die lebensdienlichen, sondern auch die lebensfeindlichen Faktoren zur Umwelt zu rechnen. Friederichs ist 1943 der Auffassung, »dass ein allgemeiner Umweltbegriff alle Beziehungen umfassen müsse, die ein Lebewesen zur Umgebung haben könne. Denn das sind doch nicht nur die notwendigen«. ¹¹² Auch Feinde und Konkurrenten gehören nach Friederichs zur Umwelt eines Organismus. Die allgemeine (»abstrakte«) Umwelt eines Organismus bestehe in dem »Komplex derjenigen Außenfaktoren, mit denen das Lebewesen in direkter oder konkret greifbarer indirekter Beziehung durch Wirkung und Gegenwirkung stehen kann und die zum Teil sein Leben bedingen«. ¹¹³

Auf unterster Ebene in der Stufung der Umweltbegriffe steht bei Friederichs die *Minimalumwelt*, d.h. der »Komplex, der für die Art lebensnotwendigen Außenfaktoren«. ¹¹⁴ Eingeführt wird der Ausdruck »Minimalumwelt« 1939 durch H. Weber als »Komplex von Mindestbedingungen« für die Erhaltung eines Organismus oder einer Art ¹¹⁵ (engl. Philip 1957: »minimal environment«¹¹⁶). Weber stellt dem (theoretischen) Konzept der Minimalumwelt den Begriff der *Realumwelt* gegenüber: »Realumwelt ist die in einer aktuellen Umgebung wirklich enthaltene, verwirklichte »Idealumwelt««. ¹¹⁷ Die Realumwelt schließt also nicht nur die für das Leben eines Organismus notwendigen und förderlichen Faktoren der Umgebung ein, sondern auch die bedrohlichen und schädigenden. Teil der Realumwelt sind die Konkurrenten, Feinde, Parasiten und abiotischen Gefährdungspotenziale wie Hitze, Kälte, Trockenheit, Überflutung etc. Die explizite Definition des Umweltbegriffs, die Weber 1939 gibt, bezieht sich im Grunde auf die Minimalumwelt, weil sie nur die lebensförderlichen, nicht aber die schädlichen Faktoren berücksichtigt (vgl. Tab. 283). ¹¹⁸ Webers Unterscheidung von Minimal- und Realumwelt wird später kaum aufgenommen; weit bekannt wird erst die Differenzierung G.E. Hutchinsons zwischen Fundamental- und Realnische aus dem Jahr 1958 (↑Nische). ¹¹⁹ K. Friederichs identifiziert 1957 die Minimalumwelt mit der Nische, weil diese »nur die direkt notwendigen Lebensbedingungen« umfasse. ¹²⁰ (Zu bedauern ist das Vergessen von Weber in diesem Zusammenhang aber kaum, beinhalten doch seine Ausführungen zum Umweltbegriff die schrecklichsten Rechtfertigungen der Rassenideologie: In einem Aufsatz über den »Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung« von 1939 plädiert Weber aufgrund von »lebensgesetzlichen Bindungen« dafür, »den durch die Kultur unvermeidlich herbeigeführten Ausfall der natürlichen Auslese und Ausmerze durch gesetzgeberische Maßnahmen zu ersetzen«. ¹²¹ Weber behauptet weiter, seine Wissenschaft und »die aus ihr strömenden Erkenntnisse« trügen »normativen Charakter«, und er ruft offen dazu auf, diese in seiner »völkischen Wirklichkeit« anzuwenden. ¹²²)

Umwelt: Ressourcen und Bedrohungen

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird der Umweltbegriff konsequent so gefasst, dass er nicht allein die Ressourcen, die von einem Organismus genutzt werden, sondern auch die von der Umgebung ausgehenden Bedrohungen umfasst: Zur Umwelt gehören also alle Faktoren, die einen Organismus beeinflussen, genauer solche, die die Wahrscheinlichkeit seines

Überlebens und seiner Fortpflanzung verändern. Definitionen in diesem Sinne geben u.a. 1954 H.G. Andrewartha und L.C. Birch, 1957 K. Friederichs sowie 1965 D.A. Maelzer (vgl. Tab. 283).

Die Zweiteilung der Umwelt in nützliche und schädliche Einflüsse hat eine lange Tradition, die bis in die Antike zurückreicht. Deutlich wird die Zweiteilung z.B. in der Zuschreibung von doppelten Instinkten bei Tieren, die einerseits eine Annäherung an das Zuträgliche und andererseits eine Entfernung von dem Schädlichen bewirken (Cicero: »cum quodam appetitu accessum ad res salutares a pestiferis recessum«¹²³). Seit der Etablierung der Ethologie Ende des 19. Jahrhunderts wird die Unterscheidung vielfach terminologisch gefasst. W. Wundt differenziert 1874 zwischen »Begehren« (oder »Streben«) und »Widerstreben«¹²⁴; G.H. Schneider nimmt 1880 eine Zweiteilung der Umwelt in »attraktive« und »repulsive« oder auch »nützliche und schädliche Außendinge« vor¹²⁵; S. Smith unterscheidet 1914 im Hinblick auf die Wirkungen auf den Organismus zwischen »positiver« und »negativer Regulation«¹²⁶.

Typen von Umwelten

Weil der Begriff der Umwelt ein so komplexes Konzept ist, werden Vorschläge zur Unterscheidung von Umweltarten gemacht. D.A. Maelzer unterscheidet 1965 zwischen (1) Ressourcen, (2) mechanischen Stressfaktoren, (3) Wetter, (4) Artgenossen und (5) Räubern, Parasiten und Pathogenen.¹²⁷

Ausgehend von der Evolutionstheorie entwickelt R. Brandon seit 1988 eine Unterscheidung zwischen *externer*, *ökologischer* und *selektiver* Umwelt (vgl. Tab. 285). Der für die Evolutionstheorie relevante Umweltbegriff ist der der selektiven Umwelt, weil er Differenzen zwischen Organismen betrifft. Die von Brandon unterschiedenen Umweltbegriffe sind z.T. unabhängig voneinander. So sind Unterschiede in der äußeren Umwelt weder eine notwendige noch eine hinreichende Bedingung für Unterschiede in der selektiven Umwelt: Sie sind nicht notwendig, weil es Selektion auch allein als Ergebnis der Populationsstruktur unabhängig von Änderungen der äußeren Umwelt geben kann (z.B. im Falle von frequenzab-

Gen — Umwelt-Gen	= Allelenpaar	System: I
Allelenpaar — Umweltgenom	= Genom	II
Genom — Umweltzelle	= Zelle	III
Zelle — Umweltzellen	= Embryo	IV
Embryo — Intrauterine Umwelt	= Organismus	V
Organismus — Extrauterine Umwelt	= Person	VI
Person — Menschl. Biotop	= Biozönose des Menschen	VII
Biozönose der Menschen = Menschliche Gesamtumwelt (menschl. Holozön)	= Kosmos	VIII

Abb. 539. Umwelt als »Schichtenbegriff«: Auf verschiedenen Ebenen der biologischen Hierarchie von Organisationsformen lassen sich organische Einheiten mit ihren jeweiligen Umwelten bestimmen. Eine organische Einheit auf einer Ebene bildet zusammen mit ihrer Umwelt eine Einheit höherer Ordnung, der auf der nächsten Ebene erneut eine Umwelt zugeordnet werden kann (aus Mühlmann, W.E. (1952). *Das Problem der Umwelt beim Menschen*. Z. Morphol. Anthropol. 44, 153-181: 160).

hängiger Selektion; ↑Selektion); und sie sind nicht hinreichend, weil viele Änderungen der äußeren Umwelt die Organismen gar nicht oder zumindest nicht in unterschiedlichem Maße betreffen. Brandon spricht daher von einer Entkopplung (»decoupling«) der selektiven Umwelt von der äußeren Umwelt.¹²⁸

Umwelt als Selektionsbedingung

Evolutionstheoretisch betrachtet werden Elemente der Umwelt von Organismen selbst verändert und bilden somit einen Selektionsfaktor für spätere Entwicklungen (Lewontin 1982: »organisms have constructed environments that are the conditions for their further evolution«¹²⁹). Man kann somit davon sprechen, Organismen und Elemente ihrer Umwelt stehen in einem wechselseitigen Abhängigkeitsverhältnis und seien *kodeterminiert* (Lewontin: »co-determined«¹³⁰). Auch von einer *Koevolution von Organismus und Umwelt* ist die Rede: Die in der Evolution der Lebewesen veränderte Umwelt bildet gleichzeitig eine Ursache und eine Wirkung der Fitnessdifferenzen von Organismen.¹³¹

Vor dem Hintergrund dieser Veränderung der Umwelt durch Organismen wird Kritik an dem darwinistischen Modell geübt, nach dem die Umwelt die primäre Ursache für die Veränderungen der Organismen in der Evolution ist. Was für einen Organismus seine Umwelt ist, besteht nach dieser Kritik nicht als

»[M]ilieu, pour désigner [...] en générale, l'ensemble total des circonstances extérieures d'un genre quelconque, nécessaires à l'existence de chaque organisme déterminé« (Comte 1838, 235).

»[E]nsemble total des circonstances ou agents extérieurs, physiques et chimiques, propres à fournir à l'être organisé les principes immédiats ou matériaux nécessaire à la nutrition et à la manifestation des autres propriétés de ses éléments anatomiques« (Robin 1849, 120).

»Die Umgebung oder Umwelt (Environment) ist die Natur außerhalb eines Lebewesens, die sich zwar in Licht, Luft, Nahrung in dessen innerstes Wesen hinein fortsetzen kann, aber keinen Theil von seinem Organismus ausmacht« (Ratzel ca. 1899, Fasz. 151).

»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. Man kann sich wohl die von uns gesehene Umgebung des Tieres wegdenken und sich ein Tier isoliert vorstellen. Man kann sich aber nicht ein Tier isoliert von seiner Umwelt denken, denn diese ist nur als eine Projektion seiner Gegenwelt richtig zu verstehen« (von Uexküll 1909, 196).

»Unter Umwelt soll in der Biologie die im ganzen Komplex einer Umgebung enthaltene Gesamtheit der Bedingungen verstanden werden, die einem bestimmten Organismus gestatten, sich kraft seiner spezifischen Organisation zu halten, d.h. die ihm in einem zeitlich bestimmt abgegrenzten Abschnitt seiner Entwicklung innewohnenden Möglichkeiten der Lebensäußerungen (mit Einschluß der Fortpflanzung) in einem die individuelle Sterblichkeit wenigstens ausgleichenden Maß zu entfalten« (Weber 1939, 247).

»The *environment* of any organism consists, in final analysis, of everything in the universe external to that particular organism. Those parts of the total environment that are evidently of direct importance to the organism are regarded as constituting the *effective environment*« (Allee et al. 1949, 1).

»[A]ll the material things (like trees and logs and other animals, etc.) and all the qualities (like temperature, moisture, radiation, and so on) which we can think of as influencing, either separately or in interaction one with another, the animal's chance to survive and multiply« (Andrewartha & Birch 1954, 15).

»Unter der ökologischen Umwelt möchte ich ausschließlich die Gesamtheit derjenigen Faktoren verstehen, auf die eine Spezies, natürlich auf dem Wege über ihre Individuen, für ihre Existenz und für ihr Gedeihen unmittelbar angewiesen ist. Die Umwelt ist grundsätzlich unabhängig von einem bestimmten Raum« (Peus 1954, 274).

»Umwelt, ökologische: Der Komplex der direkten und der konkret greifbaren indirekten Beziehungen zur Außenwelt, die in Wirkung und Gegenwirkung bestehen. Ganz allgemein: alles in der Außenwelt, was das Lebewesen (direkt oder indirekt) angeht« (Friederichs 1957, 142).

»The environment of any organism is the class composed of the sum of those phenomena that enter a reaction system of the organism or otherwise directly impinge upon it to affect its mode of life at any time throughout its life cycle as ordered by the demands of the ontogeny of the organism or as ordered by any other condition of the organism that orders its environmental demands« (Mason & Langenheime 1957, 332).

»[A] component of environment is [...] considered to be any property (other than that of the organism itself) that directly influences the fecundity, longevity, speed of development or spatial position of an organism« (Maelzer 1965, 143).

»Im weitesten Sinn begreift man als Umwelt die Gesamtheit der physikalischen und biotischen Kräfte, welche eine Lebenseinheit beeinflussen« (Stugren 1972/86, 16).

»Surroundings of an organism, including the plants and animals with which it interacts« (Ricklefs 1973, 785).

»[A]n organism's environment consists of all those substances and forces external to the organism that enter its reaction systems and otherwise directly affect its maintenance, growth, and reproductive functions« (McNaughton & Wolf 1973, 17).

»*General environment.* The entities external to an organism, whether or not they are in that organism's ecosystem or directly affect the organism.

Operational environment. All of the entities of the general environment, including their emergent properties, which are directly exchanging matter or energy with the organism« (MacMahon et al 1981, 304).

»[I]n modeling a system *s* we usually do not need to take the rest of the universe into account but only those things that can be influenced by *s* or that may act upon *s*. Only the collection of those things other than *s* that are thus related to *s* will be called the *environment* of system *s* [...]. We could also say that the immediate environment of a system is the composition of its next supersystem« (Mahner & Bunge 1997, 25).

»Die ökologische Umwelt eines Organismus besteht aus allen Faktoren, die ihn beeinflussen, auch den indirekt wirksamen. Ebenso gehört das zu ihr, worauf er selbst direkt und indirekt wirkt [...]. Die ökologische Umwelt könnte man als das Wirkungsnetz um einen Organismus bezeichnen« (Trepl 2005, 115).

vorgegebene Größe, sondern werde vielmehr durch seine physische Ausstattung selbst erst bestimmt; der Organismus konstituiere seine Umwelt selbst. Daher könne »die Umwelt, als von dem jeweiligen Organismus abhängige Größe, nicht die Ursache evolutionärer Veränderungen sein« (Weingarten 1993).¹³² Die Bestimmung von »Umwelt« ist hier allerdings in hohem Maße beschreibungsrelativ. Zu spezifizieren ist zumindest jeweils die zeitliche Dimension: Für einen einzelnen Organismus kann seine Umwelt als vorgegeben konzipiert werden, auch wenn diese durch die Folge der Generationen von Organismen durch diese selbst verändert wurde. Zu unterscheiden ist außerdem zwischen der Umwelt als ökologischer Faktor und als Selektionsbedingung: Als ökologische Faktoren können Umweltfaktoren dynamische, auf vielen Zeitskalen sich verändernde Größen sein, als Selektionsbedingungen sind sie dagegen konstant, weil sie im Rahmen der Selektionstheorie den Vergleichshorizont für die differenzielle Reproduktion (Fitness) von Organismen verschiedener Typen definieren: Ein in hohem Maße schwankender Temperaturverlauf an einem Ort ist z.B. eine einheitliche Selektionsbedingung, die zur differenziellen Reproduktion von Organismen führen kann.

Internalisierung der Umwelt

»Dialektisch« kann das Verhältnis von Organismus und Umwelt nicht nur deswegen genannt werden, weil Organismen die Umwelt, die für ihre eigene Konstitution relevant ist, selbst verändern, sondern auch, weil Verhältnisse der Umwelt in internen Verhältnissen von Organismen abgebildet vorliegen können. Im Prinzip liegt dieses Abbildungsverhältnis in jedem Prozess der ↑Regulation vor, insofern eine Regulation als Kompensation eines Umweltereignisses durch eine Reaktion eines Organismus eine direkte Kopplung von Organismus und Umwelt einschließt (Lillie 1915: »Each organic feature has its complement in some feature of the environment. The complexity of the organism is thus the correlative or mirror-image of the complexity of external nature«¹³³).

Gerade durch die Kopplung an die Umwelt wird eine Unabhängigkeit und Emanzipation von ihr erreicht, weil auf störende Effekte reagiert werden kann und weil regelmäßige relevante Umweltänderungen (z.B. Periodiken wie der Tag-Nacht-Rhythmus) antizipiert werden können. Organismen entwickeln auf diese Weise ein »internes Modell« von ihrer Umwelt.¹³⁴ Es kann damit von einer »Internalisierung der Umwelt« in der regulatorischen Organisation des Organismus gesprochen werden. Bekannt ist diese Internalisierung im Lernverhalten von Kindern, das

psychologische Umwelt (Eigenwelt)

»die Teile der Umgebung, von denen das Tier etwas merkt, mit denen es durch seine Sinnesorgane in Beziehung tritt«

minimale Umwelt

»der Komplex der lebensnotwendigen Faktoren«

physiologische Umwelt

»der Komplex der direkt wirkenden Faktoren der Außenwelt. Sie enthält alle unmittelbaren lebensnotwendigen und nicht notwendigen, aber irgendwie wirksamen Einflüsse«

ökologische Umwelt

»der Komplex der direkten und der konkret greifbaren indirekten Einflüsse der Außenwelt«

kosmische Umwelt

»Weltzusammenhang in bezug auf ein Lebewesen«

Tab. 284. Fünf Typen von Umwelt (nach Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 22-24).

im Erstellen von kognitiven Kopien externer Umweltereignisse besteht, die als Vorhersage-Modell das Verhalten des Kindes steuern.¹³⁵ J. Piaget bestimmt in diesem Sinn allgemein die ↑Intelligenz als eine Anpassung oder Assimilation an die Umwelt, durch die Umweltverhältnisse in die kognitive Struktur eines mentalen Systems übernommen werden: »Intelligence is assimilation to the extent that it incorporates all the given data of experience within its framework [...] mental life is [...] accommodation to the environment«.¹³⁶

externe Umwelt (»Umgebung«)

alle Eigenschaften des Raumes, in dem ein Organismus lebt, unabhängig von deren Wirkung auf den Organismus

ökologische Umwelt

alle Faktoren der Umgebung, die einen Einfluss auf die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit eines Organismus ausüben

selektive Umwelt

alle Faktoren der Umgebung, die auf verschiedene Genotypen einen unterschiedlichen Einfluss hinsichtlich der Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit ihrer Organismen ausüben

Tab. 285. Drei Typen von Umwelt (nach Antonovics, J., Ellstrand, N.C. & Brandon, R.N. (1988). Genetic variation and environmental variation: expectations and experiments. In: Gottlieb, L.D. & Jain, S.K. (eds.). Plant Evolutionary Biology, 275-303: 280f.; Brandon, R. (1990). Adaptation and Environment: 47-49).

Umwelt 1 (»Umgebung«)**Periom (Außenwelt)**

Gesamtheit der Gegenstände und Faktoren außerhalb des Körpers eines Organismus, einschließlich der für seine Lebensfunktionen irrelevanten Prozesse, z.B. Sternschnuppen

Umwelt 2 (»Schädigungen«)**Anopheloperiom (schädliche Umwelt)**

Gesamtheit der für einen Organismus, insbesondere seine Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit, schädlichen Einflüsse, z.B. Räuber

Umwelt 3 (»Ressourcen«)**Opheloperiom (nützliche Umwelt)**

Gesamtheit der von einem Organismus genutzten Gegenstände und Faktoren außerhalb seines Körpers, z.B. Nahrungsressourcen

Umwelt 4 (»funktionale Erzeugnisse«)**Poiotosymperiom (nicht lebende Mitwelt)**

Gesamtheit der von einem Organismus hergestellten Gegenstände außerhalb seines Körpers, die regelmäßig funktional auf ihn zurückwirken und zu seinem typischen Erscheinungsbild gehören (perisomatisches Phänom), z.B. Spinnennetz, Schutzbauten

Umwelt 5 (»Symbionten«)**organisches Symperiom (lebende Mitwelt)**

Gesamtheit der Organismen, mit denen ein Organismus in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit steht (Symbionten).

nismus seine mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehenden Verrichtungen ausübt.¹³⁷ Nach dem Aggregatzustand und der Stofflichkeit des Milieus unterteilt Corti diese Biotopteile weiter; den Sitotop z.B. in die Bereiche des *Aerositon*, *Geositon*, *Hydrositon*, *Phytositon*, *Technositon* und *Zoositon* (↑Biotop: Abb. 67).¹³⁸

B.C. Patten entwickelt in den 1970er Jahren auf systemtheoretischer Grundlage eine abstrakte Terminologie zur Bestimmung des Verhältnisses eines Organismus zu seiner Umwelt. Diese Terminologie geht aus von A. Koestlers Begriff des *Holons* als eines in sich gegliederten Systems, das gleichzeitig Teil eines übergeordneten Systems ist (↑Ganzheit). In einem solchen System können zwei Arten der Beziehungen unterschieden werden: inwärts gerichtete zwischen dem Systemganzen und seinen Teilen und auswärts gerichtete zwischen dem System und seiner Umwelt. Die von diesen beiden Beziehungen erzeugten Entitäten nennt Patten *Input-Objekt* oder *Kreon* (»creaon«) und *Output-Objekt* oder *Genon*. Das Kreon erzeugt mit dem Empfang des Inputs von außen eine *Input-Umwelt*; während das Genon mit der Reaktion auf Inputs eine *Output-Umwelt* erzeugt. Als *Environ* schließlich bezeichnet Patten die Einheit eines Kreons mit seiner korrespondierenden Input-Umwelt und die Einheit eines Genons mit seiner Output-Umwelt.¹³⁹ Mit dieser Terminologie ist also eine Unterscheidung zwischen einer inneren und einer äußeren Umwelt etabliert, und es wird (im Anschluss an J. von Uexküll) die Einheit von Systemen und ihrer Umwelt (als *Environs*) betont.

In der Ökologie ist daneben eine hierarchische Einteilung von Arten der Umwelt verbreitet; die von der Wahrnehmungswelt eines Individuums (»Eigenwelt«) über die Welt aller direkten und indirekten Wechselwirkungen (»ökologische Umwelt«) bis hin zum gesamten Weltzusammenhang (»kosmische Umwelt«) reicht (vgl. Tab. 286).

Wird die Außenwelt eines Organismus insgesamt in allen ihren Aspekten als *Periom* bezeichnet (von griech. »περί« »ringsum«; vgl. »Perilogie«; ↑Ethologie), dann könnten davon folgende Bezeichnungen abgeleitet werden: *Ektoperiom* für die irrelevanten Faktoren der Umwelt, *Anopheloperiom* (von griech. »ἀνώφελής« »schädlich«) und *Opheloperiom* (von griech. »ὀφέλειν« »nützen«) für die zwei Aspekte der Umwelt als Bedrohung und Nutzen; letzterer ließe sich weiter gliedern in das *Kerdoperiom* (von griech. »κέρδος« »Gewinn, Nutzen, Beute«) für die Umwelt als Ressource und das *Symperiom* für die Mitwelt, mit der ein Organismus in einem wechselseitigen Nutzenverhältnis steht; letztere könnte schließlich un-

Tab. 286. Vorschlag zur Unterscheidung von fünf Typen der Umwelt eines Organismus. Alle zusammen bilden sie die Gesamtumwelt eines Organismus, das Periom. Die Typen 4 und 5 vereinen die Gegenstände der Umwelt, die mit dem Organismus im Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit stehen, d.h. sie bilden die Mitwelt oder das Symperiom eines Organismus. Zusammen mit dem Organismus stellen sie eine funktionale Einheit der wechselseitigen Abhängigkeit, ein Allelom, und eine Gestaltseinheit, ein Phänom, dar.

Terminologische Vorschläge

Der Ornithologe U.A. Corti schlägt 1941 vor, die Umwelt von Organismen, insbesondere sofern sie einen bestimmten Raum betrifft (↑Biotop), nach den funktionalen Grundbedürfnissen der Organismen in drei große Typen zu gliedern: Der *Sitotop* (von griech. »σίτος« »Nahrung«) oder das »Nahrungsfeld« umfasst den Bereich des Biotops, in dem ein Organismus (oder die Organismen einer Art) seine Nahrung gewinnt; der *Hygiotop* (von griech. »ὑγιεινός« »gesund«) bezeichnet den Biotoppausschnitt, in dem ein Organismus sich vor Bedrohungen aus der Umwelt schützt; und der *Genotop* (von griech. »γένεσις« »Fortpflanzung«) ist der Bereich, in dem ein Orga-

terteilt werden in die anorganische Mitwelt der von einem Organismus erzeugten Gegenstände, das *Poietoperiom* (von griech. ποιεῖν «machen, herstellen»; z.B. Schutzbauten), und in die lebende Mitwelt, das *organische Symperiom*, bestehend aus den *Symbionten* (vgl. Tab. 286). Zusammen mit seinen Symbionten bildet ein Organismus ein *Symbiom* (↑Symbiose). Besonders mit den Gegenständen des Symperioms bildet ein Organismus nicht selten eine Gestaltseinheit (z.B. ein Einsiedlerkrebs in seinem Schneckenhaus oder ein Kaninchen in seiner Erdhöhle), ein *Phänom* (↑Genotyp/Phänotyp); das Phänom zerfällt dann in die zwei Teile des *somatischen Phänoms* (den Körper des Organismus) und des *perisomatischen Phänoms* (die vom Organismus erzeugten Gegenstände der Umwelt und die Symbionten).

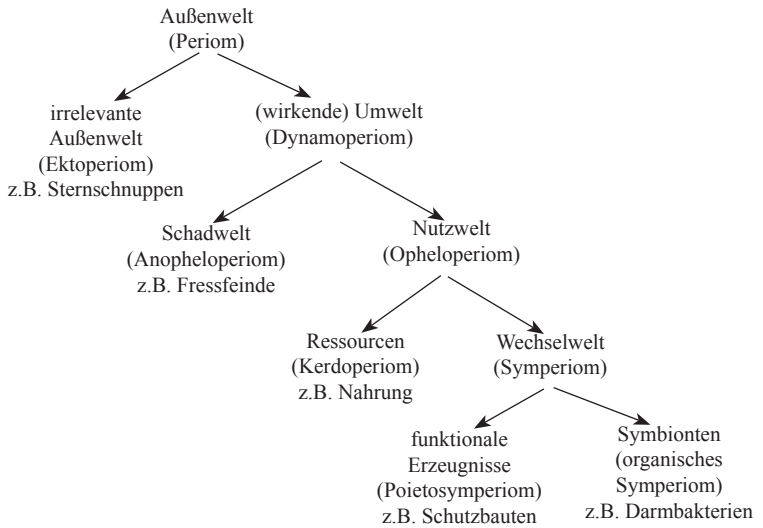


Abb. 540. Hierarchische Gliederung von Typen der Umwelt.

Der Umweltbegriff der Genetik

In der Genetik wird der Umweltbegriff entweder allgemein als Komplement des Begriffs des Organismus oder spezieller des Genoms verwendet. Die Gegenüberstellung von Organismus und Umwelt im genetischen Kontext findet sich bereits Ende des 19. Jahrhunderts bei W. Bateson (vgl. das Zitat am Anfang). Seit dieser Zeit werden ›Umwelt‹ und ›Erbgut‹ häufig polarisierend einander gegenübergestellt.¹⁴⁰ In vielen Beschreibungen wird einerseits dem Erbgut und andererseits der Umwelt eine Wirkung auf den sich entwickelnden Organismus zugeschrieben; V. Haecker verwendet 1912 die Formulierung »Milieuwirkung« (↑Entwicklungsbiologie).¹⁴¹ H. Przibram versteht unter der »Umwelt der Keimzelle« 1912 einerseits den »Körper der Elterntiere«, andererseits »die Außenwelt in weiterem Sinne«.¹⁴² Przibrams Arbeitsprogramm besteht darin, den Einfluss dieser Faktoren auf die Keimzellen zu untersuchen. Sein Ansatz steht dabei im Kontext der Diskussion um die Vererbung erworbener Eigenschaften.

G. Just definiert den genetischen Umweltbegriff 1940 allgemein als »Gesamtheit der auf einen lebendigen Vorgang einwirkenden – oder einwirkensmöglichen – Bedingungen [...], die als äußere Bedingungen gegeben sind«.¹⁴³ Der individuelle Organismus

könne verstanden werden als »›Produkt‹ aus Veranlagung und Umwelt«.¹⁴⁴ Verbreitet ist der Ansatz, den Anteil von Erbe und Umwelt in der Hervorbringung organischer Formen und Prozesse zu quantifizieren. Weil beide Seiten aber notwendig sind, es also weder »rein erbbedingte« noch »rein umweltbedingte« Merkmale gibt, kann allein der Einfluss auf die Variation eines Merkmals für die beiden Faktoren quantitativ angegeben werden (als »Erblichkeit« oder »Heritabilität«; ↑Vererbung). Vergangene Umwelteinflüsse können außerdem Teil des Organismus geworden sein; es ist daher davon gesprochen worden, sie seien »in den Bestand des Individuums aufgenommen, also sozusagen ins Innere des Individuums hinein verlegt«¹⁴⁵ oder der Organismus sei aufgrund dieser vergangenen Umwelteinflüsse (auf ihn selbst oder seine Vorfahren) »umwelt›erfüllt« (Just 1940)¹⁴⁶.

Als Terminus für die Genetik, der sich aber nicht etabliert, schlägt E. Fischer auf einem Vortrag im Jahr 1917 den Ausdruck *Peristase* vor (Bericht aus dem Jahr 1919: »Als ›Peristase‹ bezeichnet Redner alle Außenfaktoren, die man sonst Milieu, Umwelt, Lebenslage usw. nennt«¹⁴⁷). E. Baur übernimmt diesen Terminus 1921 (»Einfluß der Umwelt«¹⁴⁸). Fischer erläutert den Begriff später als die »Vielfalt von umgebenden und beeinflussenden Bedingungen«, die an der Entwicklung eines Organismus beteiligt sind: »Der Begriff der Peristase umfaßt alle nicht vom Gen ausgehenden Einflüsse«.¹⁴⁹ ›Peristase‹ ist für Fischer ein weiterer Begriff als ›Umwelt‹, weil er nicht allein

äußere Faktoren beinhaltet, sondern auch innere, die aber nicht vererbt werden; nämlich alle »Einflüsse nicht erblicher Art«, z.B. auch Eigentümlichkeiten in der Entwicklung, die durch die individuelle Lage und Bewegung von Körperteilen entstehen oder die Wirkung eines inneren Organs während seiner Bildung auf andere. Wegen der engen Verflechtung von Organismus und Peristase besteht nach Fischer die »Unmöglichkeit, Genwirkung und Peristasewirkung voneinander zu trennen«. ¹⁵⁰ Dennoch gibt es nach Fischer eine mehr oder weniger große Abhängigkeit der Genwirkung von der Peristase. Solche Gene, »deren Wirkung unter den verschiedensten peristatischen Bedingungen völlig gleich bleibt«, nennt Fischer *peristolabil*; die Gene, bei denen dies nicht der Fall ist, heißen dagegen *peristolabil*. ¹⁵¹ Auf den Begriff gebracht werden dabei die Extreme in der »Reaktionsbreite« der Wirkung von Genen.

»Leit- und Fahnenwort« der Gegenwart

Einen einschneidenden Bedeutungswandel erfährt das Wort »Umwelt« seit den frühen 1970er Jahren. Bis zu dieser Zeit kann es einerseits als biologischer Terminus gelten, andererseits als ein Ausdruck, der in der Alltagssprache noch nicht eindeutig mit »Natur« verbunden ist: »wer an Umwelt dachte, bezog sich auf Onkel und Tanten eher als auf den Zustand des Walds oder auf das Ozonloch über der Antarktis« (Haß 1987). ¹⁵²

Seit etwa 1970 entwickelt sich »Umwelt« aber von einem biologischen Fachbegriff zu einem Schlüsselwort der gesellschaftlichen und politischen Auseinandersetzung. Es gilt als eines der wichtigsten »politischen Leit- und Fahnenwörter der deutschen Gegenwart« (Hermanns 1991). ¹⁵³ Kennzeichnend für diesen Wandel ist, dass in der neuen Bedeutung nicht mehr von einer Vielfalt verschiedener Umwelten im Plural, sondern stattdessen von *der Umwelt* im Singular die Rede ist. Der Begriff meint also nicht mehr die jeweils unterschiedlichen Wahrnehmungs- und Lebensbereiche von Organismen verschiedener Arten, sondern bezieht sich auf physikalische, chemische und biologische Faktoren, die Organismen vieler oder aller Arten gleichermaßen betreffen. »Umwelt« bildet damit einen »Totalitätsbegriff«. ¹⁵⁴ Der moderne Umweltbegriff schließt damit in gewisser Weise wieder an den klassischen griechischen Begriff des *περιέχων* an: Die Umwelt ist das Eine, Allumfassende, das den Lebewesen Schutz und Halt bietet (Spitzer 1948: »the warm embrace of the *περιέχων*« ¹⁵⁵). Hinzu kommt in dem modernen Umweltbegriff der Aspekt der Gefährdung durch den Menschen: »Umwelt« bezeichnet die Lebensbedingungen vieler Or-

ganismen auf der Erde, sofern sie durch die Aktivitäten des Menschen bedroht sind. ¹⁵⁶

Diese neuere Bedeutung des Begriffs »Umwelt« erscheint zuerst für den englischen Ausdruck »environment«: Auf einer Konferenz Mitte der 1950er Jahre wird das Wort in totalisierender Weise im Singular verwendet, um auf den Einfluss des Menschen auf die Umwelt (im Singular) hinzuweisen (Sears 1956: »the situation is clouded by a widespread confidence that this impact of man upon environment can continue indefinitely«). ¹⁵⁷ Für das deutsche »Umwelt« lässt sich diese totalisierende Rede erst seit Ende der 1960er Jahre nachweisen (in der Übersetzung eines Texts des amerikanischen Wissenschaftlers P. Ehrlich im »Spiegel«). ¹⁵⁸ Die langsame Etablierung der neuen Bedeutung für »Umwelt« beruht auch darauf, dass der subjektive, auf ein Individuum bezogene Aspekt (besonders unter dem Einfluss der uexküllschen Umweltlehre) in dem deutschen Wort besonders ausgeprägt war. Zur Durchsetzung im Deutschen kommt die neue Bedeutung von »Umwelt« v.a. durch den Bericht des »Club of Rome« über »Die Grenzen des Wachstums« (1972): Die totalisierende Rede von »der Umwelt« kommt hier z.B. in der Frage zum Ausdruck, »welche Schadstoffmengen man der Umwelt aufladen kann, ohne das ökologische Gleichgewicht der Umwelt schwer zu schädigen« ¹⁵⁹; als »Umwelt« gilt in dem Bericht insgesamt »das ökologische System der Erde« ¹⁶⁰. Ähnlich heißt es einige Jahre später bei H. Gruhl, zur »natürlichen Umwelt« gehöre »die Oberfläche dieses Planeten als Raum und Ackerboden, dazu die Elemente Luft und Wasser, die Pflanzen- und Tierwelt«. ¹⁶¹

»Umwelt« als »deontisches Wort«

»Umwelt« bezeichnet in der Diskussion seit den 1970er Jahren aber nicht nur deskriptiv und neutral die Summe der Faktoren, die das Leben (des Menschen) auf der Erde ermöglichen, sondern enthält zugleich eine normative Komponente, eine Aufforderung zum Handeln. Wegen dieses normativ aufgeladenen Gehalts kennzeichnet F. Hermanns »Umwelt« als ein *deontisches Wort*; das Wort bezeichne etwas, das zum Handeln aufrufe, weil es bedroht sei; es habe eine »Sollens-Bedeutung«: »Die Umwelt ist sozusagen *als solche* schon immer gefährdet«. ¹⁶² In dieser semantischen Stellung unterscheidet sich »Umwelt« gerade von »Natur«: Als Natur ist die Welt erhaben, gleichgültig und ewig; als Umwelt dagegen verletzlich und bedrohlich, gefährdet und gefährlich. Oder, wie es F. Hermanns 1991 ausdrückt: »Indem die Natur zur Umwelt wurde, hat sie begonnen, sich uns von einer neuen Seite zu zeigen und ist janusköpfig

geworden. Als Natur fährt sie fort, unendlich schön, rein, heil und gut zu sein. Als Umwelt ist sie endlich, häßlich, verschmutzt, kaputt und, weil bedroht, auch bedrohlich. Als Umwelt schlägt die Natur gewissermaßen zurück«. ¹⁶³

Umgebung

Zur Schärfung des Umweltbegriffs dient immer wieder seine Abgrenzung vom Konzept der Umgebung. ¹⁶⁴ In geografischer Bedeutung ist das Wort ›Umgebung‹ seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts in Gebrauch (Kessel 1786: »mit den Waldbeständen in der Umgebung«). ¹⁶⁵ Im 19. Jahrhundert wird es auch vielfach bereits im Sinne des späteren ›Umwelt‹ verwendet, z.B. in L. Möllers Monografie ›Die Abhängigkeit der Insecten von ihrer Umgebung‹ (1867). Eine der ersten Verwendungen in biologischer Bedeutung findet sich 1802 in Novalis' ›Heinrich von Ofterdingen‹ (›der Einfluß der engeren Umgebung auf die Pflanze« ¹⁶⁶; vgl. auch Becker 1804: »daß die Wärme des thierischen Körpers nicht dem zufälligen Wechsel der äußern Umgebung unterworfen war« ¹⁶⁷). Als Umgebung eines Organismus wird im 19. Jahrhundert allgemein der Raum verstanden, der sich um diesen herum befindet, einschließlich der physikalischen, chemischen und biologischen Faktoren, die diesen Raum beherrschen. Zu der Umgebung zählen also sowohl die Gegenstände, mit denen ein Organismus in Beziehung steht, als auch solche, die für ihn irrelevant sind.

Eine Unterscheidung von ›Umwelt‹ und ›Umgebung‹ nimmt J. von Uexküll 1909 explizit vor. Die Umwelt ist für ihn »immer nur jener Teil der Umgebung, der auf die erregbare Substanz des Tierkörpers wirkt«. ¹⁶⁸ Während die Umwelt sich bei Tieren mit verschiedenem Bauplan an dem gleichen Ort ändere, bleibe die Umgebung doch die gleiche. Die Umgebung sei daher so etwas wie »die Umwelt des Beobachters«. ¹⁶⁹ Später hält er fest, dass die Umwelt aus den »gänzlich heterogenen Objekten der Umgebung des Subjektes« gebildet werde. ¹⁷⁰ Die Umgebung ist damit noch nicht auf den Organismus bezogen, zumindest nicht auf den Organismus als Organismus, d.h. nicht als offenes und aktives System, sondern lediglich als räumlicher Referenzpunkt. ›Umgebung‹ ist kein »Beziehungsbegriff«, wie H. Weber es 1939 nennt (s.o.). ¹⁷¹ (Andererseits bestimmt von Uexküll die Umgebung, die wir um ein Tier herum sehen, als »nichts anderes als unsere eigene menschliche Umwelt«. ¹⁷²) Die Differenzierung zwischen ›Umwelt‹ und ›Umgebung‹ in diesem Sinne hält sich bis in die Gegenwart. L. Trepl stellt 2005 fest, ›Umwelt‹

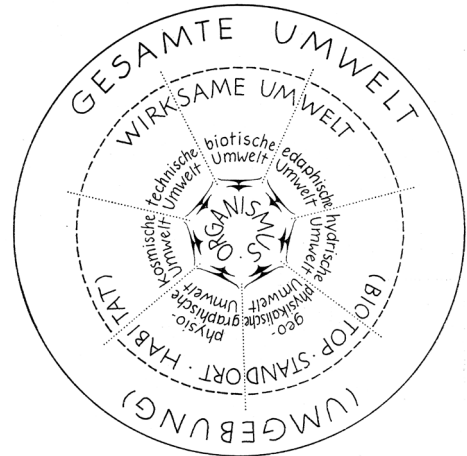


Abb. 541. Die wirksame Umwelt als eine Teilmenge der gesamten Umwelt (Umgebung) eines Organismus (aus Schubert, R. (1984). Einführung. In: ders. (Hg.). Lehrbuch der Ökologie, 15-20: 15).

und ›Umgebung‹ seien kategorial verschiedene Konzepte: »Was zur Umwelt gehört, ist allein durch Ursache-Wirkungs-Beziehungen bestimmt. Was zur Umgebung gehört, ist allein durch räumliche Nähe bestimmt«. ¹⁷³ Nicht selten wird allerdings die Umwelt auch als eine Teilmenge der Umgebung dargestellt (vgl. Abb. 541).

Weber definiert Umgebung 1939 als »die Gesamtheit der in naturgesetzlicher Weise miteinander verknüpften Glieder eines Lebensraumes [...], in dem wir einen Organismus beobachten, in den wir ihn versetzen oder versetzt denken«. ¹⁷⁴ Die Umgebung gehört für ihn im Gegensatz zur Umwelt nicht zu einem Organismus: ›Umwelt‹ hänge begrifflich von ›Organismus‹ ab, ›Umgebung‹ dagegen nur, insoweit sie zur ›Umwelt‹ werde.

Eine Differenzierung zwischen ›Umgebung‹ und ›Außenwelt‹ schlägt F. Peus 1954 vor: Die Umgebung bestehe in den »vom Tier wahrnehmbaren, aber nicht lebensnotwendigen« Bedingungen, die Außenwelt umfasse dagegen »alle sonstigen, weder benötigten noch wahrnehmbaren Gegebenheiten und Erscheinungen«. ¹⁷⁵ Ähnlich lautet die Bestimmung durch W. Bock und G. von Wahlert (1965), nach der die Umgebung der mögliche Habitat eines Organismus ist, es bestehe aus den Faktoren der Umwelt, die von einem Organismus genutzt werden oder auf ihn einwirken können (›those factors of the environment which possibly could be utilized by that organism or which possibly could act upon that organism« ¹⁷⁶).

Im englischen Sprachraum wird die Unterscheidung zwischen Umwelt und Umgebung meist durch die Differenzierung zwischen »genereller« und »operationaler Umwelt« wiedergegeben (vgl. die Definition von MacMahon et al. 1981 in Tab. 283).¹⁷⁷

Außenwelt

Bevor sich der Terminus ›Umwelt‹ im 20. Jahrhundert allgemein verbreitet, nehmen seine semantische Rolle andere Wörter ein, im Deutschen in erster Linie der Ausdruck ›Außenwelt‹. Dieses Wort erscheint seit den 1770er Jahren (Platner 1776: »von der Ähnlichkeit der Verhältnisse der Pflanzenwurzeln mit der Erde, und der thierischen Sinnen mit der Außenwelt«¹⁷⁸; »Wirklichkeit der Außenwelt«¹⁷⁹; Anonymus 1776: »die Außenwelt als in einem Spiegel«¹⁸⁰).

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts steht ›Außenwelt‹ in den Auseinandersetzungen um die philosophische Frage nach dem Verhältnis von Ich und Welt und insbesondere der erkenntnistheoretischen Frage nach der Realität der vom erkennenden Subjekt entworfenen Welt. In diesem Sinn taucht das Wort bei G.C. Lichtenberg¹⁸¹ und den Philosophen des Deutschen Idealismus¹⁸² auf. Besonders bei J.G. Fichte finden sich Ansätze für eine Philosophie des organischen Lebens, die von der notwendigen Entgegensetzung eines Lebewesens (»Ich«) und seiner »Außenwelt« (»Nicht-Ich«) ausgeht. Ein »wirkliches« oder »empirisches Leben« ist für Fichte allein durch einen »Anstoß« des Lebewesens durch seine Außenwelt möglich.¹⁸³ Neben dieser philosophischen Verwendung erscheint das Wort seit dem letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts in Werken der schönen Literatur, u.a. von Jean Paul, Novalis, Schiller und Goethe.

Einschlägig ist dabei die Unterscheidung zwischen der *Innenwelt* des Geistes und der *Außenwelt* der Dinge. ›Innenwelt‹ ist ein Wort, das in den philosophisch-theologischen Diskussionen seit Ende des 18. Jahrhunderts erscheint (Krug 1795: »Veränderungen der Innenwelt oder des Gemüthszustandes«¹⁸⁴; Jean Paul 1796: »kalt und schneidend und scharf gegen die Außenwelt, in ihrer gemeinschaftlichen Innenwelt zärtlich und feurig für einander«¹⁸⁵; Novalis 1798: »Der Sitz der Seele ist da, wo sich Innenwelt und Außenwelt berühren«¹⁸⁶). Als einflussreich für die frühen biologischen Vorstellungen von Lebewesen und Außenwelt erweisen sich die Lehren des englischen Mediziners J. Brown in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts, nach der alle Krankheiten auf Störungen des Verhältnisses zwischen Organismus und Umwelt, d.h. Erregbarkeit und Reiz, zurückzuführen sind (»Brownianismus«; ↑Krankheit).

F.W.J. Schelling integriert das Konzept der Außenwelt seit 1799 in seine Philosophie des Organischen und beurteilt das Vorhandensein einer Außenwelt als ein Charakteristikum der Lebewesen: »Die todte Materie hat keine Außenwelt – sie ist absolut identisch mit ihrer Welt«¹⁸⁷; der Organismus aber sei »alles, was er ist, nur im Gegensatz gegen seine Außenwelt«¹⁸⁸, »er constituirt sich selbst (als Object) nur im Andrang gegen eine äußere Welt«¹⁸⁹. Und umgekehrt konstituiere sich auch die äußere Welt erst durch den Organismus. Die Außenwelt ist damit für Schelling nichts für sich Bestehendes, sondern stets relativ zu einem Organismus zu entwerfen; die Empfänglichkeit des Lebewesens für Außenwelteinflüsse hänge von seiner eigenen Lebenstätigkeit ab. Die »Empfänglichkeit für das Aeußere« ist durch »die Tätigkeit gegen dasselbe bedingt«, wie es bei Schelling heißt¹⁹⁰, dem Lebenden sei »eine *eigenthümliche* Sphäre der Receptivität durch seine eigene Natur zum Voraus bestimmt«, und umgekehrt gilt nach Schelling: »durch die Sphäre seiner Receptivität ist dem Organismus auch die Sphäre seiner Thätigkeit bestimmt.«¹⁹¹ Receptivität und Aktivität, Erregbarkeit und Tätigkeit stünden in einem Verhältnis der »Wechselbestimmung«. Diese Darstellungen Schellings weisen voraus auf das spätere uexküllsche Modell des Funktionskreises, d.h. die enge Kopplung von »Merkwelt« und »Wirkwelt« der Tiere (↑Verhalten).¹⁹²

Auch die Autoren der im engeren Sinn biologischen Schriften des frühen 19. Jahrhunderts bedienen sich des Ausdrucks ›Außenwelt‹. G.R. Treviranus bemerkt 1802: »Leben besteht in der Gleichförmigkeit der Reaktionen bey ungleichförmigen Einwirkungen der Aussenwelt.«¹⁹³ J.V. Carus spricht später von den »Organen zur Vermittlung des Verkehrs mit der Aussenwelt.«¹⁹⁴

Bei E. Haeckel erscheint der Ausdruck 1866 zur Bezeichnung einer Entität, an die sich die Organismen anpassen würden. Insbesondere das Protoplasma der Zellen hat nach Haeckel die Aufgabe, »die Anpassung, die Accommodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen.«¹⁹⁵ Weil es nach Haeckel die »Wechselwirkung jedes Individuums mit seiner gesammten Umgebung ist«¹⁹⁶, die die Anpassung des Organismus bedingt, bestehen sowohl zwischen Organismen als auch zwischen einem Organismus und seiner Außenwelt Wechselbeziehungen.¹⁹⁷ Allerdings thematisiert Haeckel dieses Wechselverhältnis immer nur von der Seite des Organismus her; es bleibt damit unklar, inwiefern die Anpassung der Organismen an ihre Umgebung als eine »Wechselwirkung« zu verstehen ist (s.u.).¹⁹⁸

Besonders in seinen frühen Schriften verwendet J. von Uexküll den Ausdruck ›Außenwelt‹.¹⁹⁹ Später wird dieser weitgehend von ›Umwelt‹ verdrängt – und darin folgen die meisten Biologen des 20. Jahrhunderts von Uexküll. Sehr viel geläufiger als ›Außenwelt‹ ist bei von Uexküll ›Innenwelt‹. Er versteht darunter die Gesamtheit des zwischen den Sinnesorganen und den motorischen Teilen des Organismus vermittelnden »Körpergefüges« (also die Verbindungsinstanz zwischen »Merkwelt« und »Wirkwelt«; s.o.).²⁰⁰

Milieu

Der anfangs v.a. im französischen Sprachraum verbreitete Ausdruck ›Milieu‹ (gebildet aus lat. ›medius locus« ›mittlerer Ort«) ist, ebenso wie die meisten anderen Wörter zur Bezeichnung der Umwelt, eine räumliche Metapher. Der Ausdruck erscheint zuerst in der französischen Auseinandersetzung mit der antiken Mesotes-Lehre in der Ethik²⁰¹ (und wird auch gelegentlich von R. Descartes verwendet²⁰²). Er steht später im Zusammenhang mit Übersetzungen von I. Newtons Ausdruck ›umgebendes Medium‹ (engl. »the ambient Medium«²⁰³; lat. »per Medium ambiens«²⁰⁴) durch französische Physiker des 18. Jahrhunderts²⁰⁵. Im Italienischen erscheint diese Formulierung auch schon in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts bei E. Torricelli (›mezzo ambiente«).²⁰⁶ Bei Newton ist das umgebende Medium ein nicht nur passiver Faktor, sondern ein aktives Element, das an der Übertragung von Kräften beteiligt ist; es ist aber ein im Wesentlichen lokal wirksames Element und verliert die Bedeutung des Alles-Umfassenden und Enthaltenden des griechischen »περίεχον«. Während im Französischen die Übersetzung des newtonschen Ausdrucks auf ›milieu‹ verkürzt wird, erfolgt in anderen romanischen Sprachen, wie dem Italienischen und Spanischen, eine Verkürzung auf den anderen Bestandteil ›ambiente«.

›Ambiente«

Dieses Wort erscheint in der Verbform im Lateinischen – besonders in Bezug auf die umgebende Luft (›aer ambiens«) und im Kontext der Übersetzung von Schriften des Aristoteles – bereits im 16. Jahrhundert, und zwar in Ableitung vom Verb ›ambire‹ des klassischen Latein, das u.a. Ovid, Plinius und Seneca verwenden – es hat allerdings nicht die Bedeutung des Alles-Umfassenden, die dem griechischen Verb »περιέχειν« zukommt.²⁰⁷ In den europäischen Nationalsprachen gebraucht zuerst G. Galilei 1656 im Italienischen diesen Ausdruck (›l'ambiente«) für den

Raum im Sinne eines Behälters²⁰⁸; die Formulierung wird aber insgesamt wenig verwendet. Ende des 19. Jahrhunderts erfährt ›ambiente« im Italienischen eine »Auferstehung« (Spitzer 1948) als Entsprechung für das französische ›milieu«.²⁰⁹

Milieu als Mitte und Umgebung

Die räumliche Interpretation von ›milieu‹ wird deutlich in J. D'Alemberts Enzyklopädie-Eintrag von 1756, in dem er es definiert als materiellen Raum, in dem sich ein Körper befindet (›espace matériel dans lequel un corps est placé«).²¹⁰ Mit dieser nun geläufigen Definition wird in das Wort eine Doppeldeutigkeit gelegt: Es bezeichnet »nicht bloß, was Mitte ist, sondern auch, was Mitte hat; nicht nur die Mitte von einer Umgebung, sondern auch die Umgebung von einer Mitte« (Hermanns 1991).²¹¹

Lamarcks Milieubegriff

Im biologischen Kontext verwendet J.B. Lamarck seit Beginn des 19. Jahrhunderts das Wort.²¹² Lamarck kennzeichnet allgemein einen Organismus durch seine Anpassungen an die Umwelt. Für diese verwendet er meist den Terminus *Umstände* (›circonstances«), gelegentlich aber auch ›Milieu«; so heißt es 1800: »Les principales [circonstances] naissent de l'influence des climats, des variations de température de l'atmosphère et de tous les milieux environnans, de la diversité des lieux, de celles des habitudes, des mouvemens, des actions, enfin de celle des moyens de vivre, de se conserver, se défendre, se multiplier, &c. &c.«²¹³ Zu den »Umständen« des Lebens gehören demnach nicht nur die Faktoren der »umgebenden Milieus«, sondern auch die internen Faktoren der Lebensweise und Gewohnheiten eines Tieres. Diese Umstände sind es nach Lamarck, die die Gestalt und Fähigkeiten von Lebewesen prägen: »la conformation des individus et leurs parties, leurs organes, leurs facultés sont entièrement le résultat des circonstances dans lesquelles la race de chaque espèce s'est trouvée assujettie par la nature.«²¹⁴ Den Ausdruck ›milieu‹ verwendet Lamarck meist im Plural (häufig in der Verbindung »milieux environnans«; selten als »milieux ambiens«²¹⁵), manchmal aber auch im Singular, und er bezieht sich dann auf die Gesamtheit der äußeren Lebensbedingungen, die die Lebewesen formen. Der Einfluss des Wassers als Milieu habe z.B. die Formen der Wale und Amphibien hervorgebracht: »ces animaux doivent leur forme générale aux influences du milieu dans lequel ils habitent.«²¹⁶ Die Milieus beschreibt Lamarck als etwas, das die Lebewesen umgibt (›les milieux qui environnent ces corps«²¹⁷), das sie bewohnen (›ha-

bitent«) und von dem sie sich ernähren, das also in sie eindringen kann (»ces corps vivans absorbent des milieux environnans«²¹⁸). In erster Linie sind damit also die umgebenden Gase und Flüssigkeiten und deren Eigenschaften gemeint.²¹⁹ Als Gesamtheit der äußeren Umstände wird das Milieu noch nicht bei Lamarck, sondern erst bei A. Comte bestimmt (s. u.).

Dass jeder Organismus entscheidend von den Bedingungen seines Milieus abhängt, betont Lamarck in seinem Hauptwerk, der ›Philosophie zoologique‹ von 1809. Er wendet sich dabei gegen Theorien, die die Umwelt in erster Linie als einen Störfaktor sehen, der die Organisation der Lebewesen in Unordnung bringt und ihren Tod bewirkt und stellt heraus, dass die Organismen überhaupt nur aufgrund ihrer Beziehung zu äußeren Faktoren existieren können (»ils ne conservent leur existence qu'à l'aide d'influences extérieures«).²²⁰ Besonders für einfach gebaute Lebewesen, die kein Nervensystem haben, sieht Lamarck eine enge Verbindung zwischen ihrem Körper und der Umwelt: Die umgebenden Milieus (»les milieux environnans«) dienen nach Lamarck als Reize für ihr Verhalten, dringen in ihre Körper ein (»pénètrent sans cesse ces corps organisés«) und unterhalten auf diese Weise das Leben (»entretiennent la vie«).²²¹ Während bei den einfach gebauten (»imperfekten«) Organismen die Verhaltensauslösung (»la puissance excitatrice des mouvemens vitaux et des actions des animaux imparfaits«) durch die Umwelt erfolge, gehe diese bei den komplexer gebauten in das Innere des Organismus selbst über (»transporter cette puissance dans l'intérieur même de ces êtres«).²²² Auch für Lamarcks Theorie der Artentransformation spielt das Konzept der Umwelt eine wichtige Rolle. Er stellt fest, dass die Vielfalt der Milieus, in denen die Organismen leben (»la diversité des milieux dans lesquels ils habitent«), einen entscheidenden Faktor in der Veränderung der Organismen bildet.²²³ In einem Manuskript, das um das Jahr 1812 entstanden ist, stellt Lamarck fest, dass die Entwicklung und Erhaltung eines Organismus von dem günstigen Einfluss der umgebenden Milieus (»influence favorable des milieux environnans«) abhängen.²²⁴

Andere Autoren des frühen 19. Jh.

Neben Lamarck betonten auch andere französische Biologen der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die enge Entsprechung zwischen Organismus und Umwelt, unter ihnen G. Cuvier, W.F. Edwards und É. Geoffroy St. Hilaire (↑Anpassung). Im Mittelpunkt dieser Untersuchungen steht eine Analyse der Korrespondenz von Organismus und Umwelt. Edwards verfasst 1824 eine eigene Abhandlung über den Ein-

fluss der physischen Agenten (»agens physiques«) auf die tierische Ökonomie (»économie animale«).²²⁵ Geoffroy St. Hilaire untersucht in den frühen 1830er Jahren in mehreren Abhandlungen das Potenzial der Umwelt, die Eigenschaften von Organismen direkt zu verändern²²⁶ (↑Lamarckismus).

Eine klare Unterscheidung zwischen dem Studium des wechselseitigen Verhältnisses der Organe eines Organismus zueinander und ihrer Relation zur Umwelt macht H.D. de Blainville 1833. Zwischen den Organen und der Umwelt besteht nach de Blainville eine perfekte Harmonie (»harmonie parfaite«).²²⁷

Comte: ›Milieu‹ als περιέχον im Kleinen

Wichtige Referenz nicht nur für die sich entwickelnde Biologie, sondern auch für die Soziologie ist die Verwendung des Milieubegriffs bei A. Comte in den 1830er Jahren. Comte führt – seiner Meinung nach als Neologismus – das Wort *Milieu* (»milieu«) 1838 in die Biologie ein, um nicht allein die einen Organismus umgebenden Flüssigkeiten zu bezeichnen (wie bei Lamarck), sondern den funktionalen Bezug, den der Organismus zu seiner Umwelt hat, hervorzuheben.²²⁸ Der biologische Begriff des Milieus bildet für Comte die Gesamtheit der äußeren Existenzbedingungen des Organismus: »l'ensemble total des circonstances extérieures d'un genre quelconque, nécessaires à l'existence de chaque organisme déterminé«.²²⁹ Es werden hier also nur diejenigen Elemente des physischen Umfeldes des Organismus als sein Milieu bezeichnet, auf die der Organismus in der Weise funktional bezogen ist, dass seine Existenz von ihnen abhängt. Das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt ist hier also das einer Abhängigkeit. Besonders betont wird von Comte dabei, dass ein Organismus nicht nur von seiner Umwelt geformt wird, sondern diese umgekehrt auch verändert: »tout être vivant, fût-il réduit à l'existence végétative, modifie sans cesse le milieu qui le domine«.²³⁰ Comte bemerkt außerdem, dass die höher entwickelten Organismen aufgrund ihres komplexen Baus zwar leichter durch Umweltänderungen gestört werden können und insofern stärker von der Umwelt abhängen, dass sie aber auf der anderen Seite über Kompensationseinrichtungen verfügen, die sie zu einer Beeinflussung der Umwelt befähigen, so dass sie in diesem Sinne weniger von der Umwelt abhängen: »quand la dépendance est moindre en un sens, elle est nécessairement plus complète en un autre«²³¹. Weil ›Milieu‹ noch nicht die schädigenden und gefährdenden Komponenten der Umwelt enthält, sondern im Wesentlichen allein die lebensermöglichenden und -schützenden, kann der Begriff bei Comte im Sinne

des griechischen »περίεχον« verstanden werden (Spitzer 1948: »α περίεχον on an infinitesimal scale«²³²).

Die enge Korrespondenz von Organismus und Umwelt beschreibt Comte auch als eine »Harmonie«. Veränderungen des Organismus würden mindestens genauso häufig durch die Umweltbedingungen wie durch innere Ursachen hervorgerufen: »Une telle harmonie entre l'être vivant et le milieu correspondant caractérise évidemment la condition fondamentale de la vie. [...] Dans tous les degrés de l'échelle biologique, l'altération et la cessation de la vie sont, sans doute, au moins aussi fréquemment déterminées par les modifications nécessaires et spontanées de l'organisme que par l'influence des circonstances ambiantes«²³³.

»Milieu« in der Physiologie und Soziologie

Offensichtlich beeinflusst von Comte wird Mitte des 19. Jahrhunderts die enge Verbindung von Organismus und Milieu von französischen Physiologen betont. C. Robin definiert das Milieu 1849 als Gesamtheit der für einen Organismus externen Faktoren, die die Mittel für seine Ernährung und seine anderen Lebensfunktionen darstellen (vgl. Tab. 283).²³⁴ Ebenso wie für Comte bildet auch für Robin die Harmonie zwischen Organismus und Umwelt die fundamentale Bedingung des Lebens. Erst das umgebende Milieu ermögliche die Existenz des Lebens (»permet que la vie ait lieu«).²³⁵ Lebewesen und Umwelt bilden für Robin eine untrennbare Einheit.

Diese Sicht findet sich wenig später auch bei C. Bernard, der Organismus und Umwelt als die beiden notwendigen Bedingungen für Leben bezeichnet: Das Leben befinde sich nicht in dem einen oder dem anderen, sondern erst in der Verbindung von beiden.²³⁶ Bernard unterscheidet deutlich zwischen einer äußeren Umwelt (»milieu extérieur ou extra-organique«²³⁷; auch »milieu ambiant«²³⁸) und einer inneren Umwelt (»milieu intérieur ou intra-organique«²³⁹) (†Regulation: inneres Milieu). Letztere identifiziert Bernard anfangs weitgehend mit dem Blut. Das Blut bezeichnet Bernard ausdrücklich als das Milieu, das alle für das Leben notwendigen Stoffe enthält.²⁴⁰

Für die biologische Wissenschaft der Milieus (»la science des milieux«) führt L.-A. Bertillon 1860 den Ausdruck *Mesologie* (franz. »mésologie«) ein.²⁴¹ Die Mesologie bildet nach Bertillon eine biologische Grundlagendisziplin, die neben Anatomie und Physiologie steht (†Ökologie).

Nicht nur in der Biologie, auch in der Soziologie wird »milieu« seit Mitte des 19. Jahrhunderts ein zentraler Begriff. Zu seiner Verbreitung tragen in Frankreich insbesondere die Schriften H. Taines (1863) und

É. Durkheims (1895) bei.²⁴² Soziologisch bezeichnet der Begriff einen zentralen Determinationsfaktor von Einstellungen und Haltungen, der neben anderen, insbesondere biologischen und situativen, steht (Taine: »la race, le milieu, le moment«).

»Milieu« im Deutschen

In die deutschsprachige Biologie wird das Wort »Milieu« in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts übernommen. Der Ausdruck ist in biologischen Schriften allerdings wenig verbreitet; häufiger findet er sich in soziologischen und geografischen Abhandlungen (Bastian 1871: »die Einwirkung des Milieu im Organismus«²⁴³).

Bei J. von Uexküll steht in seinen frühen Schriften an manchen Stellen, an denen später von »Umwelt« die Rede ist, das Wort »Milieu«²⁴⁴, und er stellt sogar ausdrücklich fest, dass er das neue Wort als Ersatz des älteren »Milieu« versteht (s.o.).

In der deutschsprachigen Ökologie bleibt auch nach Einführung der Konzepte »Umwelt«, »Biotop« und »Lebensraum« der Ausdruck »Milieu« als Synonym erhalten, z.B. 1916 bei A. Thienemann, 1930 bei K. Friederichs und 1955 bei W. Tischler.²⁴⁵ O. Storch schlägt 1952 eine »Zweiteilung des Umweltbegriffs« vor: Die Umwelt im engeren Sinne versteht er in der Bedeutung von Uexkülls, sie liege also nur bei Lebewesen mit Sinnesorganen und einem Nervensystem vor; die Umwelt im weiteren Sinne bezeichnet Storch als »Milieu« und definiert es als »die energetischen, physikalisch-chemischen und sonstigen allgemeinen Umgebungsbedingungen, die für die Durchführung der dumpfen Wachstums- und physiologischen Lebensprozesse erforderlich und für jede Spezies erblich festgelegt sind«.²⁴⁶

Genotypisches Milieu

Ein Milieu innerhalb des Organismus lässt sich nicht nur – im Anschluss an C. Bernards *milieu intérieur* – für die Ebene der Organe formulieren, sondern auch für die Einheiten auf den anderen organischen Organisationsebenen. Gewebe, Zellen und Gene verfügen demnach über eine Umwelt, die jeweils in den anderen Gegenständen der jeweiligen Ebene besteht. Der russische Genetiker S.S. Četverikov betont 1926 die besondere Bedeutung des Milieus für die Wirksamkeit der Gene; dieses Milieu bestehe dabei aus den anderen Genen des Organismus. Četverikov führt in diesem Zusammenhang das Konzept des *genotypischen Milieus* ein.²⁴⁷ Die phänotypische Manifestation jedes Gens werde durch dieses Milieu bestimmt. Denn jedes Gen entfalte seine Wirksamkeit nur im Zusammenspiel mit den anderen Genen des Organismus.

mus. Je nach Zusammensetzung des Genoms, also in Abhängigkeit von seiner genotypischen Umwelt, ändere sich die Aktivität eines Gens in einem Organismus.

Lebensbedingungen

Ein weiterer Ausdruck der eine äquivalente Rolle zu ›Umwelt‹ spielt, bevor sich dieser Terminus durchsetzt, ist das Wort ›Lebensbedingungen‹. Er wird vereinzelt bereits im Lateinischen gebraucht (Augustinus: »conditiones vitae«²⁴⁸). Im Französischen und Englischen erscheint er seit Ende des 15. Jahrhunderts im theologischen Kontext und in Bezug auf den Menschen (Du Pin 1485: »les différentes conditions de la vie«²⁴⁹; Montaigne 1581: »deux diverses conditions de vie, la bonne [...] & l'imparfaite«²⁵⁰; Du Vergier de Hauranne 1648: »il y a deux diferentes conditions de vie«²⁵¹; Clarke 1651: »holy thankfulness in all conditions of life«²⁵²). Seit den 1730er Jahren wird das Wort auch in naturtheologischen und naturwissenschaftlichen Schriften benutzt (Burnet 1737: »If we contemplate the curious Structure of so many Species of Animals, and observe how exactly they are all fitted in their very outward Frame, as well as inward Dispositions and Instincts to their several respective States and Conditions of Life«²⁵³). Der Ausdruck bezieht sich anfangs nicht allein auf die äußeren Bedingungen, sondern auch auf die Verschiedenheit der inneren Zustände und Situationen.

Im Deutschen wird die Formulierung seit Ende des 18. Jahrhunderts verwendet (Creve 1796: »Diese drey Lebensbedingungen [d.h. das physische (u.a. die Nahrung), das vegetabilische und das animalische Leben] bestimmen eigentlich das menschliche Leben«²⁵⁴; Rosenthal 1811: »innere und äußere Lebensbedingungen«).²⁵⁵ Das Konzept verweist auf den Umweltbegriff voraus, weil darunter nicht nur – der eigentlichen Wortbedeutung entsprechend – lebensermöglichende Faktoren, sondern auch lebensbedrohliche gefasst werden. So heißt es bei C.C.E. Schmid 1799: »[Die] äussern Lebensbedingungen sind theils positiv theils negativ. Dinge, welche das Leben positiv afficiren, nennen wir belebend, leben befördernd; diejenigen, welche das Leben negativ afficiren, lebensschwächend«.²⁵⁶

Viel verwendet wird der Ausdruck in der Medizin: C.W. Hufeland verwendet den Terminus seit 1797 (»das Wasser gehört [...] zu den Lebensbedingungen, als ohne Flüssigkeit keine Aeusserung des Lebens möglich ist«²⁵⁷). Drei Jahre später erläutert er: »Das Leben entsteht durch die Konkurrenz gewisser Bedingungen, die wir daher Lebensbedingungen

nennen [...]. Wir theilen sie in zwey Klassen: 1. Die Innern, welche in einem Organ schon vorhanden seyn müssen, wenn es lebend afficirt werden, und lebend reagiren soll: Organisation (eine bestimmte chemische Mischung, Textur und Form der Materie), und die daraus resultirende Lebenskraft. 2. Die Aeussern, alle Einwirkungen auf ein schon lebendes Organ, wodurch dessen Lebenskraft in Thätigkeit gesetzt wird (Reize, Stimuli, Incitamenta)«²⁵⁸. Gesundheit entsteht nach Hufeland, wenn diese beiden Bedingungen jede für sich erfüllt sind und zusammenstimmen.

›Lebensbedingungen‹ ist parallel gebildet zu dem Wort **Existenzbedingungen**. Dieses erscheint ebenfalls zunächst in einem theologischen Zusammenhang im Französischen (Poiret 1687: »des conditions de l'existence de cet être particulier«²⁵⁹; Miller 1724: »Conditions of Existence«²⁶⁰). In die Biologie führt wohl erst G. Cuvier im Jahr 1800 den Ausdruck ein (»une des conditions de l'existence de tout animal«²⁶¹; dt. Übers. 1809: »Existenzbedingungen«²⁶²). Cuvier versteht unter den Existenzbedingungen (auch: »conditions d'existence«) nicht allein Bedingungen der Umwelt der Lebewesen, sondern auch ihrer inneren Organisation. So bildet für ihn die wechselseitige Abhängigkeit und Harmonie der Organe in einem Organismus einen Teil seiner Existenzbedingungen.²⁶³ Die Existenzbedingungen sind für Cuvier damit im Wortsinn die Bedingungen, die einen Organismus in seiner inneren Verfasstheit und Relation zur Umwelt möglich machen: »Comme rien ne peut exister s'il ne réunit les conditions qui rendent son existence possible, les différentes parties de chaque être doivent être coordonnées de manière á rendre possible l'être total, non seulement en lui-même, mais dans ses rapports avec ceux qui lui l'entourent«.²⁶⁴ Weil sie auf der funktionalen gegenseitigen Anpassung der Teile und der zweckmäßigen Anpassung des Ganzen an die Umwelt beruhen, bringt Cuvier die Existenzbedingungen mit finalen Ursachen (»causes finales«) in Verbindung.

Viel verwendet werden die Ausdrücke ›Lebens-‹ und ›Existenzbedingungen‹ von C. Darwin. Es ist bezeichnend (und nicht ohne semantische Paradoxie), dass Darwin ausgerechnet unter dem Ausdruck ›Lebensbedingungen‹ – die Formulierung übernimmt er von Cuvier²⁶⁵ – nicht allein die lebensermöglichenden und lebensunterstützenden äußeren Faktoren, sondern in gleicher Weise auch die lebensbedrohlichen versteht. Ausdrücklich bezeichnet er die Natürliche Selektion als eine Komponente der Lebensbedingungen (»the conditions of life may be said, not only to cause variability, either directly or indirectly, but likewise to include natural selection, for the

conditions determine whether this or that variety shall survive«).²⁶⁶ Er sieht die Organismen in einem »Kampf« mit diesen Bedingungen (»those which have most successfully struggled with their conditions of life, will generally leave most progeny«²⁶⁷). In der wörtlichen Bedeutung spannungsreich ist auch Darwins Rede davon, die Organismen seien an ihre Existenzbedingungen *angepasst* (1856-58: »adapted to its conditions of existence«²⁶⁸; 1872: »adapted to its conditions of life«²⁶⁹). Formulierungen dieser Art finden sich auch bereits vor Darwin (Strickland 1840: »adaptation of organic beings to their destined conditions of existence«²⁷⁰). Problematisch ist das wörtliche Verständnis dieser Formulierung, weil es einer Anpassung eines Systems an etwas, das die *Bedingung* für seine Existenz ist, nicht bedarf (↑Anpassung). Deutlich wird hier also, wie ungeeignet der Ausdruck »Lebensbedingungen« in seiner wörtlichen Bedeutung für das von Darwin Bezeichnete ist.

Von »Lebensbedingungen« im umfassenden Sinne von »Umwelt« ist aber auch nach der Einführung des Umweltbegriffs noch die Rede. So verwendet auch J. von Uexküll noch 1908 den Ausdruck *Daseinsbedingungen* im Sinne seines Umweltbegriffs.²⁷¹ In der Ökologie des 20. Jahrhunderts ist es allgemein üblich, unter den Lebensbedingungen die (mehr oder weniger günstigen) Umstände der Umwelt für das Leben eines Organismus, d.h. relevante, graduierte Einflussgrößen auf den Organismus, zu verstehen. A. Thienemann nennt 1916 die Umweltbedingungen schlicht die »Eigenschaften des sie [d.i. die Organismen] umgebenden Milieus«.²⁷² Offensichtlich entspricht diese Bestimmung nicht der strengen Bedeutung des Begriffs der *Bedingung*, der eine unabdingbare Voraussetzung bezeichnet.²⁷³ Vermutlich aus der späten Verfügbarkeit eines spezifischen Terminus für »Umwelt« haben die älteren Ausdrücke wie »Lebensbedingung« eine ihrem wörtlichen Sinn widersprechende weite Bedeutung angenommen und können dann auch gerade das bezeichnen, was keine Bedingung des Lebens, sondern eine Gefährdung benennt, z.B. Konkurrenten, Feinde und widrige abiotische Verhältnisse.

Ressource

Das Wort (abgeleitet von lat. »resurgere« »wieder aufstehen, emporkommen«) erscheint offenbar zuerst im Französischen (altfrz. »re(s)soudre« »wieder auftauchen, sich erholen«). Bereits im 14. Jahrhundert wird das französische »resource« in der Bedeutung »Wiedererheben (eines Vogels im Flug nach einer Phase des Abwärtsflugs)« verwendet. Im 16.

Jahrhundert erscheint es in der Bedeutung »Mittel zur Befriedigung eines Bedarfs« oder »(finanzielle) Mittel zur Existenzsicherung«. Der Ausdruck wird zu Beginn des 17. Jahrhunderts ins Englische²⁷⁴ und im 18. Jahrhundert ins Deutsche entlehnt.

Spätestens seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort im biologischen Kontext verwendet. Der Physiologe J. Hunter ist der Auffassung, alle Tiere und Pflanzen hätten ein Vermögen zur Tätigkeit in sich selbst, die eine Versorgung mit Ressourcen von außen notwendig mache: »This power of action and capability of increase require a supply of materials, as well for the increase as for the waste arising from action. [...] The idea of a supply always supposes a resource distinct from the thing supplied [...]. This supply is furnished by the materials of the globe«.²⁷⁵ Eine frühe Verwendung im biologischen Kontext findet sich auch bei T. Bewick, der 1797 feststellt, der Strauß benötige für sein schnelles Laufen »resources of air«.²⁷⁶

In der Biologie des 20. Jahrhunderts wird das Wort viel verwendet. Mit ihm wird zum Ausdruck gebracht, dass Organismen offene Systeme sind, die für ihren Erhalt auf Elemente aus ihrer Umwelt angewiesen sind (↑Bedürfnis).

Im evolutionstheoretischen Kontext wird unter einer Ressource eine Entität aus der Umwelt eines Organismus verstanden, die dessen Wahrscheinlichkeit des Überlebens, Wachsens und Fortpflanzens erhöht (Ricklefs 1973: »substance or object required by an organism for normal maintenance, growth, and reproduction«²⁷⁷). Dazu zählen u.a. Nahrungsstoffe, geeignete Aufenthalts- und Schutzräume, Licht, Wasser, Paarungspartner und artfremde Organismen als Mutualisten (z.B. Insekten zur Bestäubung bei Blütenpflanzen und Vögel zur Samenverbreitung).²⁷⁸

Nicht alle für Überleben und Fortpflanzung von Organismen notwendigen Umweltelemente gelten aber als Ressourcen. Vielmehr werden meist nur solche Entitäten der Umwelt als Ressourcen bezeichnet, die konsumiert (»consumed«²⁷⁹), direkt benutzt (»directly used«²⁸⁰) oder besetzt (»occupied«) werden: »A resource is an object or area in the environment that is consumed or used up by a living organism«²⁸¹. Ressourcen sind also Quantitäten, die durch Aktivitäten von Organismen in relevantem Ausmaß reduziert werden können²⁸²; sie sind diejenigen Umweltfaktoren, die einer Knappheit und Erschöpfbarkeit (»shortage«) unterliegen, so dass ihre Nutzung die Verfügbarkeit für andere Organismen einschränkt.²⁸³ Unterschieden sind die Ressourcen damit von den *Bedingungen* (»conditions«) der Umwelt, die nicht verbraucht werden (z.B. die Temperatur oder unbe-

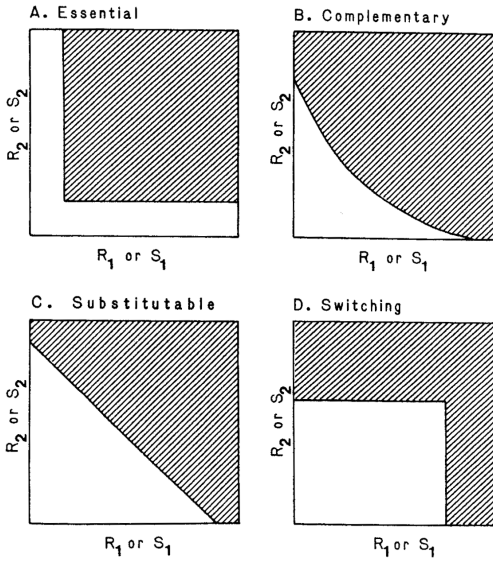


Abb. 542. Das Wachstum einer Population, dargestellt in Abhängigkeit von zwei Ressourcentypen (R_1 , R_2). In dem schraffierten oberen Bereich sind beide Ressourcen in ausreichendem Maße vorhanden, so dass die Population wächst, in dem weißen unteren Bereich schrumpft sie dagegen. Die Begrenzungslinie zwischen beiden Bereichen ist die Nullnettowachstumsisokline (»zero net growth isocline«, ZNGI). Vier Typen der Ressourcenabhängigkeit des Populationswachstums sind dargestellt:

A. Essentialität: Beide Ressourcen sind für die Organismen einer Population entscheidend, keine kann die andere ersetzen.

B. Komplementarität: Die beiden Ressourcen sind z.T. ersetzbar, der Mangel an einer Ressource kann durch das Vorhandensein der anderen teilweise kompensiert werden.

C. Substituierbarkeit: Beide Ressourcen sind für das Populationswachstum notwendig, der Mangel der einen kann aber genau durch einen Überschuss der anderen kompensiert werden.

D. Vollständige Substituierbarkeit: Ab einem minimalen Wert der Verfügbarkeit einer Ressource ist die jeweils andere irrelevant für das Populationswachstum.

(aus Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*: 73; vgl. auch Abb. 230).

grenzt zur Verfügung stehende Stoffe, wie Sauerstoff an vielen Standorten).

Der Grund für diese Einschränkung der Ressourcen auf Verbrauchsmittel liegt darin, dass Ressourcen in erster Linie ausgehend von Theorien zur Konkurrenz und Koexistenz von Individuen verschiedener Arten thematisiert werden. Ressourcen werden als diejenigen Elemente der Umwelt konzipiert, um die eine Konkurrenz vorliegt. Das Ausmaß der Konkurrenz kann dann als Überlappung des Ressourcennutzens dargestellt werden (\uparrow Koexistenz: Abb. 229; Nische:

Abb. 330).²⁸⁴ Nach dem Konkurrenzausschlussprinzip (\uparrow Koexistenz) wird argumentiert, dass die Koexistenz von Arten nur dann möglich ist, wenn sich die Ressourcennutzung ihrer Organismen unterscheidet. Als Kriterium der Unterscheidung einer Ressource von einer anderen gilt die fehlende Substituierbarkeit: Zwei Ressourcen sind verschieden, wenn die Verfügbarkeit der einen nicht vollständig durch die Verfügbarkeit einer anderen ersetzt werden kann.²⁸⁵ Im Prinzip besteht jede räumlich ausgedehnte Substanz aus zahlreichen Ressourcen, weil die Verfügbarkeit an einem Ende nicht durch die Verfügbarkeit an einem anderen Ende determiniert ist.²⁸⁶ Entscheidend im Kontext der Konkurrenz ist daher die Fähigkeit der Konkurrenten, in einer Umwelteinheit unterschiedliche Ressourcen zu nutzen (z.B. Nistplätze, die sich allein in der Höhe über dem Boden unterscheiden).²⁸⁷ In der ökologischen Praxis werden jedoch Ressourcen meist nicht ausgehend vom Unterscheidungsvermögen von Organismen, sondern auf chemischer oder taxonomischer Grundlage unterschieden: Chemisch verschiedene Nahrungsstoffe oder Organismen verschiedener Arten von Beutetieren gelten als unterschiedliche Ressourcen.

Wechselwirkung Organismus-Umwelt?

Ausgehend von I. Kants Philosophie des Organischen, in der das Verhältnis der Teile in einem Organismus als \uparrow Wechselseitigkeit bestimmt wird, ist es bei den Kant nachfolgenden Philosophen üblich, nicht nur die internen Verhältnisse in einem Organismus über den Begriff der Wechselwirkung zu charakterisieren, sondern auch das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt (vgl. Tab. 287).²⁸⁸ So heißt es 1797 bei J.G. Fichte, die Vereinigung der Teile zu einem Ganzen in einem Organismus erfolge »nur in Wechselwirkung mit der ganzen übrigen Natur«²⁸⁹, der Begriff des Lebens wird von Fichte bestimmt als »unendliche Wechselwirkung in sich selbst und nach Aussen«²⁹⁰. Ähnliche Auffassungen zur »Wechselwirkung« zwischen Organismus und Umwelt finden sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei F.W.J. Schelling, G.R. Treviranus und G.W.F. Hegel (vgl. Tab. 287). Diese Bestimmungen sind nur vor dem Hintergrund sinnvoll, den Organismus selbst wieder als Element eines höheren organisierten Systems zu sehen. Fichte und Schelling haben genau dies im Auge, wenn sie die Welt insgesamt als ein »Organisches Ganzes«²⁹¹ bzw. einen »Allgemeinen Organismus«²⁹² bezeichnen. Eine genaue Rechtfertigung dafür, warum das Verhältnis des Organismus zu den Gegenständen seiner Umwelt analog zum Verhältnis

seiner Teile zueinander bestimmt werden kann, findet sich in der Naturphilosophie des Deutschen Idealismus allerdings nicht.

Leicht nachvollziehbar ist die Rede von der Wechselwirkung eines Organismus mit seiner Umwelt ausgehend von der Vorstellung des Stoffwechsels, den ein Organismus mit seiner Umwelt pflegt. Vor diesem Hintergrund spricht A. von Humboldt 1797 von einer »gegenseitigen Wechselwirkung« der »organischen Körperwelt« »mit allen Stoffen des Universums« (vgl. Tab. 287).²⁹³ Im Sinne des Stoffaustausches steht ein Organismus in einer wechselseitigen Beziehung des Gebens und Nehmens von Stoffen mit seiner Umwelt – dies ist aber doch ein ganz anderes Verhältnis als die funktionale Wechselseitigkeit in der Erhaltung seiner Körperteile, also deren wechselseitige Abhängigkeit voneinander (s.u.).

Besonders exponiert wird die Beschreibung des Organismus-Umwelt-Verhältnisses als eine Wechselseitigkeit in den 1830er Jahren durch A. Comte. Er bezeichnet die Relation zwischen Organismus und Umwelt zunächst nur als eine notwendige Korrelation (»*corrélation nécessaire*«²⁹⁴). Diese bestehe aber weiter in eben einer Wechselseitigkeit (»*action réciproque*«²⁹⁵), weil die eine Seite dieser Beziehung nicht gedacht werden könne ohne die andere: »*le système ambiant ne saurait modifier l'organisme sans que celui-ci n'exerce à son tour sur lui une influence correspondante*«²⁹⁶. Das Verhältnis von Organismus und Umwelt ist hier im Sinne des newtonschen Axioms als eine Wirkung und korrespondierende Rückwirkung entworfen. Comte fasst dabei nicht nur den Organismus, sondern auch die Umwelt als ein System auf. Naheliegend ist diese Auffassung, insofern Comtes Konzeption der Umwelt eines Organismus durch eine auf die Soziologie gerichtete Sicht motiviert ist. Seine Ausführungen über die Biologie dienen ihm wesentlich als Zwischenstation auf dem Weg zur Begründung der Soziologie. Zur Erläuterung der angeblichen Wechselbeziehung zwischen Organismus und Umwelt führt Comte daher auch schon in seiner Biologie das Verhältnis des Menschen zu seiner (sozialen) Umwelt als wichtigstes Beispiel an: »*Dans l'espèce humaine, surtout à l'état de société où elle est seulement susceptible de se développer, son action, dès lors collective, sur le monde extérieur, ne constitue-t-elle point un élément de son étude aussi essentiel que la propre modification de l'homme?*«²⁹⁷. Der methodische Ansatz der Soziologie (und der ↑Ökologie) beruht gerade darauf, die Aktionen und Interaktionen verschiedener Organismen als so geordnet zu betrachten, dass das Ergebnis eine überindividuelle ↑Organisation darstellt.

Die soziologische (und ökologische) Rechtfertigung für die Betrachtung der Umwelt als System und als Wechselwirkungsglied in Bezug auf den Organismus gestattet aber noch nicht die allgemeine Beschreibung des Organismus-Umwelt-Verhältnisses als eine Wechselwirkung. Außerhalb eines sozialen und ökologischen Kontextes betrachtet, ist die Umwelt eines Organismus kein System und kein Korrelationsglied in einem Wechselbedingungsverhältnis. Der Organismus hängt vielmehr nur einseitig von der Umwelt ab, die Umwelt also nicht vom Organismus.

Ende des 19. Jahrhunderts ist es J.S. Haldane, einer der Begründer der holistischen Biologie (↑Ganzheit), der die Einheit der Wechselseitigkeit von Organismus und Umwelt betont. Haldane analysiert 1884 das Verhältnis auf grundlegende Weise ausgehend vom Ernährungsverhalten von Tieren, die ihre Umwelt so verändern, dass diese auf eine für sie nützliche Weise reagiert: »*the organism [...] reacts on the surroundings [...] as to bring it about that the surroundings act again on the organism in transferring to it energy contained in food. [...] The organism is thus no more determined by the surroundings than it at the same time determines them. The two stand to one another, not in the relation of cause and effect, but in that of reciprocity*«²⁹⁸. Haldane verdeutlicht dies am Beispiel von C. Darwins Untersuchungen von Regenwürmern, die die Erde durchwühlen. Ein Regenwurm zeige dieses Verhalten in Bezug auf seine Umwelt allein im Hinblick auf eine Rückwirkung, die er von der Umwelt erwartet: die Versorgung mit Nahrung. Die Wechselseitigkeit des Verhältnisses von Organismus und Umwelt – Haldane nennt letztere in seiner frühen Schrift meist »Umgebung« (»*surroundings*«), gelegentlich auch bereits »Umwelt« (»*environment*«²⁹⁹) – stellt sich Haldane als ein ganzheitliches Verhältnis vor: »*a living organism and its surroundings must be regarded as a system of parts reciprocally determining one another*«³⁰⁰ – hierin ist er also als ein Vorläufer von Uexkülls zu sehen. In einer späteren Schrift bezeichnet Haldane die Einheit eines lebenden Körpers und seiner Umwelt als eine organische Ganzheit (»*an organic whole*«), weil sie nur in Bezug zu einander verstehbar seien (vgl. Tab. 287).³⁰¹ Und in seinem Alterswerk von 1935 ist er sogar der Auffassung, die »Einheit des Lebens« schließe die Umwelt ein: »*Die Einheit des Lebens umfaßt [...] genau ebenso die Umwelt eines Organismus wie seinen eigenen Leib*«.³⁰²

Eine besondere Variante der These von der Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt bildet die von L.J. Henderson 1913 entwickelte Auffassung, die Umwelt sei ebenso an das Leben angepasst,

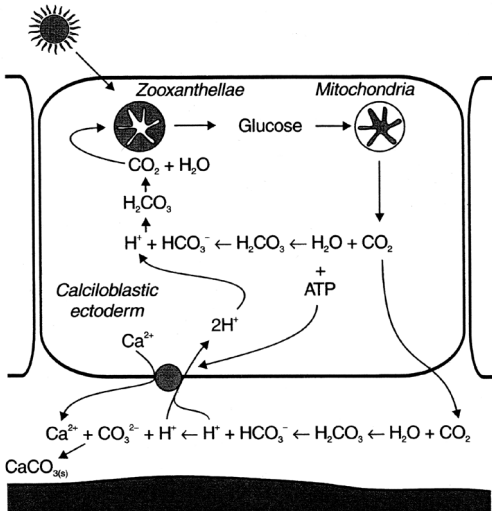


Abb. 543. Physiologisch wichtige Reaktionen innerhalb und außerhalb der Zelle einer kalkbildenden Koralle. Ein in der Zellmembran befindliches Molekül transportiert aktiv Calciumionen aus der Zelle in die Umwelt und umgekehrt Protonen aus der Umwelt in die Zelle (links unten). Die Calciumionen verbinden sich außerhalb der Zelle mit dem Karbonat im Wasser und bilden Kalk; die Protonen in der Zelle bewirken die Bildung von Kohlendioxid, das von den symbiontischen Algen in der Zelle zur Photosynthese genutzt wird. Weil die physiologisch wichtige Reaktion der Bildung der Protonen von Produkten der Zelle selbst katalysiert wird, aber außerhalb der Zelle stattfindet, ist die genaue Grenze zwischen Organismus und Umwelt nicht klar; »An important component of the physiological process takes place outside the animal, at the space between the outside surface of the calciblast and the exposed surface of previously deposited calcite« (aus Turner, J.S. (2000). *The Extended Organism*: 24).

wie das Leben an die Umwelt. Henderson behauptet, die Anpassung eines Organismus an seine Umwelt sei ein »vollkommen gegenseitiges Verhältnis«; ein angepasster Organismus bewohne eine geeignete Umwelt³⁰³ (»Darwinian fitness is a perfectly reciprocal relationship. In the world of modern science a fit organism inhabits a fit environment«³⁰⁴). Er geht davon aus, »dass die Eigenschaften der Umwelt, vom biologischen Standpunkt aus betrachtet, dieselben Tauglichkeiten aufweisen, wie die Eigenschaften des Lebens«.³⁰⁵ Henderson belegt dies an Hand einer Fülle von physikalisch-chemischen Details, wie z.B. den Eigenschaften des Wassers oder der Kohlensäure, die in Lösung als Puffer wirken kann. Die Umwelt weise also der Entwicklung des Lebens entgegenkommende Bedingungen auf. Diese Bedingungen würden es erlauben, ein symmetrisches Verhältnis zu formulie-

ren: So wie Darwin einen Mechanismus der Anpassung der Organismen an die Umwelt hätte angeben können, müsste auch von einer Eignung der Umwelt für die Organismen gesprochen werden.

Im deutschsprachigen Raum ist es zu Beginn des 20. Jahrhunderts v.a. J. von Uexküll, der die These der Wechselwirkung von Organismus und Umwelt vertritt. Nicht ein Organismus für sich, sondern die Einheit aus Organismus und Umwelt analysiert von Uexküll als eine Ganzheit (vgl. Tab. 287). Zusammen würden Organismus und Umwelt einen »höheren Organismus« bilden.³⁰⁶ 1927 heißt es bei von Uexküll: »Der Organismus, für sich allein betrachtet, wäre eine bloße Zufallserscheinung, in seinen Beziehungen zur Außenwelt enthüllt er seine Planmäßigkeit«.³⁰⁷ Im Anschluss an seinen Vater spricht T. von Uexküll 1987 von »dem Organismus der Lebewesen« und »deren Umgebung« (vgl. Tab. 287).³⁰⁸ Danach bildet also ein »Lebewesen« eine höhere Einheit aus Organismus und Umgebung.

Ähnlich formuliert es 1928 H. Plessner, der den Organismus in seiner Umwelt – seinem »Positionsfeld« wie er sagt (s.o.) – als einen »Kreis des Lebens« beschreibt. Ein Organismus befinde sich in einer »Wechselwirkungsgemeinschaft« mit den Dingen, die ihn umgeben und mit denen er zusammen eine höhere organisierte Einheit bilde.³⁰⁹ Weil ein Organismus in dieser Hinsicht nur die eine Hälfte der eigentlichen Organisation des Lebenskreises ausmacht, kann er von Plessner selbst als ein Organ angesehen werden. Innerhalb des Lebenskreises nehme der Organismus eine Funktion wahr, die ihn zu einem Mittel für die Umwandlung seiner Umwelt mache. Weil er für seine fortgesetzte Existenz auf die Umwelt angewiesen sei, sei er für sich allein ein primär unerfülltes und bedürftiges Wesen.³¹⁰

Seit den 1920er Jahren wird besonders von ökologischer Seite auf die Einheit von Organismus und Umwelt im Sinne einer Wechselwirkung hingewiesen. A. Thienemann identifiziert 1925 verschiedene Stufen ökologischer Einheiten, »Organismen höherer Ordnung« oder »höhere Lebenseinheiten«, wie er sie nennt (↑Ökosystem).³¹¹ Die unterste Ebene, die »idiographische Stufe«, betrifft dabei das Verhältnis von einzeltem Organismus und seiner Umwelt (↑Ökologie: Abb. 333). Aufgegriffen wird diese Betrachtung von philosophischer Seite. N. Hartmann beschreibt 1950 einen Organismus als eine Einheit, die aufgrund ihres Stoffwechsels »weit in die umgebende physische Welt hinaus bezogen« sei, so dass »die dinglich-materielle Grenze des Körpers nicht mit der Grenze des lebenden Individuums zusammenfällt«.³¹² Durch seine Aktivitäten erstreckte sich ein

»Es sind Theile in der Natur, in denen ein Streben ist sich zu vereinigen, u. ein ganzes zu bilden [nämlich ein »organisiertes Naturprodukt«]. Diese Vereinigung geht fort, nachdem sie einmal entstanden ist. Aber nur in Wechselwirkung mit der ganzen übrigen Natur. Daher die Beziehung derselben auf sie« (Fichte 1794-99, 272).

»Die chemischen Lebensprozesse schränken sich aber nicht auf die vierzehn Stoffe ein, welche wir als Bestandteile der organischen Körperwelt betrachtet haben; nein, diese Körperwelt steht, insofern sie erregbar ist, mit allen Stoffen des Universums in gegenseitiger Wechselwirkung, und die Lebensprozesse umfassen in dieser Hinsicht die belebte, und unbelebte Natur« (von Humboldt 1797, II, 125).

»alle Aeusserungen seiner Thätigkeit [d.h. der Tätigkeit des »lebenden Körpers«] sind Produkte einer Wechselwirkung zwischen ihm und der Aussenwelt« (Treviranus 1802, 17).

»Nur ein Lebendiges fühlt Mangel; denn nur es ist in der Natur der Begriff, der die Einheit seiner selbst und seines bestimmten Entgegengesetzten ist« (Hegel (1817/30, II, 469).

»le système ambiant ne saurait modifier l'organisme sans que celui-ci n'exerce à son tour sur lui une influence correspondante« (Comte 1838, 235).

»der thierische Organismus [...] bildet [...] in sich selbst keinen abgeschlossenen Kreislauf der Verrichtungen. [...] er [ist] nichts als die eine Hälfte eines Ganzen, unfähig zu leben ohne die andere, die Außenwelt und die Seele« (Lotze 1856, 148).

»diese Wechselwirkung jedes Individuums mit seiner gesamten Umgebung ist es, die als Anpassung seine besonderen individuellen Charaktere bedingt« (Haeckel 1866, I, 154).

»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. Man kann sich wohl die von uns gesehene Umgebung des Tieres wegdenken und sich ein Tier isoliert vorstellen. Man kann sich aber nicht ein Tier isoliert von seiner Umwelt denken, denn diese ist nur als eine Projektion seiner Gegenwelt richtig zu verstehen« (von Uexküll 1909, 196).

»The living body and its physiological environment form an organic whole, the parts of which cannot be understood in separation from one another« (Haldane 1913, 80).

»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« (Scheler 1923-24, 260).

»Als Ganzer ist der Organismus [...] 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« (Plessner 1928, 194).

»il faut comprendre qu'entre l'organisme et l'environnement, il y a le même rapport qu'entre les parties et le tout à l'intérieur de l'organisme lui-même« (Canguilhem 1947, 144).

»die Wirklichkeit kennt keinen Gegensatz von Organismus und Umwelt, sondern nur beide zusammen [...] die Umwelt ist größtenteils Werk der Organismen. Die beiden sind eins wie Punkt und Umkreis, wie Schlüssel und Schloss, wie Konkavform und Hohlform« (Friederichs 1950, 73).

»das Leben des Individuums geht in der sichtbaren Gestalt des Organismus nicht auf; der Organismus ist eben nicht das in seiner Epidermis eingeschlossene, sondern von Anbeginn das über sich hinausreichende und in seine reale Umwelt hineingespannte Wesen« (Hartmann 1950, 527f.).

»As the organism and its environment are to be treated as a single system, the dividing line between »organism« and »environment« becomes partly conceptual and to that extent arbitrary. Anatomically and physically, of course, there is usually a unique and obvious distinction between the two parts of the system; but if we view the system functionally, ignoring purely anatomical facts as irrelevant, the division of the system into »organism« and »environment« becomes vague« (Ashby 1952/60, 40).

»[Aufgrund von »Wechselwirkungsprozessen«] entsteht eine typische dialektische Einheit zwischen Erscheinung und ihrer Umwelt, in der sich beide Seiten einander bedingen und bestimmen« (Pawelzik 1963, 454).

»Organismus und Umwelt zusammen bilden ein System« (Jonas 1966, 85).

»Living systems adapt to their environment, and in return mold it. The result is that, after some period of interaction, each in some sense becomes a mirror of the other« (Miller 1971, 73).

»[Es ist nicht möglich], Lebendiges zu beschreiben, solange man entweder von dem Organismus der Lebewesen oder von deren Umgebung ausgeht; denn Lebendes zeigt sich nur als ein unauflöselbares Ineinander-Verschlungen-Sein von beiden« (T. von Uexküll 1987, 457).

»ein Tiger im Zoo ist kein richtiger Tiger mehr« (Meyer-Abich 1997, 352).

»there is no distinction between organism and environment« (Griffiths & Gray 2001, 207).

		Bezugsobjekt	
		Einzelorganismus	Population
Zeitliche Dimension der Wechselwirkung	momentane Wechselwirkung, die den Organismus erhält	Stoffaustausch: Organismen als materiell und energetisch offene Systeme	ökologische Interaktion: Organismen als Komponenten ökologischer Systeme
	Wechselwirkung der Vergangenheit, die den Organismus konstituiert hat	Entwicklung: Organismen als Entwicklungssysteme	Selektion: Organismen als evolutionäre Anpassungen

Tab. 288. Kreuztabelle von vier Hinsichten, nach denen ein Organismus zusammen mit seiner Umwelt eine Einheit der Wechselwirkung oder ein organisiertes System höherer Ordnung bildet.

teriellen Wechselwirkung zwischen Theilen des Organismus und der ihn umgebenden Aussenwelt«³²² (vgl. Tab. 287); er erklärt diese Anpassung aber nicht evolutionstheoretisch, sondern über »Gesetze der Ernährung«, die seinem Konzept der Anpassung zu grundeliegen; ↑Anpassung.)

Aus der Perspektive der Theorie der Entwicklungssysteme (↑Entwicklung) wird die Abgrenzung von Organismus und Umwelt teilweise explizit abgelehnt (Griffiths & Gray 2001: »there is no distinction between organism and environment«³²³). Ein Organismus würde nur zusammen mit seiner Umwelt ein Entwicklungssystem (»developmental system«) darstellen. Es bestehe daher eine kausale Parität von Elementen des Organismus und der Umwelt in der Aufrechterhaltung des Entwicklungskreislaufs; eine Privilegierung von Teilen des Organismus (etwa seiner Gene) sei daher ungerechtfertigt.

Kritik der Wechselwirkungsthese

In mancherlei Hinsicht erscheint es gerechtfertigt, von einer »Wechselwirkung« zwischen Organismen und ihrer Umwelt zu sprechen. In einer einfachen Klassifikation können Organismus und Umwelt als Einheit der Wechselwirkung gelten, (1) insofern ein Organismus sich im Stoffwechsel mit seiner Umgebung befindet, (2) insofern er sich unter Beteiligung von Faktoren der Umwelt in seiner Ontogenese zu seiner aktuellen Gestalt entwickelt hat, (3) insofern er als Teil einer Population in ökologischen Beziehungen zu anderen Organismen steht und (4) insofern er in den generationenübergreifenden langfristigen Prozessen der Evolution durch Selektion geformt wurde (vgl. Tab. 288).

Trotz dieser Plausibilität in mehrfacher Hinsicht bleibt es aber doch im Detail zu prüfen, inwiefern es tatsächlich gerechtfertigt ist, von einer »Wechselwirkung« zu sprechen. Besonders naheliegend erscheint

zunächst die Beschreibung der Organismus-Umwelt-Beziehung als Wechselwirkung in entwicklungs-geschichtlicher Hinsicht: In seiner individuellen Entwicklung und in der langfristigen evolutionären Selektionsvergangenheit wird ein Organismus unter Beteiligung von Umweltfaktoren geformt. Diese Formung kann als eine Wirkung der Umwelt auf den Organismus beschrieben werden – sie stellt aber nicht in gleichem Maße eine Formung der Umgebung dar. Auch wenn es gewisse Wirkungen des Organismus auf seine Umgebung gibt – und damit die Rede von »Wechselwirkung« in einem schwachen Sinn gerechtfertigt ist –, besteht doch nicht notwendig eine Abhängigkeit der Gegenstände der Umgebung von der Wirkung des Organismus (analog zur ontologischen Abhängigkeit des Organismus von der Wirkung seiner Umwelt).

Die Abhängigkeitsverhältnisse sind also in der Regel einseitig. Dies gilt auch für ökologische Beziehungen: Eine Amsel in einem Wald z.B. hängt in ihrer Existenz von Gegenständen in ihrer Umwelt ab, etwa von den Regenwürmern im Boden als Nahrung oder den Bäumen als Schutzraum – aber diese Einheiten der Umwelt würden doch auch bestehen, wenn die Amsel nicht existieren würde. Zumindest nicht jede Beziehung eines Organismus zu seiner Umwelt muss also eine Wechselbeziehung sein. Eine Wechselbeziehung im Sinne einer wechselseitigen Abhängigkeit – also, mit Riedl (1975) und Wuketits (1987) gesprochen, eine »Wechselabhängigkeit«³²⁴ – liegt erst dann vor, wenn es sich um ein gegenseitiges Bedingungsverhältnis von einem Organismus und Gegenständen seiner Umwelt handelt, wie dies etwa in symbiotischen Beziehungen der Fall ist (↑Symbiose). Nahrungsabhängigkeiten stellen demgegenüber aber nur einseitige Abhängigkeitsverhältnisse dar: Der gefressene Organismus (oder die ausgebeutete Population) ist (zumindest nicht in einem einfachen Sinne und jedem Fall) von dem Fressenden abhängig.

In einem begrifflichen Sinne besteht eine Abhängigkeit der Umwelt von einem Organismus immer insofern, als die Umwelt gerade als der Ausschnitt aus der Umgebung bestimmt ist, auf den ein Organismus bezogen ist; ›Umwelt‹ ist also begrifflich immer organismusrelativ gefasst und hängt von einem Organismus ab. Aber nur die Umwelt in diesem terminologischen Sinne, also sofern sie von einem Organismus strukturiert, ausgenutzt und wahrgenommen wird, hängt vom Organismus ab; im Sinne von ›Umgebung‹ als Summe physischer Gegenstände steht sie dagegen nicht notwendig in einer Beziehung der Abhängigkeit von einem Organismus (dies gilt natürlich gerade für viele essenzielle Ressourcen von Organismen wie die Sonne). Anders gesagt: In den biologischen Regelfällen ist es nicht die Umgebung selbst, sondern nur die Beziehung, die ein Organismus zu ihr einnimmt, d.h. seine Umwelt, die von ihm abhängt. Nur die Umwelt als funktionaler, auf den Organismus bezogener Gegenstand steht (aus begrifflichen Gründen) in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit zu einem Organismus. Ein Organismus determiniert nicht seine Umgebung, sondern nur die Beziehung, die er zu ihr einnimmt, d.h. seine Umwelt.

Die genaue Bestimmung der Art der Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt ist von Bedeutung, weil die Anerkennung der Wechselwirkungsthese die Gefahr mit sich bringt, den Organismusbegriff aufzulösen: Wenn der Organismus mit Objekten seiner Umgebung in Wechselwirkung steht, bedarf es einer weiteren Klärung, warum diese Objekte nicht als funktionale Teile des Organismus anzusehen sind. Ausdrücklich gesehen wird diese Gefahr 1963 von dem Ökologen F. Schwerdtfeger, der Wert darauf legt, dass in biologischen Definitionen des Umweltbegriffs die Wirkung der Umwelt auf den Organismus betont wird; die »Gegenwirkungen« des Organismus auf die Umwelt trete dagegen in den Hintergrund, denn es sollte »beim Begriff der Umwelt das Schwergewicht auf der Feststellung liegen, daß sie das Gegenstück des Organismus, in seinem nicht autarken Dasein die notwendige und gegebene Voraussetzung darstellt«. ³²⁵

Als Gegenüber und Ressource eines Organismus steht die Umwelt in einem anderen Verhältnis zu einem Organismus als dieser zu seinen Teilen (entgegen der These G. Canguilhem's; vgl. Tab. 287). Es ist daher problematisch, das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt als ›Wechselwirkung‹ zu beschreiben, wenn das Verhältnis seiner Teile zueinander in auch nichts anderem besteht als in Wechselwirkungen. Wenn also die Einheit eines Organismus als

Geschlossenheit eines Netzes von Wechselwirkungen beschrieben wird, dann sollte sein Verhältnis zur Umwelt nicht auch als ›Wechselwirkung‹ gekennzeichnet werden.

Funktional unterschieden sind die Bezugspunkte der Umwelt eines Organismus von den organismus-internen Bezugspunkten insofern, als sie nicht Teil des Produktionsnetzwerks des Organismus sind. Die Bezugspunkte in der Umwelt des Organismus sind niemals Organe, die im Verhältnis der Ursache und Wirkung zu anderen Organen des Organismus stehen. Der Organismus hat die Objekte in seiner Umwelt (in der Regel) nicht hervorgebracht, auch wenn er essenziell auf sie bezogen ist. Die funktionale Geschlossenheit eines Organismus bezieht sich demnach in erster Linie auf seine Produktion. Alles, was Teil eines Organismus ist, ist von ihm auch (aus Elementarstoffen der Umwelt) gebildet worden. Alles, was nicht von ihm gebildet wurde, ist auch nicht Teil des Organismus, auch wenn es funktional (z.B. als notwendiger Baustoff) auf ihn bezogen ist. Zum Organismus gehört also alles, was seine operationale Geschlossenheit ausmacht, alles was der Organismus im Netzwerk seiner eigenen Produktion selbst hervorbringt und was an der Hervorbringung anderer Teile wiederum beteiligt ist (zu Artefakten als extrasomatischen Organen von Tieren: ↑Kultur: Abb. 258). Wenn also von der ›Wechselwirkung‹ zwischen Organismus und Umwelt gesprochen wird, dann sollte diese Wechselwirkung näher qualifiziert werden und von der wechselseitigen ontologischen Abhängigkeit (und wechselseitigen Produktion) der Teile eines Organismus, die dessen Einheit als funktional geschlossenes System begründet, unterschieden werden (↑Wechselseitigkeit).

Umweltdeterminismus

Der Ausdruck ›Umweltdeterminismus‹ (»environmental determinism«) wird seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet. C. Lloyd Morgan versteht 1892 darunter einen Mechanismus der Vererbung, der in der Weitergabe von individuell erworbenen Merkmalen besteht (»the inheritance of characters individually acquired under the stress of surrounding conditions (direct environmental determinism)«). ³²⁶ Er grenzt diesen ab von der Vererbung artspezifischer Merkmale (»innate specific determinism«) und von der Vererbung aufgrund individueller physiologischer Mechanismen (»protoplasmic or physiological determinism«). In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck v.a. in der Soziologie verwendet, um die Beeinflussung von Menschen

in ihrem Handeln durch die Umwelt zu bezeichnen (Clark 1915).³²⁷ Regelmäßiger auf biologische Verhältnisse übertragen wird er erst seit den 1920er Jahren, um eine Erklärung der Korrelation von organismerischen Merkmalen mit Umwelteigenschaften zu geben (Bernard 1924: »environmental determinism to which the one group of thinkers adheres. The instinctivists constitute a group adhering with equal tenacity to biological determinism«).³²⁸

E.A. Hooton hält es 1937 für ein Charakteristikum des Menschen, sich von der Umweltdetermination 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«.³²⁹ In Bezug auf die Entwicklung des Menschen spricht Hooton von der *selbstgerichteten Evolution* (»autodirective evolution«).³³⁰

Als Folge eines Umweltdeterminismus gilt z.B. die Rückbildung von Augen bei höhlenlebenden Fischen.³³¹ S.J. Gould verwendet die Formulierung 1980, um die Festlegung einer organischen Form durch die Umwelt, in der sie lebt, zu bezeichnen.³³²

Antike Wurzeln und mittelalterliche Deutungen

Die Denkfigur, Merkmale eines Organismus ausgehend von Eigenschaften seiner Umwelt zu erklären und damit als Anpassung an diese zu deuten, findet sich seit der Antike (z.B. bei Platon³³³ und Aristoteles³³⁴; ↑Anpassung). In Bezug auf den Menschen formuliert sie später Poseidonios. Er erklärt die Unterschiede im Erscheinungsbild von Menschen verschiedener Ethnien durch Unterschiede ihrer Umwelt.³³⁵ Bei Livius findet sich später sogar die Behauptung, die Vererbung sei ohnmächtig gegenüber Veränderungen durch die Umwelt, beim Menschen ebenso wie bei den Pflanzen und Tieren (»in frugibus pecudibusque non tantum semina ad seruandam indolem ualent quantum terrae proprietates caelique sub quo aluntur mutata«).³³⁶

Auch bei den arabischen Gelehrten des Mittelalters ist die Annahme einer Veränderung der Gestalt von Organismen unter dem Einfluss von Umweltfaktoren verbreitet: Bei Al-Gāhiz findet sich im 9. Jahrhundert die Behauptung, die Farbe von Kopfläusen gleiche sich der Haarfarbe ihrer Wirte an.³³⁷ Avicenna geht in seinem »Lehrgedicht über die Heilkunde« aus dem 11. Jahrhundert von der Beeinflussung der

menschlichen Hautfarbe durch die Umwelt aus: »So bewirkt bei den Äthiopiern die Wärme, daß die Haut sich schwarz färbt«.³³⁸ Und auch Ibn-Haldūn referiert in der Einleitung seiner Universalgeschichte aus den 1370er Jahren die Beobachtung, dass sich die Hautfarbe des Menschen nach seiner Umwelt richtet: »Negroes from the south who settle in the temperate fourth zone [...] are found to produce descendants whose color gradually turns white in the course of time. Vice versa, inhabitants from the north or from the fourth zone who settle in the south produce descendants whose color turns black. This shows that color is conditioned by the composition of the air«.³³⁹

18. Jh.: Von Buffon zu Lamarck

Bis zum 18. Jahrhundert wird die Entsprechung von Organismus und Umwelt im Rahmen theologischer Modelle gedeutet, indem auf einen planenden Schöpfergott verwiesen wird (↑Anpassung). Auch erste biogeografische Kenntnisse werden im 18. Jahrhundert so interpretiert, dass die Bedingungen der Umwelt für die Ausbildung der Lebensformen an einem Ort entscheidend sind. So geht G.L.L. Buffon von einer starken Variabilität der Arten aus und betrachtet jeden Organismus (zumindest in seinen äußeren Merkmalen) geradezu als ein Produkt seiner Umwelt. Bei den Hunden entspreche z.B. die Dicke ihres Fells genau dem Klima einer jeweiligen Region; die organischen Variationen werden nach Buffon daher durch den Einfluss des Klimas »produziert« (»variétés extérieures qui sont produites par la seule influence du climat«).³⁴⁰

Klassisch ist in diesem Zusammenhang die (nicht-kreationistische) Position J.B. de Lamarcks, nach der Umweltveränderungen sich in Veränderungen der Bedürfnisse von Organismen, dann ihres Verhaltens und schließlich ihrer Formen spiegeln (↑Lamarckismus). Eine ↑Art definiert Lamarck dann auch aus historischer Perspektive als eine Gruppe von sich fortpflanzenden Organismen, die solange gleich bleibt, bis Umweltänderungen organische Änderungen nach sich ziehen.³⁴¹

19. Jh. Von der Biogeografie zur Evolution

Eine Interpretation der Lebenswelt ausgehend von den Faktoren der Umwelt etabliert sich besonders im Rahmen der seit Beginn des 19. Jahrhunderts sich bildenden Disziplin der ↑Biogeografie. Allen voran ist es A. von Humboldt, der die Verteilung der Pflanzen aus den Bedingungen der Umwelt erklärt.³⁴²

Die Annahme der Umweltdetermination der organischen Formen ist bis in die erste Hälfte des 19.

Jahrhunderts eine dominante Auffassung. Sie zeigt sich etwa bei dem Geologen C. Lyell, der die organischen Formen als (von Gott eingerichtete) Anpassungen an spezifische Umweltbedingungen deutet: Für jede Umweltbedingung sei die organische Form geschaffen, die ihr am besten entspreche. Ähnlichen Lebensbedingungen würden so ähnliche Lebensformen korrespondieren.³⁴³ Kritisch wird gegen diese Auffassung schon bald eingewendet (u.a. durch A.P. de Candolle), dass weit entfernte Regionen der Erde mit ähnlichen Umweltbedingungen durchaus nicht über dieselben Arten verfügen; es seien also noch andere Faktoren als alleine die Umweltbedingungen für die Verteilung der Arten maßgeblich.³⁴⁴ É. Geoffroy St. Hilaire stellt 1833 zwar auch fest, dass ein Wechsel der Umweltbedingungen mit einem Wechsel der organischen Formen einhergeht – die Organismen also auf die anorganische Welt »antworten« –, es bestehe aber trotzdem keine Determination der jeweiligen organischen Veränderungen durch die Umwelt.³⁴⁵ In diesem Sinne unternimmt es der Physiologe W. Carpenter 1839, statt von Anpassungen an die Umwelt zu sprechen, spezifisch biologische Gesetze für die Erklärung der organischen Formen zu postulieren.³⁴⁶ Die Abweisung eines einseitigen Umwelteterminismus ist auch das Programm einer Streitschrift von L. Agassiz aus dem Jahr 1859, in der er einerseits auf »die simultane Existenz von höchst unterschiedlichen Typen unter den gleichen Umweltbedingungen« und andererseits auf die »Wiederholung identischer Typen unter den unterschiedlichsten Bedingungen« hinweist. Es bestehe also eine erstaunliche Unabhängigkeit der organischen Formen von den Umweltbedingungen (»organized beings exhibit the most astonishing independence of the physical causes under which they live«).³⁴⁷ Die Ablehnung einer teleologischen Determination des Organischen durch die Umweltfaktoren begründet also die Eigenständigkeit der biologischen Theorie: »The history of life could be treated on its own terms« (Ospovat 1978).³⁴⁸

Der Umweltdeterminismus bildet auch in der Evolutionstheorie C. Darwins einen wichtigen Faktor (↑Evolution). Bereits in seinen ersten Theorieentwürfen aus den 1840er Jahren – als er noch von einem absoluten Maßstab der ↑Anpassung ausgeht (»perfekte Anpassung«) – nimmt Darwin eine Änderung der organischen Formen bei Änderungen der Umweltbedingungen an. Er postuliert zwar gleichzeitig eine natürliche Variation der Organismen, die sich von Generation zu Generation aus dem bloßen Faktum der Reproduktion ergibt (»a certain amount of variation is consequent on mere act of reproduc-

tion«³⁴⁹). Jeder nachhaltigen organischen Veränderung geht aber nach Darwins früher Auffassung eine Umweltänderung voraus (eben weil die Organismen perfekt an die Umwelt angepasst sind). In der veröffentlichten Version seiner Theorie aus dem Jahr 1859 geht Darwin auf Abstand zu der Vorstellung einer perfekten Anpassung und führt einen relativen Maßstab für sie ein: Nicht allein die Entsprechung von individuellem Organismus und seiner Umwelt wird zum Kriterium der Veränderung, sondern der relative Vorteil eines Typus gegenüber einem anderen.³⁵⁰ Im Gegensatz zu den Anschauungen Lamarcks steht in Darwins Theorie die Variation am Anfang der Transformation der Organismen und wird nicht durch die Umwelt verursacht. Die Variation ist bei Darwin eine immanente Eigenschaft der Organismen, die nicht erst reaktiv auf eine Umweltänderung (vermittelt über eine Bedürfnis- und Verhaltensänderung) erfolgt. Der Einfluss der Umwelt zeigt sich nach Darwins Theorie erst im zweiten Schritt der Selektion, der die Anpassung an die Umwelt bedingt.³⁵¹

Besonders aufgrund seiner speziellen Theorie der ↑Vererbung (»Pangenes«) hält Darwin aber auch später noch an der These fest, eine Veränderung der Organismen gebe es nur korrelativ zu einer Umweltänderung, wie er an manchen Stellen explizit behauptet (1862: »all variability is due to changes in the conditions of life«³⁵²; 1868: »If it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability«³⁵³). Trotzdem ist es verfehlt, Darwins Evolutionstheorie als eine Theorie des Umweltdeterminismus anzusehen. Die Organismen bilden in Darwins Anschauung mehr als Billardkugeln, die von der Umwelt hin und her gestoßen werden.³⁵⁴ Ihnen kommt vielmehr eine innere Dynamik zu, die die Ursache der Veränderung darstellt und deren Richtung beeinflusst. Im Anschluss an die Tradition geht auch noch Darwin davon aus, dass es zwei große »Gesetze« seien, die Organismen formen: die Einheit des Typus (»unity of type«) und die Umweltbedingungen (»conditions of existence«).³⁵⁵ Die Bedeutung der ersteren zeige sich in der Vererbung, welche bewirke, dass viele Organismen über Strukturen verfügen würden, die in keiner Beziehung zu ihrer Lebensweise stehen. Das Gesetz von den Umweltbedingungen sieht Darwin aber doch als das »höhere Gesetz« an, weil in ihm das andere Gesetz durch die Anpassungen der Vorfahren an die Umwelt enthalten sei (↑Anpassung).³⁵⁶

Auch nach Darwin sehen viele (insbesondere frühe) Verfechter der Selektionstheorie die Veränderung der Organismen in Abhängigkeit von Änderungen

der Umwelt. Prominent ist diese Sicht bei H. Spencer, der das Leben allgemein als eine Anpassung innerer Verhältnisse an äußere auffasst (»our conception of life under its most abstract aspect will be – The continuous adjustment of internal relations to external relations«).³⁵⁷

Ausdrücklich formuliert findet sich dieser Gedanke Ende des 19. Jahrhunderts bei A. Weismann³⁵⁸: Die für die Organisation des Organismus entscheidende gestaltende Kraft ist für Weismann nicht ein im Organismus steckender Bildungstrieb, sondern die Umwelt. Sie gestaltet den Organismus so, »wie der Bildhauer sein Tonmodell, nach Willkür umformt und umknetet«³⁵⁹: »Die Lebensbedingungen sind gewissermaßen die Form, über die Naturzüchtung immer wieder aufs neue die Art abgießt«³⁶⁰. Jedes Merkmal interpretiert Weismann als Resultat der Anpassung an die Umweltbedingungen des Organismus: »[D]er lebende Organismus enthält in sich selbst kein Princip der Veränderlichkeit, er ist das statische Moment in dem Entwicklungsproceß der organischen Welt und würde stets nur wieder genaue Copien seiner selbst liefern, wenn nicht die Ungleichheit der äusseren Einflüsse ein jedes neu entstehende Individuum in seiner Entwicklungsrichtung ablenkte; diese Einflüsse sind also das dynamische Element des Processes«.³⁶¹ Weiter behauptet Weismann, dass »die Variation selbst nichts Anderes, als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten äussern Reiz«³⁶² sei und dass somit »ohne Veränderung der Aussenwelt keine Weiterentwicklung der organischen Formen hätte eintreten können«³⁶³, so dass schließlich »die Lebenserscheinungen nichts Anderes sind, als die Reaction des Organismus auf die Einflüsse der Aussenwelt«³⁶⁴. Weismann bemüht sich hier darum, die langfristigen Formveränderungen der Organismen mechanistisch nach einem ähnlichen Modell zu erklären wie anorganische Bewegungen: Auf der einen Seite steht das sich Verändernde (hier der Organismus), auf der anderen Seite die Ursache der Veränderung (die Außenwelt). Ein Organismus bildet damit in diesem Modell eine der trägen Masse der Mechanik analoge Entität.

Weismann vertritt allerdings nicht eine vollständige Determination der Eigenschaften des Organismus durch seine Umwelt. Er stellt vielmehr heraus, dass die Morphologie der Organismen ein ebenso entscheidender Evolutionsfaktor sei wie die Umwelt. Wiederholt legt er Wert auf die Feststellung, »dass der erste und vielleicht wichtigste, jedenfalls unentbehrlichste Factor bei jeder Umwandlung die *physische Natur des Organismus selbst* ist. Es wäre ein Irrthum zu glauben, dass *lediglich* die Aussen-

welt bestimme, welcherlei Abänderungen an einer bestimmten Art auftreten sollen, vielmehr hängt die Natur dieser Abänderungen ganz wesentlich von der physischen Constitution dieser Art selbst ab, und eine wirklich erfolgreiche Abänderung kann offenbar nur als *die Resultante aus dieser Constitution und aus den auf sie einwirkenden Einflüssen der Aussenwelt* betrachtet werden«.³⁶⁵ Als empirischen Beleg für diese Auffassung führt Weismann später an: »Organismen verschiedener Art reagieren verschiedenartig, wenn sie von den gleichen Abänderungsreizen getroffen werden. Die physische Natur des Organismus spielt die Hauptrolle in Bezug auf die Qualität der Variation«.³⁶⁶ Zu unterscheiden ist hier offenbar die Auslösung und die Art der Variation. Während erstere nach Weismann immer unter dem Einfluss der Umwelt steht, sei letztere wesentlich nur aus der Morphologie des Organismus zu verstehen. Insgesamt muss Weismanns Betonung der »Außenwelt« als ein Faktor in der Veränderung der Organismen vor dem Hintergrund der Ablehnung teleologischer Prinzipien in der Evolution der Organismen gesehen werden. Er wendet sich gegen die Annahme einer »phyletischen Lebenskraft«³⁶⁷ oder der »Entwicklung aus zweckthätigen Kräften«³⁶⁸. Um auf eine Lebenskraft als Richtungsfaktor für die organische Entwicklung zu verzichten, fühlt sich Weismann genötigt, den Grund, genauer den Anlass für die Entwicklung der Organismen in die Außenwelt zu verlagern.

Problematisch an Weismanns Ansatz ist allerdings bereits die Suche nach einem »Princip der Veränderlichkeit«. Die Möglichkeit einer nicht durch ein eigenes Prinzip geleiteten Veränderung zieht Weismann überhaupt nicht in Betracht. Erst mit der Etablierung der genetischen Perspektive zu Beginn des 20. Jahrhunderts und der Erklärung großer Veränderungen durch die Addition vieler kleiner Veränderungen (Mutationen) findet der Zufall als hinreichendes initiales Prinzip der Veränderlichkeit der Organismen allgemeine Anerkennung (↑Evolution; Mutation). Es ist also letztlich die konstitutive Labilität der organischen Körper, die die langfristige Veränderung ermöglicht, oder, wie es N. Hartmann 1950 ausdrückt: »Das Keimplasma ist wie alles Organische, von vornherein als ein labiles Gebilde aufzufassen, [...] so] daß es auch ohne äußere Ursache die spontane Umbildung der »Gene« von innen heraus geben kann«.³⁶⁹

20. Jh.: Organismen als »Subjekte«

Auf Seiten der an der Morphologie orientierten Biologie stößt die Vorstellung einer Dominanz der Umwelt und einer schlichten Anpassung der Organismen

an vorgegebene Umweltbedingungen schon immer auf Kritik. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts äußert v.a. der Botaniker K. Goebel gegen die Vorstellung der Umweltdetermination gerichtete Einwände (↑Anpassung). Die Unterschiedlichkeit der Formen von Organismen, die unter annähernd identischen Umweltbedingungen leben, veranlasst Goebel zur Formulierung des bekannten Satzes: »die Mannigfaltigkeit der Organbildung ist [...] größer als die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen«³⁷⁰. Goebel schließt damit an eine ältere Kritik durch K.E. von Baer an, der für Meeresfische beobachtet, dass ihre Formenmannigfaltigkeit die Vielfalt ihres Lebensraumes weit übersteigt.³⁷¹ Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese Beobachtung im Rahmen ökologischer Theorien der ↑Koexistenz von Konkurrenten als das *Paradox des Planktons* (G.E. Hutchinson) formuliert.³⁷² Es wird argumentiert, dass vielen morphologischen Merkmalen offensichtlich kein Anpassungswert im Sinne einer Umwelтанpassung zugeschrieben werden kann, weil sie in keiner Beziehung zur Umwelt stehen.

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird im Rahmen der konstruktivistischen Evolutionstheorien eine in diese Richtung weisende Kritik geübt (↑Anpassung), besonders drastisch von W.F. Gutmann, bei dem es 1989 heißt: »Mit der Vorstellung der Anpassung an die Umwelt ist jedes sinnvolle Organismus-Verständnis zerstört«³⁷³. Statt der Anpassung als Erklärungsfaktor postuliert Gutmann innerorganismische Faktoren, die als die »Konstruktion« des Organismus zusammengefasst werden (»Konstruktionsmorphologie«; ↑Morphologie).

Auch von anderer Seite wird am Ende des 20. Jahrhunderts eine angemessene Berücksichtigung der Autonomie und Eigengesetzlichkeit der Organismen in der organischen Entwicklung gefordert. In Theorien zur langfristigen Veränderung der Organismen sei insbesondere die Berücksichtigung ihrer jeweiligen ontogenetischen Eigenarten geboten. Es wird die Integration der Entwicklungsbiologie in die Evolutionstheorie gefordert³⁷⁴ (»Evo-devo«; ↑Entwicklung). Die Evolutionstheorie dürfe nicht auf einem primär ökologischen Fundament ruhen, weil damit die für den Organismus externen Faktoren seiner Umwelt für seine Veränderung angesetzt werden, – wie dies bei Darwin der Fall sei –, sondern sie müsse vielmehr ausgehend von dem Organismus als Entwicklungseinheit formuliert werden. In einer solchen Perspektive wird der Prozess der Evolution zu einer intrinsischen Eigenschaft der Organismen, der auch in der (allein hypothetisch angenommenen) Abwesenheit von ökologischen Interaktionen stattfindet.³⁷⁵ Ursprung und Richtung des evolutionären

Entwicklungspotenzials eines Organismus liegen damit wesentlich in ihm selbst, und erst in zweiter Linie in seiner Umwelt.

In einer etwas unglücklichen, weil philosophisch irreführenden Terminologie wird in diesem Zusammenhang (u.a. 1993 von M. Weingarten) vorgeschlagen, Organismen allgemein als *Subjekte* zu verstehen (↑Selbstorganisation/Subjekt).³⁷⁶ Jede Veränderung eines Organismus könne nur ausgehend von der Struktur des Organismus selbst erfolgen; die Umwelt könne hier nicht nach Belieben gestalten, wie es Weismann in seinem Bild eines nach Belieben formenden Bildhauers nahe legt. Auch die Unterschiede der Organismen verschiedener Typen in der Reproduktion, auf denen der Mechanismus der Selektion in seinem Kern beruht, müssten nicht auf Bezügen der Organismen zu ihrer Umwelt beruhen. Die differenzielle Reproduktion könne allein Ausdruck unterschiedlicher Grade *innerer Harmonie* sein – also nicht nur die verschiedene Relation der Organismen zu ihrer Umwelt, sondern auch schon die verschiedene Relation der Teile der Organismen zueinander könne den entscheidenden Grund für die differenzielle Fitness der Organismen abgeben.

Seit den 1990er Jahren wird im Rahmen der Biosemiotik (↑Kommunikation) und im Anschluss an J. von Uexküll eine grundlegende Beschreibung des Organismus-Umwelt-Verhältnisses gegeben, mit der von Anfang an die Vorstellung einer Determination des Organismus durch seine Umwelt ausgeschlossen ist. Die Beziehung von Organismus und Umwelt wird dabei als eine Zeichenrelation gedeutet: Ein Organismus bildet ein Zeichen seiner Umwelt als seinem Referenzobjekt. Weil jedes Zeichen einer Interpretation bedarf, kann in dieser Beschreibung keine Determination des Organismus durch seine Umwelt vorliegen.³⁷⁷

Trotz dieses sich etablierenden allgemeinen Konsenses in der Ablehnung der These des Umweltdeterminismus erscheinen Formulierungen, die diese nahelegen immer wieder (vgl. z.B. Ayala 1970: »Natural selection is a process determined by the environment«³⁷⁸; El-Hani & Emmeche 2000: »The organism becomes [in evolutionary theory] a passive meeting point of forces alien to the very organism«³⁷⁹). Selbst im Rahmen eines strengen Darwinismus ist es aber selbstverständlich, dass es nicht die Umwelt allein ist, die die Eigenschaften der Organismen determiniert, sondern immer das Organismus-Umwelt-Verhältnis. Nichts in der Selektionstheorie legt es nahe, Organismen allein als passives Material anzusehen, das bloß nach Gesetzen der Umwelt verändert wird. Die Umwelt enthält zwar die *Bedingungen* der Se-

lektion, die Eigenschaften der selektierten Einheiten selbst werden dadurch aber nicht aus dem Selektionsgeschehen herausgekürzt. Die Umwelt stellt also keine determinierende Kraft dar, sondern lediglich Bedingungen für die Umgestaltungen, wie es in Darwins häufiger Verwendung des Terminus »Existenzbedingungen« zum Ausdruck kommt.

Eine salomonische Beschreibung des beeinflussen, aber nicht deterministischen Faktors der Umwelt für die Gestalt der Organismen lässt sich mit Goethe formulieren: »Das Lebendige hat die Gabe, sich nach den vielfältigsten Bedingungen äußerer Einflüsse zu bequemen und doch eine gewisse errungene unterschiedene Selbständigkeit nicht aufzugeben.«³⁸⁰

Nachweise

- 1 Zschokke, H. (1822). Der Flüchtling im Jura (Ausgewählte Dichtungen, Erzählungen und Novellen, Aarau 1830, 846-894): 868 (12. Heimischwerden).
- 2 Troxler, I.P.V. (1829). Logik. Die Wissenschaft des Denkens und Kritik aller Erkenntniss, Bd. 1: 126.
- 3 Uexküll, J. von (1908). Das Tropenaquarium. Die neue Rundschau 19, 694-706: 698.
- 4 Pearce, T. (2010). From 'circumstances' to 'environment': Herbert Spencer and the origins of the idea of organism-environment interaction. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 41, 241-252: 249.
- 5 Carlyle, T. (1828). Goethe (in: Critical and Miscellaneous Essays, vol. 1, London 1839/1907, 172-222): 192; vgl. Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Erstveröffentlichung 1942). In: ders., Essays in Historical Semantics, 179-316: 232f.
- 6 Goethe, J.W. von (1814). Aus meinem Leben. Dichtung und Wahrheit, Dritter Teil (HA, Bd. 9): 583 (Buch XIII).
- 7 Carlyle, T. (1830). Jean Paul Friedrich Richter again (in: Critical and Miscellaneous Essays, vol. 1, London 1840, 295-377): 349.
- 8 Spencer, H. (1855). Principles of Psychology: 391; vgl. Pearce (2010): 248.
- 9 Sidgwick, H. (1874). The Methods of Ethics: 167 (nach OED 1989).
- 10 Bateson, W. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 567.
- 11 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité: 364.
- 12 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 305; vgl. Wolfe, C. (1999). Machine et organisme chez Diderot. Recherches sur Diderot et sur l'Encyclopédie 26, 213-231: 226.
- 13 Vgl. Spitzer (1948): 203.
- 14 Anaximenes (Diels/Kranz) 13B2; Platon, Timaios 31a; Hippokrates, Lex 3; Epikur, Naturlehre 79G; vgl. Spitzer (1948): 180f.
- 15 Aristoteles, Meteorologica 354a6; 379a28; Physica 253a13; 259b11; De generatione et corruptione 332a25.
- 16 Aristoteles, De gen. anim. 782b31; vgl. Spitzer (1948): 182; Mühlmann, W.E. (1952). Das Problem der Umwelt beim Menschen. Z. Morphol. Anthropol. 44, 153-181: 153.
- 17 Baggessen, J. (1800). Napoleon (Gedichte, Hamburg 1803, 167-190): 189; vgl. Gombert, A. (1905/06). Umwelt. Z. deutsche Wortforsch. 7, 150-152: 151; Albertsen, L.L. (1965). Umwelt. Z. deutsche Sprache 21, 115-118.
- 18 Baggessen, J. (1790). In: ders., Danske Værker, Bd. 9 (Kopenhagen 1846): 311.
- 19 Albertsen (1965): 117; vgl. Spitzer (1948): 237f.
- 20 Campe, J.H. (1811). Wörterbuch der deutschen Sprache, Bd.5: 113.
- 21 Vgl. Müller, G.H. (1992). Kommentar. In: Goethe, Italienische Reise (Münchener Ausgabe, Bd. 15): 816-818; ders. (2001). Umwelt. Hist. Wb. Philos., Bd. 11, 99-105: 99.
- 22 Vgl. Goethe, J.W.G. (1816). Italienische Reise (HA, Bd. XI, 9-177): 22; ders. (1821/29). Wilhelm Meisters Wanderjahre (HA, Bd. VIII, 7-486): 119; 229.
- 23 Müller (2001): 99.
- 24 Trübners Deutsches Wörterbuch, Bd. 7 (1956): 252f.; Haß, U. (1987). Etymologie oder Begriffsgeschichte? Zum Beispiel: Umwelt. Sprachreport 4/87, 7-10: 8; dies. (1989). Umwelt. In: Strauß, G., Haß, U. & Harras, G. (Hg.). Brisante Wörter, 395-557: 532.
- 25 Vgl. auch Kluge, F. (1912). Umwelt. In: ders., Wortforschung und Wortgeschichte, 125-127.
- 26 Bertillon, L.-A. (1872). De l'influence du milieu ou mésologie. Philosophie positive 9, 309-320: 309.
- 27 Pohlenz, M. (1938). Hippokrates und die Begründung der wissenschaftlichen Medizin: 3.
- 28 Hippokrates, [De aere, aquis, locis] (dt. Die Schrift von der Umwelt, in: Fünf auserlesene Schriften, hg. v. W. Capelle, Zürich 1955, 85-120).
- 29 Aristoteles, De gen. anim. 762a.
- 30 Theophrast, Historia Plantarum 1.9-1-2 und passim; vgl. Hughes, J.D. (1979). Ecology in ancient Greece. Inquiry 18, 115-125; Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 73f.
- 31 Vgl. Kruk, R. (1990). A frothy bubble: spontaneous generation in the medieval islamic tradition. J. Semit. Stud. 35, 265-282: 270f.
- 32 Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 233.
- 33 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 25.
- 34 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 4; 7; 15 und passim.
- 35 a.a.O.: 3; 29; 167; passim.
- 36 a.a.O.: 44; passim.
- 37 a.a.O.: 127; 206; passim.
- 38 a.a.O.: 76; 102; passim.
- 39 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 138.
- 40 a.a.O.: 319.
- 41 Darwin (1859): 63.
- 42 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 255.

- 43 Ratzel, F. (1899). *Anthropogeographie*, Bd. 1: 25; vgl. Müller, G.H. (1996). *Friedrich Ratzel: 149-152*.
- 44 Ratzel, F. [ca. 1899]. [Vorlesungsmanuskript]: Faszikel 151; nach Müller (1996): 150.
- 45 Ripley, W.Z. (1895). *Geography as a sociological study*. *Polit. Sci. Quart.* 10, 636-655; Mindeleef, C. (1897). *The influence of geographic environment*. *Bull. Amer. Geograph. Soc.* 29, 1-12.
- 46 Ratzel, F. (1896). [Rezension des Aufsatzes von W.Z. Ripley]. *Geograph. Literaturber.* 1896, 77-78: 77.
- 47 Helmolt, H.F. (1899). *Weltgeschichte*, Bd. 1: 14.
- 48 Gumpлович, L. (1895). *Soziale Sinnestäuschungen*. *Neue deutsche Rundschau* 6, 1-10: 5; Schäffle, A. (1875/96). *Bau und Leben des socialen Körpers*, Bd. 1. *Allgemeine Soziologie*: ix; Tille, A. (1896). *Thomas Henry Huxley*. *Westermanns illustrierte deutsche Monatshefte* 79, 684-693: 684; Simmel, G. (1907). *Schopenhauer und Nietzsche*: 219; 237.
- 49 Uexküll, J. von (1905). *Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere*: 6f.; ders. (1907). *Die Umrisse einer kommenden Weltanschauung*. *Die neue Rundschau* 18, 641-661: 651.
- 50 Uexküll, J. von (1908.1). *Das Tropenaquarium*. *Die neue Rundschau* 19, 694-706: 695; ders. (1908.2). *Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie*. *Rivista di Scienza "Scientia"* 4, Anno II, N. VII, 72-86: 75f.; ders. (1909/21). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*.
- 51 Uexküll, J. von (1912). *Die Merkwelten der Tiere*. *Deutsche Revue* 1912 (Sept.), 349-354: 352.
- 52 von Uexküll (1907): 649.
- 53 Uexküll, J. von (1929). *Welt und Umwelt*. *Deutsches Volkstum* 10(1), 21-36: 24.
- 54 Uexküll, J. von (1912.1). *Das Subjekt als Träger des Lebens*. *Die neue Rundschau* 23, 99-107: 103; ders. (1912.2). *Die Merkwelten der Tiere*. *Deutsche Revue* 1912 (Sept.), 349-354: 352; ders. (1913.1). *Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung*: 137, 178; 197; ders. (1909/21): 45.
- 55 von Uexküll (1912.1): 103; ders. (1912.2): 352; ders. (1912.3). *Wirkungen und Gegenwirkungen im Subjekt*. *Die neue Rundschau* 23, 1399-1406: 1406; ders. (1913.1). *Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung*: 88; ders. (1913.2). *Die Planmäßigkeit als oberstes Gesetz im Leben der Tiere*. *Die neue Rundschau* 24 (Juni), 820-829: 820; ders. (1913.3). *Die Aufgaben der biologischen Weltanschauung*. *Die neue Rundschau* 24, 1080-1091: 1080; ders. (1919). *Biologische Briefe an eine Dame*. *Deutsche Rundschau* 178, 309-323; 179, 132-148; 276-292; 451-468: 145; ders. (1920/28). *Theoretische Biologie* (Frankfurt/M. 1973): 105.
- 56 von Uexküll (1913.1): 137; ders. (1920/28): 105.
- 57 ebd.; vgl. ders. (1907): 650.
- 58 von Uexküll (1912.1): 102; ders. (1913.2): 820.
- 59 von Uexküll (1920/28): 151.
- 60 a.a.O.: 150.
- 61 a.a.O.: 158; vgl. ders. (1920). *Theoretische Biologie*: 96.
- 62 Spencer, H. (1862/70). *First Principles*: 499.
- 63 Uexküll, J. von (1908.1). *Das Tropenaquarium*. *Die neue Rundschau* 19, 694-706: 695.
- 64 von Uexküll (1907): 651.
- 65 Uexküll, J. von (1908). *Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie*. *Rivista di Scienza "Scientia"* 4, Anno II, N. VII, 72-86: 76.
- 66 Uexküll, J. von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 196.
- 67 ebd.
- 68 Uexküll, J. von (1922). *Technische und mechanische Biologie*. *Ergeb. Physiol.* 20, 129-161: 142.
- 69 Reinke, J. (1901/11). *Einleitung in die theoretische Biologie*: 162.
- 70 *Nachweise für Tab. 282: Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 464 (Nr. 57); vgl. Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 307; Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, hg. v. B. Suphan, Bd. 13-14, Berlin 1887-1909): I, 86; Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 181; James, W. (1890). The Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 277; Simmel, G. (1895). Ueber eine Beziehung der Selektionslehre zur Erkenntnistheorie. *Archiv für systematische Philosophie* 1, 34-45: 40.*
- 71 Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 192.
- 72 a.a.O.: 246.
- 73 Henderson, L.J. (1913). *The Fitness of the Environment* (dt. *Die Umwelt des Lebens. Eine physikalisch-chemische Untersuchung über die Eignung des Anorganischen für die Bedürfnisse des Organischen*, Wiesbaden 1914): xv.
- 74 Vgl. Gehlen, A. (1940/62). *Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt*: 78; Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 526; Langthaler, R. (1992). *Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie*: 100ff.
- 75 Weber, H. (1937). *Zur neueren Entwicklung der Umweltlehre J. v. Uexkülls*. *Naturwiss.* 25, 97-104; ders. (1939.1). *Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung*. *Der Biologe* 8, 245-261; ders. (1939.2). *Zur Fassung und Gliederung eines allgemeinen biologischen Umweltbegriffes*. *Naturwiss.* 27, 633-644; ders. (1941). *Zum gegenwärtigen Stand der Allgemeinen Ökologie*. *Naturwiss.* 29, 756-763; ders. (1942). *Organismus und Umwelt*. *Der Biologe* 11, 57-68.
- 76 Weber (1939.1): 252.
- 77 Weber (1939.2): 636.
- 78 Weber (1939.1): 252.
- 79 Vgl. Langthaler (1992): 116.
- 80 Uexküll, J. von (1940). *Bedeutungslehre*. In: *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre* (Hamburg 1956, 103-161): 111.
- 81 Uexküll, J. von [Brief an K. Friederichs]. In: *Friederichs, K. (1950). Umwelt als Stufenbegriff und als Wirklichkeit*. *Stud. Gen.* 3, 70-74: 73.
- 82 Uexküll, J. von (1922). *Wie sehen wir die Natur und wie sieht sie sich selbst (Kompositionstheorie der Natur*, Frankfurt/M. 1980, 179-213): 210.

- 83 a.a.O.: 210.
- 84 von Uexküll (1940): 111.
- 85 Uexküll, J. von (1920/28). *Theoretische Biologie* (Frankfurt/M. 1973): 158.
- 86 Friederichs, K. (1937). *Ökologie als Wissenschaft von der Natur, oder, biologische Raumforschung*: 9; 13; 24.
- 87 von Uexküll (1940): 105; ders. [Brief an K. Friederichs]: 73.
- 88 Groskurd, C.G. (1834). *Strabons Erdbeschreibung in siebenzehn Büchern, Bd. 4*: 61.
- 89 Woltereck, R. (1932). *Grundzüge einer allgemeinen Biologie*: 18.
- 90 Brüll, H. (1937). *Das Leben deutscher Greifvögel. Die Umwelt der Raubvögel unter besonderer Berücksichtigung des Habichts, Bussards und Wanderfalken*: 3-11.
- 91 Uexküll, J. von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 195.
- 92 Friederichs (1937): 24; vgl. Petersen, H. (1937). *Die Eigenwelt des Menschen*; Gipper, H. (1963/69). *Bausteine zur Sprachinhaltsforschung*: 376; 385.
- 93 Kastner, K.W.G. (1849). *Gesamtnaturlehre. Vorbereitung, Selbstforschung und Anwendung*: 162.
- 94 [Noack, L.] (1858). (1858). *Das Nervensystem als Träger des Seelenlebens, 2. Artikel. Das innere Getriebe des Nervenlebens. Psyche* 1(5), 18-43: 26.
- 95 [Noack, L.] (1858). [Rez. Cornill, A. (1858). *Materialismus und Idealismus in ihren gegenwärtigen Entwicklungslinien*]. *Psyche* 1(6), 19-33: 29.
- 96 Hempelmann, F. (1926). *Tierpsychologie vom Standpunkte des Biologen*: 505.
- 97 Brock, F. (1950). *Biologische Eigenweltforschung. Stud. Gen. 3*, 88-101: 90.
- 98 ebd.
- 99 a.a.O.: 99.
- 100 Breithaupt, J.W.W. (1771). *Von der Unsterblichkeit und dem Zustande der Seele nach dem Tode* (2. Aufl.): 137.
- 101 Bock, J.C. (1773). *Empfindsame Reisen durch die Visiten-Zimmer am Weihnachts-Tage*: 46f.
- 102 Campe, J.H. (1809). *Wörterbuch der deutschen Sprache, Bd. 3*; vgl. Dabag, M. (1980). *Mitwelt. Hist. Wb. Philos., Bd. 5*, 1439-1441.
- 103 Münsterberg, H. (1908). *Philosophie der Werte*: 90; vgl. 78.
- 104 Heidegger, M. (1927). *Sein und Zeit*.
- 105 Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 303.
- 106 Mühlmann, W.E. (1952). *Das Problem der Umwelt beim Menschen. Z. Morphol. Anthropol.* 44, 153-181: 168f.
- 107 Friederichs, K. (1950). *Umwelt als Stufenbegriff und als Wirklichkeit. Stud. Gen. 3*, 70-74: 73.
- 108 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: 66; vgl. auch Schwerdtfeger, F. (1963). *Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt*: 24.
- 109 Meyer-Abich, K.M. (1990). *Aufstand für die Natur. Von der Umwelt zur Mitwelt*.
- 110 Meyer-Abich, K.M. (1997). *Praktische Naturphilosophie. Erinnerung an einen vergessenen Traum*: 352.
- 111 Friederichs (1950): 71-73.
- 112 Friederichs, K. (1943). *Über den Begriff „Umwelt“ in der Biologie. Acta Biotheor.* 7, 147-162: 151.
- 113 Friederichs (1950): 72.
- 114 a.a.O.: 73.
- 115 Weber, H. (1939). *Zur Fassung und Gliederung eines allgemeinen biologischen Umweltbegriffes. Naturwiss.* 27, 633-644: 637.
- 116 Philip, J.R. (1957). *Sociality in sparse populations. Ecology* 38, 107-111: 109.
- 117 Weber (1939): 637.
- 118 Nachweise für Tab. 283: Comte, A. (1838). *La philosophie chimique et la philosophie biologique*. In: *Cours de philosophie positive, Bd. 3*: 235; Robin, C. (1849). *Du microscope (Deuxième partie)*: 120; Ratzel, F. [ca. 1899]. [Vorlesungsmanuskript]: Faszikel 151; nach Müller, G.H. (1996). *Friedrich Ratzel*: 150; Uexküll, J. von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 196; Weber, H. (1939). *Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung. Der Biologe* 8, 245-261: 247; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*: 1; Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*: 15; Peus, F. (1954). *Auflösung der Begriffe »Biotop« und »Biozönose«*. *Deutsch Entomol. Z. N.F.* 1, 271-308: 274; Friederichs, K. (1957). *Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen.* 10, 111-144: 142; Mason, H.L. & Langenheim, J.H. (1957). *Language analysis and the concept environment. Ecology* 38, 325-340: 332; Maelzer, D.A. (1965). *A discussion of components of environment in ecology. J. theor. Biol.* 8, 141-162: 143; Stugren, B. (1972/86). *Grundlagen der allgemeinen Ökologie*: 16; Ricklefs, R. (1973). *Ecology*: 785; McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. (1973). *General Ecology*: 17; MacMahon, J.A., Schimpf, D.J., Anderson, D.C., Smith, K.J. & Bayn, R.L. (1981). *An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. J. theor. Biol.* 88, 287-307: 304; Trepl, L. (2005). *Allgemeine Ökologie, Bd. 1. Organismus und Umwelt*: 115.
- 119 Hutchinson, G.E. (1958). *Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427.
- 120 Friederichs, K. (1957). *Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen.* 10, 112-144: 113.
- 121 Weber, H. (1939). *Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung. Der Biologe* 8, 245-261: 259.
- 122 ebd.
- 123 Cicero, *De natura deorum II*, 34.
- 124 Wundt, W. (1874). *Grundzüge der physiologischen Psychologie*: 807f.; vgl. 5. Aufl. 1903: III, 188.
- 125 Schneider, G.H. (1880). *Der thierische Wille*: 50.
- 126 Smith, S. (1914). *Regulation in behavior. Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods* 11, 320-326.
- 127 Maelzer, D.A. (1965). *A discussion of components of environment in ecology. J. theor. Biol.* 8, 141-162.
- 128 Vgl. Brandon, R.N. (1992). *Environment*. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Bio-*

logy, 81-86: 84f.

129 Lewontin, R.C. (1982). Organism and environment. In: Plotkin, H.C. (ed.). *Learning, Development, and Culture*, 151-170: 163.

130 a.a.O.: 169.

131 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: 226.

132 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 95.

133 Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? *The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods* 12, 589-610: 593.

134 Goodwin, B.C. (1982). Genetic epistemology and constructionist biology. *Rev. Internat. Philos.* 36, 527-548: 541.

135 Piaget, J. (1974/80). Adaptation and Intelligence. *Organic Selection and Phenocopy*: 79; vgl. Goodwin (1982): 533.

136 Piaget, J. (1935/48). *La naissance de l'intelligence chez l'enfant* (engl. *The Origin of Intelligence in the Child*, London 1953): 6.

137 Corti, U.A. (1941). Zur Analyse des Biotop-Begriffes. *Schweiz. Arch. Orn.* 1, 544-549: 545f.

138 Corti (1941): 545; vgl. ders. (1949). *L'hydrositon*. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 10, 112-118.

139 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: 3; Patten, B.C., Bosserman, R.W., Finn, J.T. & Cale, W.G. (1976). Propagation of cause in ecosystems. In: Patten, B.C. (ed.). *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, vol. 4, 457-579; Patten, B.C. (1978). Systems approach to the concept of environment. *Ohio J. Sci.* 78, 206-222: 208f.

140 Haecker, V. (1926). *Umwelt und Erbgut*. *Hallesche Universitätsreden* 29.

141 Haecker, V. (1912). Untersuchungen über Elementareigenschaften. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 29, 317-319: 318.

142 Prizibram, H. (1912). *Die Umwelt des Keimplasmas, I. Das Arbeitsprogramm*. *Arch. Entwicklunsmech. Org.* 33, 666-681: 667.

143 Just, G. (1940). Die mendelistischen Grundlagen der Erbologie des Menschen. In: ders. (Hg.). *Handbuch der Erbologie des Menschen*, Bd. 1, 371-460: 385.

144 a.a.O.: 387.

145 ebd.

146 ebd.; vgl. ders. (1930). Die Grundlagen der menschlichen Vererbungslehre. *Münchener medizinische Wochenschrift* 77(22), 946-949; Mühlmann, W.E. (1952). Das Problem der Umwelt beim Menschen. *Z. Morphol. Anthropol.* 44, 153-181: 156.

147 Fischer, E. (1919). [Vortrag am 24. März 1917 vor dem Württembergischen Anthropologischen Verein über Die Vererbung der Gesichtszüge]. *Korrespondenzblatt der*

Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte 50, 23-24: 23; vgl. ders. (1921). Die Rassenunterschiede des Menschen. In: Baur, E., Fischer, E. & Lenz, F. (Hg.). *Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene*, Bd. 1. *Menschliche Erblichkeitslehre*, 77-142: 88

148 Baur, E. (1921). Abriß der allgemeinen Variations- und Erblichkeitslehre. In: Baur, E., Fischer, E. & Lenz, F. (Hg.). *Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene*, Bd. 1. *Menschliche Erblichkeitslehre*, 3-76: 13.

149 Fischer, E. (1939). Versuch einer Phänogenetik der normalen körperlichen Eigenschaften des Menschen. *Z. inductive Abstammungs- u. Vererbungslehre* 76, 47-117: 49.

150 a.a.O.: 84.

151 ebd.

152 Haß, U. (1987). Etymologie oder Begriffsgeschichte? Zum Beispiel: *Umwelt*. *Sprachreport* 4/87, 7-10: 9.

153 Hermanns, F. (1991). »Umwelt«. Zur historischen Semantik eines deontischen Wortes. In: Busse, D. (Hg.). *Diachrone Semantik und Pragmatik*, 235-257: 235.

154 a.a.O.: 237.

155 Spitzer, L. (1948). *Milieu and ambiance* (Essays in Historical Semantics, 179-316): 216.

156 Haß, U. (1989). *Umwelt*. In: Strauß, G., Haß, U. & Harras, G. (Hg.). *Brisante Wörter*, 395-557: 533.

157 Sears, P.S. (1956). The processes of environmental change by man. In: Thomas, W.L. (ed.). *Man's Role in Changing the Face of the Earth*, 471-484: 473.

158 Ehrlich, P. (1969). Wir sind dabei, den Planeten Erde zu ermorden. *Umwelt-Verseuchung bis zum Jahre 1980*. *Der Spiegel* 48/1969, 193-201.

159 Meadows, D. (1972). Die Grenzen des Wachstums: 69.

160 a.a.O.: 72; vgl. Hermanns (1991): 243f.

161 Gruhl, H. (1975). Ein Planet wird geplündert: 118f.

162 Hermanns (1991): 246.

163 a.a.O.: 248.

164 Vgl. Lassen, H. (1934-35). Der Umgebungsbegriff als Planbegriff. Ein Beitrag zu den erkenntnistheoretischen Grundfragen der Umweltlehre. *Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss.* 27, 480-493.

165 Kessel, J.G. (1786). Ein Landschaftsgemälde für Freunde der schönen Natur und ländlicher Anlagen: ca. 485 (nach GoogleBuchsuche; Druckversion nicht gesehen!); vgl. in unklarer Bedeutung: Bauer, J.V. (1710). *Sciagraphia physico-chymico-medica: oder Beschreibung des Heilbrunnens Jordan*: 8.

166 Novalis (1802). Heinrich von Ofterdingen (Schriften, Bd. 2, hg. v. F. Schlegel & L. Tieck, Berlin 1802): 31f.; vgl. Novalis, *Werke*, hg. v. G. Schulz, München 1969/87: 271.

167 Becker, C.F. (1804). Abhandlung von den Wirkungen der äußeren Wärme und Kälte auf den lebenden menschlichen Körper: 24.

168 Uexküll, J. von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 249.

169 ebd.

170 Uexküll, J. von (1920/28). *Theoretische Biologie* (Frankfurt/M. 1973): 212.

171 Weber, H. (1939). Zur Fassung und Gliederung eines

- allgemeinen biologischen Umweltbegriffes. *Naturwiss.* 27, 633-644: 636.
- 172** Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen (Hamburg 1956): 30f.
- 173** Trepl, L. (2005). *Allgemeine Ökologie*, Bd. 1. Organismus und Umwelt: 106.
- 174** Weber (1939): 637.
- 175** Peus, F. (1954). Auflösung der Begriffe »Biotop« und »Biozönose«. *Deutsch Entomol. Z. N.F.* 1, 271-308: 307; vgl. 274.
- 176** Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19, 269-299: 279.
- 177** Vgl. auch Spomer, G.G. (1973). The concepts of 'interaction' and 'operational environment' in environmental analyses. *Ecology* 54, 200-204.
- 178** Platner, E. (1776). *Philosophische Aphorismen*, Bd. 1: 198.
- 179** a.a.O.: 268.
- 180** Anonymus (1776). Versuch über die Einseitigkeit des Stoischen und Epikurischen Systems in der Erklärung vom Ursprunge des Vergnügens. *Neue Bibliothek der schönen Wissenschaften und der freyen Künste* 19, 5-30: 29.
- 181** Lichtenberg, G.C. (ca. 1792). [J 1021]. In: *Sudelbücher Heft J (Schriften und Briefe, Bd. I, hg. v. W. Promies, München 1968, 645-833): 797.*
- 182** Vgl. Fichte, J.G. (1794). Grundlage der gesamten Wissenschaftslehre (AA, Bd. I, 2, 173-451): 431; Kant, I. (1797/98). *Metaphysik der Sitten* (AA, Bd. VI, 203-493): 356; Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 211; Hegel, G.W.F. (1812-16/31). *Wissenschaft der Logik* (Werke, Frankfurt/M. 1986, Bd. 5-6): II, 497.
- 183** Fichte (1794): 411.
- 184** Krug, W.T. (1795). Briefe über die Perfektibilität der geoffenbahrten Religion: 157.
- 185** Jean Paul (1796-97). *Siebenkäs* (Deutsche National-Litteratur, Bd. 131, Teil 1, Berlin [1884], 185-437): 241 (I, Kap. 2).
- 186** Novalis (1798). *Blüthenstaub*. *Athenaeum* 1, 70-106: 74 (Nr. 20); vgl. ders. (1800). *Die Lehrlinge zu Sais: 2*. Die Natur.
- 187** Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 298.
- 188** a.a.O.: 173.
- 189** a.a.O.: 172.
- 190** a.a.O.: 118.
- 191** a.a.O.: 181, vgl. Rang, B. (1988). Schellings Theorie des Lebens. *Z. phil. Forsch.* 42, 169-197: 176.
- 192** Vgl. Langthaler, R. (1992). *Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie*: 166ff.
- 193** Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*, Bd. 1.: 83; vgl. 23, 38.
- 194** Carus, J.V. (1853). *System der thierischen Morphologie*: 57.
- 195** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 288.
- 196** a.a.O.: I, 154.
- 197** Vgl. a.a.O.: II, 236.
- 198** Vgl. a.a.O.: II, 191ff.
- 199** Uexküll, J. von (1905). *Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere*: 18; ders. (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 55 und passim.
- 200** von Uexküll (1909): 55; 251; vgl. 2. Aufl. 1921: 46.
- 201** Régnier, M. (ca. 1610). *Satire X* (*Oeuvres complètes*, Paris 1853, 115-145): 115; Pascal, B. [1654-62]. *Pensées* (ed. L. Brunschvicg, Paris 1904, 2 Bde.): II, 72; vgl. Spitzer, L. (1948). *Milieu and ambiance* (*Essays in Historical Semantics*, 179-316): 208.
- 202** Vgl. z.B. Descartes, R. (1649). *Les passions de l'ame* (*Oeuvres*, Bd. XI, 291-497): 352 (I, 31).
- 203** Newton, I. (1704). *Opticks*: 27; 36; 57f.
- 204** Newton, I. (1687). *Philosophiæ naturalis principia mathematica*: 360; vgl. Spitzer (1948): 204f.
- 205** Chatelet, G.-É. (Übers.) (1759). *Principes mathématiques de la philosophie naturelle du Newton*, Bd. 2; vgl. Brunot, *Histoire de la langue française*, Bd. VI, 1-2, 558; Spitzer (1948): 264.
- 206** Spitzer (1948): 276.
- 207** a.a.O.: 189; 193.
- 208** a.a.O.: 197; 264.
- 209** a.a.O.: 227.
- 210** D'Alembert, J. (1756). *Milieu*. In: Diderot, D. & D'Alembert, J. (Hg.). *Encyclopédie*, Bd. 21, 853; vgl. Feldhoff, J. (1980). *Milieu*. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 5, 1393-1395.
- 211** Hermanns (1991): 240; vgl. Spitzer (1948): 299.
- 212** Vgl. Braunstein, J.-F. (1997). *Le concept de milieu, de Lamarck à Comte et aux positivisme*. In: Laurent, G. (Hg.). J.-B. Lamarck 1744-1829, 557-571.
- 213** 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: 465.
- 214** Lamarck, J.-B. de (1801). *Système des animaux sans vertèbres*, Bd. 1: 15.
- 215** Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 367.
- 216** a.a.O.: I, 144.
- 217** a.a.O.: I, 367.
- 218** a.a.O.: I, 391.
- 219** Vgl. Braunstein (1997): 558; 563.
- 220** Lamarck (1809): II, 124f.
- 221** a.a.O.: I, XVI.
- 222** a.a.O.: I, XVII.
- 223** a.a.O.: I, 231.
- 224** Lamarck, J.B. [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): 273; 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: 104.
- 225** Edwards, W.F. (1824). *De l'influence des agens physiques sur la vie*.
- 226** Geoffroy St. Hilaire, É. (1833.1). *Le degré d'influence*

- du monde ambiant pour modifier les formes des animaux. Mém. Acad. Sci. Paris 12, 63-92; ders. (1833.2). De l'influence des circonstances extérieures sur les êtres organisés. L'institut. Journal des Académies et Sociétés Scientifiques de la France et de l'Étranger 1(2), 12-13; ders. (1834). Puissance du monde ambiant gouvernant l'engendrement des causes auxquelles se rapportent les formes différentes et la multiplicité des espèces végétales. L'institut 2(72), 314-315.
- 227** De Blainville, H.D. (1829-33). Cours de physiologie générale et compare, 2 Bde.: II, 4; vgl. Balan, B. (1979). Organisation, organisme, économie et milieu chez Henri Ducrotay De Blainville. Rev. hist. sci. 32, 5-24.
- 228** Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 235.
- 229** ebd.
- 230** Comte, A. (1852). Système de politique positive, Bd. 2: 37; vgl. Braunstein, J.-F. (1997). Le concept de milieu, de Lamarck à Comte et aux positivisme. In: Laurent, G. (Hg.). J.-B. Lamarck 1744-1829, 557-571: 563.
- 231** Comte (1838): 228.
- 232** Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 211.
- 233** Comte (1838): 225.
- 234** Robin, C. (1849). Du microscope (Deuxième partie): 120.
- 235** a.a.O.: 121.
- 236** Bernard, C. (1854). Cours de physiologie générale de la Faculté des sciences. Le Moniteur des Hôpitaux 2: 409f.; vgl. Langley, L.L. (ed.) (1973). Homeostasis. Origins of the Concept: 82; Holmes, F.L. (1986). Claude Bernard, the *milieu intérieur* and regulatory physiology. Hist. Philos. Life Sci. 8, 3-25: 8f.
- 237** Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 108.
- 238** a.a.O.: 110.
- 239** a.a.O.: 108.
- 240** Bernard (1854): 450; vgl. Langley (ed.) (1973): 83.
- 241** 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.
- 242** Taine, H. (1863). Histoire de la littérature anglaise; Durkheim, É. (1895). Les règles de la méthode sociologique; vgl. Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 211ff.
- 243** Bastian, A. (1871). Reisen in China von Peking zur mongolischen Grenze und Rueckkehr nach Europa: xxxviii.
- 244** Uexküll, J. von (1907). Die Umriss einer kommenden Weltanschauung. Die neue Rundschau 18, 641-661: 649.
- 245** Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 Bde.: I, 40; 43; 84; Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, 483-553: 489; Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 19; 79; 136.
- 246** Storch, O. (1952). In: Brock, F. et al., Das Umweltproblem. In: Plessner, H. (Hg.). Symphilosophie. Bericht über den Dritten Deutschen Kongreß für Philosophie. Bremen 1950, 323-353: 328.
- 247** Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evolucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiky (engl. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. Proc. Amer. Philos. Soc. 105 (1961), 167-195): 189f.
- 248** Augustinus (um 400). Expositio epistulae ad Galatas (in: Expositio quarundam propositionum ex Epistola ad Romanos, ed. J. Divjak, Wien 1971, 55-141): 69 (Nr. 15).
- 249** Du Pin, J. (1485). Livre de bonne vie appelé Mandevie, sur les différentes conditions de la vie.
- 250** Montaigne, M. (Übers.) (1569). La théologie naturelle de Raymond Sebon (Paris 1581): 431 (Kap. 295); im Original: Raimundus Sabundus [1434-36]. Theologia naturalis seu liber creaturarum (Venedig 1581): 348: »duos status« (ebenso Sulzbach 1852): 544.
- 251** Du Vergier de Hauranne, J. (1648). Lettres chretiennes et spirituelles, Bd. 2: 599.
- 252** Clarke, S. (1651). General Martyrologie, Containing a Collection of all the Greatest Persecutions: 446.
- 253** Burnet, G. (1737). A Defence of Natural and Revealed Religion: 143.
- 254** Creve, C.C. (1796). Vom Metallreize einem neuentdeckten untrüglichen Prüfungsmittel des wahren Todes: 53 (§34).
- 255** Rosenthal (1811). Ueber das Auge. Arch. Physiol. 10, 415-426: 424; vgl. Carus, C.G. (1824). Von den äusseren Lebensbedingungen der heiss- und kaltblütigen Thiere.
- 256** Schmid, C.C.E. (1799). Physiologie: physiologisch bearbeitet, Bd. 2: 409.
- 257** Hufeland, C.W. (1797). Die Kunst das menschliche Leben zu verlängern: 65.
- 258** Hufeland, C.W. (1800). System der practischen Heilkunde, Bd. 1: 51.
- 259** Poirer, P. (1687). L'oeconomie divine ou système universel: 30.
- 260** Miller, P. (1724). The Gardeners and Florists Dictionary, or a Complete System of Horticulture, vol. 2: [Nature].
- 261** Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 51.
- 262** Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée (dt. Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Leipzig 1809): 39; ders. (1816). Le règne animal: Introd.; vgl. Semper, L.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere.
- 263** Cuvier (1800; dt. 1809): 39.
- 264** Cuvier, G. (1817). Le règne animal, 4 Bde.: I, 6.
- 265** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 206.
- 266** Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 107.
- 267** Darwin (1859): 468.
- 268** Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 219.
- 269** Darwin (1859/72): 186.
- 270** Strickland, H.E. (1840). Observations upon the affi-

- nities and analogies of organized beings. *Mag. Nat. Hist.* 4, 219-226: 222.
- 271** Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. *Rivista di Scienza „Scientia“* 4, Anno II, N. VII, 72-86: 75.
- 272** Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 2, 483-553: 485.
- 273** Bacmeister, A. (1942). Beiträge zum allgemeinen ökologischen Begriffsapparat. *Biologia Generalis* 16, 476-492: 479.
- 274** Cotgrave, L. (1611). *A Dictionarie of the French and English Tongue.*
- 275** Hunter, J. [1786-87]. *Lectures on the Principles of Surgery* (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 214.
- 276** Bewick, T. (1797). *History of British Birds*, vol. 1: ix.
- 277** Ricklefs, R. (1973). *Ecology*: 792.
- 278** Abrams, P. (1992). Resource. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 282-285: 282.
- 279** Tilman, G.D. (1982). Resource Competition and Community Structure: 11.
- 280** Wiens, J.A. (1984). Resource systems, populations and communities. In: Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S. (eds.). *New Ecology*, 397-436: 401.
- 281** Ehrlich, P.R. & Roughgarden, J. (1987). *The Science of Ecology*: 7.
- 282** Vgl. Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/90). *Ecology*: 79.
- 283** Andrewartha, H.G. & Browning, T.O. (1961). An analysis of the idea of "resources" in animal ecology. *J. theor. Biol.* 1, 83-97.
- 284** MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.* 101, 377-385: 379.
- 285** Vgl. auch Haigh, J. & Maynard Smith, J. (1972). Can there be more predators than prey? *Theor. Pop. Biol.* 3, 290-299.
- 286** Abrams (1992): 284f.
- 287** Manyard Smith, J. (1974). Models in Ecology; Abrams, P. (1988). How should resources be counted? *Theor. Pop. Biol.* 33, 226-242.
- 288** Nachweise für Tab. 287: Fichte, J.G. (1794-99). Die Einrichtung der lebendigen Wesen. In: Zu Platners „Philosophischen Aphorismen“. Vorlesungen über Logik und Metaphysik (AA, Nachgelassene Schriften, Bd. 4, 268-278): 272; Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern, 2 Bde.: II, 125; Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte*, Bd. 1: 17; Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 469; Comte, A. (1838). *La philosophie chimique et la philosophie biologique*. In: *Cours de philosophie positive*, Bd. 3: 235; Lotze, H. (1856). *Mikrokosmos. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit*, Bd. 1: 148; Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 154; Uexküll, J. von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*: 196; Haldane, J.S. (1913). *Mechanism, Life and Personality*: 80; Scheler, M. (1923-24). *Das Wesen des Todes* (Schriften aus dem Nachlass, Bd. 3. *Philosophische Anthropologie*, hg. v. M.S. Frings, Bonn 1987, 253-337): 260; Plessner, H. (1928). *Die Stufen des Organischen und der Mensch* (Berlin 1975): 194; Canguilhem, G. (1947). *Le vivant et son milieu*. In: ders. (1952/80). *La connaissance de la vie*, 129-154: 144; Friederichs, K. (1950). *Umwelt als Stufenbegriff und als Wirklichkeit*. *Stud. Gen.* 3, 70-74: 73; vgl. auch schon ders. (1927). *Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor*. *Naturwiss.* 15, 153-157; 182-186: 186; Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 527f.; Ashby, W.R. (1952/60). *Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour*: 40; Pawelzig, G. (1963). Einige Bemerkungen zum Begriff der Umwelt. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe* 12, 453-457: 454; Jonas, H. (1966). *The Phenomenon of Life. Toward a Philosophical Biology* (dt. *Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie*, Frankfurt/M. 1994): 85; Miller, J.G. (1971). *The nature of living systems* (in: Händle, F. & Jensen, S. (Hg.) (1974). *Systemtheorie und Systemtechnik*, 62-86): 73; Uexküll, T. von (1987). *Die Wissenschaft von dem Lebendigen. Perspektiven der Philosophie* 13, 451-461: 457; Meyer-Abich, K.M. (1997). *Praktische Naturphilosophie. Erinnerung an einen vergessenen Traum*: 352; Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). *Darwinism and developmental systems*. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). *Cycles of Contingency*, 195-218: 207.
- 289** Fichte, J.G. (1794-99). Die Einrichtung der lebendigen Wesen. In: Zu Platners „Philosophischen Aphorismen“. Vorlesungen über Logik und Metaphysik (AA, Nachgelassene Schriften Bd. 4, 268-278): 272.
- 290** Fichte, J.G. (1800). Sätze zur Erläuterung des Wesens der Thiere (AA, Nachgelassene Schriften, Bd. 5, 417-430): 425.
- 291** Fichte (1794-99): 271.
- 292** 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.
- 293** Ähnlich wohl auch Lamarck; vgl. Hesse, P.G. (1943). *Der Lebensbegriff bei den Klassikern der Naturforschung. Seine Entwicklung bei 60 Denkern und Forschern bis zur Goethezeit*: 78.
- 294** Comte, A. (1838). *La philosophie chimique et la philosophie biologique*. In: *Cours de philosophie positive*, Bd. 3: 234f.
- 295** a.a.O.: 235.
- 296** ebd.
- 297** a.a.O.: 236.
- 298** Haldane, J.S. (1884). *Life and mechanism*. *Mind* 9, 27-47: 32f.
- 299** a.a.O.: 46.
- 300** a.a.O.: 34.
- 301** Haldane, J.S. (1913). *Mechanism, Life and Personality*: 80.
- 302** Haldane, J.S. (1935). *The Philosophy of a Biologist* (dt. *Die Philosophie eines Biologen*, Jena 1936): 55.

- 303** Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment (dt. Die Umwelt des Lebens. Eine physikalisch-chemische Untersuchung über die Eignung des Anorganischen für die Bedürfnisse des Organischen, Wiesbaden 1914): 68.
- 304** Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment: 132.
- 305** Henderson (1913; dt. 1914): 150.
- 306** Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 196.
- 307** Uexküll, J. von (1927). Definition des Lebens und des Organismus. In: Bethe, A., Bergmann, G. von, Embden, G. & Ellinger, A. (Hg.). Handbuch der Normalen und Pathologischen Physiologie, Bd. 1, 1-25: 21.
- 308** Uexküll, T. von (1987). Die Wissenschaft vom Lebendigen. Perspektiven der Philosophie 13, 451-461: 457.
- 309** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 194.
- 310** a.a.O.: 233.
- 311** Thienemann, A. (1925). Der See als Lebensinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 597; ders. (1941). Vom Wesen der Ökologie. Biologia Generalis 15, 312-331: 325.
- 312** Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 525.
- 313** ebd.
- 314** ebd.
- 315** a.a.O.: 526.
- 316** Pawelzig, G. (1963). Einige Bemerkungen zum Begriff der Umwelt. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin Math.-Nat. R. 12, 453-457: 454.
- 317** Lewontin, R.C. (1982). Organism and environment. In: Plotkin, H.C. (ed.). Learning, Development, and Culture, 151-170: 163; Levins, R. & Lewontin, R.C. (1985). The Dialectical Biologist; vgl. Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 156.
- 318** Lewontin (1982): 160; vgl. ders. (1983). The organism as the subject and object of evolution. Scientia 118, 65-82.
- 319** Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 280.
- 320** a.a.O.: 281.
- 321** Wuketits, F.M. (1985). Die systemtheoretische Innovation der Evolutionslehre. In: Ott, J.A., Wagner, G.P. & Wuketits, F.M. (Hg.). Evolution, Ordnung und Erkenntnis, 69-81: 78.
- 322** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 192.
- 323** Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). Darwinism and developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency, 195-218: 207; vgl. dies. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. J. Philos. 91, 277-304: 300.
- 324** Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 6; Wuketits (1985): 78.
- 325** Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 23; vgl. 2. Aufl. 1977: 22.
- 326** Lloyd Morgan, C. (1892). Variation. Chamber's Encyclopædia, vol. 10, 427-429: 428.
- 327** Clark, J.M. (1915). The concept of value: a rejoinder. Quart. J. Econom. 29, 709-723: 711.
- 328** Bernard, L.L. (1924). Instinct. A Study in Social Psychology: 31.
- 329** Hooton, E.A. (1937). Apes, Men, and Morons: 249.
- 330** a.a.O.: 251.
- 331** Hubbs, C.L. (1940). Speciation of fishes. Amer. Nat. 74, 198-211: 203; vgl. Egler, F.E. (1947). Arid southeast Oahu vegetation, Hawaii. Ecol. Monogr. 17, 383-435: 394.
- 332** Gould, S.J. (1980). The Panda's Thumb: 81.
- 333** Platon, Protagoras 321a.
- 334** Aristoteles, De part. anim. 694 b; 646b.
- 335** Poseidonios 3, 9; vgl. Capelle, W. (1937). Poseidonius, der Entdecker der „nordischen“ Völker. Geistige Arbeit 4(11), 7-9: 9; Mühlmann, W.E. (1938). Methodik der Völkerkunde: 13.
- 336** Livius, Ab urbe condita 38, 17.
- 337** Al-Gāhiz (um 850). Kitab al-Hayawan (Beirut 1969): III, 71.
- 338** Avicenna (11. Jh.). [Canticum de medicina]. In: Opitz, K. (Übers.) (1939). Avicenna, Das Lehrgedicht über die Heilkunde. Quellen und Studien zur Geschichte der Naturwissenschaften und der Medizin, Bd. 7, Heft 2/3, 150-220: 162, Vers 50f.
- 339** Ibn-Haldūn (1377). Muqaddima (übers. F. Rosenthal, 3 Bde., Princeton 1958): I, 171; vgl. Nabelek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 120.
- 340** Buffon, G.L.L. (1766). De la dégénération des animaux (Œuvres complètes, Bd. IV, Paris 1868, 127-144): 132; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 335.
- 341** Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 54f.
- 342** Humboldt, A. von (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer.
- 343** Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: I, 146f.
- 344** Candolle, A.P. de (1820). Essai élémentaire de géographie botanique: 44.
- 345** Geoffroy St. Hilaire, É. (1833). Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes des animaux. Mém. Acad. Sci. Paris 12, 63-92; vgl. Bowler, P. (1976). Fossils and Progress: 27.
- 346** Carpenter, W.B. (1839/41). Principles of General and Comparative Physiology.
- 347** Agassiz, L. (1859). Essay on Classification: 22.
- 348** 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: 44.
- 349** 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): 15.
- 350** Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-59: 82ff.
- 351** Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 354.
- 352** Darwin, C. [1862]. [Brief an J.D. Hooker vom 18.

- März 1862] (The Correspondence of Charles Darwin, vol. 10, Cambridge 1997, 122-123): 123; vgl. Winther, R.G. (2000). Darwin on variation and heredity. *J. Hist. Biol.* 33, 425-455.
- 353** Darwin, C. (1868). *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols.: II, 255.
- 354** Vgl. Gould, S.J. (1980). The Panda's Thumb: 81.
- 355** Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 206.
- 356** ebd.
- 357** Spencer, H. (1864/98). *The Principles of Biology*, vol. 1: 99.
- 358** Vgl. Weingarten, M. (1992). Organismuslehre und Evolutionstheorie: 118; 125.
- 359** Weismann, A. (1902/13). *Vorträge über Deszendenztheorie*, 2 Bde.: I, 33.
- 360** a.a.O.: 47.
- 361** Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., *Studien zur Descendenz-Theorie*, Bd. 2, 275-330: 306f.
- 362** a.a.O.: 307.
- 363** a.a.O.: 310.
- 364** a.a.O.: 311; vgl. Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? *Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie*: 57.
- 365** Weismann (1876): 303.
- 366** a.a.O.: 307.
- 367** a.a.O.: 311.
- 368** a.a.O.: 317.
- 369** Vgl. Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 658.
- 370** Goebel, K. (1898/1928). *Organographie der Pflanzen*, I. Teil. *Allgemeine Organographie*: 43.
- 371** Baer, K.E. von (1876). Ueber Darwins Lehre (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, 235-480): 435.
- 372** Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plancton. *Amer. Nat.* 95, 137-145.
- 373** Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. *Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung*: 15.
- 374** Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. *J. theor. Biol.* 97, 43-55; O'Grady, R.T. (1984). Evolutionary theory and teleology. *J. theor. Biol.* 107, 563-578: 566.
- 375** O'Grady (1984): 573.
- 376** Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?
- 377** Vgl. Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). *On Semiotic Modeling*, 117-166.
- 378** Ayala, F.J. (1970). Teleological explanations in evolutionary biology. *Philos. Sci.* 37, 1-15: 4.
- 379** 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.
- 380** Goethe, J.W. von, *Maximen und Reflexionen* (HA, Bd. 12, Nr. 29): 369.

Literatur

- Canguilhem, G. (1947). Le vivant et son milieu. In: ders. (1952/80). *La connaissance de la vie*, 129-154.
- Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316).
- Galzigna, M. (1979). L'organismo vivente e il suo ambiente: nascita di un rapporto. *Riv. Crit. Stor. Filos.* 34, 134-161.
- Trepl, L. (1992). Zur Geschichte des Umweltbegriffs. *Naturwiss.* 79, 386-392.
- Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie.
- Müller, G.H. (2001). *Umwelt. Hist. Wb. Philos.*, Bd. 11, 99-105.

Urzeugung

Das Wort ›Urzeugung‹ ist offenbar jünger als ›Urerzeugung‹, das J.G. Herder 1774 verwendet, allerdings nicht im biologischen Kontext, sondern im Zusammenhang von Überlegungen zur Mythologie (›wir haben in der Aegyptischen Mythologie diese Urerzeugung durch Liebe und Begierde‹).¹ Später wird ›Urerzeugung‹ aber auch in biologischer Bedeutung gebraucht (Stroth 1782: ›Urerzeugung aller lebendigen Geschöpfe‹).² Als biologischen Terminus für eine besondere Entstehungsweise von Organismen erscheint das Wort ›Urzeugung‹ in den 1820er Jahren. In allgemeiner biologischer Verwendung wird es beiläufig 1823 von C.F. von Heusinger verwendet (›Feuchtigkeit [ist] die Bedingung aller Urzeugung (Infusorienbildung)‹).³ Ausdrücklich als biologischen Terminus führt K.F. Burdach den Ausdruck 1826 ein, und zwar in einer Einteilung verschiedener Arten der Entstehung und Fortpflanzung von Lebewesen. Die ›Urzeugung‹ ist für ihn dabei der Vorgang, in dem ›ursprünglich das Leben auf Erden hervor[tritt]‹.⁴ Die Urzeugung sei außerdem die für die ›Infusorien‹ (↑Einzeller) charakteristische Fortpflanzungsweise: ›der beharrliche Typus der Zeugung der unvollkommensten organischen Wesen, in welchem die Besonderheit und Individualität am geringsten, die Gemeinartigkeit und Einzelheit am größten ist‹.⁵ – Nicht unmittelbar auf die Entstehung von Organismen, sondern vielmehr von Krankheiten wird der Ausdruck ›Urzeugung‹ auch schon vor Burdach bezogen: N.H. Julius schreibt 1824, der Pockenerreger sei nicht allein ›durch Ansteckung‹, sondern auch ›durch Urzeugung‹ wieder aufgetreten.⁶ Ebenso vermutet Kieser 1825, die Krankheit der Kinderblattern sei nicht ›durch Ansteckung‹, sondern ›durch Urzeugung‹ wieder erschienen.⁷

In der terminologischen Bedeutung, die Burdach dem Ausdruck gibt, etabliert er sich in der Mitte des 19. Jahrhunderts. Das Wort erscheint u.a. 1841–42 bei F.W.J. Schelling⁸, 1844 bei C.T. von Siebold⁹, 1845 bei J. Vogel¹⁰, 1848 bei M.J. Schleiden¹¹, 1855 bei L. Büchner¹² und 1864 bei K.E. von Baer¹³. Eine weite Verbreitung findet es am Ende des Jahrhunderts, u.a. durch die vielgelesenen Schriften E. Haeckels¹⁴ und E. von Hartmanns¹⁵.

Alternative Bezeichnungen

Die Fachtermini, die bis zur Etablierung des deutschen Wortes allgemein verbreitet sind und bereits

Die Urzeugung ist die Entstehung eines Organismus aus bloßer Materie und nicht aus anderen Organismen, insbesondere unter natürlichen Bedingungen.

Generatio aequivoca (Thomas von Aquin 1259–64)	608
Generatio spontanea (Thomas von Aquin ca. 1269)	608
Urzeugung (von Heusinger 1823)	608
Heterogenie (Pouchet 1859)	608
Biogenese (Haughton 1860)	609
Archigonie (Haeckel 1866)	608
Autogonie (Haeckel 1866)	608
Plasmogonie (Haeckel 1866)	608
Abiogenese (Huxley 1870)	609
Biopoese (Pirie 1953)	609
Ursuppe (Haas 1959)	615

von Albertus Magnus, Thomas von Aquin und William von Ockham verwendet werden, lauten *generatio aequivoca*¹⁶ oder *generatio spontanea*¹⁷ – das letztere taucht auch bereits in einem Text auf, der wahrscheinlich aus dem 9. Jahrhundert stammt und möglicherweise auf Beda Venerabilis zurückgeht¹⁸. Albertus Magnus unterscheidet für Pflanzen allgemein zwischen einer Entstehung aus Samen (›ex seminibus‹), aus Wurzeln (›ex radicibus‹) und von selbst (›sua sponte‹).¹⁹ Nach Thomas von Aquin liegt eine spontane Zeugung bei Organismen vor, die ohne Samen aus der Erde hervorgehen (›productuntur ex terra sine semine‹), also quasi spontan geboren werden (›quasi sponti nasci‹).²⁰ Direkt übernommen wird die Bezeichnung als ›spontaneous generation‹ ins Englische, so 1665 von R. Hooke²¹, 1713 von W. Derham²² und 1859 von C. Darwin²³. I. Kant definiert die spontane Generation 1790 als ›die Erzeugung eines organisirten Wesens durch die Mechanik der rohen unorganisirten Materie‹.²⁴

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird das angenommene Phänomen der Urzeugung unter verschiedenen Titeln diskutiert. F.A. Pouchet spricht 1859 von der *Heterogenie*.²⁵ E. Haeckel bezeichnet 1866 die Urzeugung als *Archigonie* und stellt sie der Elternzeugung oder *Tokogonie* (↑Entwicklung) gegenüber.²⁶ Er unterscheidet eine Urzeugung aus anorganischen Verbindungen (*Autogonie*) von einer solchen aus organischen Vorläuferverbindungen (*Plasmogonie*). Die Hypothese der Autogonie oder ›Selbstzeugung‹, die Haeckel für unentbehrlich hält, behauptet in seinen Worten, ›dass die äusserst einfachen und vollkommen homogenen, structurlosen Organismen (Moneren), welche wir uns als die Stammformen aller übrigen, durch Differenzierung daraus hervorgegangenen zu betrachten haben, unmittelbar aus dem Zusammentritt von Stoffen der anorganischen Natur in ähnlicher Weise sich in einer Flüssigkeit gebildet haben, wie es bei der Bildung von Krystallen in der Mutterlauge der Fall ist‹.²⁷ Haeckel nimmt für jeden ›Stamm‹ der Organismen eine getrennte Urzeugung an. Jeden Stamm will er

zurückführen auf eine Stammform, ein »autogenes Urwesen«, das vorzustellen sei als »ein vollkommen structurloses und homogenes Moner«.²⁸ In der ersten Auflage der »Natürlichen Schöpfungsgeschichte« von 1868 stellt er dies in einer Abbildung dar, die allerdings in den späteren Auflagen des Werks nicht mehr erscheint (↑Phylognese: Abb. 391). Während nach der Meinung Haeckels einige Stämme auf dem Stadium des Moners stehen geblieben sind, haben sich andere zu mehrzelligen Organismen entwickelt.

Ein weiterer Terminus zur Bezeichnung der Urzeugung lautet »Abiogenese«. T.H. Huxley bezeichnet 1870 die Hypothese, dass Lebewesen nur aus anderen entstehen (»that living matter always arises by the agency of pre-existing living matter«) als **Biogenese** (»biogenesis«) und deren Negation als **Abiogenese**.²⁹ Den Ausdruck »Biogenese« verwendet φιλωνους (ein Pseudonym des Geologen S. Haughton) bereits 1860.³⁰ In dieser frühen Verwendung wird »Biogenese« als Synonym zu »Evolution« gebraucht: Es bezeichnet den Prozess der Entstehung von Organismen einer Art aus solchen einer anderen Art (z.B. gemäß Buffon: »the derivation of all mammal forms by degradation, from fifteen primary and perfect types, and nine special or isolated species«³¹; vgl. Brande & Cox 1865: »Biogenesis [...]. A word used by Zoologists to define the science which speculates upon the mode by which new species have been introduced on this planet«³²). Die Theorie der Abiogenese oder *heterogenen Evolution*, d.h. die Annahme einer wiederholt erfolgenden Entstehung von Lebewesen aus toter Materie, hat zu Huxleys Zeit eine weite Verbreitung. H.C. Bastian hält 1870 u.a. die Amöben für zu einfache Organismen für eine lange Evolutionsgeschichte; sie hätten daher erst eine relativ kurze Evolutionsgeschichte hinter sich.³³

Kritisiert wird der Ausdruck »Abiogenese« 1953 von N.W. Pirie: »Genese« beziehe sich aufgrund seiner häufigen Verwendung zur Bezeichnung von Prozessen der Fortpflanzung bei Pflanzen und Tieren eher auf die Erzeugung von Gleichem (»the making of like by like«) als auf die Entstehung von etwas vollkommen Neuem. Für diese vollkommene Neuschaffung von Leben (»the making of life *de novo*«) schlägt Pirie den Ausdruck **Biopoese** (»biopoesis«) vor³⁴ (philologisch korrekt wäre »Biopoiese«).

Antike

Antike Autoren nehmen eine Urzeugung auch weit differenzierter, makroskopisch sichtbarer Organismen an. Im alten Ägypten war z.B. die Urzeugung von Fröschen eine etablierte Auffassung. Motiviert wurde diese Sicht durch das massenhafte Auftreten

von Fröschen nach dem jährlichen Zurückweichen des Überschwemmungswassers des Nil. Die Vorstellung der Entstehung von Fröschen aus dem Nilschlamm macht den Frosch zu einem allgemeinen Symbol der Wiederbelebung Verstorbener, also der Auferstehung; Froschkulpturen waren daher beliebte Grabbeigaben und Amulette.³⁵

In der griechischen Kultur ist die Annahme einer Urzeugung seit den Vorsokratikern verbreitet und wird u.a. von Anaximander, Xenophanes, Anaxagoras und Demokrit vertreten.³⁶ Weit ausgearbeitet und besonders bekannt sind die Vorstellungen von Empedokles, nach denen sich die Körperteile von hoch entwickelten Lebewesen (Wirbeltieren) spontan aus der Erde unter Einfluss von Wasser und Wärme bildeten und anschließend durch Kräfte der Anziehung und Abstoßung zusammenfanden.³⁷ Die vorsokratischen Theorien der Urzeugung beziehen sich auf die uranfängliche Entstehung von Lebewesen, nicht aber auf die bis in die Gegenwart wiederkehrende Entstehung von Lebewesen aus unbelebten Substraten.

Diese letztere Form der Urzeugung bildet aber den Gegenstand von Überlegungen bei Aristoteles. Im Gegensatz zu den Vorsokratikern spielt die erste Entstehung des Lebens in Aristoteles' Naturlehre keine Rolle und kann keine Rolle spielen, weil Aristoteles von einem immerwährenden Kosmos ausgeht.³⁸ Aristoteles beschäftigt sich also mit der wiederholten Entstehung von Lebewesen einer Art aus dem Anorganischen. Er hält dabei die spontane Entstehung von kleinen Lebewesen für wahrscheinlicher als von großen Lebewesen: »Denn von einem kleineren (Lebewesen) ist auch der Ursprung kleiner.«³⁹ Für Aristoteles ist das Entstehungsprinzip der Neubildung von Organismen in dem Ort und Stoff ihres Ursprungs gegeben.⁴⁰ Die Fäulnis des Stoffes begünstigt die Erzeugung »von selbst« (»γένεσις αὐτόματος«⁴¹), sei aber andererseits auch das Produkt der Reifung der Lebewesen.⁴² Außer für Pflanzen und alle Schalentiere⁴³, die sich wie die Pflanzen in ihrem erwachsenen Stadium nicht fortbewegen, nimmt Aristoteles eine Urzeugung auch für einige Bluttiere, wie Flussfische und Aale, an.⁴⁴ Spontan entstehen können nach Aristoteles außerdem viele Insekten, besonders solche, die scheinbar spontan auf einem Substrat erscheinen, wie z.B. Flöhe, Läuse, Wanzen und Mücken. Weil Aristoteles eine Urzeugung von Pflanzen und Tieren postuliert, sieht er sich gezwungen, das Lebensprinzip auch im Bereich des Anorganischen zu verwurzeln: Er bemerkt ausdrücklich, auch in der Erde und im Wasser sei Pneuma und psychische Wärme, »so dass in gewisser Weise alles voller Seele ist.«⁴⁵ Aufgrund der Entstehung dieser Lebewesen aus dem

Anorganischen kann die Seele nicht der Grund für ihre Bildung sein. Als Lebewesen müssen zwar auch diese Wesen von Aristoteles als individuelle substantielle Formen angesehen werden, die über eine Seele verfügen. Der Substanzcharakter der spontan entstehenden Lebewesen und damit die Seele als ihr Einheitsprinzip scheinen sich bei ihnen aber direkt aus ihrer materiellen Natur zu ergeben.⁴⁶ Die Seele wird damit zu einer Resultierenden der materiellen Organisation oder diese ↑Organisation selbst. In einem Spannungsverhältnis steht die Annahme einer Urzeugung außerdem zur aristotelischen Auffassung von der Konstanz der Arten, die sich aus dem ewigen Kreislauf der Fortpflanzung ergibt (↑Phylogenese).⁴⁷

Skeptischer als Aristoteles steht Theophrast der Urzeugung gegenüber, wenn er sie auch an keiner Stelle ganz verwirft.⁴⁸ Gegen die vorschnelle Annahme einer Urzeugung von Pflanzen spricht es nach Theophrast, dass die Samen v.a. bei kleinen Pflanzen häufig unsichtbar sind und ihre Natur außerdem nicht genau bekannt sei.⁴⁹ Im Gegensatz zu Aristoteles' Standpunkt in Bezug auf Tiere⁵⁰ nimmt Theophrast die Möglichkeit einer Spontanentstehung auch solcher Pflanzen an, die normalerweise aus ihresgleichen hervorgehen.⁵¹

Mittelalter

Die Urzeugung der vierfüßigen Bluttiere und des Menschen, die Aristoteles diskutiert, aber verwirft, wird ausdrücklich von Ibn Sina (Avicenna) und anderen islamischen Gelehrten behauptet, von anderen, darunter Ibn Ruschd (Averroes) bestritten.⁵² Auch das christlich geprägte Mittelalter nimmt von der Vorstellung einer fortgesetzten Urzeugung keinen Abstand. Augustinus diskutiert sie z.B. anlässlich der Frage, für welche Tiere eine Aufnahme in Noahs Arche nicht notwendig gewesen sei: Zu einigen Tieren bemerkt er, sie könnten »aus allerlei Dingen ohne Begattung so entstehen« (»de quibusque rebus sine concubitu ita nascuntur«).⁵³ Neben der Entstehung durch göttliche Schöpfung können Organismen demnach also auch durch Spontanerzeugung aus der Erde entstehen. Nicht nur unmittelbar durch Gott, sondern auch vermittelt über die Erde, der von Gott die Kraft dazu verliehen wurde, können Organismen nach Überzeugung der christlichen Gelehrten gebildet werden. Der Mensch bleibt davon allerdings ausdrücklich ausgenommen; er könne nicht allein aus der Kraft der Himmelskörper gezeugt werden, wie Thomas von Aquin gegen Avicenna einwendet.⁵⁴

Nach dem »technomorphen« Modell der Zeugung, das Thomas von Aquin entwickelt, stellt jeder Zeugungsakt eigentlich eine Urzeugung dar.⁵⁵ Denn,

anders als nach dem späteren Verständnis, liegt eine eigentliche Erzeugung (»generatio«) nach Thomas nur dann vor, wenn eine lebendige Substanz, d.h. ein Lebewesen, eine andere lebendige Substanz aus einem Teil von sich erzeugt, der selbst nicht lebendig ist (beim Menschen das Gebärmutterblut). Die Erzeugung geht also immer von einer nicht belebten Substanz aus, der durch die Zeugung Leben verliehen wird (↑Fortpflanzung: Abb. 142).

Dreifache Widerlegung der Urzeugungstheorien

Die Historiografie der Urzeugungslehren hat herausgearbeitet, dass die Theorie der Urzeugung gleich dreimal in der Geschichte der Biologie widerlegt wurde: jeweils am Ende des 17., 18. und 19. Jahrhunderts.⁵⁶ Die Widerlegungen beziehen sich jedes Mal auf kleinere Organismen: von den Insekten über die Einzeller zu den Bakterien, und sie sind verbunden mit den drei Namen Redi, Spallanzani und Pasteur. Gemeinsam ist den drei Widerlegungsversuchen auch, dass ihnen Ansätze einer Wiederbelebung der Urzeugungslehre folgen.

Bis in die Frühe Neuzeit stellt die Urzeugung eine als selbstverständlich angesehene Möglichkeit der Entstehung von Lebewesen dar. Nach R. Descartes bedarf es nur weniger Faktoren, damit Insekten und andere Tiere spontan gebildet werden (»sponte formari«; »pauca requirantur ad animal faciendum«).⁵⁷ Weil im Rahmen von Descartes' mechanistischer Theorie zur Erklärung nicht-menschlicher Lebewesen keine besonderen außerphysikalischen Prinzipien und Kräfte angenommen werden müssen, folgt für ihn konsequent auch die Bildung der Tiere aus den Gesetzen der Mechanik und Chemie (↑Tier).

Eine entscheidende Wende in der Beurteilung der Möglichkeit einer Urzeugung bringen erste die mikroskopischen Befunde zur Anatomie von Insekten und kleineren Organismen, wie sie seit Mitte des 17. Jahrhunderts vorliegen. Die mikroskopischen Untersuchungen erweisen nämlich die universelle Verbreitung von Fortpflanzungsorganen bei allen untersuchten Lebensformen: Das Vorkommen von Fortpflanzungsorganen ist aber nur dort sinnvoll, wo eine Urzeugung nicht regelmäßig stattfindet. Zusätzlich zu diesen empirischen Befunden werden religiöse Gründe gegen die Urzeugung ins Feld geführt.⁵⁸ In den 1660er und 1670er Jahren attackiert J. Swammerdam die Annahme einer *generatio spontanea* als gottlose Haltung von Heiden, weil durch sie die göttliche Abkunft der Lebewesen bezweifelt werde. Weil sein Hauptwerk⁵⁹ erst spät publiziert wird, erhält er allerdings anfangs nur eine begrenzte Resonanz. Experimentell kann F. Redi 1668 nachweisen, dass auch

Fliegenmaden, von denen bis dahin oft eine spontane Entstehung angenommen wurde, sich aus Eiern bilden.⁶⁰ Im Titelkupfer von W. Harveys Werk über die Zeugung der Tiere (1651) (und nicht bei F. Redi, wie manchmal behauptet⁶¹) ist die Ablehnung der Urzeugung in dem allgemeinen Diktum *Ex ovo omnia* formuliert (s.u.).

Spontane und äquivoke Zeugung

Zwischen spontaner und äquivoker Zeugung wird seit der Frühen Neuzeit nicht selten differenziert.⁶² So wendet sich Redi mit seinen Versuchen allein gegen eine *generatio spontanea*, eine *generatio aequivoca*, d.h. die Erzeugung eines Organismus durch artfremde Eltern, schließt er dagegen nicht aus. Die aus Gallen auf Pflanzen schlüpfenden Insekten hält Redi für einen solchen Fall einer *generatio aequivoca*. »Spontan« (»spuntano«) ist die Erzeugung der Gallen für Redi jedoch nicht, weil sie in konstanter und determinierter Weise erfolge (»tutte le gallozole nascon sempre costantemente in una determinata parte de rami«).⁶³ M. Malpighi zeigt allerdings schon 1675, dass die Pflanzengallen Tumore darstellen, die von befruchteten Insekteneiern ausgehen.⁶⁴ Und bereits von seinen Zeitgenossen werden Redis Ergebnisse manchmal so verstanden, dass sie auch eine äquivoke Zeugung ausschließen. So heißt es 1691 bei J. Ray: »there is no such Thing in Nature, as Æquivocal or Spontaneous Generation, but [...] all Animals [...] are generated by Animal Parents of the same Species with themselves«⁶⁵.

Die Gleichsetzung von spontaner und äquivoker Zeugung findet sich v.a. bei solchen Wissenschaftlern, die beide Formen ablehnen. Sie werden aber von anderen sehr wohl unterschieden, und beide Formen werden verteidigt. Die äquivoke Generation wird dabei als ein rein biologischer Fall verstanden, bei dem ein Organismus von Eltern gezeugt wird, die einer anderen Art angehören. Eine spontane Generation betrifft dagegen eine Zeugung, die einen Übergang vom Belebtem zum Unbelebten einschließt – sie bildet damit die eigentliche Form der Urzeugung. Im 17. und 18. Jahrhundert wird sie vielfach für Insekten und Einzeller vertreten, und zwar mit dem Argument, dass auch die spontane Zeugung durchaus nicht naturwidrig sei, sondern im Gegenteil regelmäßig und nach Naturgesetzen erfolge: Bei entsprechender Mischung von anorganischen (oder zumindest rein pflanzlichen) Materialien bildeten sich in einem Substrat regelmäßig Lebewesen. Die Bezeichnung »äquivok« wird aufgrund dieser Regelmäßigkeit daher bereits im 17. Jahrhundert vielfach abgelehnt.⁶⁶ Die Entstehung von Lebewesen aus an-

organischem Substrat wird als keinesfalls akzidentell und äquivok wahrgenommen, sondern vielmehr als direkt beobachtbar und gesetzmäßig. Der Hauptvertreter der Urzeugungslehren Mitte des 18. Jahrhunderts, J. Needham, hebt diese Regelmäßigkeit des Phänomens ausdrücklich hervor und betont, dass die spontane Zeugung auf eine für jede Art konstante »vegetative Kraft« zurückgehe, die es gerade verhindernere, dass die Zeugung »äquivok« sei.⁶⁷

Weltanschauliche Auseinandersetzungen

Die Bekämpfung der Vorstellung einer Urzeugung im 17. und frühen 18. Jahrhundert weitet sich zu einer weltanschaulichen »Kampagne« aus, der sich viele frühe Biologen anschließen. Darunter befinden sich gerade solche Experimentalbiologen wie A. van Leeuwenhoek, die aufgrund ihrer genauen Studien der Mikroorganismen diese analog zu den höheren Organismen verstehen. Ihre Komplexität und Funktionalität in Aufbau und Verhalten im Vergleich zu anorganischen Körpern machte ihre spontane Entstehung sehr unwahrscheinlich.⁶⁸

Experimentelle Untersuchungen

Trotzdem findet die Theorie der Urzeugung auch noch im 18. Jahrhundert viele Anhänger. Als wichtiger Beleg für das wiederholte und im Versuch nachzuvollziehende Vorkommen der Urzeugung gilt lange das Auftreten von Mikroorganismen in Aufgüssen von Heu oder anderen organischen Substraten, selbst nachdem diese abgekocht wurden. Der erste, der Experimente zur Klärung der Frage nach der Urzeugung mittels der Sterilisierung von Heuaufgüssen durch Hitze durchführt, ist 1718 L. Joblot.⁶⁹ Seine Versuche ergeben, dass die Entstehung von Lebewesen in den Aufgüssen nur dann erfolgt, wenn diese nach dem Erhitzen nicht vollständig isoliert werden. Ohne Isolierung findet Joblot dagegen neues Leben in den Aufgüssen und schließt daraus, dass die gesamte Atmosphäre mit kleinen Lebenskeimen durchsetzt ist. Mitte des Jahrhunderts machen Needham und Buffon ähnliche gemeinsame Versuche zur Urzeugung in Paris. Im Unterschied zu Joblot legen die Autoren das Ergebnis ihrer Versuche so aus, dass eine spontane Entstehung von Lebewesen aus verwesender organischer Substanz möglich ist: Denn in den abgekochten und gegen die Umwelt abgeschlossenen Aufgüssen entwickelten sich nach einer Zeit Lebewesen.⁷⁰ Buffon erklärt das Auftauchen der Lebewesen im unbelebten Medium durch die Annahme von *organischen Molekülen* (»molécules organiques«), aus denen sich ein Organismus bildet und die auch nach dem Tod des Organismus fortexistieren. Als Substrat für den

Körper eines neuen Lebewesens stellen die organischen Moleküle die Elemente des Lebens dar, die durch die belebte und unbelebte Natur zirkulieren (↑Leben; Tod).

Wenige Jahre nach ihrer Durchführung kritisiert C. de Bonnet die Versuche Buffons und Needhams mit der Vermutung, die Versuchsgefäße seien nicht wirklich undurchlässig für die Mikroorganismen gewesen, so dass sie nach dem Abkochen über die Luft in die Proben gelangt sein könnten. L. Spallanzani gelingt es 1765 zu zeigen, dass in Proben, die »Animalkulen« enthielten, nach dem Erhitzen und Zulöten des Gefäßes keine neuen Organismen entstehen.⁷¹ Außerdem kann er die Vermehrung der kleinen Organismen durch Fortpflanzung beobachten und genau beschreiben. Allerdings gilt die Frage nach der Möglichkeit einer Urzeugung damit noch nicht als endgültig beantwortet. So argumentiert Needham, die lange Erhitzung habe nicht nur die vorhandenen Lebewesen in den Versuchsgefäßen getötet, sondern auch die Luft so verändert, dass sie ungeeignet für die Erhaltung neu entstandenen Lebens geworden sei.⁷²

Im Anschluss an die empirischen Untersuchungen Needhams und Buffons wird die Möglichkeit einer Urzeugung Mitte des 18. Jahrhunderts von zahlreichen Gelehrten vertreten. D. Diderot geht so weit, die Erzeugung des jeweils ersten Organismus einer Art auf einen Akt der Urzeugung zurückzuführen. Der dem zugrundeliegende Mechanismus besteht nach Diderot in einer Gärung. Diderot hält es 1769 nicht für ausgeschlossen, dass selbst Elefanten auf diese Weise entstehen (»L'éléphant cette masse énorme, organisée, le produit subit de la fermentation!«).⁷³

Ablehnungen aus theoretischen Gründen

Aus theoretischen Gründen wird die Vorstellung von einer »ungleichartigen Zeugung (generatio aequivoca)« 1777 von J.N. Tetens abgelehnt. Nach Tetens kann sich Organisches immer nur aus zuvor bestehendem Organischem bilden. Die Annahme einer Urzeugung eines Organischen bedeute daher so viel wie »Ordnung soll aus Unordnung entstehen, Regelmäßigkeit aus Regellosigkeit, im Grunde, ein Etwas aus Nichts«. ⁷⁴ Dies sei aber »ein Unding vor der Vernunft«. Tetens illustriert dies durch den Vergleich des Organismus mit einer Maschine: Zwar könne auch eine Maschine aus Teilen gebildet werden, die für sich keine Maschine seien, hier sei aber eine ordnende Hand, die selbst den Gesetzen der Organisation folge, am Werk. Allgemein kann er daher festhalten: »Organisation erfordert also entweder organische Ursachen, oder nach den Gesetzen der Organisation vereinigt wirkende Ursachen«. ⁷⁵

I. Kant schließt die Urzeugung als eine *generatio aequivoca* ganz aus. 1788 stellt er klar: »Ich meinerseits leite alle Organisation von organischen Wesen (durch Zeugung) ab«. ⁷⁶ Kant verfolgt die Annäherung der Gattungen aber doch bis zur »rohen Materie« und räumt damit wohl die Möglichkeit der Bildung des Organischen aus dem Anorganischen (zumindest für die junge Erde) ein: »Als wenn aus der groben Materie allmählig Pflanzen, aus diesen Thiere und endlich daraus der Mensch entsprungen sey mit allmählichem Uebergange«. ⁷⁷

»Omne vivum ex vivo«

Gegen die Annahme einer Urzeugung wird bereits im 19. Jahrhundert das Prinzip *Omne vivum e(x) vivo* formuliert. Die wohl erste Verwendung dieser Formel findet sich 1805 bei L. Oken (»Omne Vivum e Vivo!«⁷⁸); sie wird allerdings auch schon Swammerdam (1669) zugeschrieben⁷⁹. Für Okens Auffassung gilt allerdings, dass er in seiner Naturphilosophie einen sehr weiten Begriff des ↑Lebens vertritt. Ausdrücklich formuliert er einige Jahre später: »Es gibt nichts Todes in der Welt [...]. In der Welt ist alles lebendig«. ⁸⁰ Später taucht die Formulierung 1851 bei A. Comte⁸¹ sowie 1880 bei W. Preyer⁸² auf. Bei Pasteur, auf den man den Satz immer wieder zurückführt, erscheint sie in den vielfach angegebenen Texten dagegen nicht.⁸³ Auch die auf V.I. Vernadskj zurückgehende Bezeichnung *Redisches Prinzip*⁸⁴ ist irreführend, weil sich der Wortlaut so bei Redi nicht findet (Redi hat aber versucht, experimentell die Urzeugung zu widerlegen).

Das Prinzip *Omne vivum e vivo* hat viele ähnlich lautende Vorläufer und Nachfolger (vgl. Tab. 289).⁸⁵ Am häufigsten zitiert wird seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Formel *Omnis cellula e cellula*. Sie findet sich angeblich bereits in den 1820er Jahren bei F.V. Raspail⁸⁶ – aber an den zitierten Stellen erscheint sie nicht⁸⁷. Es ist wohl doch erst R. Virchow, der sie 1855 prägt (bei Virchow zunächst »a cellula«).⁸⁸

Das sogenannte »Redische Prinzip« *Omne vivum e vivo* wird im 20. Jahrhundert verschieden eingeschätzt. G. Frey deutet es 1958 als »Hauptsatz der Evolutionstheorie« und stellt es neben die Hauptsätze der Physik und Chemie, z.B. den Energieerhaltungssatz.⁸⁹ Gegen den fundamentalen Charakter dieses Satzes spricht allerdings, dass das Leben auf der Erde wahrscheinlich einmal abiogen entstanden ist, und eine Evolutionstheorie auch mit einer fortgesetzten Urzeugung, also einer Verletzung von Redis Prinzip, möglich wäre.

Urzeugung und Evolution

Bei den Anhängern der darwinschen Evolutionstheorie ist die Annahme einer natürlichen Urzeugung von Anfang an umstritten. Im letzten Satz seines Hauptwerkes (ab der zweiten Auflage von 1860) führt sogar Darwin die Lebensvermögen der Organismen auf einen ursprünglichen göttlichen Atem zurück. Allerdings äußert Darwin in einem bekannten Brief an J. Hooker aus dem Jahr 1871 auch die Vermutung, eine erste Herstellung lebender Organismen (»first production of a living organism«) könne in einem warmen kleinen Tümpel (»some warm little pond«) erfolgt sein, der über die nötigen stofflichen und energetischen Voraussetzungen verfüge (»all sorts of ammonia and phosphoric salts, light heat, electricity, etc.«).⁹⁰

Seit der wissenschaftlichen Anerkennung der Evolutionstheorie Darwins und der in ihr enthaltenen Transformationsvorstellung wird die Urzeugung als ein theoretisch notwendiges Element einer streng naturalistischen Theorie des Lebens interpretiert. C. von Nägeli führt 1884 aus: »Die Entstehung des Organischen aus dem Anorganischen ist in erster Linie nicht eine Frage der Erfahrung und des Experiments, sondern eine aus dem Gesetze der Erhaltung von Kraft und Stoff folgende Thatsache.«⁹¹ Die Organismen müssten aus den anorganischen Stoffen entstanden sein, in die sie nach ihrem Tod auch wieder zerfallen, jede andere Vorstellung widerspreche einem naturwissenschaftlichen Ansatz: »Die Urzeugung leugnen heisst das Wunder verkünden«⁹². In ähnlicher Weise bemerkt A. Weismann wenig später, die Urzeugung stelle ein »logisches Postulat« dar: Weil das Organische »fortwährend ohne Rest« in das Anorganische aufgehe, sei es auch ursprünglich aus ihm hervorgegangen.⁹³ E. Haeckel hält bereits 1866 die Annahme einer Urzeugung im Sinne der Erzeugung von Lebewesen aus anorganischen Stoffen für eine »logische Notwendigkeit«.⁹⁴ Haeckel, Nägeli und andere Biologen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gehen von einer fortwährenden Urzeugung bis in die Gegenwart aus. Bei Nägeli steht diese Auffassung in Zusammenhang mit seiner Überzeugung von dem Vorhandensein eines den Lebewesen immanenten »Vervollkommnungstrieb« (↑Fortschritt). Würden alle Organismen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen, so argumentiert er, dann müssten sie alle ähnlich differenziert und komplex sein. Weil aber offensichtlich komplexe Formen gleichzeitig neben sehr einfachen bestehen, müsse eine fortgesetzte Urzeugung bis in die Gegenwart angenommen werden. Nägelis Theorie des Vervollkommnungstrieb impliziert also die

»omnia omnino animalia, etiam vivipara, atque hominem adeo ipsum ex ovo progigni«
(Harvey 1651, Ex. 1)

»Ex ovo omnia«
(Anonymus: Titelpuffer von Harvey 1651)

»les animaux n'estant jamais formés naturellement d'une masse non organique«
(Leibniz 1705, 342)

»Omne vivum ex ovo«
(Linné 1736, 15)

»Ich meinerseits leite alle Organisation von organischen Wesen (durch Zeugung) ab«
(Kant 1788, 179)

»nur aus Organisation Organisation sich bildet«
(Schelling 1797, 94)

»Omne Vivum e Vivo«
(Oken 1805, 216)

»Omnis cellula a cellula«
(Virchow 1855, 23)

»Omnis nucleus e nucleo«
(von Ihering 1878, 43; Flemming 1880, 363; Strasburger 1880, 66)

»omne granulum e granulo«
(Altmann 1886, 20)

»Omnis organisatio ex organisatione«
(Weiss 1940, 46)

»there is no de novo formation of a membrane. [...] Apparently the making of a membrane requires the presence of something like a 'primer' which in turn has to be a membrane«
(Sitte 1980, 29)

Tab. 289. Die genetische Autonomie von Lebewesen und ihren Bestandteilen.

These eines polyphyletischen Ursprungs des Lebens. Ähnliche Erwägungen äußert Haeckel in den 1860er Jahren: »Für die Annahme, daß wiederholt zu verschiedenen Zeiten Moneren durch Urzeugung entstanden sind, spricht vor Allem die Existenz der gegenwärtig noch lebenden Moneren.«⁹⁵ Die Grundzüge dieser Argumentation finden sich bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei J.B. de Lamarck (↑Lamarckismus: Abb. 266).

Die These von der Urzeugung der Protisten hat Ende des 19. Jahrhunderts aber auch ihre Gegner. W. Preyer schreibt 1878: »Alle lebenden Wesen haben lebende Vorfahren gehabt, auch alle Protisten.«⁹⁶ Bei Preyer ist diese Überzeugung allerdings an die Annahme geknüpft, dass es Lebewesen »zu allen Zei-

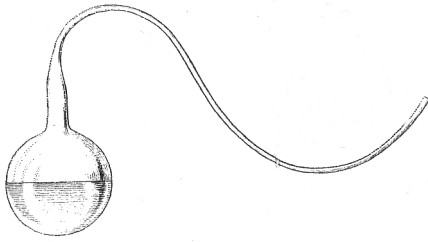


Abb. 545. Der Schwanenhalskolben – ein Versuchsgefäß zur Widerlegung von Theorien der Urzeugung (aus Pasteur, L. (1862). *Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère. Examen de la doctrine des générations spontanées. Ann. sc. nat. 16, 5-96: Pl. 1, Fig. 25A*).

ten«, also seit Beginn der Welt gegeben habe. Einen Übergang des Anorganischen in das Organische habe es auch nicht als einmaligen Akt gegeben. Diese radikale Ablehnung einer Urzeugung wird aber schon bald von keinem Wissenschaftler mehr geteilt, und die Überlegungen und Untersuchungen zum natürlichen »Ursprung des Lebens« entwickeln sich zu einem eigenen Forschungsfeld.

Widerlegung durch Pasteur und Tyndall

Weil selbst in abgekochten und verschlossenen Gefäßen immer wieder Mikroorganismen nachgewiesen werden können, bleibt die Vorstellung von einer bis in die Gegenwart anhaltenden Urzeugung bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts verbreitet. Erst die berühmten Schwanenhalskolben von H. Hoffmann und L. Pasteur mit über einer Flamme ausgezogenem Hals und einem Verschluss vor dem Abkochen ermöglichen einen wirklich sterilen Verschluss, durch den keine Organismen von außen eindringen können (vgl. Abb. 545).⁹⁷ 1862 versucht Pasteur in seiner Antwort auf eine Preisfrage der Pariser Akademie nach der Urzeugung nachzuweisen, »dass alle organisierten Gebilde [productions organisées] der Aufgüsse, welche vorher erhitzt wurden, ihr Entstehen den Körperchen verdanken, welche in der atmosphärischen Luft suspendiert sind.«⁹⁸ Fraglich ist allerdings, ob Pasteur wirklich die experimentelle Widerlegung der Hypothese der Urzeugung gelingt. Die Experimente der Anhänger der Urzeugungstheorie, z.B. diejenigen F.A. Pouchets, werden von Pasteur nie exakt repliziert, und es erscheint auch aus theoretischen Gründen schwierig, die *Unmöglichkeit* der Urzeugung wirklich zu belegen. Wichtiger als die Ergebnisse seiner tatsächlichen Experimente scheint für Pasteur seine grundsätzliche Überzeugung zu sein, nach der es eine Urzeugung nicht gibt.⁹⁹

Als endgültig widerlegt gilt die Theorie von der Urzeugung durch die Versuche J. Tyndalls, dem es 1876 gelingt, den feinen Staub in der Luft über Licht sichtbar zu machen und zu zeigen, dass sich in Infusionen, die über Monate ohne Staub aus der Luft gehalten werden, keine Organismen bilden.¹⁰⁰

Der Ursprung des Lebens

Hypothesen über das Erscheinen einer »ersten Zelle« auf der jungen Erde mit einer von der jetzigen ganz verschiedenen Atmosphäre stellt der Botaniker M.J. Schleiden 1863 in seinem Werk über »Das Alter des Menschengeschlechts, die Entstehung der Arten und Stellung des Menschen in der Natur« auf.

Als Begründer der wissenschaftlichen Untersuchung des Ursprungs des Lebens auf der Erde gilt der russische Biologe A.I. Oparin. Oparins Ansatz ist von dem dialektischen Gesetz geleitet, dass qualitative Umschläge sich aus quantitativen Veränderungen ergeben. Leben stellt sich Oparin demgemäß als Ergebnis der sukzessiven Komplexitätssteigerung der Organisation der Materie vor. Er stellt 1924 die Hypothese auf, in einer sauerstoffarmen Uratmosphäre könnten organische Verbindungen durch die Energiezufuhr aus der ultravioletten Strahlung von der Sonne und durch Blitzenentladungen gebildet werden.¹⁰¹ Nach dem bekannten Modell Oparins vollzieht sich der erste Schritt der Lebensentstehung durch die Bildung eines abgeschlossenen physikalischen Raumes, in dem Reaktionen in gewisser Isolation von der Umgebung ablaufen können. Nach Oparin könnten die Koazervate einer Öl-Wasser-Mischung solche abgeschlossenen physikalischen Zellen bilden. Erst nach diesem physikalischen Schritt bildet sich in Oparins Modell über Proteine ein Stoffwechsel und schließlich über Nukleinsäuren die Replikation der Zellen heraus. Der Ursprung des Metabolismus ist bei Oparin also vom Ursprung der Replikation getrennt und geht diesem voraus.

Ähnliche Anschauungen äußert J.B.S. Haldane Ende der 1920er Jahre: Die ersten Lebewesen hält er für »große Moleküle« mit der Fähigkeit der Selbstreproduktion, die unter Einfluss der Sonnenstrahlung in einer heißen wässrigen Suppe (»hot dilute soup«) mit günstigen Bedingungen gebildet wurden.¹⁰² Experimentell wird Haldanes Hypothese durch die berühmten Versuche von S. Miller nach der Anleitung von H. Urey geprüft.¹⁰³ Miller konstruiert eine Umlaufapparatur, die ein Gasgemisch der anorganischen Stoffe Methan, Ammoniak, Wasser und Wasserstoff enthält (vgl. Abb. 546). Nachdem diese Mischung tage- und wochenlang mit elektrischen Entladungen behandelt wurde, entstehen viele organische Molekü-

le, darunter einige Aminosäuren, die Grundbausteine der Proteine.

Der deutsche Ausdruck *Ursuppe* erscheint zur Bezeichnung des wässrigen Milieus, in dem das frühe Leben entstand, seit den späten 1920er Jahren. Als einer der ersten verwendet der österreichische Dichter P. Hammerschlag das Wort in einem Gedicht über das Nilpferd aus dem Jahr 1929: »In Ururstunden – wußtest du es, du? / Da kaum die Menschenbrut sich grunzend muckste, / Schuf Gott den plumpen Kunden aus dem U / An einem Pfuhl, worin Ursuppe gluckste.«¹⁰⁴ Seit Ende der 1950er Jahre wird es im wissenschaftlichen Kontext und in Bezug auf die Entstehung der einfachsten Lebensformen benutzt (Haas 1959).¹⁰⁵

S. Fox gelingt es in den 1970er Jahren, verschiedene Aminosäuren durch Erwärmen, Trocknen und anschließendes Lösen in Wasser zu Ketten zusammenzubinden, die eine katalytische Aktivität zeigen.¹⁰⁶ Allerdings sind die Aminosäuren in den so geformten Polymeren nicht allein durch Peptidbindungen miteinander verbunden, wie in den Proteinen der Lebewesen. Nachdem in den frühen 1980er Jahren von den Arbeitsgruppen um T.R. Cech und S. Altman gezeigt wird, dass nicht nur Proteine, sondern auch RNA-Moleküle eine katalytische Aktivität zeigen, wird die Vorstellung der frühen Evolution in einer reinen RNA-Welt möglich: Die RNA spielt in dieser Welt sowohl die Rolle der Speicherung der genetischen Information als auch ihrer katalytischen Replikation.¹⁰⁷

»Die zwei Ursprünge des Lebens«

Die Frage nach dem Ursprung des Lebens ist an die Frage nach der Definition des Lebens geknüpft. Wegen der Mehrzahl der möglichen Lebensdefinitionen spricht F. Dyson 1985 im Plural von den *Ursprüngen des Lebens* (»Origins of Life«).¹⁰⁸ Insbesondere unterscheidet Dyson einen Ursprung des Lebens, der mit der Entstehung des Stoffwechsels gegeben ist, von einem anderen, der mit der ersten Replikation erscheint.

Der Chemiker A.G. Cairns-Smith bemüht sich seit den 1960er Jahren um den Nachweis, dass schon anorganische Silikatkristalle zu einer den Lebewesen analogen Reproduktion in der Lage seien, indem ein Kristall als Keim für die Bildung eines ähnlichen Kristalls dient.¹⁰⁹ Weil sich die Kristalle in ihrer Mikrostruktur durch den Austausch einzelner Ionen unterscheiden können, und diese Unterschiede auch an ihre Tochterkristalle weitergegeben werden, liegt in Cairns-Smiths Modell auch eine einfache Form der Vererbung vor. Damit ist auch die Möglichkeit von

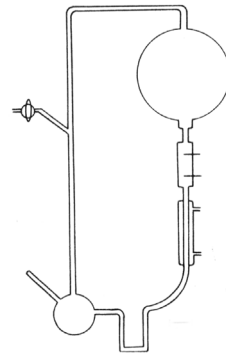


Abb. 546. Apparatur zur Simulation der Bedingungen für die Entstehung des Lebens auf der jungen Erde. Die anorganischen Gase Methan, Ammoniak, Wasser und Wasserstoff bilden unter dem Einfluss von elektrischen Entladungen Aminosäuren (aus Miller, S.J. (1953). *A production of amino acids under possible primitive earth conditions. Science* 117, 528-529: 528).

Selektion und Evolution der Kristalle hin zu erhöhter Stabilität und verbesserter Fortpflanzungsfähigkeit gegeben.

Modelle der Lebensentstehung

In dem bekanntesten Modell der Lebensentstehung, M. Eigens Theorie des *Hyperzyklus*, das in den frühen 1970er Jahren entwickelt wird (↑Selbstorganisation)¹¹⁰, wird der Ursprung des Lebens als ein Prozess der Selbstorganisation der Materie modelliert; in Eigens Worten: »Lebewesen entstehen aus ungeordneter, nichtorganisierter Materie.«¹¹¹ Das zentrale Merkmal der Lebewesen, auf dem Eigen seine Theorie aufbaut, ist ihre Eigenschaft, eine »selbstreplikative Struktur« zu sein, d.h. sich selbst fortpflanzen zu können.¹¹² Insofern unter »Urzeugung« also die Entstehung von selbstreplikativen Strukturen durch Prozesse der ↑Selbstorganisation in der Natur verstanden wird, hat eine solche stattgefunden und findet im chemischen Labor weiterhin statt. In Eigens Modell vollzieht sich die Entwicklung genau umgekehrt als in Oparins Ansatz: Zuerst bilden sich die Träger der Replikation, die Gene, dann die Enzyme und schließlich die Zellen. Eigens Theorie über den Ursprung des Lebens ist daher eigentlich eine Theorie über den Ursprung der Replikation.¹¹³ Ein grundlegendes Problem des Hyperzyklus-Modells ist die Annahme der geringen Fehlerwahrscheinlichkeit bei der Replikation. Überschreitet die Fehlerrate einen bestimmten Wert, kommt es zur so genannten »Fehlerkatastrophe«, d.h. zu einer Akkumulation von Fehlern über die Generationen, die schließlich die Ähnlichkeit der

Molekül-Populationen eines Hyperzyklus auflöst.¹¹⁴

In einem anderen Modell zum Ursprung des Lebens, das der Chemiker H. Kuhn seit den 1970er Jahren entwickelt, spielt die räumliche und zeitliche Struktur der Umwelt die entscheidende Rolle für die Entstehung von sich selbst reproduzierenden Organismen.¹¹⁵ Ausgehend von Molekülketten, bestehend aus mindestens zwei Arten von Kettengliedern, wird die Paarung eines solchen Stranges mit einem anderen, der über eine komplementäre Sequenz von Kettengliedern verfügt, als ein einfaches Modell für Reproduktion betrachtet. Die Molekülketten könnten sich in einer heterogenen Umwelt bilden, die über poröse Strukturen (z.B. lockere Steine) verfügt, in die die Monomere hinein diffundieren können, die gebildeten Ketten aber an einem Herausfließen gehindert werden. Durch zyklische Temperaturschwankungen z.B. als Folge der Tagesrhythmik oder kurzfristiger Licht- und Schattenschwankungen erfolgt nach dem Modell ein periodischer Wechsel zwischen Phasen der Verlängerung der Stränge (und der komplementären Paarung) sowie Phasen der Trennung. Entsprechend den lokalen Umweltbedingungen vervielfältigen sich einige Stränge stärker als andere, so dass eine primitive Selektion entsteht, die zu einer Vermehrung der »geeigneten« Stränge führt.¹¹⁶

Eine präzisierte Form dieser auf der Replikation von Molekülketten aufbauenden Vorstellung vom frühen Leben liefert das »Spin Glass«-Modell für den Ursprung des Lebens.¹¹⁷ In diesem Modell wird das sich replizierende Molekül in einer Energiefunktion mit vielen diskreten Minima beschrieben, die unterschiedlichen Sequenzen entsprechen und zwischen denen durch Umweltstörungen Übergänge möglich sind.

Einmalige Urzeugung: Monophylie des Lebens

Die heutige Biologie geht von einer phylogenetischen Verwandtschaft aller Lebewesen der Erde aus. Es wird also nur ein Ereignis der Urzeugung in der Frühgeschichte der Erde angenommen, das zu Organismen führte, von denen alle rezenten Lebewesen abstammen. Gewisse Steinformationen, die von einigen Forschern für die ältesten bekannten Lebensspuren auf der Erde gehalten werden, sind über 3,85 Milliarden Jahre alt, und damit nicht viel jünger als die Erde selbst.¹¹⁸ Zumindest für manche der sehr alten Strukturen (»Stromatolithen«) können aber anorganische Prozesse nicht ausgeschlossen werden.¹¹⁹ Der theoretisch angenommene letzte gemeinsame Vorfahre aller zurzeit existierenden Lebewesen hat die Bezeichnung *LUCA* erhalten (Forterre 1997: »last universal common ancestor«¹²⁰; zunächst

»last universal ancestor«¹²¹; im Deutschen auch »Urvorfahr«; ↑Phylogenese). Die seit seiner Existenz vergangene Zeit wird auf mindestens 3,5 Milliarden Jahre geschätzt.

Nachweise

- 1 Herder, J.G. (1774). Älteste Urkunde des Menschengeschlechts, Bd. 1 (Sämtliche Werke, Bd. 6, hg. v. B. Suphan, Berlin 1883, 193-511): 427.
- 2 Stroth, F.A. (Übers.) (1782). Diodors von Sicilien Bibliothek der Geschichte, Bd. 1: 19; vgl. auch Leuckart, F.S. (1832). Allgemeine Einleitung in die Naturgeschichte: 52; Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4. Vieweg, Braunschweig, 707-1000: 708.
- 3 Heusinger, C.F. von (1823). Untersuchungen über die anomale Kohlen- und Pigment-Bildung in dem menschlichen Körper, Bd. 1: 34; vgl. 206f.
- 4 Burdach, K.F. (1826). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 1: 584.
- 5 ebd.
- 6 Julius, N.H. (1824). Zusätze zu den frühern Bemerkungen über die Pocken-Epidemie in Hamburg. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 8 (Nr. 156), 25-27: 27.
- 7 Kieser [D.G.?] (1825). Ueber den entzündlichen Charakter der stehenden epidemischen Constitution. Journal der practischen Heilkunde 2, 3-41: 41.
- 8 Schelling, F.W.J.(1841-42). Philosophie der Offenbarung (Sämtliche Werke, Bd. II, 3, Stuttgart 1858): 325.
- 9 Siebold, C.T. von (1844). Parasiten. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 2, 641-692: 646.
- 10 Vogel, J. (1845). Pathologische Anatomie des menschlichen Körpers. In: S.T. von Sömmerring, Vom Baue des menschlichen Körpers. Neue umgearbeitete und vervollständigte Originalausgabe, 1. Abt., Bd. 8: 387.
- 11 Schleiden, M.J. (1848). Die Pflanze und ihr Leben: 271.
- 12 Büchner, L. (1855). Kraft und Stoff: 74.
- 13 Baer, K.E. von (1864). Ueber die Verbreitung des organischen Lebens. Nachrede. (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil, St. Petersburg 1864,163-177): 170.
- 14 Haeckel, E. (1899/1919). Die Welträtsel: 82 u. passim.
- 15 Hartmann, E. von (1869/90). Philosophie des Unbewussten: 213ff.
- 16 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: 16, 49; Thomas von Aquin (1259-64). Summa contra gentiles: 4, 10, 4; William von Ockham (14. Jh.). Quaestiones in libros physicorum Aristotelis (Opera Philosophica, vol. VI, ed. S. Brown, 1984, 397-813): 777; 779 (qu. 140).
- 17 Thomas von Aquin (ca. 1269). Commentarius in libros de anima II et III: 2, 7, 6.
- 18 Auctor incertus, Sententiae philosophicae collectae ex Aristotele et Cicerone (Migne, Patrologia Latina 90): 1033B

(originale Quelle bei Aristoteles?).

19 Albertus Magnus, *Etymologiae*: XVII 7, 73; vgl. Nabilek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 88-160: 150.

20 Thomas von Aquin (ca. 1269): 2, 7, 6.

21 Hooke, R. (1665). *Micrographia*: 141.

22 Derham, W. (1713). *Physico-Theology*: 244.

23 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 143.

24 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 419.

25 Pouchet, F.A. (1859). *Hétérogénie; ou, Traité de la génération spontanée, basé sur des nouvelles expériences*.

26 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 33f.

27 a.a.O.: I, 179.

28 a.a.O.: I, 205.

29 Huxley, T.H. (1870). *Address*. *Nature* 2, 400-406: 401.

30 φίλονους [Haughton, S.] (1860). βιόγενεσις. *The Natural History Review* 7, 23-32.

31 a.a.O.: 23.

32 Brande, W.T. & Cox, G.W. (1865). *A Dictionary of Science, Literature, & Art*, vol. 1: 274f.

33 Bastian, H.C. (1870). Facts and reasonings concerning the heterogenous evolution of living things. *Nature* 2, 170-177; 193-201; 219-228.

34 Pirie, N.W. (1953). Ideas and assumptions about the origin of life. *Discovery* 14, 238-242: 239.

35 Vgl. Gamer-Wallert, I. (1970). Fische und Fischkulte im alten Ägypten: 124; Kákosy, L. (1977). Frosch. In: Helck, W. & Westendorf, W. (Hg.). *Lexikon der Ägyptologie*, Bd. II, 334-335; Boessneck, J. (1988). Die Tierwelt des alten Ägypten, untersucht anhand kulturgeschichtlicher und zoologischer Quellen: 116.

36 Anaximander (Diels/Kranz) 12A30; Xenophanes (Diels/Kranz) 21A32; Anaxagoras (Diels/Kranz) 59B1-4; Demokrit, *Fragm.* 168.

37 Empedokles (Diels/Kranz) 31B20; B35; B57-62; B73; B76.

38 Vgl. Flashar, H. (1962/75). Anmerkung zu Aristoteles, *Problemata physica* X, 13. In: ders. (Übers.) *Aristoteles, Problemata physica*, 512-514: 513; ders. (2010). *Urzeugung und/oder spontane Entstehung*. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben*, 331-337: 333.

39 Aristoteles, *Problemata physica* (übers. H. Flashar, Berlin 1962/75): 90 (X, 13).

40 Vgl. z.B. Aristoteles, *Hist. anim.* 551a; 556b; vgl. Capelle, W. (1955). Das Problem der Urzeugung bei Aristoteles und bei Theophrast und in der Folgezeit. *Rheinisches Museum* 98, 150-180.

41 Aristoteles, *De gen. anim.* 762a9.

42 Aristoteles, *De gen. anim.* 721a, 762a; *Hist. anim.* 539a.

43 Aristoteles, *De gen. anim.* 763a25ff.

44 Aristoteles, *Hist. anim.* 569a ff.; *De gen. anim.* 762b.

45 Aristoteles, *De gen. anim.* 762a18ff.; vgl. Kullmann, W. (2010). Übergänge zwischen Unbeseetheit und Leben bei Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist ‚Leben‘?*

Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 115-135: 134.

46 Vgl. Depew, D. (2010). Incidentally final causation and spontaneous generation in Aristotle's *Physics* II and other texts. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben*, 285-297: 297.

47 Vgl. Hull, D. (1968). The conflict between spontaneous generation and Aristotle's metaphysics. *Proc. Seventh Inter-American Congr. Philos.* 2, 245-250.

48 Vgl. Balme, D.M. (1962). Development of biology in Aristotle and Theophrastus: theory of spontaneous generation. *Phronesis* 7, 91-104; Wöhrle, G. (1985). *Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften*: 79ff.

49 Theophrast, *De causis plantarum* I, 5, 3; vgl. Flahsar (2010): 335.

50 Aristoteles, *De gen. anim.* 715b.

51 Theophrast, *Historia plantarum* 3.1.4-6; *Causae plantarum* 1.1.2; 1.5.1-5; vgl. Balme (1962).

52 Vgl. Genequand, C. (1984). Ibn Rushd's *Metaphysics*: 24ff.; Kruk, R. (1990). A frothy bubble: spontaneous generation in the medieval islamic tradition. *J. Semit. Stud.* 35, 265-282; Nabilek, R. (1998). *Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.)*. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 88-160: 121f.

53 Augustinus, *De civitate Dei* (übers. v. C.J. Perl, Paderborn 1979): 90 (XV, 27).

54 Thomas von Aquin, *Summa theologiae*: I, qu. 91, art. 2; vgl. I, qu. 114, art. 4; Mitterer, A. (1947). *Die Zeugung der Organismen, insbesondere des Menschen nach dem Weltbild des Heiligen Thomas von Aquin und dem der Gegenwart*.

55 Vgl. Mitterer (1947): 83.

56 Vgl. Mendelsohn, E. (1976). Philosophical biology vs. experimental biology. Spontaneous generation in the 17th century. In: Grene, M. & Mendelsohn, M. (eds.). *Topics in the Philosophy of Biology*, 37-65; Farley, J. (1977). *The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin*.

57 Descartes, R. [posthum]. *Primae cogitationes ad generationem animalium* (*Œuvres*, Bd. 11, 505-538, Paris 1984): 506; vgl. Des Chene, D. (2001). *Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes*: 56f.

58 Vgl. Mendelsohn (1976).

59 Swammerdam, J. (1737-38). *Bybel der Natuur*.

60 Redi, F. (1668). *Esperienze intorno alla generazione degl'insetti*: 44ff.

61 Toellner, R. (2001). *Urzeugung*. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 11, 490-496: 492.

62 Vgl. McLaughlin, P. (2005). Spontaneous versus equivocal generation in early modern science. *Ann. Hist. Philos. Biol.* 10, 79-88.

63 Redi (1668): 143.

64 Malpighi, M. (1675). *Anatome plantarum* (*Opera omnia*, Bd. 1, 1687).

65 Ray, J. (1691). *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*: 221.

66 Highmore, N. (1651). *The History of Generation*: 83f.; Charleton, W. (1652). *The Darkness of Atheism Dispelled*

- by the Light of Nature: 54f.; vgl. McLaughlin (2005): 81.
- 67** Needham, J.T. (1748). A summary of some late observations upon the generation, composition, and decomposition of animal and vegetable substances. *Philos. Trans. Roy. Soc.* 45, 615-666: 626.
- 68** Vgl. Ruestow, E.G. (1984). Leeuwenkoek and the campaign against spontaneous generation. *J. Hist. Biol.* 17, 225-248.
- 69** Joblot, L. (1718). Descriptions et usages de plusieurs nouveaux microscopes; vgl. Cole, F.J. (1926). *History of Protozoology*: 39.
- 70** Vgl. Needham, J.T. (1750). Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés.
- 71** Spallanzani, L. (1765). Saggio di osservazione microscopiche concernenti il sistema della generazione dei Signori Needham e Buffon.
- 72** Vgl. Castellani, C. (1969-70). L'origine degli infusori nelle polemiche Needham-Spallanzani-Bonnet. *Episteme* 1969, 214-241; 1970, 19-36.
- 73** Diderot, D. (1769). Le rêve de d'Alembert (Euvres complètes, Bd. 2, hg. v. J. Assézat, Paris 1875, 101-191): 133; dt. in: Über die Natur, hg. v. T. Lücke, Frankfurt/M. 1989: 93; vgl. Junker, T. (2004). *Geschichte der Biologie*: 17.
- 74** Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwicklung, 2 Bde.: II, 470.
- 75** a.a.O.: 471.
- 76** Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.
- 77** Kant, I. [Nachlass] (AA, Bd. XVII): 544; vgl. auch ders. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 418f.
- 78** Oken, L. (1805). *Die Zeugung*: 216.
- 79** Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1973/80). *Evolution*: 226.
- 80** Oken, L. (1809-11/31). *Lehrbuch der Naturphilosophie*: 21 (§78).
- 81** Comte, A. (1851). *Système de politique positive ou traité de sociologie*, Bd. 1: 591.
- 82** Preyer, W. (1880). *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*: 304.
- 83** Pasteur, L. (1864). Des générations spontanées. *Rev. Cours Scient. France Etranger* 1, 257-265 (auch in: *Euvres de Pasteur*, Bd. 2 (Paris 1922), 328-346); vgl. Baldacci, G., Frontali, L. & Lattanzi, S. (1982). The debate on spontaneous generation and the birth of microbiology. *Fundamenta Scientiae* 2, 123-136.
- 84** Vgl. Löther, R. (1977). Vom „Redischen Prinzip“ zum „Zentraldogma der Molekularbiologie“. In: Wessel, K.F. (Hg.). *Struktur und Prozeß*, 220-230.
- 85** *Nachweise für Tab. 289*: Harvey, W. (1651). *De generatione animalium*: Ex. 1; vgl. Boenheim, F. (1955). Harveys Satz: „Alles Leben entsteht aus dem Ei“. *Deutsch. Med. Wochenschr.* 80, 1856-1857; 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; Linné, C. von (1736). *Fundamenta Botanica*: 15 (Nr. 134); ders. (1746). *Sponsalia plantarum* (in: *Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae*, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 73 (§VI); ders. (1751). *Philosophia botanica*: 88 (§134); ders. (1767). *Fundamenta entomologiae* (Uppsala): 5; vgl. Goldfuß, G.A. (1817). *Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres. Omne vivum ex ovo*; vgl. Linné, C. von (1735). *Systema naturae*: [1] (§1): »inventia singula ex ovo propagaric; Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179; Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (AA, Bd. I, 5): 94; Oken, L. (1805). *Die Zeugung*: 216; Virchow, R. (1855). *Cellular-Pathologie*. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 8, 3-39: 23; Ihering, H. von (1878). *Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft* (= *Vorträge für Thierärzte*, 1. Ser., Heft 4): 43; Flemming, W. (1880). *Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung*. *Arch. mikroskop. Anat.* 18, 347-364: 363; ders. (1882). *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung*: 367; Strasburger, E. (1880). *Die Geschichte und der jetzige Stand der Zellenlehre*. *Tageblatt der Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte* 53, 61-68: 66; angeblich auch bereits in: Hertwig, O. (1876). *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, Theil 1*. *Morpholog. Jahrb.* 1, 347-434; Altmann, R. (1886). *Studien über die Zelle*: 20; ders. (1890). *Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen*: 141; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). *Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems*. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). *Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie*. *Faksimiles, Kommentare und Essays*: 227-284: 259; Weiss, P. (1940). *The problem of cell individuality in development*. *Amer. Nat.* 74, 34-46: 46; vgl. ders. (1973). *The Science of Life: The Living System – a System for Living*: 94; Sitte, P. (1980). *General principles of cellular compartmentation*. In: Nover, L., Lynen, F. & Mothes, K. (eds.). *Cell Compartmentation and Metabolic Channelling*, 17-32: 29.
- 86** Raspail, F.V. (1825). *Développement de la fécule*. *Ann. Sci. Nat.* 6, 224-239; 384-427, nach: Pearse, A.G.E. (1989). *Credit where it's due*. *Nature* 337, 300; Harris (1999): 33; Raspail, F.V. (1827). *Recherches chimiques et physiologiques destinées à expliquer non seulement la structure et le développement de la feuille, du tronc, ainsi que des organes qui n'en sont qu'une transformation, mais encore la structure et le développement des tissus animaux*. *Mém. Soc. d'hist. nat. Paris* 3, 17-88; 209-313: 86; nach: Rigatelli, L.T. (1997). *François-Vincent Raspail*: 32.
- 87** Sander, K. (1989). *Theodor Schwann und die „Theorie der Organismen“*. *Zur Begründung der Zellenlehre vor 150 Jahren*. *Biologie in unserer Zeit* 19 (6), 181-188: 187.
- 88** Virchow, R. (1855). *Cellular-Pathologie*. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 8, 3-39: 23.
- 89** Frey, G. (1958). *Gesetz und Entwicklung in der Natur*: 202ff.
- 90** Vgl. Darwin, F. (ed.) (1888). *The Life and Letters of Charles Darwin*, vol. III: 18.

- 91** Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 83.
- 92** ebd.
- 93** Weismann, A. (1882). Über die Dauer des Lebens (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 1-72): 41.
- 94** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 179.
- 95** Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 345.
- 96** Preyer, W. (1878). Ueber den Lebensbegriff. Kosmos 2, 204-217: 217.
- 97** Hoffmann, H. (1860). Mykologische Studien über die Gärung. Bot. Zeitg. 18, 49-55; Pasteur, L. (1862). Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère. Examen de la doctrine des générations spontanées. Ann. sc. nat. 16, 5-96.
- 98** Pasteur, C. (1862). Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère (dt. Die in der Atmosphäre vorhandenen organisierten Körperchen. Prüfung der Lehre von der Urzeugung, Leipzig 1892): 57; vgl. ders. (1864). Des générations spontanées. Revue des Cours Scientifiques de la France et de l'Etranger 1, 257-265.
- 99** Vgl. Farley, J. (1977). The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin; Roll-Hansen, N. (1979). Experimental method and spontaneous generation: the controversy between Pasteur and Pouchet, 1859-64. J. Hist. Med. Allied Sci. 34, 273-292; Geison, G.L. (1995). The Private Science of Louis Pasteur.
- 100** Tyndall, J. (1876). The optical deportment of the atmosphere in relation to the phenomenon of putrefaction and infection. Philos. Trans. Roy. Soc. Ser. 3, 166, 27-74.
- 101** Oparin, A.I. (1924). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life, in: The Origin of Life, ed. by J.D. Bernal, London 1967, 199-234); ders. (1936). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life, New York 1938).
- 102** Haldane, J.B.S. (1929). The origin of life. Ration. Annual 148, 3-10.
- 103** Miller, S.J. (1953). A production of amino acids under possible primitive earth conditions. Science 117, 528-529.
- 104** Hammerschlag, P. (1929). „U“ das Nilpferd [aus dem Zyklus ›Tiere tönen dich an!‹]. Der Querschnitt 9, 138-139: 138.
- 105** Haas, J. (1959). Die Entstehung des Lebens auf der Erde. In: Haas, A. (Hg.). Das stammesgeschichtliche Werden der Organismen und des Menschen, 64-109: 90.
- 106** Fox, S.W. & Dose, K. (1977). Molecular Evolution and the Origin of Life.
- 107** Kruger, K. et al. (1982). Self-splicing RNA: Autoexcision and autocyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of *Tetrahymena*. Cell 31, 147-157; Guerrier-Takada, C. et al. (1983). The RNA moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme. Cell 35, 849-857.
- 108** Dyson, F. (1985). Origins of Life (dt. Die zwei Ursprünge des Lebens, Hamburg 1988).
- 109** Cairns-Smith, A.G. (1965). The origin of life and the nature of the primitive gene. J. theor. Biol. 10, 53-88; ders. (1969). An approach to a blueprint for a primitive organism. In: Waddington, C.H. (ed.). Towards a Theoretical Biology, vol. I. Prolegomena, 57-66.
- 110** Eigen, M. (1970). Selbstorganisation der Materie und die Evolution biologischer Makromoleküle. Die Umschau 70, 777-779; ders. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528; ders. & Schuster, P. (1979). The Hypercycle.
- 111** Eigen, M. & Winkler, R. (1975). Das Spiel (München 1983): 287.
- 112** a.a.O.: 197.
- 113** Vgl. Dyson (1985; dt. 1988): 19; vgl. 67.
- 114** a.a.O.: 68.
- 115** Kuhn, H. (1972). Self-organization of molecular systems and evolution of the genetic apparatus. Angew. Chem. (Int. Ed. Engl.) 11, 798-820; ders. (1976). Model consideration for the origin of life. Environmental structure as stimulus for the evolution of chemical systems. Naturwiss. 63, 68-80.
- 116** Kuhn, H. & Waser, J. (1982). Selbstorganisation der Materie und Evolution früher Formen des Lebens. In: Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H. & Ziegler, H. (Hg.). Biophysik, 860-907: 861 ff.
- 117** Vgl. Rowe, G. (1994). Theoretical Models in Biology. The Origin of Life, the Immune System, and the Brain: 54ff.; Rokhsar, D.S., Anderson, P.W. & Stein, D.L. (1986). Self-organization in prebiological systems: simulations of a model for the origin of genetic information, J. Mol. Evol. 23, 119-126.
- 118** Holland, H.D. (1997). Evidence for life on earth more than 3850 million years ago. Science 275, 38-39.
- 119** Vgl. Lowe, D.R. (1994). Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga. Geology, 22, 387-390.
- 120** Forterre, P. (1997). What can we learn from archaeal sequences? Current Opin. Genet. Dev. 7, 764-770: 767.
- 121** Forterre, P. et al. (1993). The nature of the last universal ancestor and the root of the tree of life, still open questions. Biosystems 28, 15-32.

Literatur

- Lippmann, E.O. (1933). Urzeugung und Lebenskraft. Zur Geschichte dieser Probleme von den ältesten Zeiten an bis zu den Anfängen des 20. Jahrhunderts.
- Rostand, J. (1949). La genèse de la vie. Histoire des idées sur la génération spontanée.
- Abel, E.L. (1973). Ancient Views on the Origin of Life.
- Farley, J. (1977). The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin.
- Fox, S.W. & Dose, K. (1977). Molecular Evolution and the Origin of Life.
- Cadeddu, A. (1998). Genesi di una teoria scientifica. Dalla generazione spontanea all'origine della vita.
- Strick, J.E. (2000). Sparks of Life. Darwinism and the Victorian Debates over Spontaneous Generation.
- Strick, J.E. (ed.) (2004). The Origin of Life Debate. Molecules, Cells and Generation, 6 vols.
- McLaughlin, P. (2005). Spontaneous versus equivocal generation in early modern science. Ann. Hist. Philos. Biol. 10, 79-88.

Vererbung

Das Wort ›Vererbung‹ (mhd. ›vererbunge‹) sowie das ältere Verb ›vererben‹ und deren Grundform ›Erbe‹ gehen – ebenso wie das englische ›inheritance‹ und das lateinische ›hereditas‹ – auf die indogermanische Wurzel ›*orbho-‹ ›zurückgelassen, verwaist‹ zurück. Als ursprüngliche Bedeutung kann also »Waisengut« oder »Hinterlassenschaft« angenommen werden. Die Bedeutungsübertragung aus dem rechtlichen in den biologischen Kontext erfolgt für das Substantiv ›Vererbung‹ erst im 19. Jahrhundert.¹

Wortgeschichte

Das lateinische Wort ›hereditas‹ wird dagegen bereits seit der Antike sowohl für die Übergabe von Besitztümern oder Titeln als auch für die Weitergabe von körperlichen Merkmalen oder moralischen Eigenschaften von den Vorfahren an die Nachkommen verwendet (auch bei Tieren).² Der griechische Ausdruck ›κληρονομία‹ bezieht sich dagegen allein auf die Vererbung im nicht-biologischen Sinn.

Als spezifischer, biologisch-medizinischer Fachbegriff erfolgt die Verwendung des lateinischen Worts seit Beginn des 12. Jahrhunderts mit der Charakterisierung von Krankheiten als »erblich«. Der lateinische Ausdruck lässt sich zuerst in einer anonymen Übersetzung aus der ersten Hälfte des 12. Jahrhunderts der Aphorismen von Johannes Mesue (Yūhanna Ibn-Māsawaih), einem Arzt des neunten Jahrhunderts aus Bagdad, nachweisen (»Quemadmodum tam vitium anime quam figure corporis a parentibus cadunt hereditas, ita quoque morbus diurnus et maxime si sit in principali membro«³; »Morbum diurnum et defectionem membrorum hereditat quidem filius«⁴). Seit den 1230er Jahren erscheint der Ausdruck *erbliche Krankheit* (»morbus hereditarius«) als fester Terminus, zuerst offenbar bei Gérard de Bourges in seinem Kommentar zum Viatikum Konstantins von Afrika in Bezug auf die Lepra (im Viatikum selbst wird die Lepra nicht als »erblich« bezeichnet).⁵ 1280 enthält die medizinische Enzyklopädie Jean de Saint-Amands einen eigenen Eintrag zu »morbus hereditarius«.⁶ Der Ausdruck ›hereditas‹ und seine Ableitungen sind in den medizinischen Traktaten des Mittelalters allerdings nicht häufig⁷; das Phänomen der Erblichkeit von Krankheiten wird aber von nicht wenigen Autoren beschrieben, u.a. im 11. Jahrhundert durch Konstantin von Afrika (»a patribus ad filios malum

Erblichkeit (Anonymus 1772) 641
 Zurückschlagen (Prizelius 1777) 624
 Vererbung (Kant 1793) 620
 Zuchtwert (Schreiber 1823) 642
 Atavismus (Sageret 1825) 624
 Vererbungsgesetze (Richard 1832) 625
 Reversion (Blackadder 1834) 624
 soziale Vererbung (Lordat 1841) 638
 Heritabilität (W.D.B. 1853) 642
 Pangenesis (Darwin 1868) 629
 Kontinuität des Keimprotoplasmas (Jaeger 1876) 632
 Eugenik (Galton 1883) 633
 Teilchenvererbung (Galton 1885) 631
 Mischvererbung (Galton 1887) 631
 lamarcksche Vererbung
 (Lloyd Morgan & Baldwin 1901) 637
 kulturelle Vererbung (Schallmayer 1910) 640
 Hybridstärke (East & Hayes 1912) 634
 Heterosis (Shull 1914) 634
 zytoplasmische Vererbung (Bartlett 1915) 635
 Plasmon (von Wettstein 1926) 636
 Transformation (Griffiths 1928) 636
 Inzuchtdepression (Kappert 1931; Valle 1931) 634
 extranukleäre Vererbung (Demerec 1948) 635
 Heterozygotenvorteil (Dickerson 1949) 634
 Plasmid (Lederberg 1952) 636
 Transduktion (Lederberg 1952) 636
 epinukleisch (Lederberg 1958) 637
 nukleisch (Lederberg 1958) 637
 epigenetische Vererbung (Cahn & Cahn 1966) 637
 kulturelles Vererbungssystem (McBride 1971) 637
 duales Vererbungsmodell
 (Boyd & Richerson 1976) 641
 genetisches Vererbungssystem (Rindos 1985) 637
 ökologische Vererbung (Odling-Smee 1988) 638
 epigenetisches Vererbungssystem
 (Maynard Smith 1990) 637
 Vererbungssystem des Verhaltens
 (Jablonka, Lamb & Avital 1998) 641
 symbolisches Vererbungssystem (Jablonka 2001) 641

protendatur«) und im 12. Jahrhundert durch Wilhelm von Conches und Hildegard von Bingen.⁸ Seit Ende des 16. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck *erbliche Krankheiten* (»haereditarii morbi«) häufiger.⁹ Eine Rolle spielt er u.a. bei der ärztlichen Beratung der königlichen Höfe.¹⁰

Auch als alleinstehendes Substantiv wird ›Erbe‹ bereits im 16. Jahrhunderts vereinzelt im biologischen Kontext gebraucht, so 1554 von dem neuzeitlichen Begründer der ↑Physiologie, J. Fernel, in einem Kapitel über die Ursachen der Krankheiten seines Pathologielehrbuchs, in dem er feststellt, dass »die Kinder ihren Vätern folgen, und nicht weniger Erben seiner Gebrechen als seiner Güter sind« (»ut parentibus liberi succedant, non minus morborum, quam possessionum haeredes«).¹¹

Die Vererbung ist die Weitergabe von Eigenschaften eines Organismus an seine Nachkommen, insbesondere insofern diese sich aus der spezifischen Struktur ihrer Erbinheiten (Gene) ergeben

Trotz dieser frühen Verwendungen kann bis zum Ende des 18. Jahrhunderts von einer Lehre der Vererbung im eigentlichen Sinne noch nicht die Rede sein. Eng verbunden bleibt das Konzept der Vererbung mit den Vorstellungen der ↑Entwicklung und den kontingenten Einflüssen der Umwelt. Eine eindeutige Rückführung der Ähnlichkeit zwischen Organismen auf materielle Merkmalsträger, die von den Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben werden, erfolgt erst im 19. Jahrhundert. Bis dahin bildet die Vorstellung einer Konstanz der Typen die leitende Idee zur Erklärung von Ähnlichkeiten (↑Typus). Außerdem, und dem entgegengesetzt, wird die Fortpflanzung in vormodernen Texten vielfach als ein jeweils einmaliger, nicht unter allgemeinen Gesetzen stehender Vorgang konzipiert: In einem dem handwerklichen Schaffen ähnlichen Prozess gelten die Nachkommen als von den Eltern »gemacht«. Ausdruck findet dieses Verständnis in der häufigen Verwendung von Wörtern aus dem Bereich des Handwerks, um die Fortpflanzung zu bezeichnen (z.B. der Rede von der »Fermentierung« des Samens oder der »Reproduktion« für die ↑Fortpflanzung).¹²

Im Deutschen gewinnt die Wortgruppe um ›Vererbung‹ Ende des 18. Jahrhunderts eine biologische Bedeutung im Sinn von »Übertragung von morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften an die Nachkommen«; diese Bedeutung unterscheidet sich insofern von der des lateinischen und englischen Wortes, als es den Prozess von der Perspektive des Gebers, nicht des Empfängers beschreibt.¹³ Die abgeleitete biologische Bedeutung von ›Vererbung‹ erscheint ansatzweise in den biologischen Schriften Kants Ende des 18. Jahrhunderts (im biologischen Kontext meist in der Verbform ›vererben‹).¹⁴ Kant löst den Begriff damit aus dem vorwiegend rechtlichen Kontext seiner Verwendung¹⁵ wie auch aus dem verbreiteten medizinischen Kontext, insofern er nicht primär Krankheiten als das Ergebnis von Vererbung thematisiert. Bei Kant steht das Konzept der Vererbung in Verbindung mit der Vorstellung von ↑Anpassungen, und zwar Anpassungen nicht in erster Linie auf der Ebene des Individuums, sondern der Art: Die Vererbung ermögliche die Anpassung der Art an die Umwelt.¹⁶ Von besonderer Bedeutung wird das Konzept der Vererbung in Kants Auseinandersetzung mit den Rassen der Menschen (↑Art/Rasse). Diese Rassen interpretiert Kant als Anpassungen an unterschiedliche Klimate, die auf erblichen Strukturen beruhen. Kant identifiziert besondere Elemente, die für die Entwicklung der Formen in einem Organismus verantwortlich sind und nennt diese »Keime« und »Anlagen«. Sie bildeten die »in

der Natur eines organischen Körpers (Gewächses oder Tieres) liegenden Gründe einer bestimmten Auswicklung«.¹⁷ Als »versteckte innere Vorkehrungen«, die für eine Art typisch sind, ermöglichten die Keime und Anlagen deren Anpassung an ihre jeweilige Umwelt.

Ungeachtet dieser Weichenstellungen wird das Konzept ›Vererbung‹ aber erst im Laufe des 19. Jahrhunderts zu einem festen biologischen Terminus. Diese Entwicklung vollzieht sich offenbar zuerst im Französischen: Seit Ende des 18. Jahrhunderts erscheinen in Frankreich zahlreiche Abhandlungen über erbliche Krankheiten, die eine individualistische Interpretation des Phänomens der Vererbung vorbereiten (s.u.). Anhand von Lexikoneinträgen lässt sich der langsame Wechsel in der Rede von ›erblichen Krankheiten‹ (»maladies héréditaires«) zu ›Vererbung der Krankheiten‹ (»hérédité dans les maladies«), der sich in den 1830er Jahren vollzieht, nachzeichnen.¹⁸ Das Substantiv (»hérédité«) taucht daneben in der Botanik bereits in den frühen Schriften A.-P. de Candolles aus dem zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts auf.¹⁹ Die allmähliche Ersetzung des Adjektivs durch das Substantiv kann als Symptom für die Verselbständigung der Sache, für den Übergang einer Analogie zu einer eigentlichen Beschreibung gedeutet werden. Die terminologische Verfestigung spiegelt damit eine sich langsam entwickelnde Konzeptualisierung des Problems, eine Reifikation des Sachverhalts: Ausgehend von einer Metapher aus dem rechtlichen Bereich wandelt sich die Wortverwendung zu einer eigentlichen, direkten Beschreibung, die einen besonderen kausalen Mechanismus impliziert und mit einem Erklärungsanspruch verbunden wird.²⁰

Mitte des Jahrhunderts wiederholt sich die französische Entwicklung auch in anderen europäischen Sprachen: So verbreitet sich das englische ›heredity‹ in der Mitte des Jahrhunderts²¹, ebenso wie der verwandte Ausdruck ›inheritance«²². Im Deutschen erscheint ›Vererbung‹ als biologischer Begriff seit Mitte der 1840er Jahre in Artikeln und Lexikoneinträgen. In einem Eintrag zur »Pferdezucht« heißt es in einer wissenschaftlichen Enzyklopädie 1845: »Bei der Pferdezucht muß [...] Vererbung der Eigenschaften der Zuchtpferde auf ihre Nachzucht als eine Hauptsache erscheinen. Diese Vererbung ist treu, wenn sich die Eigenschaften der Zuchtpferde in gleicher Vollkommenheit wieder bei den Fohlen zeigen; beständig, wenn sie auch wieder von den Fohlen auf die weitere Nachzucht vererbt werden; zufällig, wenn sich in einer Zucht auf einmal bessere Eigenschaften finden, als solche bei den Ältern zu treffen waren.«²³

Seit Mitte der 1850er Jahre wird der Ausdruck in die Titel von Monografien übernommen.²⁴ Dominant ist aber weiterhin die juristische Bedeutung; erst seit den 1880er Jahren wird das Wort zu einem einschlägigen biologischen Terminus.²⁵

Antike Vererbungstheorien

Ansätze einer Vererbungstheorie finden sich seit der Antike und in Form von Volksweisheiten in vielen Kulturen. Ausgangspunkt für diese Ansätze bilden Beobachtungen von Familienähnlichkeiten und der Weitergabe von Merkmalen von einer Generation zur nächsten. Auch die Jahrtausende alte Praxis der Züchtung von Pflanzen und Tieren basiert ganz allgemein auf der Erfahrung der Vererbung von Eigenschaften. Die alten Theorien der Vererbung gehen allerdings in vielen Aspekten nicht von der Erfahrung, sondern von ideologischen Annahmen aus (z.B. der Dominanz des männlichen Elternteils in der Formung der Nachkommen). Die antiken Vererbungstheorien werden meist unter dem Stichwort ›Generation‹ (Zeugung, Fortpflanzung) dargestellt.

Eine eher eigenwillige, nicht weit verbreitete Vorstellung von der Vererbung entwickelt Aristoteles. Nach dieser Theorie werden die Merkmale durch das vom männlichen Samen getragene Formprinzip vom Vater auf seine Nachkommen übertragen; der weibliche Beitrag besteht allein in der Bereitstellung des Materials.²⁶ Das Wesentliche und Allgemeine eines Individuums, seine Art (»εἶδος«), wird dabei mittels des (männlichen) Samens und »in codierter Form als Bewegungsimpuls« (Rapp und Wagner 2005)²⁷ auf das weibliche Menstruationsblut übertragen und bewirkt die sukzessive (»epigenetische«) Gestaltung des Embryos hin zu der arttypischen Form des erwachsenen Tieres (↑Entwicklung). Die Entscheidung für ein Geschlecht ergibt sich nach der aristotelischen Vorstellung aus einem Wettstreit zwischen dem manifesten männlichen und dem latenten weiblichen Bewegungsprinzip.²⁸

Im Gegensatz zu dieser aristotelischen Lehre geht die in der Antike weiter verbreitete Theorie von einem weitgehend gleichberechtigten Beitrag beider Geschlechter an der Bildung der Nachkommen aus (»doppelte Samentheorie«).²⁹ Eine Beobachtung, die diese Theorie stützt, ist die Tatsache der Ähnlichkeit der Nachkommen mit beiden Eltern. Ein häufiges Element der antiken Vererbungstheorien ist die Hypothese der *Pangeneses*, d.h. die Annahme, die weitergegebenen Keime seien aus allen Teilen des Körpers des Elternorganismus gebildet worden. In den hippokratischen Schriften heißt es: »Bei den Menschen geht der Samen sowohl des Weibes als

auch des Mannes vom gesammten Körper aus, und zwar von schwachen Teilen schwacher, von kräftigen Teilen kräftiger.«³⁰ Eine weitere Theorie, die sich daran leicht anschließen lässt, ist die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften (↑Lamarckismus). Als Erklärung der angeblich beobachteten Vererbungsform – z.B. einer bei den Nachkommen wiederkehrenden Wunde der Eltern³¹ – nehmen bereits die Hippokratiker und die Vorsokratiker Anaxagoras, Demokrit und Leukipp einen Mechanismus der Vererbung an, nach dem der Same aus Säften von allen Regionen des Körpers gebildet wird, die Merkmale der Nachkommen also von allen Teilen des Körpers ihrer Eltern bestimmt werden.³²

Die heute so selbstverständliche Annahme einer materiellen Kontinuität von Stoffen in der Vererbung, d.h. die Vorstellung, die Grundlage der Vererbung bestehe in der Weitergabe von Substanzen von den Eltern auf die Nachkommen, ist in der Antike und bis in die Neuzeit nicht verbreitet. In vielen Vererbungstheorien – so auch bei Aristoteles – werden eher besondere Kräfte als die Kontinuität von Stoffen für die Ähnlichkeit von Eltern und Nachkommen angenommen. Weil die Kräfte häufig so vorgestellt werden, dass sie aus ungeformter Materie Lebewesen hervorbringen (und damit auch eine ↑Urzeugung bewirken) können, sind die meisten frühen Vererbungstheorien rückblickend eher als »epigenetisch« denn als »präformistisch« zu bezeichnen (↑Entwicklung).

Konstanz der Typen

Bis ins 19. Jahrhundert ist es die Idee von der Konstanz der Typen, die das wesentliche Schema für die Erklärung der organischen Ähnlichkeiten liefert. Die Weitergabe einzelner Merkmale in einer genealogischen Reihe wird später überhaupt erst als ein eigenständiges Phänomen wahrgenommen. Wenn vor dem 19. Jahrhundert von der Weitergabe von Merkmalen die Rede ist, dann nicht in Bezug auf die eine Art kennzeichnenden Eigenschaften, sondern in Bezug auf individuelle Abweichungen und insbesondere Krankheiten (die »erblichen Krankheiten«; s.o.).³³ Von einer konturierten Theorie der Vererbung kann daher vor dem 19. Jahrhundert nicht die Rede sein.³⁴ In den Diskussionen des 18. Jahrhunderts wird die Konstanz der Arten meist noch als Ausdruck eines gottgegebenen Plans der Natur verstanden; Erklärungen, die vom Individuum ausgehen, sind die Ausnahme. Erst allmählich beginnt sich die Analyse von der Ebene der Arten auf die der Elemente von einzelnen Organismen, die in der Vererbung weitergegeben werden, zu verschieben. Als Ergebnis dieser Verschiebung können individuell unterschiedliche

Agenten mit spezifischen Effekten als die materiellen Träger der Vererbung identifiziert werden. Die Etablierung der Zellenlehre am Ende der 1830er Jahre spielt in dieser Verschiebung eine bedeutende Rolle, denn auf ihrer Grundlage können die *Zellen* als Träger von spezifischen, individuell unterschiedlichen Merkmalen bestimmt werden. Allenfalls in der Praxis der Züchter, nicht aber innerhalb der zentralen biologischen Theorien kann vor dem 19. Jahrhundert von einer Herausbildung des Konzepts der Vererbung gesprochen werden. Auch erst im 19. Jahrhundert wird eine enge Verbindung zwischen der Konstanz der Arten und der Ähnlichkeit von Individuen innerhalb einer Familie gesehen, so dass der Begriff der Vererbung damit im Rahmen von Theorien der Taxonomie und Evolution eine Bedeutung gewinnen kann.

Im Laufe des 18. Jahrhunderts wird die Vererbung zunehmend als Übertragung von stofflichen Bestandteilen eines Organismus an seine Nachkommen verstanden. So macht Mitte des Jahrhunderts P.L.M. Maupertuis bestimmte materielle Teile für die Vererbung verantwortlich (»Teilchentheorie der Vererbung«): »la liqueur séminale de chaque espece d'animaux contient une multitude innombrable de parties propres à former par leurs assemblages des animaux de la même espece«.³⁵ Die Teilchen im Samen bewirken nach der Auffassung Maupertuis' dabei nicht nur eine artspezifische Formung der Merkmale, sondern sie reproduzieren in direkter Weise die Eigenschaften der Individuen, von denen sie stammen (»les parties propres à former des traits semblables à ceux de cet individu«).³⁶ Die spezifische Form eines individuellen Tieres wird also über seine Samenteilchen an seine Nachkommen weitergegeben; die Teilchen werden direkt für die Bildung der (phänotypischen) Merkmale seiner Nachkommen verantwortlich gemacht. Ein Vorläufer Mendels wird Maupertuis mit dieser Auffassung aber doch nur in Ansätzen, weil er nicht den gesamten Phänotyp in einzelne Merkmale zerlegt und weil er v.a. die Merkmale nicht in verschiedenen Kombinationen und über mehrere Generationen hinweg studiert.

Auch C. de Bonnet, ein dezidiert Anhänger der Präformationstheorie der ↑Entwicklung, postuliert 1764 in seinen Untersuchungen des Süßwasserpolyphen in den Eltern enthaltene *Keime* (»Germe préexistant«) oder bestimmte *organisierte Teilchen* (»certaines Particules préorganisées«) als die Grundlage der Weitergabe von Merkmalen.³⁷ Die Keime stellt Bonnet sich als eine Art Repräsentation des Organismus vor (»une sorte de représentation du Polype«).³⁸ Im Extremfall der Präformationstheorie besteht die Repräsentation in einer nur verkleinerten

Ausführung des ganzen Organismus, so dass die Vererbung im Wesentlichen in einer Vonselbständigung und anschließendem Wachstum der Keime besteht. Problematisch ist für diese Sicht allerdings – ebenso wie für Aristoteles' Theorie – die Tatsache, dass ein Organismus häufig beiden Elternteilen ähnlich sieht. Bekannt werden in diesem Zusammenhang die Untersuchungen Maupertuis' zur Polydaktylie in einer Berliner Familie, die eine Vererbung durch beide Elternteile belegt. Maupertuis und Buffon nehmen diese Evidenz als Argument gegen die Präformationstheorie.³⁹

Ein persistentes Problem, das die alte Typentheorie an ihre Grenzen führt, ist die Beobachtung, dass nicht nur arttypische Eigenschaften von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, sondern auch unwesentliche, akzidentelle Merkmale. Würde alle Vererbung über eine die Typen konstant erhaltende Kraft erfolgen, die nur gelegentliche Schwächen und umweltbedingte Abweichungen zulässt, dann dürften die unwesentlichen Merkmale nicht in gleicher Weise erblich sein wie die arttypischen. Die Erscheinung von untypischen Eigenschaften des Menschen, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, beginnt seit Ende des 18. Jahrhunderts den Blickpunkt der Aufmerksamkeit auf das Phänomen der individuellen Vererbung zu lenken. Besonders auffallend sind in dieser Hinsicht die erblichen Krankheiten, die ja gerade vom Typus abweichende Erblichkeiten bilden. Die Debatte unter den Medizinern ist anfangs noch von dem Streit um die stoffliche Natur des Erbfaktors bestimmt: Wie in anderen Auseinandersetzungen stehen sich auch hier die Humoralisten, die flüssige Faktoren postulieren, und die Soliditisten, die einen festen Stoff annehmen, gegenüber. Im Hintergrund vollzieht sich dabei aber der entscheidende Schritt hin zu einer Theorie der Vererbung, die vom Individuum, und nicht vom Typus ausgeht. In diese Richtung weisen die Untersuchungen J.F. Meckels, der 1812 in seinem »Handbuch der pathologischen Anatomie« des Menschen viele Eigenschaften und Merkmalskomplexe zusammenstellt, die Abweichungen vom Typus darstellen, aber trotzdem vererbt werden (»Monstrositäten«).⁴⁰

Von anderen Autoren des 19. Jahrhunderts wird die Erblichkeit psychischer Eigenschaften und Krankheiten des Menschen näher untersucht.⁴¹ Mit dem Aufkommen des Darwinismus in der zweiten Jahrhunderthälfte wird die Erblichkeit einer Vielzahl von Fähigkeiten und psychischen Dispositionen des Menschen behauptet, u.a. der Intelligenz, der Sittlichkeit und der Genialität.⁴² Meist enthalten diese Analysen Kurzschlüsse von dem wiederholten

Auftreten eines Merkmals in einer Familie auf seine biologische Vererbung – das konstante kulturelle und soziale Milieu der Familien wird dagegen nicht berücksichtigt. Politisch wirksam werden diese Vererbungstheorien in Programmen der Eugenik und Rassenhygiene.

Die Züchtungsforschung und deren Terminologie

Die Annahme einzelner materieller Körper als Erklärungsgrundlage für die Konstanz der Arten und damit für die Vererbung wird auch durch Ergebnisse der angewandten Züchtungsforschung befördert. Diese Forschung analysiert den Prozess der Vererbung auf der Ebene von Individuen und stellt hier Konstanz, aber auch Variation fest und entwickelt für diese Verhältnisse eine eigene Sprache.⁴³ Ausdrücke wie ›Anlage‹, ›Erblichkeit‹, ›Veredelung‹, ›Inzucht‹, ›Erbfehler‹ oder ›Rückschlagen‹ haben ihren Ursprung in der angewandten Züchtungsforschung.⁴⁴ Weil es dabei um generationenübergreifende Verhältnisse geht und in der Hybridisierung auch die Verschmelzung von Arten möglich wird, geraten die etablierten ontologischen Kategorien von ›Individuum‹ und ›Art‹ insgesamt in Bewegung und werden unscharf: »genetic systems [...] are systems of exchange that systematically cut across notions of a one-to-one relationship between individuals and species. Individuals of different kinds merge in hybridization to form individuals of a new, third kind, and the borders of kinds become permeable as a consequence« (Müller-Wille 2007).⁴⁵ Die frühe Hybridisierungsforschung und später Biochemie, Mikrobiologie und Genetik etablierten eine Untersuchungsebene, die die ›hergebrachte Dichotomie von Art und Individuum systematisch unterließ‹ (Rheinberger & Müller-Wille 2009).⁴⁶

Ein Ergebnis der Züchtungsforschung lautet, dass eine Ähnlichkeit eines Organismus nicht allein mit seinen unmittelbaren Vorfahren bestehen kann, sondern auch mit weiter entfernten Verwandten. Maupertuis bemerkt Mitte des 18. Jahrhunderts, dass es Lebewesen gibt, die zwar nicht ihren Eltern, wohl aber ihren Großeltern ähneln.⁴⁷

Im Deutschen wird für dieses Phänomen des Wiederauftauchens von Merkmalen, die nicht bei den Eltern, aber bei den weiter zurückliegenden Vorfahren vorhanden waren (›verborgene Merkmale‹), seit den 1770er Jahren der Ausdruck **Zurückschlagen** (seit 1810 meist *Rückschlagen*) verwendet (Prizelius 1777: »ein Füllen auf das dritte Glied zurück schlagen kann«⁴⁸; von Burgsdorf 1787: »aus dem Saamen in die Urart zurückschlagen [bei der Baumzucht]«⁴⁹; Thaer 1804: »Zurückschlagen der Race [bei Schafen]«⁵⁰; Anonymus 1811: »Rückschläge dieser Frucht

[bei Roggen]«⁵¹; Thaer 1812: »Zurückschlagen der Gattung [bei Rindern]«⁵²; Sebald 1815: »Rückschläge«: »das Anerben [...] nach den Voreltern«⁵³; Justinus 1815: »Rückschläge [in der Zucht von Pferden]«⁵⁴; von Tennecker 1825: »Rückschläge auf ihre Vorfahren [bei Pferden]«⁵⁵; Voigt 1835: »Rückschlagen« in Bezug auf die ungewöhnliche Form der Füße bei Menschen, die es erlaubt, in affenartiger Weise Gegenstände mit ihnen zu ergreifen⁵⁶; Gärtner 1849: »Rückschläge«⁵⁷).

Im Englischen ist für dieses Phänomen seit den 1830er Jahren der Ausdruck **Reversion** in Gebrauch (Blackadder 1834: »the reversion of wheat into grass«⁵⁸; [Karkeek] 1841: »reversion to an original breed«⁵⁹; Darwin [1842]: »reversion«⁶⁰; Darwin 1859: »to the subject of reversion, I may here refer to a statement often made by naturalists – namely, that our domestic varieties, when run wild, gradually but certainly revert in character to their aboriginal stocks«⁶¹).

Im Französischen wird dafür schließlich der Ausdruck **Atavismus** geprägt (abgeleitet von lat. *atavus* »Vorfahre, Urgroßvater«). Als Urheber dieses Wortes gilt der französische Botaniker A.N. Duchesne, ohne dass aber klar ist, in welcher Schrift er den Terminus einführt.⁶² Darwin vermutet, dass es in seinem Werk über die Naturgeschichte der Erdbeeren von 1766 der Fall ist⁶³; wahrscheinlich verwendet Duchesne ›Atavismus‹ aber erst später⁶⁴. M. Sageret bestimmt den Begriff 1825 – schon unter Verweis auf Duchesne – als eine Ähnlichkeit eines Organismus mit seinen älteren Vorfahren oder indirekten Verwandten (z.B. den Onkeln und Tanten) (»la ressemblance que les plantes et les animaux peuvent avoir avec leurs ascendants«).⁶⁵ Im Französischen wird der Ausdruck seit den 1830er Jahren häufig verwendet⁶⁶; später auch im Englischen⁶⁷ und Deutschen⁶⁸.

Das Phänomen des Rückschlagens dient als Beleg für die Anschauung, dass die geerbten Merkmale unvermischt in einem Organismus bestehen bleiben und in den Nachkommen wieder zum Ausdruck kommen können, auch wenn sie nicht sichtbar sind. Darüber hinaus gibt das Vorkommen der Atavismen eine Rechtfertigung für den grundlegenden Ansatz der Genetik, Organismen in isolierte Merkmale zu zergliedern, die als Ergebnis der Wirkung einzelner genetischer Einheiten gebildet werden (also den »Atomismus« der Genetik). Das Phänomen des Wiederauftauchens von Merkmalen der Vorfahren, die viele Generationen hindurch verborgen sind, ist bereits in der Antike bekannt und wird von Aristoteles und Lukrez beschrieben.⁶⁹

»Gesetze der Vererbung«

Zu einem einheitlichen Gegenstand wird die Vererbung u.a. durch die Untersuchung von »Gesetzen der Vererbung«. Bereits C. von Linné spricht 1737 von *inneren Gesetzen der Fortpflanzung* (»generationis inditas leges«), nach denen die Formen (»formae«) von Pflanzen immer ähnliche Formen hervorbringen⁷⁰ – diese Gesetze sind für Linné aber nicht speziell biologischer Art, sondern vielmehr universale Gesetze der Konstanz⁷¹. Denn gerade Linné konzipiert das Geschehen der Fortpflanzung als eine »rein formale Folgebeziehung«, die »jeder materiellen Bestimmung« entkleidet ist (Rheinberger & Müller-Wille 2009).⁷² Die Fortpflanzung besteht für Linné daher auch nicht in einer neuen Schöpfung, sondern lediglich in einer fortgesetzten Zeugung (»nova creatio nulla; sed continuata generatio«).⁷³

Zu einem festen Terminus wird der Ausdruck *Vererbungsgesetze* erst im 19. Jahrhundert. Außerhalb eines juristischen Zusammenhangs erscheint er zuerst in den frühen 1830er Jahren im Französischen. Die neu gegründete Pariser Anthropologische Gesellschaft formuliert 1832 einige *Gesetze der organischen Vererbung* (»lois de l'hérédité organique«), von denen das erste die Ähnlichkeit der Nachkommen mit ihren Eltern in physischer und psychischer Hinsicht feststellt (»Tout enfant à sa naissance hérite plus ou moins des instincts, des sentimens, de l'intelligence de son père, de sa mère ou de ses aïeux, et il leur ressemble au moral comme au physique«).⁷⁴ Auch in Bezug auf Krankheiten wird der Ausdruck bereits in den 1830er Jahren verwendet (Anonymus 1833: »les lois de l'hérédité des tubercules«).⁷⁵

Im Deutschen ist die Formulierung bis in die 1830er Jahre ausschließlich im rechtswissenschaftlichen Sinne in Gebrauch; danach erscheint sie vereinzelt im biologischen Kontext, v.a. im Bereich der Pflanzen- und Tierzüchtung, zunächst im Singular, in den 1840er Jahren auch im Plural (Heine 1836: »Die Lehre von der Verschiedenheit des individuellen Lebens bei der Zeugung umfasst das Gesetz der Vererbung«⁷⁶; M. 1837: »Das Gesetz der Vererbung ist die Basis der Veredlung in der Thierzucht«⁷⁷; Petri 1838: »das Gesetz der Vererbung, als Basis der Veredlung«⁷⁸; Heine 1844: »das Gesetz der Vererbung [bei landwirtschaftlich genutzten Pflanzen]«⁷⁹; Stark 1838/44: »Gesetz der Vererbung von Krankheiten«⁸⁰; With 1844: »Der Examinand muß die Gesetze der Vererbung und die Regeln kennen, die man bei der Verbesserung und Veredlung der Hausthiere, bei der Racebildung, der Auswahl, Behandlung und Paarung der Zuchtthiere wahrzunehmen hat«⁸¹; Siemers 1852: »[Es] finden dabei, wenn Vater und Mutter zwei ver-

schiedenen Familien angehören, eigenthümliche Gesetze der Vererbung statt«⁸²). In der zusammengezogenen Form *Vererbungsgesetze* erscheint der Ausdruck in den 1850er Jahren (Haubner 1854: »Nach den Vererbungsgesetzen kommt dem Geschlechte (Hengsten und Stuten) eine gleiche Vererbungskraft zu«⁸³).

P. Lucas, der in einem umfangreichen Werk aus den Jahren 1847-50 als einer der ersten die Vererbung von psychischen Eigenschaften untersucht, unterscheidet darin zwischen einem *Gesetz der Vererbung* (»loi d'hérédité«) und einem *Gesetz der Angeborenheit* (»loi d'innéité«). Während sich das erste auf die Konstanz der für eine Art typischen Merkmale bezieht (»[L]es variations et déviations du type spécifique des êtres«), betrifft das zweite die erbliche Weitergabe individueller Eigenarten und Krankheiten (»les variations et modifications de la nature première«) (darunter auch im Leben des Individuums erworbene).⁸⁴

Auch C. Darwin spricht in seinem zu Lebzeiten nicht publizierten Essay von 1844⁸⁵ und in seinem Hauptwerk von 1859 – das nach H.-J. Rheinberger und S. Müller-Wille (2009) der »erste groß angelegte Versuch zu einer allgemeinen Theorie der Vererbung« ist⁸⁶ – von *Gesetzen der Vererbung* (»laws of inheritance«⁸⁷), und zwar im Kontext der Züchtungsforschung. E. Haeckel, der einflussreichste Anhänger Darwins in Deutschland, verwendet 1868 in seinen Vorträgen über Entwicklungsgeschichte ebenfalls diesen Terminus (»Vererbungsgesetze«⁸⁸). Haeckel unterscheidet bereits 1866 zwischen »Gesetzen der konservativen Vererbung«, d.h. einer Vererbung erbter Eigenschaften, und »Gesetzen der progressiven Vererbung«, d.h. einer Vererbung erworbener Eigenschaften (↑Lamarckismus). Das erste der haeckelschen Vererbungsgesetze lautet: »Bei den meisten Organismen sind alle unmittelbar auf einander folgenden Generationen einander in allen morphologischen und physiologischen Charakteren entweder nahezu gleich oder doch sehr ähnlich.«⁸⁹

Die wissenschaftliche Erforschung der Gesetze der Vererbung beginnt bereits in den 1820er Jahren.⁹⁰ M. Sageret bemerkt 1826 in der Züchtung von Pflanzen, dass die Merkmale der Eltern als voneinander getrennte Einheiten an ihre Nachkommen weitergegeben werden und sich nicht miteinander vermischen.⁹¹ Ähnliche Ergebnisse findet in den 1850er Jahren C. Naudin bei seinen Züchtungsexperimenten (v.a. mit Kürbissen) und betrachtet hybride Organismen daraufhin als Mosaik, in denen die elterlichen Merkmale getrennt bleiben und auch getrennt an die Nachkommen weitergegeben werden.⁹² Naudin formuliert

»Jedes von den [...] hybriden Merkmalen [einer Kreuzung in der ersten Generation] gleicht dem einen der beiden Stammmerkmale [der Eltern] entweder so vollkommen, daß das andere der Beobachtung entschwindet, oder ist demselben so ähnlich, daß eine sichere Unterscheidung nicht stattfinden kann« (10).

»[D]ie Hybriden je zweier differierender Merkmale [bilden] Samen [...], von denen die eine Hälfte wieder die Hybridform entwickelt, während die andere Pflanzen gibt, welche konstant bleiben und zu gleichen Teilen den dominierenden und rezessiven Charakter erhalten« (17).

»[Es ist] der faktische Beweis geliefert, daß konstante Merkmale, welche an verschiedenen Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Kombination möglich sind« (23).

Tab. 290. *Drei Gesetze der Vererbung nach Mendel (1865; Braunschweig 1970).*

auch bereits in qualitativen Beschreibungen die Regelmäßigkeiten bei der Vererbung, die später von G. Mendel genau erfasst werden, so die Einförmigkeit im Aussehen (»une grande uniformité d'aspect«) der Individuen der ersten Kreuzungsgeneration und die ungeordnete Variation (»une variation desordonnée«) in der zweiten Generation.⁹³

Qualitative Ergebnisse, die bereits das mendelsche Gesetz der Merkmalsspaltung in der zweiten Kreuzungsgeneration einschließen, erhält der katholische Pfarrer J. Dzierzon ausgehend von seinen Kreuzungsversuchen mit Honigbienen. Er zeigt bereits Mitte der 1840er Jahre, dass die Drohnen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen (↑Fortpflanzung/Parthenogenese).⁹⁴ Bei der Kreuzung deutscher und italienischer Bienen erhält er in der zweiten Generation eine Aufspaltung der Merkmale. 1854 schreibt Dzierzon, wenn die Königin »schon aus Bastardbrut entstanden« sei, »kann sie auch unmöglich reine Drohnen erzeugen, sondern sie erzeugt halb italienische, halb deutsche Drohnen, aber merkwürdig nicht der Art, sondern der Zahl nach, als falle es der Natur schwer, beide Arten zu einer Mittelrasse zu verschmelzen«.⁹⁵ Allein die quantitative Auswertung dieser Beobachtungen verhindert es, dass Dzierzon vor Mendel ein grundlegendes Vererbungsgesetz zahlenmäßig formuliert.

Als erste voll entwickelte Theorie der Vererbung, die das Problem isoliert von anderen physiologischen Komplexen (z.B. dem der Entwicklung) thematisiert, gilt der Ansatz von P. Lucas in den Jahren 1847-50.⁹⁶

Mendels Kreuzungsexperimente

Zwar liegen die Anfänge einer Theorie der Vererbung, die von der getrennten Weitergabe von diskreten Merkmalsträgern ausgeht, schon in den 1850er Jahren, als eigentlicher Begründer dieser Auffassung gilt aber G. Mendel. Mendel bezeichnet die Erbräger als »Factoren« und beschreibt ihre unabhängige Weitergabe (d.h. freie Kombinierbarkeit) von einer Generation in die nächste. Er betrachtet sie aber nicht – zumindest nicht eindeutig, wie oft behauptet – als physische (feste oder flüssige) Körperchen; er spricht lediglich von der »materiellen Beschaffenheit und Anordnung der Elemente«, die die »constanten Gesetze« der Entwicklung begründen.⁹⁷ Mendel gilt damit zumindest nicht eindeutig als der Begründer der Teilchentheorie der Vererbung.

Mendel führt ausgiebige quantitative Untersuchungen über das Auftreten der Merkmale bei Kreuzungsversuchen (zunächst an Erbsen) durch. Seine Methode ist dabei durch die Auswahl einiger weniger isolierter Merkmale, ein einfaches Symbolsystem, die Züchtung über mehrere Generationen und die genaue Auszählung und statistische Auswertung der Ergebnisse gekennzeichnet. Er findet dabei konstante Ergebnisse, die er in einfachen Regeln zusammenfasst: Seit der »Wiederentdeckung« der Ergebnisse Mendels im Jahr 1900⁹⁸ ist es üblich, diese als drei getrennte Regeln oder Gesetze zu formulieren (vgl. Tab. 291)⁹⁹: (1) die »Prävalenz-Regel« (Correns 1905)¹⁰⁰, später meist »Uniformitätsgesetz« genannt: Die erste Kreuzungsgeneration von Individuen unterschiedlicher Merkmale weist homogene Merkmale auf (bei »dominanten« Merkmalen setzt sich das Merkmal eines Elternteils durch; in anderen Fällen steht die Ausprägung des Merkmals zwischen denen der Eltern; ↑Gen); (2) das »Spaltungsgesetz« (de Vries 1900)¹⁰¹: In der zweiten Generation erscheinen die Merkmale wieder, die vorher verdeckt wurden (durch Dominanz oder Vermischung), und zwar in konstanten quantitativen Verhältnissen (im Verhältnis 3:1 im Falle der Dominanz; im Verhältnis 1:2:1 im Falle eines intermediären Erbgangs); (3) das »Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale« (Correns 1905)¹⁰², von Correns 1900 auch »die Mendel'sche Regel«¹⁰³ genannt: Bei der Kreuzung von Pflanzen mit mehreren verschiedenen Merkmalen ergibt sich eine freie Kombination der Merkmale. Jedes Merkmal wird also unabhängig von den anderen und ohne Vermischung weitergegeben. 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 durch-

einander gewürfelt werden« könnten.¹⁰⁴ Correns weist aber auch bereits darauf hin, dass dies nicht für alle Merkmale gilt, weil es »gekoppelte Merkmale« gebe¹⁰⁵ (↑Gen).

Mendel gewinnt seine Ergebnisse mit einer sauberen experimentellen Methodik, die Vorversuche und Kontrollen einschließt. Bemerkenswert ist allerdings, dass die empirischen Versuchsergebnisse Mendels – wie spätere Analysen zeigen – besser zu seiner Theorie passen als sie es mit seinem Material und seinen Methoden konnten. Es werden daher – zuerst 1936 von dem Populationsgenetiker R.A. Fisher – Vorwürfe der zumindest unbewussten Manipulation erhoben.¹⁰⁶

Das Neue in Mendels Ansatz liegt primär nicht in einer besonderen Entdeckung, sondern in der konzeptionellen Analyse, die eine eigene Untersuchungsebene schafft: die Ebene der genetischen Faktoren.¹⁰⁷ Erst auf dieser neuen Untersuchungsebene gelingt es ihm, die später so genannten »Gesetze der Vererbung« aufzustellen. Diese ergeben sich aus der einfachen Annahme einer unabhängig voneinander erfolgenden Weitergabe der Merkmalsträger. Mendels primärer Fokus gilt jedoch noch nicht der Vererbung (für die er aber in der Retrospektive bekannt wird), sondern dem Phänomen der Hybridisierung für die Entstehung neuer Arten (er ist damit in einer botanischen Tradition verankert, die aus dem 18. Jahrhundert stammt).

Weil Mendel viele Auffassungen, die im 20. Jahrhundert als *Mendelismus* bekannt werden, selbst nicht vertritt, wird bezweifelt, ob er selbst *Mendelianer* genannt werden kann.¹⁰⁸ So konzipiert Mendel die genetischen »Faktoren« nicht als materielle Teilchen, und die Unterscheidung zwischen dem (genotypischen) Potenzial für ein Merkmal und dem (phänotypischen) Merkmal selbst vollzieht er noch nicht (sondern erst Nägeli, Correns und besonders prominent Johannsen 40 Jahre später; ↑Genotyp/Phänotyp). Mendel verfügt auch noch nicht über die Einsicht, dass viele Merkmale von einem Paar von Merkmalsträgern (Allelen) bestimmt werden.¹⁰⁹

Trotzdem führt Mendel aber einige theoretische Innovationen ein, die seinen Ansatz von der älteren Hybridisierungsforschung deutlich unterscheidet. So vollzieht er den entscheidenden Schritt, nicht mehr die Arten selbst, sondern Merkmale von Individuen als die Elemente der Hybridisierung zu analysieren. Mendel gebraucht in diesem Zusammenhang auch den Ausdruck »Faktor«, um die genetische Grundlage der Merkmale zu bezeichnen – in der Züchtungsforschung, so z.B. noch 1849 bei K.F. Gärtner, erscheint der Ausdruck »Faktor« dagegen zur Bezeichnung der

Prävalenzregel oder Uniformitätsgesetz

»Von den beiden antagonistischen Eigenschaften [der Eltern] trägt der Bastard stets nur eine, und zwar in voller Ausbildung. Er ist somit von einem der beiden Eltern in diesem Punkte nicht zu unterscheiden. Mittelbildungen kommen dabei nicht vor« (de Vries 1900, 84).

Spaltungsgesetz

»Bei der Bildung des Pollens und der Eizellen trennen sich die beiden antagonistischen Eigenschaften. Sie folgen dabei in der Mehrzahl der Fälle einfachen Gesetzen aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung« (de Vries 1900, 84).

Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale oder Unabhängigkeitsgesetz

»Der Bastard bildet Sexualkerne, die in allen möglichen Combinationen die Anlagen für die einzelnen Merkmale der Eltern vereinigen, nur die desselben Merkmalspaars nicht. Jede Combination kommt annähernd gleich oft vor« (Correns 1900, 166).

Tab. 291. Drei Gesetze der Vererbung nach de Vries (1900) und Correns (1900).

hybridisierten Arten, nicht aber der genetischen Elemente der Vererbung.¹¹⁰ Bezeichnenderweise wechselt Mendel in seinen Darstellungen beständig zwischen den Ausdrücken »Stammarten« (und »Hybridformen«) auf der einen Seite und »Stamm-Merkmal« (und »Hybriden-Merkmal«) auf der anderen Seite. In Mendels Darstellung werden damit die Merkmale und Faktoren zu eigenständigen Akteuren des genetischen Prozesses.¹¹¹

Mendels Atomismus

Nicht die Entdeckung der »Vererbungsgesetze« ist das eigentlich Innovative Mendels, sondern sein Ansatz, den Organismus in unabhängig voneinander variierende Merkmale aufzuteilen, ihn als ein Mosaik von Einzelteilen zu analysieren. Mendel löst sich damit – ebenso wie Darwin (s.u.) –, von der idealistischen Tradition, die den Organismus als eine ganzheitliche Einheit betrachtet, die von umfassenden Korrelationsprinzipien beherrscht wird. Für Mendels Erklärung der organischen Veränderungen ist gerade nicht die wechselseitige Bezogenheit der Teile des ganzen Organismus aufeinander, d.h. dessen funktionale Geschlossenheit, sondern seine Zerlegbarkeit in einzelne, gegeneinander abgrenzbare, unabhängig voneinander weitergegebene und frei miteinander kombinierbare Merkmale ausschlaggebend. Mendel selbst kommt 1866 zu dem Ergebnis, mit seinen Untersuchungen sei »der faktische Beweis geliefert, daß konstante Merkmale, welche an verschiedenen

Generation	in Verhältniss gestellt:					
	A	Aa	a	A	Aa	a
1	1	2	1	1	2	1
2	6	4	6	3	2	3
3	28	8	28	7	2	7
4	120	16	120	15	2	15
5	496	32	496	31	2	31
n				2 ⁿ -1	2	2 ⁿ -1

Abb. 548. Mendels Modell für die Häufigkeitsverteilung von Individuen bei der Kreuzung von Hybriden über mehrere Generationen hinweg. Dargestellt ist die errechnete Anzahl von Individuen, die einem der drei Typen entsprechen: A: reinerbig (»konstant«) und dominant; Aa: hybrid; a: konstant und rezessiv. Vorausgesetzt ist in dem Modell eine gleich große Vermehrungsrate für alle drei Typen von jeweils vier Nachkommen je Pflanze (Ausschluss von Selektion). Die beiden konstanten Formen bringen jeweils nur Nachkommen des eigenen Typs hervor (Ausschluss von Mutationen). Jeder Hybrid bildet in jeder Generation dagegen Nachkommen von allen drei Typen gemäß dem Verhältnis 1A+2Aa+1a. Der relative Anteil der Hybridformen wird im Laufe der Generationen immer kleiner (aus Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereines Brünn 4, 3-47 (Reprint Berlin 1917): 18).

Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Kombination möglich sind.«¹¹²

Bedeutsam ist dabei nicht nur der atomistische Ansatz, den Organismus in unabhängig voneinander weitergegebene Elemente zu zerlegen, sondern auch die genaue quantitative Auswertung der Versuche. In seiner Konstanz verblüffend war v.a. das quantitative Ergebnis, dass die rezessiven Formen (z.B. die grünen Samen) von in ihren genetischen Anlagen verschiedenen miteinander gekreuzten Organismen, die in der ersten Tochtergeneration verschwunden waren, in der zweiten Tochtergeneration im Verhältnis eins zu drei gegenüber der dominanten Form wieder auftauchten. Anders als alle Genetiker bis zum Ende des Jahrhunderts führte dieses Ergebnis Mendel zu der richtigen Einschätzung, dass es nicht viele identische Determinanten für ein Merkmal sind, die an die Nachkommen weitergegeben werden (und die, wie in Weismanns Vorstellung, im Organismus miteinander konkurrieren), sondern dass jedes Merkmal nur von einer Determinante bestimmt wird, die zusammen mit einer Alternativform in den Keimzellen des Organismus vorhanden ist. Das Wiedererscheinen der reinen rezessiven Formen in der zweiten Generation belegt außerdem, dass es nicht zu einer Verschmelzung des genetischen Materials durch die sexuelle Fortpflanzung kommt. Die Merkmalsträger bleiben auch über die Generationen hinweg in ihrer reinen Form erhalten.

Von Mendels Auffassung ist es allerdings noch ein gewisser Schritt zu der bis heute gültigen eigentlichen Teilchentheorie der Vererbung. Diese entspricht einer gemäßigten Form des Präformationismus (↑Entwicklung): Das der Vererbung Zugrundeliegende besteht in der Weitergabe von Stoffen, die in Verbindung mit einer entsprechenden Umwelt die Form des neu entstehenden Organismus determinieren. Der neu gebildete Organismus ist also in gewisser Weise im Keim bereits enthalten. Er ist dort nicht als verkleinertes Vorbild vorhanden, sondern als »Magazin« (Weismann 1892)¹¹³ von stofflichen Elementen, die in gegenseitiger Wechselwirkung den Organismus formen.

Noch vor der Wiederentdeckung Mendels zur Jahrhundertwende kommen andere Genetiker, v.a. H. de Vries und A. Weismann zu einer ähnlichen Hypothese wie dem von Mendel formulierten Unabhängigkeitsprinzip der Merkmale. So konstatiert Weismann 1896, dass, »jeder complicirtere Organismus sich

aus einer sehr grossen Zahl vom Keim aus selbstständig veränderbarer Theile zusammensetzt.«¹¹⁴ Vor allem Erfahrungen aus der Züchtungspraxis bringen Weismann zu der Überzeugung, dass die Merkmale der Organismen einzeln in den Keimzellen repräsentiert sein müssen und unabhängig voneinander variieren können. Wenig später betont auch de Vries den Grundmechanismus der Vererbung als Weitergabe isolierter Partikel und begründet auf dieser These seine Theorie der Mutation: »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.«¹¹⁵

Darwin und die Pangenesis

Für die Wirksamkeit der von C. Darwin angenommenen Selektion in der Natur ist die Tatsache der Vererbung von entscheidender Bedeutung. Er stellt sich in seinem Hauptwerk über den »Ursprung der Arten« von 1859 vor, der Mechanismus der Selektion wirke über die Bewahrung und Anreicherung von kleinen vererbten Veränderungen (»the preservation and accumulation of [in I. Aufl.: infinitesimally] small inherited modifications«¹¹⁶). Darwin nimmt zunächst eine einfache Vererbung durch Mischung der Merkmale der Eltern an (»blending inheritance«; »paint-pot theory of heredity«¹¹⁷).¹¹⁸ Nachdem in den 1860er Jahren kritisch gegen diese Theorie einge-

wendet wird, dass sie mit der Selektionstheorie nicht vereinbar sei, weil sich ihr zufolge eine schnelle Verdünnung der vorteilhaften Merkmalsvarianten ergeben würde (Bowen 1860: »variations [...] are rapidly effaced by crossing the breed«¹¹⁹; später ist meist von »swamping« die Rede), entwickelten Darwin und seine Anhänger genauere Vorstellungen über den Mechanismus der Vererbung.

T.H. Huxley weist 1860 darauf hin, dass eine Vermischung der ererbten Merkmale nicht immer eintrete, diese vielmehr nebeneinander in einem Organismus bestehen könnten oder eine Verdeckung der einen durch andere vorliegen könnte (Dominanz; ↑Gen). Weil selbst Variationen, die zu Monstrositäten führen, in einer Population erhalten bleiben können, müsste dies auch für weniger schädliche Varianten gelten – Huxley antizipiert damit weitgehend die moderne Sicht.¹²⁰ Auch Darwin ist der Auffassung, eine Vermischung der Merkmale in der Natur finde nicht immer statt, weil er aus eigener Anschauung sowohl das Nebeneinanderbestehen von Varianten bei Organismen der gleichen Art als auch das Phänomen der Reversion kennt. Außerdem betont er den negativen Aspekt der Selektion, d.h. die Ausmerzung der nachteiligen Varianten gegenüber dem positiven Aspekt der Auslese der vorteilhaften Merkmale – das Eliminieren eines Großteils der negativen Varianten ermöglicht eine Ausbreitung der vorteilhaften und umgeht das Problem der Mischung.¹²¹

Seit Mitte der 1860er Jahre entwickelt Darwin eine neue Vererbungstheorie, die lamarckistische Elemente enthält.¹²² Diese physiologische Theorie der Vererbung geht von einer Bildung der Keime unter dem Einfluss von Keimchen (»gemmules«) aus, die aus den verschiedenen Teilen des Organismus stammen – er selbst bezeichnet diese Auffassung als **Pangenesis** (unabhängig von Darwin vertritt auch H. Spencer eine Theorie der Pangenesis¹²³). In Darwins Worten impliziert die Hypothese der Pangenesis eine Reproduktion jedes einzelnen Teils des Elternorganismus: »that the whole organization, in the sense of every separate atom or unit, reproduces itself. Hence ovules and pollen-grains – the fertilized seed or egg as well as buds – include or consist of a multitude of germs thrown off from each separate atom of the organism«¹²⁴.

Dem Kern nach wird diese Theorie bereits in der Antike vertreten (s.o.). Die Erklärung der Vererbung durch den Mechanismus der Pangenesis gewinnt v.a. in einer Zeit an Bedeutung, in der die Präformationsvorstellung abgelehnt wird. In Darwins Version ist die Pangenesistheorie besonders geeignet, die Transformation von Arten durch die Vererbung von

1. Keine Vererbung erworbener Eigenschaften

Unterscheidung von erworbenen und vererbten Eigenschaften und Einsicht in die fehlende genetische Basis der erworbenen Eigenschaften

2. Populationsdenken

Konzipierung der Variation als eine Eigenschaft von Populationen, und nicht von Individuen

3. Vererbung als Mittel zum Erhalt der Variation

Überwindung des Antagonismus von Vererbung und Variation, insofern die Vererbung selbst die Erhaltung der Variation in einer Population leistet

4. Natürlichkeit der Variationen

Ablehnung des Verständnisses von Variationen als bloßen Hinzufügungen zur normalen Entwicklung

5. Kontinuum von kleinen zu großen Variationen

Klärung des Verhältnisses von großen sprunghaften Veränderungen (»sports«) und kleinen Variationen

Tab. 292. *Konzeptionelle Schlüsseltransitionen der »Menschlichen Revolution« (nach 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: 11).*

individuell erworbenen Merkmalskombinationen zu beschleunigen. Auch der Vererbungsbegriff insgesamt erfährt damit eine Transformation: Das Problem der Vererbung steht nicht mehr primär im Kontext der Konservierung und Tradierung einer invarianten Struktur, die das Wesen einer Art ausmacht, sondern in der Kombination von Merkmalen, die individuell sehr unterschiedlich sein können und über ihre akkumulierte Veränderung zur Entstehung neuer Arten führen können.¹²⁵ Deutlich wird dies auch daran, dass Darwin die Vererbung nicht in erster Linie als Weitergabe von Ähnlichem bestimmt, sondern gerade das wiederholte Erscheinen von Abweichungen unter gleichen Umweltbedingungen als ein Vorliegen von Vererbung wertet: »when amongst individuals, apparently exposed to the same conditions, any very rare deviation, due to some extraordinary combination of circumstances, appears in the parent [...] and it reappears in the child, the mere doctrine of chances almost compels us to attribute its reappearance to inheritance«.¹²⁶ Außerdem ermöglicht die Pangenesistheorie Darwin, an seiner alten These festzuhalten, die Variation der Organismen sei letztlich immer Ausdruck von Umweltänderungen (1862: »all variability is due to changes in the conditions of life«¹²⁷; ↑Umwelt/Umweltdeterminismus). Vermittelt über individuelle Anpassungen an veränderte Umweltbedingungen finden alle Transformationen von Organismen nach dem Mechanismus der Pangenesis

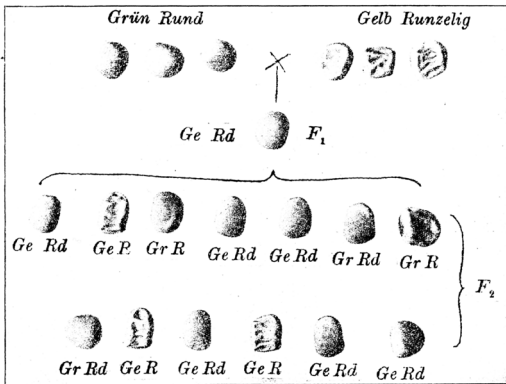


Abb. 549. Vererbung von Sameneigenschaften bei Erbsen nach den Mendelschen Gesetzen. Die Kreuzung von Pflanzen, die über grüne runde Samen verfügen, mit anderen, die gelbe runzelige Samen aufweisen, ergibt in der ersten Tochtergeneration Pflanzen mit einheitlich gelben runden Samen; in der F₂-Generation erfolgt eine Aufspaltung der Merkmale (aus Bateson, W. (1909). *Mendel's Principles of Heredity*, dt. *Mendels Vererbungstheorie*, Leipzig 1914: 15).

schnell Eingang in die Kette der Generationen und damit in die Konstitution einer Art.

Einer experimentellen Prüfung wird Darwins Theorie der Pangenesis von seinem Neffen F. Galton unterzogen: Die Transfusion von Blut von einem Kaninchen zu einem anderen sollte nach Darwins Theorie auch die »gemmules« vom einen Tier zum anderen transportieren und sich auf dessen Nachkommen auswirken.¹²⁸ Der negative Ausgang dieser und ähnlicher Experimente führte zur allmählichen Ablehnung der Theorie.

Mendelismus und Darwinismus

Eine natürliche Allianz bilden die mendelsche Vererbungslehre und die darwinsche Evolutionstheorie, insofern in beiden Ansätzen der Organismus nicht primär als holistische Einheit, sondern als Aggregat von Merkmalen betrachtet wird: In der Vererbungslehre wird die Bildung der Merkmale durch einzelne Faktoren, die Gene, erklärt; in der Evolutionstheorie werden die Merkmale als isolierbare Anpassungen an die Umwelt gedeutet – in beiden Fällen fungiert dabei die atomistische Vereinzelung der Merkmale des Organismus als Voraussetzung der Analyse. Beide Ansätze können somit als merkmalsfokussiert bezeichnet werden; sie bilden zusammen die Grundlage einer reduktionistischen Methodologie, die die Eigenschaften des Organismus ausgehend von seinen Elementen, den Merkmalen, erklärt. Der Organismus wird in dieser Sicht zu einem *Eigenschaftsaggregat*,

wie es J. Schaxel 1922 nennt (↑Form).¹²⁹ In eine Krise gerät dieser Ansatz mit dem Versuch der Identifikation isolierter Merkmale auf genetischer Ebene, weil dort umfassende Wechselwirkungen und Interdependenzen zwischen den genetischen Einheiten bestehen (»Epigenese«).¹³⁰

Ungeachtet dieser konzeptionellen Allianz in gewissen Punkten erwächst aber gerade aus den Reihen der frühen Genetiker am Ende des 19. Jahrhunderts erheblicher Widerstand gegen die Evolutionstheorie. Darwins Vorstellungen von einer kontinuierlichen Variation, die von den »Biometrikern« W.F.R. Weldon und K. Pearson gestützt wird, widersprechen Genetikern wie W. Bateson, die von einer diskontinuierlichen Variation in der Vererbung ausgehen und nur durch diese die Transformation der Arten meinen erklären zu können (↑Mutation; Population).

Haeckel und der Zellkern

Eine materialistische Deutung der Erbllichkeit gibt E. Haeckel 1866, indem er sie als »unmittelbare Uebertragung von materiellen Theilen des elterlichen Organismus auf den kindlichen Organismus« beschreibt.¹³¹ Darüber hinaus bildet die Vererbung für Haeckel ein allgemeines biologisches Prinzip, nämlich das konservative Prinzip der Beharrung, das er dem progressiven Prinzip der Veränderung durch ↑Anpassung an die Seite stellt. Vererbung und Anpassung (»Atavismus und Variabilität«) definiert Haeckel als die beiden physiologischen Funktionen, die »in ihrer beständigen Wechselwirkung die unendlich mannichfaltigen Unterschiede der Organismen bedingen«.¹³² Alle Eigenschaften der Organismen seien durch die Wechselwirkung dieser beiden Funktionen hervorgegangen; es bestehe ein Nebeneinander von zwei grundlegenden Kräften: »dem inneren, auf der materiellen Zusammensetzung des Organismus beruhenden und durch die Fortpflanzung vermittelten Bildungstrieb der Vererbung, und dem äusseren, auf der Gegenwirkung des Organismus gegen die Aussenwelt beruhenden [...] Bildungstrieb der Anpassung«¹³³ (eine Vorläuferkonzeption dieser zwei-Prinzipien-Erklärung findet sich bei Lamarck; ↑Fortschritt). Charakteristisch an dieser Sicht ist die bis in die 1870er Jahre dominante Auffassung, dass es besondere *Kräfte* sind, die für die Vererbung verantwortlich gemacht werden. Ein Wandel dieser Anschauung stellt sich erst mit den detaillierten Untersuchungen zur ↑Befruchtung ein, die in den 1870er Jahren erfolgen und in denen der Nachweis erbracht wird (u.a. durch O. Hertwig), dass es in der Befruchtung zu einer Verschmelzung der Kerne von Ei- und Samenzelle kommt.

Dass es der Zellkern ist, der entscheidend an den Vorgängen der Vererbung beteiligt ist, vermutet Haeckel bereits 1866 (↑Zelle). Ein Argument dafür, das später u.a. von Weismann vorgebracht wird, geht von den Beobachtungen aus, dass der weibliche und männliche Elternteil in gleichem Maße zur Vererbung beitragen und dass der Kern der Teil von Ei- und Samenzelle ist, der eine ähnliche Größe hat. Würde auch das Protoplasma wesentlich an der Vererbung beteiligt sein, müsste der mütterliche Einfluss sehr viel größer sein, weil das Ei wesentlich mehr Material für die befruchtete Zelle beisteuert als die Samenzelle.¹³⁴ Haeckel spekuliert, der Kern diene der »Vererbung der erblichen Charactere«, während das Plasma »die Anpassung, die Accomodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen hat.«¹³⁵ Die geschlechtliche Zeugung besteht nach Haeckel in der »materiellen Verbindung verschiedener Zeugungsstoffe«; deren »wirkliche chemische Mischung« bedinge eine »gemischte Uebertragung der Eigenschaften von beiden Eltern auf das Kind.«¹³⁶

Erst in den 1880er Jahren wird Haeckels Vermutung in Bezug auf den Kern als Träger der »Zeugungsstoffe« experimentell untersucht und bestätigt. Nachdem W. Roux 1883 vermutet, dass die später so genannten Chromosomen an der Weitergabe der vererbten Eigenschaften beteiligt sind¹³⁷, legen die Untersuchungen zur Befruchtung bei Seeigeln durch O. Hertwig (↑Befruchtung) sowie E. Strasburgers Beobachtung, dass bei der Befruchtung einer Orchidee allein der Zellkern aus dem Pollenschlauch austritt, die Verantwortung des Kerns für die Zellteilung zumindest sehr nahe.¹³⁸ Mitte der 1880er Jahre stellen O. Hertwig und A. Kölliker heraus, dass der Kern die organisierte Substanz enthalten muss, die von Generation zu Generation weitergegeben wird und die für die Gestaltbildungsprozesse verantwortlich ist.¹³⁹ Die beiden Aspekte der kontinuierlichen Weitergabe des Erbmaterials (»Transmission«) und der differenzierenden Entwicklung (»Morphogenese«) beginnen sich in dieser Zeit konzeptionell zu trennen und in den beiden Disziplinen der Genetik und Entwicklungsbiologie zu organisieren.¹⁴⁰

Die Wiederentdeckung Mendels

Mendels quantitative Formulierungen der »Vererbungsgesetze« werden bekanntermaßen zunächst wenig beachtet. C. Nägeli, mit dem Mendel in Briefkontakt steht, erkennt nicht die Reichweite der Konsequenzen, auch wenn er selbst zu ähnlichen qualitativen Ergebnissen in eigenen Züchtungsexperimenten kommt: der Uniformität in der ersten

Hybridgeneration und dem Wiedererscheinen der Elternmerkmale in den späteren Generationen (das »Rückschlagen«).¹⁴¹

Erst um die Jahrhundertwende erkennen C. Correns und H. de Vries unabhängig voneinander die Bedeutung der quantitativen Ergebnisse Mendels für die allgemeine Theorie der Genetik.¹⁴² (E. Tschermak gilt heute nicht mehr als unabhängiger Wiederentdecker Mendels.¹⁴³) Die so genannte »Wiederentdeckung« Mendels vollzieht sich allerdings mit einem nicht unerheblichen Anteil von Rückprojektion der Theorien der Entdecker in die Theorien Mendels. Über viele der späteren Auffassungen der »mendelschen Genetik« verfügt Mendel noch nicht (s.o.). Als ein Grund für die späte Rezeption der Ergebnisse Mendels gilt heute seine richtungsweisende, aber für die Zeit untypische konzeptionelle Trennung der Prozesse der Vererbung und Entwicklung.¹⁴⁴ Mendel ist einer der ersten, der das Problem der Vererbung als ein isoliertes Phänomen der Weitergabe (»Transmission«) von Faktoren betrachtet. Daneben standen verschiedene andere Faktoren einer schnellen Rezeption und Akzeptanz der Ansätze und Einsichten Mendels in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts entgegen. Es gehören dazu u.a. die verbreitete Annahme, dass in der Vererbung die Merkmale selbst und nicht ihre materiell verkörperten Anlagen weitergegeben werden und dass es in der Vererbung zu einer Mischung der Merkmale beider Elternteile komme.

Vorstellungen, die denen Mendels ähneln, entwickelt F. Galton in den 1870er Jahren, indem er ebenso wie Mendel eine Vererbung ohne Vermischung der Erbträger postuliert (und dazu besondere materielle Einheiten, die »stirps«, annimmt; ↑Gen).¹⁴⁵ Galton nennt den Grundgedanken dieser Theorie der Vererbung 1885 *Teilchenvererbung* (»particulate inheritance«¹⁴⁶): »each piece of the new structure is derived from a corresponding piece of some older one«¹⁴⁷. Auch Darwin steht einer mischenden Vererbung skeptisch gegenüber, v.a. aufgrund seiner Kenntnis des Phänomens des Rückschlagens der Merkmale zu älteren Formen (»propagation by true fertilisation will turn out to be a sort of mixture, and not true fusion, of two distinct individuals«¹⁴⁸).

Die in gewisser Weise dazu alternative Theorie der Vererbung besteht in der Auflösung der Erbträger bei jeder Kreuzung von Individuen und in der Mischung der Erbträger selbst. Eine derartige Form der Vererbung bezeichnet Galton 1887 als *Mischvererbung* (»blending inheritance«): »In illustrating the effect of perfectly blending inheritance we have merely to mix a glass full of black fluid with a glass full of white fluid and to pour the mixture into two other glasses

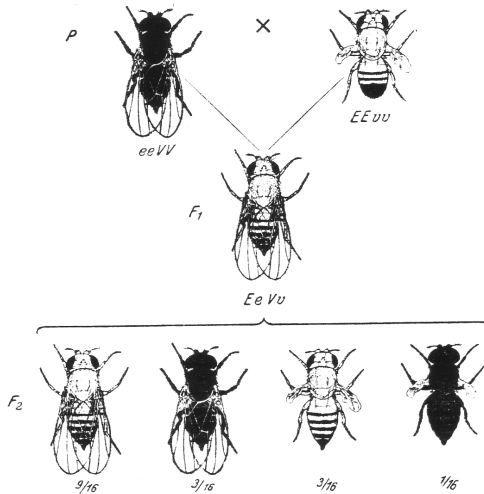


Abb. 550. Kreuzung zweier Rassen der Taufliege (*Drosophila melanogaster*), einer ebenholzfarbigen-normalflügeligen und einer wildfarbigen-stummelflügeligen. Der Erbgang folgt den Mendelschen Gesetzen mit einer homogenen F_1 -Generation und einer Aufspaltung und unabhängigen Kombination der Merkmale in der F_2 -Generation. E: (dominantes) Gen für wildfarbig; e: (rezessives) Gen für ebenholzfarbig; V: (dominantes) Gen für normalflügelig; v: (rezessives) Gen für stummelflügelig (verändert nach T.H. Morgan aus Claus, C., Grobbsen, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie: 75).

which represent the two children«.¹⁴⁹ Galton bezieht den Prozess der Mischvererbung allerdings nicht auf eine Mischung auf der Ebene der genetischen Anlagen, sondern der Merkmale in der phänotypischen Erscheinung.¹⁵⁰ Auf die genetische Ebene bezieht erst W. Bateson den Terminus (1902: »blended inheritance«¹⁵¹). In einer Mischvererbung in diesem Sinne ist keine Trennung der ursprünglichen Anlagen bei Individuen späterer Generationen mehr möglich. Sie widerspricht also auf sehr grundlegende Weise den Ergebnissen Mendels.

»Kontinuität des Keimplasmas«

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts vollzieht sich eine grundlegende Neukonzeption der Vorstellung von Vererbung: In den Mittelpunkt der Aufmerksamkeit rücken die konkreten Entitäten, die als Träger der vererbten Anlagen gelten und denen gegenüber den Individuen, in denen sie realisiert vorkommen, eine Eigenständigkeit und Dauerhaftigkeit zugeschrieben wird. C. Nägeli vergleicht diese Anlagen 1856 mit einem ökonomischen Kapital, das ererbt und vererbt wird und dabei in jeder Generation vermehrt werden könne: Es müsse »eine Anlage

durch eine Reihe von Generationen hindurch sich immer weiter ausbilden können, wie ein Kapital, zu dem jährlich die Zinsen geschlagen werden, sich vergrößert«.¹⁵² Bei E. Haeckel heißt es zehn Jahre später: »Jeder Organismus vererbt dieselben morphologischen und physiologischen Eigenschaften auf seine Nachkommen, die er selbst von seinen Eltern und Vorfahren ererbt hat«.¹⁵³ Die Vorstellung von der Vererbung wird damit einerseits stärker an die Individuen gebunden, weil es nicht mehr ein Arttypus ist, der als normierende Kraft vorgestellt wird, sondern stattdessen eine Vielzahl individuell ererbter Merkmale. Auf der anderen Seite treten die Individuen aber zugunsten eines über die Generationen hinweg dauerhaften Bestandes an Anlagen zurück; und dieser Bestand wird als der eigentliche Agent der Vererbung vorgestellt, demgegenüber die Individuen als bloße Vermittler von einer Generation an die nächste fungieren.

G. Jaeger formuliert die Vererbung in den 1870er Jahren in seiner Lehre der **Kontinuität des Keimprotoplasmas** (»Continuität des Keimprotoplasmas«).¹⁵⁴ Nach dieser Lehre kommt es bei der Fortpflanzung zu einer Trennung des Protoplasmas in einen »ontogenetischen« und einen »phylogenetischen« Teil, wobei letzterer gegenüber Veränderungen geschützt von Generation zu Generation weitergegeben wird (↑Genotyp/Phänotyp).¹⁵⁵ M. Nussbaum beschreibt diese Trennung 1880 als eine Aufteilung von Zellen; 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«.¹⁵⁶ 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«.¹⁵⁷

Besonders bekannt werden damit verwandte Auffassungen durch A. Weismann, der seit 1882 von einer ontogenetischen Trennung der Keimzellen und somatischen Zellen ausgeht¹⁵⁸ und dabei offenbar von Jaeger (ohne darauf hinzuweisen) die Formulierung (»Continuität des Keimprotoplasma's«¹⁵⁹) übernimmt und sie zu seiner Doktrin der **Kontinuität des Keimplasmas** ausbaut.¹⁶⁰ Wie Weismann später bemerkt, versteht er unter »Keimplasma« aber etwas anderes als Jaeger unter »Keimprotoplasma«: »mein »Keimplasma« ist ein Theil der Chromosomen des Kerns, kein Zellkörper, und meine »Continuität« beruht nicht auf ununterbrochenem Zusammenhang der Keimzellen-Körper zweier Generationen, sondern auf der Annahme, dass gewisse, von der Eizelle

ausgehende Zellfolgen, die Zellen der Keimbahn, Keimplasma in gebundenem und inaktiven Zustand beigemischt enthalten«.¹⁶¹

Weismann bestimmt die Vererbung 1883 als »die Eigenthümlichkeit aller Organismen, ihr eigenes Wesen auf die Nachkommen zu übertragen«¹⁶²; er denkt sich »alle im Laufe der Ontogenese eintretenden Differenzierungen von der chemischen und physikalischen Molekularstruktur der Keimzelle abhängig«¹⁶³ – er spricht in diesem Zusammenhang von dem *Keimplasma*. »Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von spezifischer Molekularstruktur«¹⁶⁴ (↑Gen). Das Keimplasma stellt Weismann sich in Form einer Hierarchie von Einheiten vor¹⁶⁵: Die kleinste Einheit bilden die *Biophoren*, die jeweils für die Ausprägung eines Merkmals verantwortlich sind; mehrere Biophoren sind nach Weismann zu höheren Einheiten, den *Determinanten* vereinigt; die größten Einheiten, die den späteren Chromosomen entsprechen, nennt Weismann *Idanten*. Weil die Determinanten den späteren Organismus präformiert bereits verkörpern und zwischen ihnen keine Wechselwirkungen stattfinden, kann Weismanns Theorie als eine modifizierte Präformationstheorie gelten (↑Entwicklung). Die Differenzierung von Zellen im Laufe der Individualentwicklung eines Organismus erklärt Weismann durch die (falsche) Vorstellung einer selektiven Weitergabe von Erbträgern. Die strikte Trennung von somatischen Zellen und Keimzellen in der Konzeption Weismanns enthält aber wichtige und wegweisende Impulse für eine sachliche und epistemische Trennung der Prozesse der Vererbung von denen der Entwicklung.

Populationsgenetik als Synthese

Um die Jahrhundertwende wird das Studium der Genetik zunehmend von populationsbiologischen Untersuchungen geleitet, die als *Populationsgenetik* einen disziplinenartigen Status entwickeln (↑Population). Einer der Begründer der Populationsgenetik, F. Galton, bezeichnet die praktischen Anstrengungen, die auf eine Verhütung der Ausbreitung von Erb-

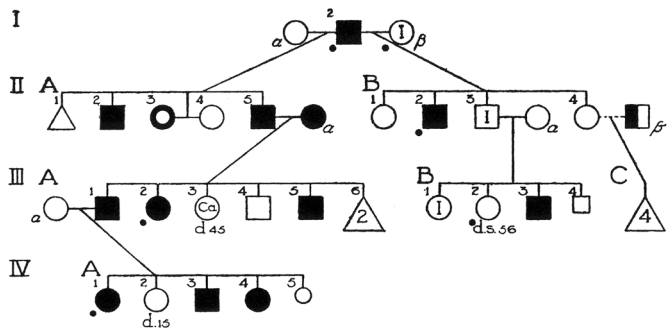


Abb. 551. Ein genealogischer Stammbaum in der Notation, die sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts etabliert. Es gelten u.a. folgende Regeln: (1) Der Stammbaum stellt einen umgekehrten Baum dar, mit den älteren Generationen oben; die Generationen werden mit römischen Ziffern markiert. (2) Geschwister sind mit horizontal verlaufenden Linien verbunden, von denen kurze vertikale Linien abzweigen. (3) Zwillinge sind direkt durch eine kurze horizontale Linie, die von der vertikalen abzweigt, verbunden (IIA3 und 4). (4) Paarungspartner sind direkt durch horizontale Linien verbunden. (5) Paarungspartner eines Individuums werden mit kleinen griechischen Buchstaben markiert (z.B. I2α). (6) Ein männliches Individuum wird durch ein Quadrat, ein weibliches durch einen Kreis repräsentiert; für Individuen mit unsicherem Geschlecht wird ein Dreieck verwendet. Die Zusammenfassung mehrerer Individuen wird durch ein vergrößertes Symbol mit der Angabe der Anzahl der Individuen als Zahl in der Mitte des Symbols repräsentiert. (7) Bestimmte Merkmale, deren Verteilung im Verwandtschaftskreis untersucht wird, werden durch vollständige oder teilweise Schwärzung der Symbole angegeben (z.B. I2, IIA3, IIB4β); weitere Merkmale werden durch lateinische Großbuchstaben in den Symbolen markiert (z.B. I2β, IIB3). (8) Bestimmte Krankheiten werden durch lateinische Buchstaben in den Symbolen repräsentiert (z.B. Ca für Krebs bei IIIA3). (9) Besonderheiten eines Individuums werden unter dessen Symbol gesetzt (z.B. Tod mit 45 Jahren bei IIIA3); Individuen, zu denen besondere Anmerkungen existieren, sind durch einen kleinen schwarzen Punkt links unten gekennzeichnet (z.B. I2, IIB2). (10) Fehlgeburten werden durch ein verkleinertes Symbol repräsentiert (z.B. IIIB4) (aus Carr-Saunders, A.M. et al. (1913). *The standardization of pedigrees*. *Eugen. Rev.* 4, 383-390: 390).

krankheiten und allgemein auf die »Verbesserung« des genetischen Materials einer Population gerichtet sind, 1883 als *Eugenik* (»eugenics«).¹⁶⁶ Kennzeichnend für die Eugenik ist eine auf die Zukunft gerichtete Perspektivierung der Vererbung: Der Bestand an Erbanlagen in einer Population wird als gemeinsames Kapital oder Bedrohung für die zukünftige Entwicklung gesehen. Im Kontext der Fortschrittseuphorie am Ende des 19. Jahrhunderts wird der Begriff der Vererbung damit insgesamt »zunehmend mit Zukunft statt mit Vergangenheit assoziiert« (Rheinberger & Müller-Wille 2009).¹⁶⁷

In theoretischer Hinsicht gelingt im Rahmen der Populationsgenetik eine Synthese von Evolutions- und Vererbungstheorie (↑Evolution; Evolutionsbiologie: Synthetische Theorie): Die Teilchentheorie der Vererbung wird mit dem Gradualismus der evoluti-

onären Transformationen vereint. Durch quantitativ formulierte Modelle wird gezeigt, wie trotz beständiger Mischung der Erbträger eine kontinuierliche Verminderung der Variation vermieden wird (also das Problem des »swamping« umgangen wird). Und es wird durch die konzeptionelle Trennung von \uparrow Genotyp und Phänotyp deutlich, wie trotz Mischung der Merkmale auf der Ebene der Phänotypen auf der genotypischen Ebene eine isolierte Erhaltung und Weitergabe der Anlagen möglich ist.

Durch die populationsgenetischen Modelle wird auch eine Ablehnung der so genannten *weichen Vererbung* (»soft inheritance«) möglich. Bei dieser Form der Vererbung erfahren die Erbträger im Laufe des Lebens eines Individuums eine Veränderung, sie bildet also die Voraussetzung einer »Vererbung erworbener Eigenschaften« (\uparrow Lamarckismus). Favorisiert wird dagegen das Modell der *harten Vererbung* (»hard inheritance«), nach dem die Erbträger innerhalb der Lebensspanne eines Organismus weitgehend konstant bleiben. Die Ablehnung der weichen Vererbung in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts beruht v.a. auf drei Gründen¹⁶⁸: dem Scheitern aller Versuche, sie experimentell nachzuweisen; dem konstanten Auftreten von Merkmalen über mehrere Generationen, auch wenn sie in einer Generation überdeckt werden sowie dem Nachweis, kontinuierliche Variationen auf der Grundlage der mendelschen Gesetze erklären zu können (\uparrow Mutation).

Heterosis und Inzuchtdepression

Eine erhöhte Überlebensfähigkeit von Individuen, die aus Kreuzungen von Eltern aus »reinen Linien« hervorgegangen sind (die also »heterozygot« sind; \uparrow Gen), wird seit langem beobachtet. Ausgehend von Züchtungsexperimenten mit Pflanzen führt G.H. Shull 1914 für diesen Effekt den Ausdruck *Heterosis* ein. In seinen Versuchen stellt Shull eine Überlegenheit der Hybriden gegenüber den reinen Linien fest und beschreibt dieses Phänomen als einen »stimulierenden Effekt« der Hybridität (»the stimulating effects of hybridity« oder »stimulation due to differences in uniting gametes«).¹⁶⁹ Die Heterosis ist damit ein Ausdruck für die *Hybridstärke* (Darwin 1859/72: »a cross between different varieties [...] gives vigour and fertility to the offspring«¹⁷⁰; East & Hayes 1912: »hybrid vigor«¹⁷¹) oder den *Heterozygotiestimulus* (Davis 1913: »stimulus of heterozygosis«¹⁷²) gegenüber den Homozygoten. Von der anderen Seite wird das Phänomen als *Inzuchtdepression* beschrieben (Kappert 1931; Valle 1931: »Inzuchtdepression«¹⁷³; Nilsson 1933: »inbreeding depression«¹⁷⁴), d.h. als Häufung von schädlichen Merkmalen bei Individuen,

die durch Inzucht gebildet werden (Larsen 1937: »plants resulting from self-fertilisation may be of smaller growth than plants resulting from cross-fertilisation«¹⁷⁵). Darwin untersucht die Inzuchtdepression in den 1870er Jahren an Pflanzen und stellt dabei fest, dass Schädigungen bis zur Sterilität Ergebnis der Inzucht sein können und dass Kreuzungen diese Effekte aufheben können.¹⁷⁶ Als Erklärung für die Inzuchtdepression wird die Ansammlung von schädlichen Mutationen angesehen, die sich mit jeder weiteren Generation verstärkt.

Eine Interpretation im Rahmen der mendelschen Genetik erfährt die Heterosis zu Beginn des 20. Jahrhunderts: Nach der so genannten *Dominanzhypothese* beruht die Heterosis auf dem Effekt des Ausschaltens von schädlichen rezessiven Allelen durch dominante Allele des Paarungspartners.¹⁷⁷ Eine über unmittelbar genetische Faktoren hinausgehende Erklärung gibt E.M. East 1909: Nach seiner später so genannten Hypothese der *Überdominanz* (»overdominance«) ist die heterozygote Allel-Kombination an einem Genort den beiden homozygoten Kombinationen überlegen, d.h. der Phänotyp der heterozygoten Individuen hat eine stärkere Ausprägung eines Merkmals als die Individuen der beiden homozygoten Typen (Hull 1946: »overdominance«: » $aA > AA$ «¹⁷⁸). East ist davon überzeugt, die Ansammlung von homozygot schädlichen Genen allein sei keine ausreichende Erklärung für die Inzuchtdepression. Er erwägt daneben einen Effekt der physiologischen Stimulierung (»physiological stimulation«) der Entwicklung durch die sexuelle Fortpflanzung.¹⁷⁹ Diese Ansicht übernimmt Shull und baut sie weiter aus. Shull legt allerdings später besonderen Wert darauf, dass sein Begriff des Heteroisis allein das Phänomen beschreiben solle und mit keinem besonderen Mechanismus zu dessen Erklärung zu verbinden sei (»free from every hypothesis«).¹⁸⁰ In Bezug auf die von East postulierte Stimulierung konnte jedenfalls kein genauer Mechanismus angegeben werden, und diese Erklärung gerät immer mehr in den Hintergrund gegenüber der Deutung der Heterosis als reinem *Heterozygotenvorteil* (Dickerson 1949: »heterozygote advantage«¹⁸¹; Wallace 1948: »heterozygote superiority«¹⁸²).

Ein eindrucksvolles Beispiel für einen Heterozygotenvorteil bildet das von A. Allison Mitte der 1950er Jahre analysierte Phänomen der Sichelzellenanämie beim Menschen¹⁸³: Vereinfacht dargestellt, wird die Form der Blutkörperchen durch die Allele eines Genorts bestimmt, die in Afrika in zwei Varianten auftreten: solchen, die eine normale Form der Blutkörperchen bewirken, und anderen, die ihnen eine Sichelform verleihen. Im homozygoten Zustand

verursachen die Sichelzellen-Allele schwere Schädigungen; im heterozygoten Zustand gewähren sie dagegen einen Schutz vor Befall mit dem Malaria-Erreger. Der Heterozygoten-Vorteil erklärt also die Verbreitung der Sichelzellen-Allele in Afrika. In mathematischen Modellierungen dieses Beispiels oder anderer Fälle kann auf einfache Weise gezeigt werden, dass Heterosis einen stabilen ↑Polymorphismus bewirken kann.¹⁸⁴

Eine Debatte um die allgemeine Bedeutung des Heterozygoten-Vorteils für die genetische Vielfalt in natürlichen Populationen entzündet sich in den 1950er Jahren. Während H.J. Muller das Phänomen für eher unbedeutend hält, sieht T. Dobzhansky in ihm den wesentlichen Grund für genetische Heterogenität. I.M. Lerner entwickelt zur Stützung von Dobzhanskys Auffassung die Hypothese einer *genetischen Homöostase* bei heterozygoten Individuen (↑Regulation): Weil bei ihnen zwei unterschiedliche Genprodukte für einen Genort hergestellt werden, seien sie physiologisch besser gegen Umweltschwankungen abgepuffert als homozygote Individuen mit nur einem Genprodukt für diesen Genort.¹⁸⁵ Dieser Vorteil ergebe sich besonders unter räumlich heterogenen und zeitlich variablen Umweltbedingungen, also den natürlichen Verhältnissen. Ob dieser Mechanismus wirklich in dieser Weise wirksam ist, bleibt jedoch bis in die Gegenwart umstritten.

Nukleäre und extranukleäre Vererbung

Für die Etablierung des Hauptstroms der Genetik, die die Erbträger in den Chromosomen des Kerns lokalisiert (↑Zelle/Chromosomen), werden die Beobachtungen E. Strasburgers und E. van Benedens richtungweisend, denen zufolge die männlichen und weiblichen Chromosomen zunächst nicht verschmelzen, sondern in den Tochterzellen erhalten bleiben.¹⁸⁶ Durch genaue Beobachtungen der individuellen Chromosomen wird eine Korrelation von erblichen Eigenschaften und zytologischen Merkmalen möglich.

Obwohl aber zu Beginn des 20. Jahrhunderts klar geworden ist, dass der Kern einen wesentlichen Beitrag zur Vererbung leistet, wird auch weiterhin dem Protoplasma des Eies ein nicht unerheblicher Anteil an der Vererbung zugeschrieben. Unter anderem aus Versuchen zur künstlichen Parthenogenese, die die Ausbildung des Grundbauplans des späteren Organismus auch ohne Beteiligung einer Samenzelle ergeben, wird geschlossen, dass die Determination des Grundbauplans vom Protoplasma der Eizelle ausgeht, die Kerne würden dagegen allein die spezifischen und individuellen Eigenschaften eines Or-

ganismus determinieren.¹⁸⁷ A. Brachet unterscheidet daher 1917 zwischen der *generellen Vererbung* (»hérité générale«), die an das Protoplasma gebunden sei, und der *spezifischen Vererbung* (»hérité spéciale«), die über die Chromosomen des Kerns erfolge.¹⁸⁸ Der später einschlägig gebrauchte Terminus für alle nicht über den Kern vermittelte Vererbungserscheinungen lautet aber seit dieser Zeit **zytoplasmische Vererbung** (Bartlett 1915: »cytoplasmic inheritance«¹⁸⁹). Besonders bei Einzellern wird diese Form der Vererbung intensiv erforscht (↑Lamarckismus). Seit Ende der 1940er Jahre ist neben der Bezeichnung »zytoplasmische Vererbung« (Caspari 1948: »cytoplasmic inheritance«¹⁹⁰; Ephrussi 1951: »cytoplasmic heredity«¹⁹¹) auch der Begriff **extranukleäre Vererbung** (Demerec 1948: »extranuclear inheritance«¹⁹²; Ephrussi 1951: »extranuclear heredity«¹⁹³) verbreitet.

Gegen diese Theorien der zytoplasmatischen Vererbung wird aber schon bald eingewandt, dass die experimentellen Befunde nicht ausschließen, den angeblichen determinierenden Einfluss des Protoplasmas dem Kern der Eizelle zuzuschreiben.¹⁹⁴ Den nach dem mendelschen Programm arbeitenden Genetikern gelingt es nicht, einen Unterschied in der genetischen Grundlage zwischen den Bauplan betreffenden und spezifischen Merkmalen festzustellen (↑Gen; Mutation). T.H. Morgan formuliert daher 1926 in aller Deutlichkeit, das Zytoplasma könne genetisch vernachlässigt werden: »except for the rare cases of plastid inheritance [bei Chloroplasten und Mitochondrien], the inheritance of all known characters can be sufficiently accounted for by the presence of genes in the chromosomes. In a word the cytoplasm may be ignored genetically«.¹⁹⁵ Als Argument für diese Sicht deutet Morgan v.a. die Versuche zur reziproken Kreuzung von Organismen verschiedener Arten: Das Aussehen der Hybriden aus der Kreuzung von zwei Arten ist unabhängig davon, ob das Weibchen (und mit ihm das Zytoplasma der Eizelle) aus der einen oder anderen Art stammt – wie dies aber zu erwarten wäre, wenn die zytoplasmatische Vererbung eine große Rolle spielen würde.

Als Lehrmeinung setzt sich die Auffassung durch, dass der Kern und in ihm die Chromosomen die entscheidenden materiellen Faktoren der Vererbung darstellen (↑Zelle/Chromosomen). Auch wenn dabei die Genetiker häufig die Entwicklung der von ihnen manipulierten Systeme studieren, kommt es zu einer Synthese von Vererbungswissenschaft und Entwicklungsbiologie auf theoretischer Ebene lange Zeit nicht. Beide bestehen nebeneinander, wie es in T.H. Morgans Buchtiteln aus den 1920er und

30er Jahren zum Ausdruck kommt.¹⁹⁶ Besonders Morgans Ansatz ist durch eine starke Konzentration auf allein die Fragen der Vererbung (Transmission) gekennzeichnet; der Erfolg seiner Arbeitsgruppe beruht sogar in starkem Maße auf der Vernachlässigung von physiologischen Aspekten der Genwirkung und Entwicklung (und auch von Fragen nach der materiellen Natur der Gene). Durch Etablierung eines neuen, einfach und schnell zu züchtenden Organismus in der Genetik (der Taufliege *Drosophila*) werden quantitativ umfangreiche Züchtungsexperimente möglich; es gelingt Morgan und seinen Mitarbeitern durch die Feststellung von Kopplungen von Merkmalen, genaue Karten der entsprechenden Gene auf den Chromosomen zu erstellen (↑Gen: Abb. 184).¹⁹⁷ Auch Mutationen werden in ihrer Entstehung und Reversibilität von Morgans Arbeitsgruppe untersucht und damit endgültig die materielle Verkörperung der Gene auf den Chromosomen nachgewiesen.

Als erste Synthese der Genetik und Entwicklungsbiologie gilt die Studie von C.H. Waddington über die genetische Grundlage der von H. Spemann beschriebenen Organisatoren aus dem Jahr 1940 (↑Entwicklung).¹⁹⁸ Erste Nachweise von Stoffen, die über die Mutter weitergegeben werden und die embryonale Entwicklung steuern, erscheinen in den 1930er Jahren.¹⁹⁹ In den 1950er Jahren werden von A. Kühn *Genwirkketten* identifiziert, die den Weg der organischen Gestaltbildungen auf stofflicher Ebene nachzeichnen sollen.²⁰⁰ Als eine fruchtbare Methode zur Ermittlung der Wirkung von Genen auf die Entwicklung des Organismus erweist es sich, diese an den sichtbaren Folgen ihres Versagens in der Ontogenese zu ermitteln, nachdem die Gene experimentell ausgeschaltet wurden.²⁰¹

Die genaue stoffliche Natur der Träger der vererbten Eigenschaften wird seit den 1920er Jahren aufgeklärt (↑Gen). F. Griffiths kann 1928 in Experimenten zeigen, dass der Zellinhalt von hitzegetöteten Bakterien vererbte Eigenschaften an andere Bakterien weitergeben kann; ein Vorgang, den er **Transformation** nennt.²⁰² Seit Anfang der 1950er Jahre setzt sich für die Weitergabe einzelner vererbbarer Faktoren zwischen Bakterien, die über Viren vermittelt wird, der Terminus **Transduktion** durch (Lederberg 1952).²⁰³ Anfangs hält man die Proteine für das transformierende Prinzip. E. Schrödinger postuliert in den 1940er Jahren ein »aperiodisches Kristall« als den Träger der Erbinformation²⁰⁴; ein Kristall scheint ihm der geeignete Kandidat dafür zu sein, weil über die feste kristalline Struktur die Stabilität und Konstanz von erblichen Eigenschaften erklärt werden kann²⁰⁵. Dass nicht die Proteine und keine Kristalle die Trä-

ger der Erbinformation bilden, wird klar, nachdem es D.T. Avery und seinen Mitarbeitern 1944 gelingt, die DNA aus hitzegetöteten Bakterien zu isolieren und allein in andere Bakterien zu übertragen, die daraufhin transformiert werden.²⁰⁶ Die DNA ist damit als Träger der Erbinformation identifiziert. Ein ähnliches Ergebnis bringen die Experimente von A.D. Hershey und M. Chase 1952 mit Viren: Mit Hilfe radioaktiv markierter Atome gelingt ihnen der Nachweis, dass allein die DNA von Bakteriophagen in die infizierten Bakterien eindringen und eine Vermehrung der Phagen auslösen; die Proteinhülle verbleibt dagegen außerhalb der Bakterienzelle.²⁰⁷

Mit der Anerkennung der DNA als dem zentralen für die Vererbung verantwortlichen Molekül spitzt sich das Problem der Vererbung zur Frage nach dem »Kopiermechanismus« von molekularen Stoffen zu. Die Entdecker der molekularen Struktur der DNA, J.D. Watson und F. Crick, bemerken bereits in ihrer ersten Publikation von 1953, dass ihr vorgeschlagenes Strukturmodell einen solchen Mechanismus unmittelbar nahelegt: »It has not escaped our notice that the specific base pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material.«²⁰⁸ Im Anschluss an diese Vermutung bildet die Untersuchung der Mechanismen des Kopierens und »Übersetzens« der »Informationen« der DNA in die Gestalt von Organismen ein zentrales Forschungsprogramm der Genetik in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts (↑Information).

Plasmon, Plasmagen, Plasmid

Auch wenn seit Beginn des 20. Jahrhunderts zunehmend die entscheidende Rolle des Zellkerns in der Vererbung anerkannt wird, wird der erbliche Beitrag des Zytoplasmas bis in die Gegenwart diskutiert. H. Winkler unterscheidet 1924 zwischen »karyotischen« und »etwaigen plasmatischen Genen«.²⁰⁹ Analog zum Genom als der Gesamtheit der Gene nennt F. von Wettstein 1926 das »genetische Element des Plasmas« **Plasmon**.²¹⁰ Es bleibt nach seinen Untersuchungen über mehrere Generationen »ebenso konstant verschieden wie die im Genom vereinigten Gene«. Nach von Wettstein wirken Genom und Plasmon bei der Bildung der Merkmale in kooperativer Weise zusammen.²¹¹ Im englischsprachigen Raum verwenden Genetiker für die determinierenden Elemente des Zytoplasmas in der Vererbung meist den Terminus *Plasmagene* (Darlington 1939: »plasmagenes«²¹²; ↑Gen).

J. Lederberg bezeichnet 1952 jeden außerchromosomalen Faktor der Vererbung als **Plasmid** (»a generic term for any extra-chromosomal hereditary

determinant«).²¹³ Jede Form der Vererbung, die nicht am Kern, sondern am Protoplasma hängt, nennt er *extranukleär* (»extranuclear«). Einige Jahre später unterscheidet Lederberg zwischen *nukleischer Information* (»nucleic information«), die in den Nukleinsäuren der DNA enthalten ist, *epinukleischer Information* (»epinucleic information«), die einen anderen Aspekt der Konfiguration der Nukleinsäuren als die Nukleotidsequenz betrifft (z.B. die Methylierung der DNA), und *extranukleischer Information* (»extranucleic information«), die an Molekülen oder Reaktionszyklen hängt, die nicht direkt mit den Nukleinsäuren zusammenhängen.²¹⁴

Epigenetische Vererbung

Terminologisch von der genetischen Vererbung abgegrenzt wird die *epigenetische Vererbung*. Das Adjektiv »epigenetisch« steht dabei bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts als Gegenbegriff zu »präformistisch« und bezeichnet damit weniger einen vererbungstheoretischen als vielmehr entwicklungsbiologischen Sachverhalt (↑Entwicklung/Präformation).²¹⁵ Seit den 1950er Jahren wird »epigenetisch« zur Bezeichnung eines besonderen Vererbungsweges verwendet, der nicht direkt mit der DNA verbunden ist (Waddington 1953: »epigenetic patchway«).²¹⁶ Von einer »epigenetischen Vererbung« (»epigenetic inheritance«) ist dann seit Mitte der 1960er Jahre die Rede, zuerst in Bezug auf die somatische Variation von Zellen (Fitzgerald 1964: »the homeostatic component of somatic cell variation«)²¹⁷ oder die kulturelle Vererbung des Menschen (Feibleman 1965: »epigenetic inheritance of material culture«)²¹⁸, wenig später dann für biologische Formen der Vererbung bei Tieren (Cahn & Cahn 1965)²¹⁹.

Eine typische Form der epigenetischen Vererbung beruht auf der Methylierung der DNA, die durch Umweltereignisse, z.B. Formen der Brutpflege, induziert werden kann.²²⁰ Diese chemische Veränderung der DNA kann z.B. das Verhalten von Mäusen oder ihre Fellfarbe beeinflussen. Zwar werden die Methylierungen bei der Meiose wieder entfernt, trotzdem kann die Markierung offenbar wieder hergestellt werden, denn zumindest in einigen Fällen wird sie über Generationen weitergegeben. Der genaue Mechanismus und seine evolutionsbiologische Relevanz sind aber noch offen. Durch die Umweltsensitivität der Veränderung der DNA existieren offenbar Mechanismen, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften in begrenztem Umfang ermöglichen: Die funktionale Geschichte eines Gens in einer Generation beeinflusst seine Form der Expression in der nächsten²²¹ (↑Lamarckismus). Seit Beginn des 20. Jahrhunderts

werden solche Muster der Vererbung auch als *Lamarcksche Vererbung* bezeichnet (Lloyd Morgan & Baldwin 1901: »Lamarckian inheritance«²²²).

Wie genau allerdings epigenetische von genetischer Vererbung zu unterscheiden ist, ist umstritten.²²³ Ursprünglich bildet »epigenetisch« eher eine entwicklungsbiologische Kategorie als eine genetische, insofern alle diejenigen Faktoren darunter zusammengefasst werden, die außerhalb der DNA an der Ausbildung eines Merkmals beteiligt sind. Als genetische Kategorie verstanden, müssten viele Regulationsmechanismen, die in traditioneller Sicht einen Teil der genetischen Vererbung darstellen, als »epigenetisch« bezeichnet werden, wenn jede Weitergabe von Veränderungen, die nicht allein die Sequenz der Basen in der DNA betrifft, eine Form der epigenetischen Vererbung ist. Kritik wird außerdem am Begriff der »epigenetischen Vererbung« geübt, weil er einen Widerspruch in sich zu enthalten scheint: Soll die epigenetische Vererbung eine Form der Vererbung sein, dann sollte sie nicht »epigenetisch« genannt werden.²²⁴

Die Summe aller Faktoren, die an der Vererbung beteiligt sind, können zu einem *Vererbungssystem* zusammengefasst werden. Unterschieden wird dabei zunächst zwischen einem *genetischen Vererbungssystem* (Rindos 1985: »genetic inheritance system«²²⁵) und einem *kulturellen Vererbungssystem* (McBride 1971: »cultural inheritance system«²²⁶). G. McBride bestimmt das kulturelle Vererbungssystem 1971 als ein Vererbungssystem für Verhaltenseinheiten, die sich innerhalb einer Generation aufgrund einer nicht-genetischen intragenerationellen Selektion (»intra-generational selection«) ausbreiten. Die Ausbildung eines kulturellen Vererbungssystems setze mindestens die Fähigkeit des Lernens und der sozialen Interaktion voraus.²²⁷ Beim Menschen hat nach McBride über die Entwicklung der Sprache das kulturelle Vererbungssystem eine ebenso prägende Rolle übernommen wie das biologische. Er spricht daher von einer *kulturellen Genetik* (»cultural genetics«) oder einem *kulturell-genetischen System* (»cultural-genetic system«). Soziales Lehren und Lernen (»societal teaching or socialization«) seien die wesentlichen Mechanismen dieses Systems²²⁸ (s.u.).

Das *epigenetische Vererbungssystem* (Maynard Smith 1990: »epigenetic inheritance system«; EIS) umfasst demgegenüber das System, das auf epigenetischen Faktoren der Vererbung beruht, also den außerhalb der reinen Basensequenz der DNA liegenden Faktoren.²²⁹ Zu dem epigenetischen Vererbungssystem zählen der jeweilige Zustand der DNA, z.B. die Methylierung bestimmter Abschnitte, außerdem wei-

1. genetisches Vererbungssystem

Weitergabe materieller Teile (Gene) von einer Generation zur nächsten, die über ihre spezifische Struktur Merkmale determinieren (z.B. Basensequenz der DNA)

2. epigenetisches Vererbungssystem

Determination von Merkmalen durch Faktoren, die die Wirksamkeit der spezialisierten Vererbungskörper (Gene) verändern (z.B. Zytoplasma der Eizelle, Umwelt)

3. verhaltensvermitteltes Vererbungssystem

Determination von Merkmalen durch Faktoren, die während des individuellen Lebens eines Organismus wirksam werden (z.B. Lernen des Gesangs bei Singvögeln)

4. symbolisches Vererbungssystem

Weitergabe von Merkmalen über ein spezialisiertes symbolisches Kommunikationsmittel (z.B. Kultur des Menschen)

Tab. 293. Vier Typen der Vererbung (in Anlehnung an Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2005). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*).

tere Substanzen verschiedener Stoffklassen innerhalb der Keimzellen und die Umwelt des sich entwickelnden Keims (es schließt also auch die »extranukleische Information« nach der Einteilung Lederbergs ein; s.o.). Für viele Entwicklungsprozesse, so z.B. für einige Differenzen zwischen Mann und Frau beim Menschen, ist die Methylierung der DNA von Bedeutung. Die Vererbung ist in dieser Systemperspektive also nicht ein Prozess der einfachen Weitergabe von »Informationsträgern«, die quasi eine Blaupause für die Herstellung eines Organismus enthalten, sondern ein Gefüge von interdependenten Teilprozessen, bei der die Wirkung jedes Teilprozesses von seinem Kontext abhängt.

Enge Beziehungen bestehen zwischen dieser Sicht auf die Vererbung und der Konzipierung der ↑Entwicklung von Organismen als ein »Entwicklungssystem«. Sowohl hinsichtlich der Vererbung als auch hinsichtlich der Entwicklung wird die Privilegierung der DNA als »eigentlicher« Träger der genetischen Information abgelehnt. Es besteht in dieser Sicht eine kausale Parität zwischen den Genen und anderen Vererbungs- bzw. Entwicklungsressourcen. Nach der Konstanz und Quelle der Entwicklungsressourcen können verschiedene Typen unterschieden werden, angefangen von den materiellen Bestandteilen, die von den Eltern ererbt sind, bis zu kollektiv erzeugten Ressourcen, wie einem bestimmten lokalen Milieu (↑Entwicklung: Abb. 109).

Auch die Umwelt, in der ein Organismus aufwächst, wird von den Eltern geerbt und bildet damit eine Komponente des epigenetischen Vererbungssystems. Es kann somit neben der »genetischen Vererbung« eine **ökologische Vererbung** identifiziert werden (Odling Smee 1988: »ecological inheritance«²³⁰: »it is possible for organisms to ›inherit‹ environments«²³¹). Die ökologische Vererbung besteht in der Weitergabe von Umweltfaktoren von einer Generation in die nächste, z.B. durch die Wahl eines Habitats für die Entwicklung der Nachkommen durch die Eltern.

Der Vererbungsdiskurs als »epistemischer Raum«

Insgesamt kann die Herausbildung eines speziellen Diskurses der Vererbung seit Ende des 19. Jahrhunderts als ein »epistemischer Raum« beschrieben werden, auf den nicht nur biologische Erkenntnisse und deren sozialer und technischer Kontext, sondern auch allgemeine kulturelle Bedingungen einen formierenden Einfluss haben. Eine gewisse Bedeutung für die biologische Konzeptualisierung wird in diesem Zusammenhang dem Denken im Rahmen einer kapitalistischen Ökonomie zugeschrieben, in dem es um die Verteilung, Akkumulation und Weitergabe von Gütern geht.²³²

Soziale Vererbung

Der Arzt und Professor für Anatomie und Physiologie in Montpellier J. Lordat führt den Ausdruck »soziale Vererbung« in einem Aufsatz aus dem Jahr 1841 ein (»l'hérédité sociale, telle que la transmission des biens, du nom, des charges, etc.«).²³³ Wenig später verwendet P. Lucas die Formulierung in seiner umfassenden Abhandlung über die »natürliche Vererbung« aus den Jahren 1847-50, die als erste spezifische Darstellung der Vererbungslehre überhaupt gilt (s.o.). Von den vitalistischen Lehren der Schule von Montpellier, der Lordat nahe steht, distanziert sich Lucas allerdings. Lucas bezieht die Bezeichnung auf alle Formen der Weitergabe von geistigen und sozialen Einheiten (»la réalité des transmissions mentales«).²³⁴ Auch der Soziologe A. Comte verwendet den Ausdruck 1851; über soziale Vererbung werde die historische Kontinuität erzeugt, die so kennzeichnend für den »großen Organismus« der Gesellschaft sei (»la continuité historique, qui constitue le principal caractère du grand organisme«).²³⁵ In der französischsprachigen Soziologie hat der Begriff im Anschluss daran in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine gewisse Verbreitung (Béraud 1857; Bouchut 1869: »Il y a une hérédité sociale imitée de l'hérédité naturelle ou vitale«).²³⁶

Im Deutschen gebraucht A. Schäffle »soziale Vererbung« 1878, um damit eine strenge Parallele in den Mechanismen der sozialen Entwicklung und natürlichen Evolution herauszustellen (↑Evolution/Kulturelle Evolution). In seiner »sociologisch notwendigen Erweiterung« umfasse der Begriff der Vererbung eine »Reihe der bedeutendsten und häufigsten Socialerscheinungen«: »vom Lehren, Lernen und Erziehen an bis zur Tradition und Kommunikation, Propaganda und Nachahmung, Verfolgung und Erfolgsanbetung«; der Begriff umfasse insgesamt »jene Vorgänge und Triebkräfte, welche im socialen Leben Dauer und Ausbreitung erfolgter Anpassungen bewirken«. ²³⁷ Sein umfassendes Programm beschreibt Schäffle in diesen Worten: »Ich habe nachgewiesen, dass alle wesentlichen Momente der »natürlichen Zuchtwahl« auf socialwissenschaftlichem Gebiet eine eigenthümliche Gestaltung gewinnen: so schon die sociale Variabilität; dann die sociale Anpassung (Arbeitstheilung und Arbeitsvereinigung); weiter die sociale Vererbung; fernerhin die sociale Streiterregung (Idealismus neben Hunger und Liebe!); die socialen Kampfmittel (Vermögen und Gemeinsinn, nicht blos physische Gewalt und List); die socialen Kampfweisen (Vertrag, Wettkampf, nicht blos Krieg und Ueberlistung); die socialen Streitentscheidungen und Streitfolgen (neben Vernichtung und Auswanderung und unfreier Arbeitstheilung freie Arbeitstheilung, Gemeinschaft, Union, Föderation, Fusion, Gemeinde- und Staats-Einheit u.s.w.)«. ²³⁸

Im Deutschen wird »soziale Vererbung« bis zur Jahrhundertwende allerdings nur wenig verwendet. Im soziologischen Zusammenhang steht er vereinzelt für die Weitergabe von sozialen Merkmalen im Unterschied zur Weitergabe individueller psychologischer Eigenschaften (1891 bei Tönnies²³⁹; engl. Übers. 1891: »social inheritance«²⁴⁰).

Im Englischen taucht der Ausdruck Mitte der 1870er Jahre auf, zuerst wohl in der Übersetzung des Werks A. Comtes (1875: »social heredity«). ²⁴¹ Populär wird wenig später aber v.a. die Gegenüberstellung von sozialer und biologischer Vererbung (Ritchie 1895: »As we go higher in the scale of animal intelligence, less, relatively, is due to inherited instinct and more to the social inheritance, – i.e. to education and environment«). ²⁴² In dem durch soziale Vererbung akkumulierten Wissen sieht D.G. Ritchie 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««. ²⁴³ Terminologisch verbreiten sich im Englischen zwei unterschiedliche Ausdrücke für die beiden Formen der Vererbung: »so-

cial inheritance« versus »biological heredity«.²⁴⁴ Im biologischen Zusammenhang etwas häufiger ist anfangs die Formulierung »social heredity«, die z.B. J.M. Baldwin in den 1890er Jahren gebraucht. ²⁴⁵ Baldwin definiert »social Vererbung« 1897 als den »Vorgang, durch welchen Individuen jeder Generation den Traditions-Inhalt sich aneignen und in die Gewohnheiten und Gebräuche ihrer Art sich hineinfinden«. ²⁴⁶

Im Deutschen wird der Traditionsbegriff allerdings später als im Englischen auf Tiere bezogen (↑Lernen/Tradition). Mit »Tradition« wird Ende des 19. Jahrhunderts bevorzugt die für den Menschen spezifische Form der kulturellen Vererbung bezeichnet, so dass eine terminologische Gegenüberstellung von *Natur* und *Tradition* möglich wird. A. Weismann macht in diesem Sinne 1889 in einem Vortrag über »Musik bei Thieren und beim Menschen« »den tiefen Unterschied zwischen Mensch und Thier« in seiner »Wurzel« daran fest, dass der Mensch eine »Tradition« besitze, die Tiere aber nicht. ²⁴⁷ 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. ²⁴⁸ 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«. ²⁴⁹ Der Sache nach beschreibt Weismann also bereits den von M. Tomasello 1994 so genannten *Ratschen-* oder *Wagenhebereffekt* (↑Kultur). ²⁵⁰

In den 1890er Jahren ist es aber unter englischsprachigen Biologen anerkannt, den Tieren Tradition im Sinne der Ausbreitung von Verhaltensmustern durch soziale Imitation zuzuschreiben. W.H. Hudson erklärt 1892 besonders 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«). ²⁵¹ Von Hudson übernimmt C. Lloyd Morgan den Ausdruck und erklärt das Vorhandensein von Traditionen durch imitatives Lernen bei in Gruppen lebenden Tieren (↑Lernen/Tradition). ²⁵²

A.L. Kroeber, einer der Mitbegründer der Anthropologie in Amerika, betont in mehreren Aufsätzen aus den 1910er Jahren, dass die menschliche ↑Kultur wesentlich auf einem Mechanismus aufbaut, der der biologischen Vererbung ähnelt und den er als *soziale Vererbung* (»social inheritance«²⁵³) oder *kulturelle*

Weitergabe («cultural transmission»²⁵⁴) bezeichnet. ›Vererbung‹ ist für Kroeber ausdrücklich ein nicht rein biologischer Begriff, sondern gerade ein Konzept, das disziplinenübergreifende Zusammenhänge herstellen kann: »heredity operates in the domain of mind as well as that of the body«.²⁵⁵ Für den Bereich der Kultur ist die Vererbung bei Kroeber von besonderer Bedeutung, insofern er den überindividuellen und kumulativen Aspekt der menschlichen Kultur betont («civilization is not mental action but a body or stream of products of mental exercise. [...] Mentality relates to the individual. The social or cultural, on the other hand, is in its very essence non-individual. Civilisation, as such, begins only where the individual ends».²⁵⁶ So wie das Individuum nach Kroeber für die biologische Perspektive zentral ist, ist es das Überindividuelle für die kulturelle: »All biology necessarily has this entire reference to the individual. A social mind is as meaningless as a social body«.²⁵⁷ Zwar ähneln sich nach Kroeber biologische und kulturelle Vorgänge hinsichtlich des Prozesses der Vererbung – andererseits geht es Kroeber aber gerade um die Betonung des Unterschieds der beiden Bereiche, insofern die ↑Kultur als eine von biologischen Determinationen unabhängige Sphäre konzipiert wird («civilization [...] is something outside of race and independent of the human body»²⁵⁸).

Für den Bereich der kulturellen Vererbung im Unterschied zur organischen sind nach Kroeber zwei Aspekte entscheidend: der Mechanismus der Vererbung nach dem Muster einer Vererbung von individuell erworbenen Eigenschaften («use inheritance») und die Fähigkeit zur Akkumulation von Erfahrungsinhalten («organic evolution [...] is not an accumulative process. [...] On the other hand, social evolution is not only essentially but absolutely an accumulative process»²⁵⁹). Trotz dieser Entgegensetzung ist es aber gerade das (biologische) Konzept der Vererbung, mittels dessen Kroeber das spezifisch Überorganische in der menschlichen Kultur bestimmt (Kronfeldner 2008: »Kroeber was building boundaries by crossing them«²⁶⁰): Gerade das für die Kultur Charakteristische und sie über die biologischen Verhältnisse hinwegtragende, ihr überindividuelle und kumulative Aspekt, beruht auf einem Prozess, der am präzisesten über ein biologisches Prinzip bestimmt werden kann: das der Vererbung. Auch der Begriff der Vererbung selbst ist in beiden Bereichen allerdings ein anderer: Die Vererbung im Bereich des Kulturell-Sozialen (die Kroeber »inheritance« nennt) unterscheidet sich von der biologischen Vererbung («heredity») darin, dass sie aus einer nicht-individualistischen Perspektive formuliert ist.

Die Parallele von genetischer und sozialer Vererbung wird auch von anderen Sozialwissenschaftlern und Biologen hergestellt, nicht selten mit der Absicht, aus der Parallele im Hinblick auf Vererbungsprozesse die Kulturentwicklung nach dem Modell der natürlichen Selektion zu beschreiben, also eine *kulturelle Evolution* zu behaupten (↑Kultur/Kulturelle Evolution). Zu den frühen Protagonisten dieser Richtung zählt A.G. Keller, in dessen ›Societal Evolution‹ (1915/31) es heißt: »In the social realm [...] 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«.²⁶¹

Der Genetiker T.H. Morgan spricht 1924 von der *sozialen und ökonomischen Vererbung* («social and economic inheritance») im Gegensatz zur biologischen Vererbung («biological inheritance»²⁶²). Die soziale Evolution («social evolution» bei Morgan) wird als der Bereich verstanden, in dem – im Gegensatz zur biologischen Evolution – eine Form der Lamarckistischen Vererbung, eine Vererbung erworbener Eigenschaften, vorliegt. Deutlich macht Morgan dies in seinem Buch von 1932, in dem er von dem doppelten Mechanismus der Vererbung beim Menschen spricht («the twofold method of human inheritance»²⁶³): »There are [...] in man two processes of inheritance: one through the physical continuity of the germ-cells; and the other through the transmission of the experiences of one generation to the next by means of example and by spoken and written language«²⁶⁴.

A.E. Emerson stellt 1942 an die Seite der *biologischen Vererbung* («biological heredity»²⁶⁵) eine durch Symbole vermittelte *soziale Vererbung* («social heredity through learned symbols»²⁶⁶). Diese Form der Vererbung liefert die Grundlage für einen zusätzlichen Mechanismus der Evolution («an additional mechanism of evolution»²⁶⁷). Auch im Bereich der Soziologie etabliert sich die Parallelisierung der zwei Formen der Vererbung seit den 1930er Jahren.²⁶⁸

Kulturelle Vererbung

Von einer *kulturellen Vererbung* ist seit Beginn des 20. Jahrhunderts die Rede. Der Ausdruck erscheint zuerst im Englischen und wird anfangs v.a. im pädagogischen Kontext im Sinne von »kulturellem Erbe« verwendet (Russell 1900: »each generation is under moral obligation to improve its cultural inheritance and transmit it unentailed«²⁶⁹; Bardswell 1903: »part of our cultural inheritance«²⁷⁰; Monroe 1907: »cultural inheritance of the race«²⁷¹; Loeb 1909: »Europe's mighty cultural inheritance«²⁷²). Neben dem häu-

figeren ›cultural inheritance‹ wird vereinzelt auch ›cultural heredity‹ verwendet (Stuckenberg 1903: »Cultural heredity or the endowment with which an individual starts must be put under the head of the products of society«²⁷³). Nicht im Sinne eines Überlieferungsbestandes, sondern zur Bezeichnung des Prozesses der Überlieferung wird der Ausdruck erst später gebraucht (Kallen 1915: »these ethnic groups [of America] have a distinct physical and cultural heredity and even when they are mobile they mix hardly more than they mix in Europe«²⁷⁴).

Im Deutschen findet sich die explizite Gegenüberstellung von biologischer und kultureller Vererbung 1910 bei W. Schallmayer: »Sowohl die kulturelle wie die biologische Vererbung setzen nicht, wie die wirtschaftliche, den Tod des Vorbesitzers voraus. Das ist aber nicht der Hauptunterschied. Dieser besteht in der Art der Übertragung. Bei der biologischen Vererbung geschieht die Übertragung durch einen ganz eigenartigen, komplizierten Vorgang [...]. Die Natur dieses Vorgangs schließt jede Analogie mit der wirtschaftlichen und kulturellen Vererbung [...] vollständig aus.«²⁷⁵ Im Englischen weist A.M. Tozzer 1925 in ähnlicher Weise auf die Parallele hin (»Biological and Cultural Inheritance«: »that which we inherit congenitally; and [...] that which we inherit by social contact«).²⁷⁶ In biologischen Diskussionen wird die Differenzierung erst seit den 1940er Jahren einschlägig (Novikoff 1945: »biological inheritance« *versus* »cultural inheritance«²⁷⁷; Dobzhansky 1955: »biological heredity« *versus* »cultural heredity«²⁷⁸).

C.H. Waddington ist 1960 der Ansicht, es sei die Entwicklung der Wortsprache, die die »kulturelle Vererbung« ermögliche: »This cultural inheritance does the same sort of thing for man that in the sub-human 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.«²⁷⁹ Durch diese neue Form der Vererbung ist für Waddington auch ein neues »System der Evolution« entstanden. Hinsichtlich der Dynamik der Veränderung unterschieden sich natürliche und kulturelle Evolution aber wenig: Beide seien durch das Fehlen eines vorgegebenen Plans und die Unmöglichkeit der Steuerung gekennzeichnet.

Seit den 1970er Jahren wird die Verschränkung von genetischer und kultureller Vererbung und Evolution mittels mathematischer Modelle untersucht (↑Kultur).²⁸⁰ In Bezug auf die Weitergabe von Verhaltensweisen bei Tieren durch individuelles Lernen oder Imitation ist es nicht in allen Fällen gleich angemessen, von »kultureller Vererbung« zu sprechen. Sinn-

voller erscheint die Rede von der Vererbung von Verhaltensweisen bzw. einem *ethologischen Vererbungssystem* oder dem *Vererbungssystem des Verhaltens* (»behavioral inheritance system«), die sich seit 1998 bei E. Jablonka findet.²⁸¹ Sie unterscheidet dieses von dem *sprachlichen* oder *symbolischen Vererbungssystem* (1998: »language inheritance system«²⁸²; 2001: »symbolical systems of inheritance«²⁸³), das über eine symbolische Zeichenverwendung (wie die menschliche Sprache) vermittelt ist. Über die Beeinflussung der genetischen Ebene durch die höheren Vererbungssysteme kann es zu einer genetischen Assimilation von zunächst phänotypischen Merkmalen kommen (z.B. genetische Konsequenzen kultureller Evolution) (↑Lamarckismus«).

Ein bekanntes Beispiel für die Wechselwirkung von genetischer und kultureller Vererbung betrifft die Verbreitung des Enzyms β -Galactosidase: Dieses Enzym, das dem Abbau von Milchzucker dient, fand sich bis vor einigen Tausend Jahren allein bei Kindern. Mit der Etablierung der Kulturtechnik der Viehzucht und dem Trinken roher Milch entstand jedoch für diejenigen erwachsenen Individuen ein Vorteil, die mittels des betreffenden Enzyms aus Milchzucker Energie gewinnen konnten. Die genetische Grundlage für die lebenslange Aktivität des Enzyms breitete sich daher in der Population aus.²⁸⁴ Es liegt in diesem Fall eine Koevolution (↑Evolution) von kulturellen und genetischen Faktoren vor. Die doppelte Bedingtheit der Entwicklung durch kulturelle und genetische Faktoren beschreiben R. Boyd und P.J. Richerson seit den 1970er Jahren in einem *dualen Vererbungsmodell* (»dual inheritance model«²⁸⁵); später sprechen die Autoren von einer *dualen Vererbungstheorie* (»dual inheritance theory«²⁸⁶). Dieser Theorieansatz ist durch die Annahme enger Wechselwirkungen von biologischen (genetischen) und kulturellen Vererbungsprozessen gekennzeichnet: Kulturelle Phänomene gelten in gleicher Weise durch Gene beeinflusst wie sie umgekehrt als ein wesentlicher kausaler Faktor in der Selektion von Genen interpretiert werden.

Erblichkeit

Das Wort »Erblichkeit« wird seit Mitte des 18. Jahrhunderts in biologischen Verwendungen v.a. in Bezug auf Krankheiten gebraucht (Anonymus 1772 als Übersetzung von franz. ›hérédité«²⁸⁷: »Die Erblichkeit des Weichtelzopfs rühret [...] blos von einer abstammenden Gewohnheit zur Unreinlichkeit, von einem angebohrnen Fehler in dem Bau der Haut, des Kopfes, oder von einer besondern Neigung gewisser

		<i>Environment</i>				<i>Environment</i>	
		W1	W2			W1	W2
<i>Gene</i>	G1	4	5	<i>Gene</i>	G1	4	7
	G2	2	3		G2	2	3

Abb. 552. Kreuztabellen zur Bestimmung der Heritabilität eines Merkmals in einem sehr einfachen hypothetischen Beispiel zur Veranschaulichung: Maispflanzen weisen in Abhängigkeit von unterschiedlichen Genotypen (G1 und G2) und unterschiedlichen Umweltbedingungen (W1 und W2) eine unterschiedliche Höhe auf.

Links: additive und unabhängige Wirkung der beiden Faktoren: Der Übergang von G2 zu G1 bzw. von W1 zu W2 ist mit einer Höhenzunahme um eine bzw. zwei Einheiten verbunden, unabhängig von dem jeweils anderen Faktor. Der genetische Faktor hat in diesem Beispiel einen größeren Einfluss auf die Änderung des Phänotyps als der Umweltfaktor.

Rechts: nicht-additive Interaktion der beiden Faktoren: Der Einfluss der Veränderung der phänotypischen Eigenschaft bei Variation eines Faktors hängt vom jeweils anderen Faktor ab. In diesem Beispiel ist der Einfluss der Umweltänderung bei Vorhandensein von G1 größer als bei Vorhandensein von G2 (aus Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 188f.).

Familien zu einem Mangel der Ausdünnung in diesem Theile her«²⁸⁸; Prizelius 1777: »Die Erblichkeit ist die Haupteigenschaft eines Beschelers [d.h. eines Zuchthengstes]«²⁸⁹; Anonymus 1788).²⁹⁰ Der äquivalente Ausdruck **Heritabilität** erscheint im medizinisch-biologischen Kontext im Englischen erst Mitte des 19. Jahrhunderts (W.D.B. 1853: »heritability of properties«²⁹¹; Bowen 1860: »heritability of variations of structure or instinct«²⁹²; Gray 1860: »the heritability both of acquired habits and aptitudes, and of certain modified structures«²⁹³; daneben auch »inheritability«). Mit dem Beginn der Populationsgenetik zu Beginn des 20. Jahrhunderts gewinnt »Erblichkeit« den Status eines fest etablierten Terminus (Johannsen 1903).²⁹⁴

Als exakt bestimmte quantitative Messgröße führt J.L. Lush den Begriff der Heritabilität (»heritability«²⁹⁵) 1945 ein: Die Heritabilität bestimmt danach den Anteil der erblichen (genetischen) Varianz an der gesamten phänotypischen Varianz eines Merkmals (»the portion of the observed variance for which differences in heredity are responsible«²⁹⁶). Der genetisch bedingten Varianz stellt Lush den durch unterschiedliche Umweltbedingungen verursachten Anteil an der Gesamtvarianz gegenüber (»that part of the variance caused by differences in the environments under which different individuals developed«).²⁹⁷ Für den erblichen Anteil der Varianz unterscheidet Lush

im Anschluss an S. Wright (s.u.) zwischen drei Teilen der Variation: der additiven genetischen Variation (»additive genetic variation«), Dominanzabweichungen (»dominance deviations«) und epistatischen Abweichungen (»epistatic deviations«).²⁹⁸

Es handelt sich dabei um folgende Komponenten der Variation: (1) die *additive genetische Varianz*, d.h. der Anteil der phänotypischen Gesamtvarianz zwischen Individuen, der auf solchen genetischen Unterschieden beruht, die ohne Interaktion zwischen Genen und Allelen vorliegen – Fisher nennt diesen Beitrag zur Varianz den »additiven Teil« (»additive part«) der genetischen Varianz und führt ihn auf »somatische Effekte« zurück²⁹⁹ (Das Vorliegen einer additiven genetischen Varianz hat nichts mit einer additiven Genwirkung zu tun.); (2) die Varianz, die auf *Dominanz* von Allelen am gleichen Genort beruht, und (3) die Varianz, die auf die Interaktion von Genen an verschiedenen Genorten (*Epistasis*; ↑Gen) zurückgeht. Je nachdem, ob die gesamte genetische Varianz oder nur der additive Anteil zugrunde gelegt wird, wird die *Heritabilität im weiten Sinne* (»broad-sense heritability«) oder die *Heritabilität im engen Sinne* (»narrow-sense heritability«) bestimmt (vgl. Tab. 294).³⁰⁰

Diese drei Arten der genetischen Variation werden seit den 1920er Jahren von R.A. Fisher und S. Wright unterschieden; bezeichnet werden die drei als »additive genetische Varianz«, »Dominanzabweichungen« und »epistatische Abweichungen«. Zusammen mit der Varianz aufgrund von Umwelteffekten und der Interaktion von Vererbung und Umwelt lässt sich die Varianz somit in fünf Arten gliedern, wie Wright 1935 feststellt: »The variance in each case is analysed into contributions due to (1) additive gene effects, (2) dominance deviations, (3) epistatic deviations, (4) environmental effects and (5) nonadditive joint effects of heredity and environment«.³⁰¹

Für die Erklärung und Vorhersage in Selektionsmodellen ist besonders die additive genetische Varianz und mit ihr die Heritabilität im engeren Sinne von Bedeutung. Denn diese Komponente der Varianz ist der Hauptfaktor in der Bestimmung der Ähnlichkeit von Eltern und Nachkommen und damit des Anteils eines Genotyps in der nächsten Generation. Wegen der Bedeutung der additiven genetischen Komponente der Varianz für die Selektion wird diese Größe auch **Zuchtwert** (»breeding value«) genannt.³⁰² In der Züchtungspraxis von Haustieren und Kulturpflanzen ist dieser Ausdruck seit den 1820er Jahren verbreitet; er wird dabei anfangs v.a. auf einzelne Individuen (Schreiber 1823: »Zuchtwert [von Schafen]«³⁰³; engl. Anonymus 1859: »breeding value [of cattle]«³⁰⁴), später auch auf Merkmale³⁰⁵ bezogen.

In stärker technischer und quantitativer Bedeutung wird der Ausdruck seit den 1930er Jahren verwendet (Warren 1932).³⁰⁶ Relativ zu einem Merkmal wird der Zuchtwert mit der additiven genetischen Varianz identifiziert.³⁰⁷ Auf der Grundlage von quantitativ ausgewerteten Züchtungsexperimenten und bezogen auf ein Individuum bildet der Zuchtwert ein Maß für den Beitrag dieses Individuums auf die Merkmalsausprägung bei seinen Nachkommen. Gemessen wird der Zuchtwert für ein Merkmal (bei sexueller Fortpflanzung eines Individuums mit zufällig aus der Population entnommenen Partnern) als der doppelte Wert der mittleren Abweichung des Merkmals bei den Nachkommen vom Mittelwert der Population. Weil er von den Paarungspartnern abhängt, ist der Zuchtwert damit eine Eigenschaft eines Individuums in einer Population, nicht eines isolierten Individuums.

Verschiedene Verfahren zur Bestimmung der Heritabilität haben sich entwickelt; am geläufigsten ist die *Zwillingsmethode*, nach der die phänotypische Varianz von genetisch identischen Individuen (eineiigen Zwillingen) mit der von normalen Geschwistern verglichen wird.³⁰⁸

Viele Missverständnisse um den Begriff der Erbllichkeit entstanden daraus, dass diese oft als ein Maß für den Grad verstanden wurde, in dem ein Merkmal erblich ist. Die Heritabilität ist aber keine für ein Merkmal spezifische Größe, sondern vielmehr eine Größe, die spezifisch für eine Population in einer bestimmten Umwelt ist, weil eben alle diese Faktoren in die Heritabilität Eingang finden. Von einem Merkmal eines Organismus zu sagen, dass es in stärkerem Maße vom Erbe oder von der Umwelt bestimmt sei, ist daher wenig sinnvoll. Für jedes Merkmal eines Organismus sind beide Seiten, Erbe und Umwelt, notwendig. Sinnvoll ist die Bestimmung des relativen Anteils von Erbe und Umwelt allein in Bezug auf eine Population von Organismen, in denen ein variiertes Merkmal vorliegt. Die Heritabilität ist daher nicht ein Maß für die Größe der Determination eines Merkmals durch Gene, sondern für den Anteil der phänotypischen Variation zwischen Individuen, der auf die genetische Variation zurückzuführen ist.³⁰⁹ In einer einfachen Varianzanalyse kann ermittelt werden, welcher Anteil der Varianz des Merkmals auf die Veränderung des genetischen Faktors und welcher Anteil auf die Veränderung des Umweltfaktors zurückgeführt werden kann (vgl. Abb. 552). Weil damit eine Aussage über eine Population gemacht wird, ist auch die Erbllichkeit eines Merkmals nicht eine intrinsische Eigenschaft desselben, sondern hängt von dem Kontext ab, in dem es steht.

additive genetische Varianz (V_A)

Varianz des Züchtungswerts (»breeding value«), d.h. die Varianz, die auf solchen genetischen Unterschieden beruht, die ohne Interaktion zwischen Genen und Allelen vorliegen und die den genetischen Grund für die Ähnlichkeit zwischen Eltern und Nachkommen wiedergibt

Varianz aufgrund von Dominanz (V_D)

Varianz, die auf der Wechselwirkung der Allele an einem Genort (Dominanz) beruht

Varianz aufgrund der Interaktion zwischen Genen verschiedener Genorte (Epistasie) (V_I)

Varianz, die auf der Interaktion von Genen verschiedener Genorte (Epistasie) beruht

genetisch bedingte Varianz (V_G)

Summe der gesamten genetisch bedingten Varianz $V_G = V_A + V_D + V_I$

Varianz aufgrund von Umweltunterschieden (V_U)

Varianz, die auf Unterschieden der Umwelt, in denen die Organismen sich entwickeln und leben, beruht

Varianz aufgrund der Interaktion von Genotyp und Umwelt (V_{GU})

Varianz, die darauf beruht, dass Umweltänderungen einen unterschiedlichen Einfluss auf verschiedene Genotypen ausüben

gesamte phänotypische Varianz (V_P)

direkt beobachtbare Varianz der Phänotypen von Organismen, also die Summe der genetisch und durch die Umwelt bedingten Varianz sowie deren Interaktion $V_P = V_G + V_U + V_{GU}$

Heritabilität im engeren Sinne

Anteil der additiven genetischen Varianz an der gesamten phänotypischen Varianz $h^2_{es} = V_A / (V_G + V_U + V_{GU}) = V_A / V_P$

Heritabilität im weiteren Sinne

Anteil der gesamten genetischen Varianz an der gesamten phänotypischen Varianz $h^2_{ws} = V_G / (V_G + V_U + V_{GU}) = V_G / V_P$

Tab. 294. Typen der Variation von Individuen und die damit zusammenhängenden Begriffe der Heritabilität.

Sehr kontrovers geführte Diskussionen bestehen seit langem über die Erbllichkeit von sozial hoch geschätzten Eigenschaften des Menschen, z.B. der ↑Intelligenz gemessen über den IQ. Bis in die 1970er Jahre wird die Heritabilität der Intelligenz meist auf über 80% geschätzt³¹⁰; eine Analyse aus den 1970er Jahren bestimmt sie auf 67%³¹¹; spätere Schätzungen nehmen Werte um 30% sowohl für die genetisch als auch für die kulturell bedingte Heritabilität der Intelligenz des Menschen an³¹². Die umfangreichste Analyse auf der Grundlage von getrennt aufgewachsenen

eineigenen Zwillingen, die Minnesota-Studie, ermittelt einen Wert von 70% für den Anteil der Variation im IQ, der mit genetischer Variation assoziiert ist.³¹³ Andere psychische oder morphologische Merkmale des Menschen weisen in verschiedenen Populationen eine ähnlich hohe Heritabilität auf; die Heritabilität der Körpergröße in einer westafrikanischen Population hat z.B. einen Wert von 65%.³¹⁴

Irreführend ist es, allein den erblichen (über Gene vermittelten) Anteil an der Varianz eines Merkmals als ›biologisch‹ zu bezeichnen, wie dies häufig geschieht. Der Einfluss der Umwelt kann vielmehr in gleichem Maße als biologische Determination angesehen werden wie der Einfluss des Gene.³¹⁵

Nachweise

- 1 Junker, T. (2001). Vererbung. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 11, 624-628: 624.
- 2 Varro (1. Jh. v. Chr.). *Res rusticae* 1, 12, 2; Cicero (1. Jh. v. Chr.). *De inventione* 1, 84; vgl. David, B. (1971). *La préhistoire de la génétique: conceptions sur l'hérédité et les maladies héréditaires des origines aux XVIIIe siècle* (Med. Thesis, Broussais, Paris); Zirkle, C. (1946). *The early history of the idea of acquired characteristics and of pangenesis*. *Trans. Amer. Philos. Soc. N.S.* 35, 91-151.
- 3 Mesue, J. [12. Jh.]. [*Le livre des axiomes médicaux, Aphorismi*] (ed. D. Jacquart & G. Troupeau, Genf 1980): 119 (Nr. 12); nach Lugt, M. van der (2008). *Les maladies héréditaires dans la pensée scolastique (XIIe-XVIe siècle)*. In: Lugt, M. van der & Miramon, C. de (Hg.). *L'hérédité entre Moyen Âge et Époque moderne. Perspectives historiques*, 273-320: 281.
- 4 Mesue [12. Jh.]: 191 (Nr. 95).
- 5 Gérard de Bourges, *Glossule super Viaticum Constantini* (Venedig 1526): fol. 187r (VII, 17: De lepra); vgl. van der Lugt (2008): 283.
- 6 Jean de Saint-Amand [1280]. *Concordanciae* (ed. J. Pagel, Berlin 1894): 202; vgl. van der Lugt (2008): 276.
- 7 van der Lugt (2008): 277.
- 8 Konstantin von Afrika [11. Jh.]. *Pantegni* (*Opera omnia*, ed. I. Israeli, Lyon 1515): fol. 39r (*Theorica*, VIII, 15); Wilhelm von Conches [12. Jh.]. *Philosophia mundi* (ed. G. Maurach, Pretoria 1980): 96 (IV, 8); Hildegard von Bingen [12. Jh.]. *Causae et curae* (ed. L. Mouliner, Berlin 2003): 112 (*De melancholica*, §148); vgl. van der Lugt (2008): 278f.
- 9 Ludovico Mercatus (1594). *Libellus De essentia, causis, signis et curatione febrimalignae: in qua maculaerubentes per cutem erumpunt*; Janus, J. (1627). *De morbis haereditariis, certum thesibus inclusa*; vgl. López-Beltrán, C. (1994). *Forging heredity: from metaphor to cause, a reification story*. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 25, 211-235: 221.
- 10 Vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). *Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*: 84.
- 11 Fernel, J. (1554). *Pathologiae libri VII* (in: *Universa medicina*, Lyon 1597, 333-647): 352 (lib. I, cap. xii; *De morborum causis*); vgl. Rheinberger & Müller-Wille (2009): 65.
- 12 Vgl. Rheinberger & Müller-Wille (2009): 36f.
- 13 Vgl. 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: 281.
- 14 Kant, I. (1793/94). *Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft* (AA, Bd. VI, 1-202): 40; vgl. ders. (1788). *Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie* (AA, Bd. VIII, 157-184): 174; 170.
- 15 Vgl. Zedler, J.H. (1746). *Vererbung*. In: *Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste*, Bd. 47, 510-515.
- 16 Vgl. McLaughlin (2007).
- 17 Kant, I. (1775). *Von den verschiedenen Racen der Menschen* (AA, Bd. II, 427-443): 434.
- 18 Pagès, J.-F. (1798). *Héréditaires (maladies)*. *Dictionnaire de médecine, Encyclopedie méthodique*, Bd. 7, 162-163; Rougemont, J.-C. (1798). *Abhandlung über die erblichen Krankheiten*; Petit, A. (1817). *Essai sur les maladies héréditaires*; Anonymus (1823). *Héréditaire*. *Dictionnaire abrégé des sciences médicales*, Bd. 9, 45-49; Lereboullet, D.A. (1834). *De l'hérédité dans les maladies*; Forbes, J. (1836). *Hérédité*. *Encyclopédie médicale anglaise* (engl. Orig., franz. Übers.); Piorry, P.-A. (1840). *De l'hérédité dans les maladies*; vgl. López-Beltrán (1994).
- 19 Candolle, A.-P. de (1813/19). *Théorie élémentaire de la botanique*: 204 (§168).
- 20 Vgl. López-Beltrán (1994).
- 21 Spencer, H. (1864/98). *Principles of Biology*, vol. 1: 301 (§80); Galton, F. (1869). *Hereditary Genius*: 334.
- 22 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 5; 10; 12; *passim*.
- 23 Löbe, W. (1845). *Pferdezucht*. *Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste*, Sec. 3, Bd. 20, 396-415: 397.
- 24 Vgl. Stolz, A. (1859). *Ueber die Vererbung sittlicher Anlagen*; Seidlitz, G. (1865). *Über die Vererbung der Lebensformen, Eigenschaften und Fähigkeiten organischer Wesen auf ihre Nachkommen*; Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 170; Hartmann, S. (1872). *Zeugung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung*; Cohen, H.M. (1875). *Das Gesetz der Befruchtung und Vererbung*; Kaiser, H. (ca. 1877). *Ueber Constanz der Rasse und Individual-Potenz bei Vererbung der Thiere*.
- 25 Weismann, A. (1883). *Über die Vererbung*; Nussbaum, M. (1884). *Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifürchung: ein Beitrag zur Lehre der Vererbung*; Hertwig, O. (1885). *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung*. *Jena. Z. Med. Naturwiss.* 18, 276-318; Kölliker, A. von (1885). *Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung*. *Z. wiss. Zool.* 42, 1-46; vgl. Delage, Y. (1903). *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*.
- 26 Aristoteles, *De gen. anim.* 730b; vgl. Meyer, H. (1918). *Das Vererbungsproblem bei Aristoteles*. *Philologus* N.F.

- 29, 323ff.; Stiebitz, F. (1930). Über die Kausalerklärung der Vererbung bei Aristoteles. *Sudhoffs Arch.* 23, 332-345; Lesky, E. (1950). Die Zeugungs- und Vererbungslehren der Antike und ihr Nachwirken; Morsink, J. (1979). Was Aristotle sexist? *J. Hist. Biol.* 12, 83-112; Grmek, M.D. (1991). Ideas on heredity in Greek and Roman antiquity. *Physis* 28, 11-34.
- 27 Rapp, C. & Wagner, T. (2005). *eidōs*. In: Höffe, O. (Hg.). *Aristoteles-Lexikon*, 147-158: 156.
- 28 Aristoteles, *De gen. anim.* 766a18-21.
- 29 Boylan, M. (1984). The Galenic and Hippocratic challenges to Aristotle's conception theory. *J. theor. Biol.* 17, 83-112.
- 30 Hippokrates, *Der Samen* (Sämtliche Werke, Bd. 1, übers. v. R. Fuchs, München 1895, 208-216): 214 (VIII); vgl. Lesky (1950): 130ff.
- 31 Vgl. Aristoteles, *De gen. anim.* 721b.
- 32 Anaxagoras (Diels/Kranz), *Frag.* 59B10; Demokrit (Diels/Kranz), *Frag.* 68A141; Hippokrates, *De generatione* (*Œuvres complètes*, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VII, 470-485): 470; ders., *Über die Natur der Ursachen*; 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.
- 33 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. *Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*: 67.
- 34 Vgl. Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2007). Heredity – the formation of an epistemic space. In: dies. (eds.). *Heredity Produced. At the Crossroad of Biology, Politics, and Culture, 1500-1870*, 3-34: 5.
- 35 Maupertuis, P.L.M. (1745). *Vénus physique*: 154 (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; Sandler, I. (1983). Pierre Louis Moreau de Maupertuis: a precursor of Mendel? *J. Hist. Biol.* 16, 101-136.
- 36 Maupertuis (1745): 155.
- 37 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature*, 2 Bde.: I, 251f. (IX, 1); vgl. Glass (1959): 78.
- 38 Bonnet (1764-65): I, 249.
- 39 Maupertuis (1745); Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (*Œuvres philosophiques*, Paris 1954, 233-289); vgl. Bowler, P. (1973). Bonnet and Buffon: theories of generation and the problem of species. *J. Hist. Biol.* 6, 259-281; Hoffheimer, H. (1982). Maupertuis and the eighteenth-century critique of preexistence. *J. Hist. Biol.* 15, 119-144.
- 40 Meckel, J.F. (1812). *Handbuch der pathologischen Anatomie*.
- 41 Lucas, P. (1847-50). *Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux*, 2 Bde.; Morel, B.A. (1857). *Traité de dégénérescences physiques, intellectuelles et morales de l'espèce humaine*.
- 42 Galton, F. (1869). *Hereditary Genius, its Laws and Consequences*; Decandolle, A. (1873). *Histoire de la science et des savants depuis deux siècles*.
- 43 Vgl. Müller-Wille, S. (2003). Elements of hybridism, 1759-1875. ISHPSSB 2003 Meeting. Full Program, 19.
- 44 Vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. *Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*: 94.
- 45 Müller-Wille, S. (2007). Hybrids, pure cultures, and pure lines. From nineteenth-century biology to twentieth century genetics. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 38, 796-806: 805.
- 46 Rheinberger & Müller-Wille (2009): 171.
- 47 Maupertuis, P.L.M. (1745). *Vénus physique* (*Œuvres*, Bd. 2, Lyon 1768, 1-133): 122f. (II, 5).
- 48 Prizelius, J.G. (1777). *Vollständige Pferdewissenschaft*: 121.
- 49 Burgsdorf, F.A.L. von (1787). *Anleitung zur sichern Erziehung und zweckmäßigen Anpflanzung der einheimischen und fremden Holzarten*, Bd. 1: 122 (§97); vgl. 2. Aufl. 1791: 124.
- 50 Thaer, A.D. (1804). *Einleitung zur Kenntniss der englischen Landwirtschaft*, Bd. 3: 643.
- 51 Anonymus (1811). Ueber den Zustand von Mögeln im Jahr 1811. In: Thaer, A.D. (Hg.). *Annalen der Fortschritte der Landwirtschaft in Theorie und Praxis*, Bd. 2, 3-101: 35.
- 52 Thaer, A.D. (1812). *Grundsätze der rationellen Landwirtschaft*, Bd. 4: 307.
- 53 Sebald, G.F. (1815). *Vollständige Naturgeschichte des Pferdes*: 159.
- 54 Justinus, J.C. (1815). *Allgemeine Grundsätze zur Vervollkommnung der Pferde-Zucht*: 55.
- 55 Tennecker, S. von (1825). *Lehrbuch der äußern, allgemeinen Pferdekentniss*: 315f.
- 56 Voigt, F.S. (1835). *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 1: 199.
- 57 Gärtner, K.F. (1849). *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich*: 438.
- 58 Blackadder, W. (1834). On the probability of the reversion of wheat into grass. *Quart. J. Agricult.* 4, 699-702.
- 59 [Karkeek] (1841). [Rez. Smith, C.H. (1841). *The Natural History of Horses: The Equidæ*]. *The Veterinarian* 14, 701-708: 703.
- 60 Vgl. 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): 3.
- 61 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 14.
- 62 Vgl. Dierse, U. (1971). *Atavismus*. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 1, 593-595; Hoppe, B. (1998). *Das Aufkommen der Vererbungsforschung unter dem Einfluß neuer methodischer und theoretischer Ansätze im 19. Jahrhundert*. In: Jahn, I. (Hg.). *Geschichte der Biologie*, 386-419: 404.
- 63 Darwin, C. (1862). [Brief an T.H. Huxley vom 7. Dez. 1862]. In: *More Letters of Charles Darwin*, 2 vols., London 1903, I, 215-217: 217.
- 64 M.J. Ratcliff, pers. Mitt. an D. Backenköhler (Sept. 2003).
- 65 Sageret, M. (1825). *Mémoire sur les cucurbitacées, principalement sur le melon, avec des considérations sur la production des hybrides, des variétés, etc. Mémoire d'agriculture, d'économie rurale et domestique 1825*, 435-492: 470; vgl. ders. (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: 298.
- 66** Candolle, A.-P. de (1832). *Physiologie végétale*, 3 Bde.: II, 737-740.
- 67** Rennie, J. (1833). *Alphabet of Scientific Gardening*: 113 (nach OED).
- 68** Seidlitz, G. (1871). *Die Darwin'sche Theorie*: 106.
- 69** Aristoteles, *Hist. anim.* 585b35; *De gen. anim.* 722a; *Lukrez, De rerum natura* IV, 1218-1226.
- 70** Linné, C. von (1737). *Genera plantarum*: 2 (§5); vgl. ders. (1751). *Philosophia botanica*: 99 (These 157).
- 71** Vgl. Müller-Wille, S. (2002). Cabbage, tulips, ethiopian – „experimentals“ in early modern heredity. *MPI Wissenschaftsgesch. Preprint* 222, 7-25: 22.
- 72** Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). *Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*: 54.
- 73** Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: 38; vgl. Rheinberger & Müller-Wille (2009): 52.
- 74** Richard, D. (1832). *Des lois de l'hérédité organique* (Société anthropologique de Paris). *Revue encyclopédique* 54, 418-426: 420; vgl. ders. (1832). *Des lois de l'hérédité organique*. *Revue universelle* 4, 300-305: 301.
- 75** Anonymus (1833). *Compte Rendu de la clinique de la faculté a la Pitié. Clinique médicale de l'Hopital de la Pitié*: 104.
- 76** Heine, R. (1836). *Ueber die körperliche Erziehung des Menschen, und über die Gewinnung und Ausbildung der Gesundheit überhaupt*. *Magazin für die gesammte Heilkunde* 46, 91-166: 97; auch in: *Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medicin* 12, 6-8: 6.
- 77** M. (1837). *Ueber die Vollbluts-Frage*. *Mittheilungen der k. k. Mährisch-Schlesischen Gesellschaft zur Beförderung des Ackerbaues, der Natur- und Landeskunde in Brünn* 32, 173-175; 189-191: 173.
- 78** Petri (1838). *Ueber Thierzucht-Kunde*. *Centralblatt des landwirthschaftlichen Vereins in Bayern* 28, 109-118: 115.
- 79** Heine (1844). [Diskussionsbeitrag]. *Amtlicher Bericht über die siebente Versammlung deutscher Land- und Forstwirthe*: 381.
- 80** Stark, K. W. (1838/44). *Allgemeine Pathologie oder allgemeine Naturlehre der Krankheit*: 151.
- 81** With, G.C. (1844). *Underretning og Veiledning for Veterinäreleverne ved den Kongelige danste Veterinairskole* (dt. *Zur Nachricht und Anleitung für die Veterinäreleven der Königlich dänischen Veterinärsschule*, Kopenhagen 1845; als *Anhang in: Prolegomena zur Veterinairpropädeutik*, übers. v. P. Jessen, Kopenhagen 1847): 118 (§93).
- 82** Siemers, J.F. (1852). *Vorlesungen über Anthropologie, Physiologie und Diätetik*: 122.
- 83** Haubner, G.K. (1854). *Zur Beurtheilung der Landgüte*. *Annalen der Landwirtschaft in den Königlich Preussischen Staaten* 23, 29-55: 47.
- 84** Lucas, P. (1847-50). *Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux*, 2 Bde.: II, 455; vgl. 540ff.; vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). *Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*: 107.
- 85** Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. (The Foundations of the Origin of Species: Two Essays Written in 1842 and 1844 by Charles Darwin, ed. F. Darwin, Cambridge 1909): 80.
- 86** Rheinberger & Müller-Wille (2009): 104.
- 87** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 29; 160; 200; 456.
- 88** Haeckel, E. (1868). *Natürliche Schöpfungsgeschichte*: 13 und passim.
- 89** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 180.
- 90** Vgl. Zirkle, C. (1951). *Gregor Mendel & his precursors*. *Isis* 42, 97-104.
- 91** 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. sér. 8, 294-314: 302; 307.
- 92** Naudin, C. (1858). *Observations concernant quelques plantes hybrides qui ont été cultivées au Muséum*. *Ann. Sci. Nat. (Bot.)* 4. sér. 4, 9, 257-278; ders. (1862). *L'hybridité dans les végétaux*. *Mém. Acad. Sci. France* 1862, 180-203.
- 93** Naudin, C. (1864). *Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux*. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 4. sér. 19, 180-203: 187; 190.
- 94** Dzierzon, J. (1845). *Gutachten über die von Hrn. Direktor Stöhr im ersten und zweiten Kapitel des General-Gutachtens aufgestellten Fragen*. *Bienen-Zeitung* 1 (Nr. 11), 109-115; 1 (Nr. 12), 119-121: 113; vgl. ders. (1846). *Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen*. *Bienen-Zeitung* 2, 42-43.
- 95** Dzierzon, J. (1854). *Der Bienenfreund aus Schlesien*, Nr. 8: 64; vgl. Armbruster, L., Nachtsheim, H. & Roemer, T. (1917). *Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen*. *Z. induct. Abstammungs-Vererbungslehre* 17, 273-355: 291; Stubbe, H. (1965). *Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels*: 132.
- 96** Lucas, P. (1847-50). *Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux*, 2 Bde.
- 97** Mendel, G. (1866). *Versuche über Pflanzenhybriden*. *Verh. Naturf. Vereins Brünn* 4, 3-47: 41 (Neudruck: Braunschweig 1970): 58.
- 98** de Vries, H. (1900). *Das Spaltungsgesetz der Bastarde*. *Vorläufige Mitteilung*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 18, 83-90; ders. (1900). *Sur la loi de disjonction des hybrides*. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 130, 845-847; Correns, C. (1900). *G. Mendel's Regeln über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 18, 158-168; Tschermak, E. (1900). *Ueber künstliche Kreuzung bei Pisum sativum*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 18, 232-239.
- 99** Correns, C. (1905). *Über Vererbungsgesetze* (Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft aus periodischen Schriften 1899-1924, Berlin 1924, 464-483).
- 100** Correns (1905): 469.
- 101** de Vries (1900).
- 102** Correns (1905): 471.
- 103** Correns (1900): 167.
- 104** 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.
- 105** Correns (1900): 166.
- 106** Fisher, R.A. (1936). Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1, 115-137; Wright, S. (1966). Mendel's ratios. In: Stern, C. & Sherwood, E.R. (eds.). *The Origins of Genetics*, 173-175; vgl. Weiling, F. (1965). Die Mendelschen Erbversuche in biometrischer Sicht. *Biometr. Z.* 7, 230-262; van der Waerden, B.L. (1968). Mendel's experiments. *Centaurus* 12, 275-288; Franklin, A. et al. (2008). Ending the Mendel-Fisher Controversy.
- 107** Vgl. Rheinberger, H.-J. (1982). Wissenschaftsgeschichte als Zugang zur methodischen Reflexion wissenschaftlicher Arbeit? Einige Bemerkungen und ein Beispiel aus der Geschichte der Biologie. In: Schmithals, F. (Hg.). *Wissen und Bewußtsein. Studien zu einer Wissenschaftsdidaktik der Disziplinen*, 134-148: 139f.
- 108** Vgl. Olby, R. (1979). Mendel no mendelian? *Hist. Sci.* 17, 53-72; Hartl, D.L. & Orel, V. (1992). What did Gregor Mendel think he discovered? *Genetics* 131, 245-253; Orel, V. & Hartl, D.L. (1994). Controversies in the interpretation of Mendel's discovery. *Hist. Philos. Life Sci.* 16, 436-455; Müller-Wille, S. & Orel, V. (2007). From Linnaean species to Mendelian factors: elements of hybridism, 1751-1870. *Annals of Science* 64, 171-215.
- 109** Vgl. Monaghan, F.V. & Corcos, A.F. (1990). The real objective of Mendel's paper. *Biol. Philos.* 5, 267-292; Falk, R. & Sarkar, S. (1991). The real objective of Mendel's paper: a response to Monaghan and Corcos. *Biol. Philos.* 6, 447-451.
- 110** Gärtner, K.F. (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich: 234f.; vgl. Müller-Wille & Orel (2007): 191.
- 111** Vgl. Müller-Wille & Orel (2007): 194.
- 112** Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. *Verh. Naturf. Vereins Brünn* 4, 3-47: 23.
- 113** Weismann, A. (1892). *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*: 65.
- 114** Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 49.
- 115** de Vries, H. (1901-03). *Die Mutationstheorie*, 2 Bde.: I, 3.
- 116** Darwin, C. (1859/72). *On the Origin of Species*: 75.
- 117** Hardin, G. (1959). *Nature and Man's Fate*: 115.
- 118** Vorzimmer, P.J. (1963). Charles Darwin and blending inheritance. *Isis* 54, 371-390.
- 119** Bowen, F. (1860). [Rez. Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*]. *North American Review* 90, 474-506: 500; vgl. Jenkin, F. (1867). [Rez. Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*]. *North British Review* 46 (June), 277-318.
- 120** Huxley, T.H. (1860). [Rez. Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*]. *Westminster Review* 17 (n.s.), 541-570: 549.
- 121** Vgl. Vorzimmer (1963): 379.
- 122** Vgl. Geison, G.L. (1969). Darwin and heredity: the evolution of his hypothesis of pangenesis. *J. Hist. Med. Allied Sci.* 24, 375-411.
- 123** Spencer, H. (1864-67). *Principles of Biology*, 2 vols.: I, 177-183; 253-256; vgl. Geison (1969): 398ff.
- 124** Darwin, C. (1868). *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols.: II, 358.
- 125** Vgl. Rheinberger, H.-J. (1983). Nägeli, Darwin, Nägeli: Bemerkungen zum Vererbungsverständnis des 19. Jahrhunderts. *Medizinhist. J.* 18, 198-212: 206.
- 126** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 13.
- 127** Darwin, C. [1862]. [Brief an J.D. Hooker vom 18. März 1862]. In: *The Correspondence of Charles Darwin*, vol. 10, Cambridge 1997, 122-123: 123; vgl. Winther, R.G. (2000). Darwin on variation and heredity. *J. Hist. Biol.* 33, 425-455.
- 128** Galton, F. (1871). Experiments in pangenesis, by breeding from rabbits of a pure variety, into whose circulation blood taken from other varieties had previously been largely transfused. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 19, 393-410.
- 129** Vgl. Schaxel, J. (1919/22). *Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie*: 15; 83.
- 130** Vgl. Falk, R. (2005). Mendel's impact. In: *A Cultural History of Heredity, III. Workshop at the Max-Planck-Institute for the History of Science*, Berlin (Abstracts): 4.
- 131** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 171.
- 132** a.a.O.: II, 223.
- 133** a.a.O.: II, 224.
- 134** Weismann, A. (1892). *Das Keimplasma*.
- 135** Haeckel (1866): I, 288.
- 136** Haeckel (1866): II, 36.
- 137** Roux, W. (1883). Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung.
- 138** Strasburger, E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung.
- 139** Hertwig, O. (1885). Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. *Jena. Z. Med. Naturwiss.* 18, 276-318: 301f.; Kölliker, A. von (1885). Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. *Z. wiss. Zool.* 42, 1-46: 40.
- 140** Vgl. Churchill, F.B. (1987). From heredity theory to *Vererbung*. The transmission problem, 1850-1915. *Isis* 78, 337-364.
- 141** Nägeli, C. (1865). Die Bastardbildung im Pflanzenreiche. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss.* 2, 395-443.
- 142** Vgl. Jahn, I. (1957-58). Zur Geschichte der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze. *Wiss. Z. Univ. Jena. Math.-Naturwiss. Reihe* 7, 215-227; Kottler, M.J. (1978). Hugo de Vries and the rediscovery of Mendel's laws. *Ann. Sci.* 36, 517-538.
- 143** Vgl. Monaghan, F. & Corcos, A. (1986). Tschermak: a non-discoverer of Mendel. *J. Hered.* 77, 468-469; Corcos, A. & Monaghan, F. (1990). Mendel's work and its rediscovery: a new perspective. *CRC Crit. Rev. Pl. Science* 9, 197-212.
- 144** Vgl. Sandler, I. & Sandler, L. (1985). A conceptual ambiguity that contributed to the neglect of Mendel's paper. *Hist. Philos. Life Sci.* 7, 3-70: 69; Churchill (1987): 363.
- 145** Galton, F. (1876). A theory of heredity. *J. Anthropol.*

- Inst. Great Brit. Ireland 5, 329-348: 330; vgl. Olby, R.C. (1966). The Origins of Mendelism: 72.
- 146** Galton, F. (1885). Opening address. *Nature* 32, 507-510: 510.
- 147** Galton, F. (1889). *Natural Inheritance*: 8.
- 148** Darwin, C. (1856). [Brief an Huxley]. In: Darwin, F. & Seward, A.C. (eds.) (1903). *More Letters of Charles Darwin*, 2 vols.: I, 103.
- 149** Galton, F. (1887). Address delivered at the Anniversary Meeting of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland. *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 16, 386-402: 401.
- 150** Vgl. Bulmer, M. (2003). Francis Galton. Pioneer of Heredity and Biometry.
- 151** Bateson, W. (1902). The problems of heredity and their solution (*Scientific Papers*, vol. 2, Cambridge 1928, 4-28): 25.
- 152** Nägeli, C. (1856). Die Individualität in der Natur. Mit vorzüglicher Berücksichtigung des Pflanzenreiches. *Monatsschrift des wissenschaftlichen Vereins in Zürich* 1, 171-212: 203.
- 153** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 178; 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.). *Generation. Zur Genealogie des Konzepts – Konzepte von Genealogie*, 235-259: 252.
- 154** Jaeger, G. (1876). *Zoologische Briefe*: 326.
- 155** ebd.
- 156** Nussbaum, M. (1880). Zur Differenzierung des Geschlechts der Thiere. *Arch. mikroskop. Anat.* 18, 1-113: 112.
- 157** Nussbaum, M. (1884). Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. *Arch. mikroskop. Anat.* 23, 155-213: 183.
- 158** Weismann, A. (1882). Ueber die Dauer des Lebens.
- 159** Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 59; vgl. ders. (1884). Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. *Biol. Zentralbl.* 4, 12-31: 24.
- 160** Vgl. Churchill, F.B. (1985). Weismann's continuity of the germ-plasm in historical perspective. *Freiburger Universitätsbl.* 24, Heft 87/88, 107-124 [kein Hinweis auf Jaeger!].
- 161** Weismann, A. (1893). Historisches zur Lehre von der Continuität des Keimplasma's. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br.* 7, 36-37: 37.
- 162** Weismann, A. (1883). Über die Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 73-121): 79.
- 163** a.a.O.: 89.
- 164** 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.
- 165** Weismann, A. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 56ff.
- 166** Galton, F. (1883). *Inquiries into Human Faculty and its Development*: 44.
- 167** Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 129.
- 168** Vgl. Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*: 793f.
- 169** Shull, G.H. (1914). Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris*. *Z. induct. Abstammungs-Vererbungslehre* 12, 97-149: 127; vgl. Paul, D. (1992). Heterosis. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 166-169.
- 170** Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 96.
- 171** East, E.M. & Hayes, H.K. (1912). Heterozygosis in Evolution and in Plant Breeding (U.S. Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry, Bull. No. 243): 30; Babcock, E.B. & Clausen, R.E. (1918). *Genetics in Relation to Agriculture*: 230.
- 172** Davis, B.M. (1913). *Genetical studies on Aenothera*, IV. II. *Amer. Nat.* 47, 547-571: 562.
- 173** Kappert, H. (1931). *Vererbungswissenschaft*. In: *Wissenschaft und Landwirtschaft. Festschrift zum 50jährigen Bestehen der Landwirtschaftlichen Hochschule, Berlin*, 101-108: 107; Valle, O. (1931). Untersuchungen über die Selbststerilität und Selbstfertilität des Timothees (*Phleum pratense* L.) und über die Einwirkung der Selbstbefruchtung auf die Nachkommenschaft. Eine züchtungsmethodische Studie: 9.
- 174** Nilsson, F. (1933). *Studies in Fertility and Inbreeding in Some Herbage Grasses*: 138; 150; 152; Larsen, C.S. (1937). *The Employment of Species, Types and Individuals in Forestry*: 72; 151; Brink, R.A. & Cooper, D.C. (1938). Partial self-incompatibility in *Medicago sativa*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 24, 497-499: 499.
- 175** Larsen (1937): 71f.
- 176** Darwin, C. (1876). *The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom*.
- 177** Keeble, F. & Pellew, C. (1910). The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). *J. Genet.* 1, 47-56; Bruce, A.B. (1910). The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* 32, 627-628.
- 178** Hull, F.H. (1946). Regression analyses of corn yield data (Abstract). *Genetics* 31, 219.
- 179** East, E.M. (1909). The distinction between heredity and development in inbreeding. *Amer. Nat.* 43, 173-181: 177.
- 180** Shull, G.H. (1948). What is heterosis? *Genetics* 33, 439-446: 440.
- 181** Dickerson, G.E. (1949). Importance of heterosis for total performance in animals. *Animal Breeding Abstracts* 17, 323; ders. (1952). Inbred lines for heterosis tests? In: Gowen, J.W. (ed.). *Heterosis. A Record of Researches Directed Toward Explaining and Utilizing the Vigor of Hybrids* (Reprint New York 1964), 330-351: 335; 340; 351; Huxley, J.S. (1955). Heterosis and morphism. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 144, 215-217: 216.
- 182** Wallace, B. (1948). Studies on 'sex-ratio' in *Drosophila pseudoobscura*, I. Selection and 'sex-ratio'. *Evolution*

- 2, 189-217: 215; vgl. Dickerson (1952): 335; 341; Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 100; 270 (Register).
- 183** Allison, A.C. (1954). Protection afforded by sickle cell trait against subtertian malarial infection. *Brit. Med. J.* 1, 290-294.
- 184** Haldane, J.B.S. (1955). On the biochemistry of heterosis, and the stabilization of polymorphism. *Proc. Roy. Soc. London B* 144, 217-220.
- 185** Lerner, I.M. (1954). Genetic Homeostasis.
- 186** Strasburger, E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung: 85-88; Beneden, E. van (1883). Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. *Arch. Biol.* 4, 265-632: 524-530; 619.
- 187** Jenkinson, J.W. (1913). Vertebrate Embryology: 92f.; vgl. Sapp, J. (2003). *Genesis. The Evolution of Biology*: 106f.
- 188** Brachet, A. (1917). L'oeuf et les facteurs de l'ontogenèse: 176ff.; vgl. Sapp, J. (1997). Jean Brachet, L'hérédité générale, and the origins of molecular embryology. *Hist. Philos. Life Sci.* 19, 69-87.
- 189** Bartlett, H.H. (1915). Mass mutation in *Oenothera pratincola*. *Bot. Gaz.* 60, 425-456: 455.
- 190** Caspari, E. (1948). Cytoplasmic inheritance. In: Demerec, M. (ed.) (1948). *Advances in Genetics*, vol. 2 (third printing 1966), 1-66; Sonneborn, T.M. (1950). The cytoplasm in heredity. *Heredity* 4, 11-36: 11; ders. (1951). The role of the genes in cytoplasmic inheritance. In: Dunn, L.C. (ed.). *Genetics in the 20th century*, 291-314.
- 191** Ephrussi, B. (1951). Remarks on cell heredity. In: Dunn, L.C. (ed.). *Genetics in the 20th Century*, 241-262: 242.
- 192** Demerec, M. (ed.) (1948). *Advances in Genetics*, vol. 2 (third printing 1966): 368 (Index); Swanson, C.P. (1952). [Rez. Dunn, L.C. (ed.) (1951). *Genetics in the 20th century*]. *Science* 115, 553-554: 554; Srb, A.M. & Owen, R.D. (1952). *General Genetics*: Kap. 13.
- 193** Ephrussi (1951): 242.
- 194** Dunn, L.C. (1917). Nucleus and cytoplasm as vehicles of heredity. *Amer. Nat.* 51, 286-300.
- 195** Morgan, T.H. (1926). Genetics and the physiology of development. *Amer. Nat.* 60, 489-515: 491.
- 196** Morgan, T.H. (1926). *Genetics and the Physiology of Development*; ders. (1934). *Embryology and Genetics*.
- 197** Vgl. Kohler, R.E. (1994). *Lords of the Fly. Drosophila Genetics and the Experimental Life*.
- 198** Waddington, C.H. (1940). *Organisers and Genes*.
- 199** Kühn, A. (1936). Versuche über die Wirkungsweise der Erbanlagen. *Naturwiss.* 24, 1-10.
- 200** Kühn, A. (1955). Versuche zur Entwicklung eines Modells der Genwirkungen. *Naturwiss.* 48, 25-28.
- 201** Hadorn, E. (1955). Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.
- 202** Griffiths, F. (1928). The significance of pneumococcal types. *J. Hygiene* 27, 113-159: 154.
- 203** Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. *Physiol. Rev.* 32, 403-430: 413; ders. (1956). Genetic transduction. *Amer. Sci.* 44, 264-280.
- 204** 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): 34.
- 205** Vgl. Olby, R.C. (1971). Schrödinger's problem: what is life? *J. Hist. Biol.* 4, 119-148: 130f.
- 206** 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.
- 207** Hershey, A.D. & Chase, M. (1952). Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. *J. gen. Physiol.* 36, 39-56.
- 208** Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. *Nature* 171, 737-738: 737.
- 209** Winkler, H. (1924). Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. *Z. induct. Abst.- Vererbungsbl.* 33, 238-253: 248.
- 210** Wettstein, F. von (1926). Über plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung. *Nachr. Ges. Wiss. Gött. Math.-physikal. Kl.* 250-281: 259.
- 211** Wettstein, F. von (1937). Die genetische und entwicklungsphysiologische Rolle des Cytoplasmas. *Z. induct. Abst.- Vererbungsbl.* 73, 345-366; vgl. Sapp, J. (1987). Beyond the Gene. *Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*.
- 212** Darlington, C.D. (1939). The Evolution of Genetic Systems: 121; Sonneborn, T.M. (1950). The cytoplasm in heredity. *Heredity* 4, 11-36: 17.
- 213** Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. *Physiol. Rev.* 32, 403-430: 403.
- 214** Lederberg, J. (1958). Genetic approaches to somatic cell variation: summary comment. *J. Cell. Comp. Physiol. Suppl.* 52, 383-392: 385; ders. (2001). The meaning of epigenetics. *Scientist* 17, 6.
- 215** Vgl. Anonymus. (1890). *Embryology. Amer. Nat.* 24, 586-589: 587.
- 216** Waddington, C.H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7, 118-126: 125; Landauer, W. (1953). Abnormality of Down pigmentation associated with experimentally produced skeletal defects of chicks. *Proc. Nat. Acac. Sci. USA* 39, 54-58: 57.
- 217** Fitzgerald, P.H. (1964). The immunological role and long life-span of small lymphocytes. *J. theor. Biol.* 6, 13-25: 23.
- 218** Feibleman, J.K. (1965). Artfactualism. *Philos. Phenomen. Res.* 25, 544-559: 550.
- 219** Cahn, R.D. & Cahn, M.B. (1966). Heritability of cellular differentiation: clonal growth and expression of differentiation in retinal pigment cells in vitro. *Proc. Nat. Acad. Sic. USA* 55, 106-114: 112.
- 220** Vgl. Cedar, H. (1988). DNA methylation and gene activity. *Cell* 53, 3-4; Holliday, R. (1990). Mechanisms for the control of gene activity during development. *Biol. Rev.* 65, 431-471.
- 221** Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1989). The inheritance of acquired epigenetic variations. *J. theor. Biol.* 139, 69-83: 78; Jablonka, E. Lachmann, L. & Lamb, M.J. (1992). Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acqui-

- red characters. *J. theor. Biol.* 158, 245-268; Jablonka, E., Lamb, M.J. & Avital, E. (1998). 'Lamarckian' mechanisms in Darwinian evolution. *Trends Ecol. Evol.* 13, 206-210.
- 222** Lloyd Morgan, C.L. & Baldwin, J.M. (1901). Lamarckism. In: Baldwin, J.M. (ed.). *Dictionary of Philosophy and Psychology*, vol. 1: 617; Lankester, E.R. (1906). [Inaugural address to the York Meeting of the British Association]. *Nature* 74, 321-334: 330; Osborn, H.F. (1907). Evolution as it appears to the paleontologist. *Science* 26, 744-749: 744.
- 223** Griesemer, J. (2002). What is "epi" about epigenetics? In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). *From Epigenesis to Epigenetics. The Genome in Context*. *Ann. New York Acad. Sci.* 981, 97-110.
- 224** Keller, E.F. (2006). Is »epigenetic inheritance« a contradiction in terms? Vortrag auf der Tagung »Between Inheritance of Acquired Characters and Epigenetics«, Berlin, 10. Feb. 2006.
- 225** Rindos, D. (1985). Darwinian selection, symbolic variation, and the evolution of culture. *Current Anthropol.* 26, 65-88: 73.
- 226** McBride, G. (1971). The nature-nurture problem in social evolution. In: Eisenberg, J.F. & Dillon, W.S. (eds.). *Man and Beast. Comparative Social Behavior*, 35-56: 53; Richerson, P.J. (1977). Ecology and human ecology: a comparison of theories in the biological and social sciences. *Amer. Ethnol.* 4, 1-26: 13.
- 227** McBride (1971): 53.
- 228** a.a.O.: 54.
- 229** 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.
- 230** Odling-Smee, F.J. (1988). Niche constructing phenotypes. In: Plotkin, H.C. (ed.). *The Role of Behaviour in Evolution*, 73-132: 80.
- 231** a.a.O.: 79.
- 232** Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2004). Heredity – the production of an epistemic space. *Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte*, Preprint 276: 23; Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). *Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*: 24.
- 233** Lordat, J. (1841). Les lois de l'hérédité physiologique sont-elles les mêmes chez les bêtes et chez l'homme? *Journal de la société de médecine-pratique de Montpellier* 4, 329-352; 409-420: 330; vgl. 415.
- 234** Lucas, P. (1847). *Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle*, Bd. 1: 589.
- 235** Comte, A. (1851). *Système de politique positive*, ou, *Traité de sociologie*, Bd. 1: 593.
- 236** Bouchut, E. (1857/69). *Nouveaux éléments de pathologie générale et de séméiologie*: 82; Béraud, J. (1853/57). *Éléments de physiologie de l'homme et des principaux vertébrés*, Bd. 2: 759; Anonymus (1858). *Hérédité*. In: Nysten, P.-H. (Hg.). *Dictionnaire de médecine, de chirurgie, de pharmacie, des sciences accessoires et de l'art vétérinaire*, 680-681: 681.
- 237** Schäffle, A. (1878). *Bau und Leben des sozialen Körpers*, 2. Theil: 208.
- 238** Schäffle, A. (1879). [Rez. Frantz, C. (1879). *Der Föderalismus als das leitende Prinzip für die sociale, staatliche und internationale Organisation*; ders. (1879). *Schelling's positive Philosophie*]. *Zeitschrift für die gesamte Staatswissenschaft* 35, 755-761: 759.
- 239** Tönnies, F. (1891). *Die Verhütung des Verbrechens*. *Deutsche Worte* 11, 217-237: 231.
- 240** Tönnies, F. (1891). The prevention of crime. *Intern. J. Ethics* 2, 51-77: 70.
- 241** Comte, A. (1875). *System of Positive Polity*, vol. 1: 480; vgl. auch Hopkins, M. (1876). *Temperance and Education*: 17; Conybeare (1876). [Discussion statement]. *Journal of the Society of Arts* 24: 447.
- 242** Ritchie, D.G. (1895). Free-will and responsibility. *Int. J. Ethics* 5, 409-431: 426.
- 243** ebd.
- 244** Ritchie, D.G. (1896). Social evolution. *Int. J. Ethics* 6, 165-181: 169.
- 245** Baldwin, J.M. (1896). Heredity and instinct. *Science* 3, 438-441: 440; ders. (1896). A new factor in evolution (continued). *Amer. Nat.* 30, 536-553: 553.
- 246** Baldwin, J.M. (1897). Organische Selektion [übers. v. A.E. Ortman]. *Biol. Centralbl.* 17, 385-387: 387.
- 247** Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637): 611.
- 248** a.a.O.: 613.
- 249** a.a.O.: 636.
- 250** 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; Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition (dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002): 16.
- 251** Hudson, W.H. (1892/1903). *The Naturalist in La Plata*: 93.
- 252** Lloyd Morgan, C. (1896.1). An Introduction to Comparative Psychology: 210; vgl. ders. (1896.2). *Habit and Instinct*: 184.
- 253** Kroeber, A.L. (1916). The cause of the belief in use inheritance. *Amer. Nat.* 50, 367-370: 368.
- 254** a.a.O.: 369.
- 255** Kroeber, A.L. (1917). The superorganic. *Amer. Anthropol.* 19, 163-213: 192.
- 256** a.a.O.: 192f.
- 257** a.a.O.: 193.
- 258** Kroeber, A.L. (1910). The morals of uncivilized people. *American Anthropologist* 12, 437-447: 446.
- 259** Kroeber, A.L. (1916). Inheritance by magic. *Amer. Anthropol.* 18, 19-40: 31f.
- 260** Kronfeldner, M. (2008). "If there is anything beyond the organic ...": heredity and culture at the boundaries of anthropology in the work of Alred L. Kroeber. *Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte*, Preprint: 2.
- 261** Keller, A.G. (1915/31). *Societal Evolution. A Study of the Evolutionary Basis of the Science of Society*: 18.
- 262** Morgan, T.H. (1924). Human inheritance. *Amer. Nat.* 58, 385-409: 406.
- 263** Morgan, T.H. (1932). *The Scientific Basis of Evolu-*

- tion: 209.
- 264** a.a.O.: 203.
- 265** 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: 167.
- 266** a.a.O.: 168.
- 267** a.a.O.: 167.
- 268** Marschall, L.C. (1930). Planning for economic progress. *J. Educat. Sociol.* 4, 2-6: 6.
- 269** Russell, J.E. (1900). The function of the university in the training of teachers. *Teachers College Record* 1, 1-11: 4; auch in ders. (1900). The advanced professional training of teachers. *Journal of Social Science* 38, 79-91: 83.
- 270** Bardswell, F.A. (1903). *The Book of Town & Window Gardening*: 45.
- 271** Monroe, P. (1907). *A Brief Course in the History of Education*: 407.
- 272** Loeb, J. (1909). From James Loeb. *School Rev.* 17, 370-374: 373.
- 273** Stuckenberg, J.H.W. (1903). *Sociology. The Science of Human Society*, vol. 1: 288.
- 274** Kallen, H.M. (1915). Democracy and the melting pot. *The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods* 12, 94-96: 95.
- 275** Schallmayer, W. (1910). Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung: 59.
- 276** Tozzer, A.M. (1925). Social Origins and Social Continuities: 6.
- 277** 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.
- 278** Dobzhansky, T. (1955). *Evolution, Genetics, and Man*: 338.
- 279** Waddington, C.H. (1960). [Discussion statement]. In: Tax, S. (ed.). *Evolution after Darwin*, vol. III. Issues in Evolution: 148f.
- 280** Cavalli-Sforza, L.L. & Feldman, M.W. (1973). Models for cultural inheritance. I. Group mean and within group variation. *Theoret. Popul. Biol.* 4, 42-55; dies. (1981). Cultural Transmission and Evolution. A Quantitative Approach.
- 281** Jablonka, E., Lamb, M.J. & Avital, E. (1998). 'Lamarckian' mechanisms in Darwinian evolution. *Trends Ecol. Evol.* 13, 206-210: 208; Jablonka, E. (2001). The systems of inheritance. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). *Cycles of Contingency*, 99-116: 109.
- 282** Jablonka, Lamb & Avital (1998): 209.
- 283** Jablonka (2001): 111.
- 284** Vgl. Durham, W.H. (1991). *Coevolution. Genes, Cultures, and Human Diversity*: 226ff.
- 285** Boyd, R. & Richerson, P.J. (1976). A simple dual inheritance model of the conflict between social and biological evolution. *Zygon* 11, 254-262; dies. (1978). A dual inheritance model of the human evolutionary process. *J. Soc. Biol. Struct.* 1, 127-154.
- 286** Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*: 2; 16.
- 287** Landeutte (1761). Sur une plique polonoise. *Journal de médecine, chirurgie, pharmacie, &c.* 15, 330-335: 335.
- 288** Anonymus (Übers.) (1772). Landeutte, Wahrnehmung von einem Weichtelzopf (*Plica polonica*). Neue Sammlung auserlesener Wahrnehmungen aus allen Theilen der Arzneywissenschaft, aus dem Französischen übersetzt 6, 142-147: 147.
- 289** Prizelius, J.G. (1777). *Vollständige Pferdewissenschaft*: 133.
- 290** White, T. (1788). Über Skropheln und Kröpfe nebst der Widerlegung ihrer Erblichkeit (engl. Orig. 1787: Treatise on Struma or Scrofula: »hereditary disease«); vgl. Piorry, P.A. (1840). Über die Erblichkeit der Krankheiten (franz. Orig.).
- 291** W.D.B. (1853). Genealogy physiologically considered. In: Nichols, J.G. (ed.). *The Topographer and Genealogist*, vol. 2, 1-27: 4 [1845 verfasst].
- 292** Bowen, F. (1860). [Discussion statement]. *Proc. Amer. Acad. Arts* 4: 411.
- 293** Gray, A. (1860). [Discussion statement]. *Proc. Amer. Acad. Arts* 4: 426; ders. (1861). Natural Selection not Inconsistent with Natural Theology. A Free Examination of Darwin's Treatise on the Origin of Species, and of its American Reviewers: 52; vgl. Anonymus (1869). Statistics of insanity. *Medical and Surgical Reporter* 20, 90-91: 91; Gray, A. (1882). Charles Darwin. *Proc. Amer. Acad. Arts* 17, 449-458: 449.
- 294** Vgl. Johannsen, W. (1903). Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien.
- 295** Lush, J.L. (1937/45). *Animal Breeding Plans*: 92; noch nicht in 1. Aufl. 1937!
- 296** Lush (1937/45): 91; vgl. 1. Aufl. (1937): 78.
- 297** Lush (1937/45): 91.
- 298** Lush (1937): 64; ders. (1937/45): 93.
- 299** Fisher, R.A. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 52, 399-433: 404.
- 300** Vgl. Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. (1960/96). *Introduction to Quantitative Genetics*: 123.
- 301** Wright, S. (1935). The analysis of variance and the correlations between relatives with respect to deviation from an optimum. *J. Genetics* 30, 243-256: 256.
- 302** Falconer & Mackay (1960/96): 115; 125; 161.
- 303** Schreiber (1823). Ueber die Heilung der Drehkrankheit bei den Schaafen. *Möglingische Annalen der Landwirthschaft* 12, 42-52: 43; vgl. auch Ammon, K.W. (1830). Ueber die Verbesserung und Veredlung der Landes-Pferdezucht, Bd. 2: 136; 160; Roloff, F. (1866). Ueber Osteomalacia und Rachitis. *Arch. pathol. Anat. Physiol. klin. Med.* 37, 434-503: 469.
- 304** Anonymus (1859). Values of blooded cattle. *American Agriculturist* 18: 268; vgl. auch Macdonald, J. (1878). *Food from the Far West*: 208.
- 305** Pritchard, F.J. (1916). Correlations between morphological characters and the saccharine content of sugar beets. *Amer. J. Bot.* 3, 361-376: 370.
- 306** Warren, D.C. (1932). *The Progeny Test in Poultry Breeding* (Agricultural Experiment Station, Kansas State University Circular 168): 5.

- 307** Lush, J.L. (1947). Family merit and individual merit as bases for selection, part II. *Amer. Nat.* 81, 362-379: 368; Robertson, A. (1955). Prediction equations in quantitative genetics. *Biometrics* 11, 95-98.
- 308** Vgl. Falconer & Mackay (1960/96): 163ff.; Ayala, F.J. & Kiger, J.A. (1980/84). *Modern Genetics*: 648.
- 309** Ayala & Kiger (1980/84): 649.
- 310** Vgl. Jensen, A.R. (1973). Educability and Group Differences; Cavalli-Sforza, L.L. & Bodmer, W.M. (1971). *The Genetics of Human Populations*.
- 311** Rao, D.C. et al. (1976). Resolution of cultural and biological inheritance by path analysis. *Amer. J. Hum. Gen.* 28, 228-242.
- 312** Cloninger, C., Rice, J. & Reich, T. (1979). Multifactorial inheritance with cultural transmission and assortative mating. II. A general model of combined polygenic and cultural inheritance. *Amer. J. Hum. Gen.* 31, 176-198; Rao, D.C. et al. (1982). Path analysis under generalized assortative mating, II. *American I. Q. Genetical Research* 39, 187-198.
- 313** Bouchard, T.J. et al. (1990). Sources of human psychological differences: the Minnesota study of twins reared apart. *Science* 250, 223-228; Bouchard, T.J. (2004). Genetic influence on human psychological traits: a survey. *Current Directions in Psychological Science* 13, 148-151.
- 314** Falconer & Mackay (1960/96): 162.
- 315** Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*: 192.
- tics. *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*.
- Junker, T. (2001). *Vererbung*. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 11, 624-628.
- Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). *Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*.

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.
- Stubbe, H. (1963/65). *Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels*.
- 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*.
- Sturtevant, A.H. (1965). *A History of Genetics*.
- Coleman, W. (1965). Cell nucleus and inheritance: an historical study. *Proceedings of the American Philosophical Society* 109, 124-158.
- Crew, F.A.I. (1966). *The Foundations of Genetics*.
- Olby, R.C. (1966/85). *The Origins of Mendelism*.
- Voeller, B.R. (ed.) (1968). *The Chromosome Theory of Inheritance. Classical Papers in Development and Heredity*.
- 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 – gene-*

Verhalten

›Verhalten‹ (mhd. ›verhalten‹) ist ein Wort, das ursprünglich im Bedeutungskontext der Zivilisierung und Selbstdisziplinierung des Menschen stand. Das zugehörige Verb (mhd. ›verhalten‹, ahd. ›firhalten‹) hat die ältere Bedeutung ›zurückhalten, hemmen, unterdrücken, sich benehmen‹ und ist als Negation von Ableitungen (›halten‹) aus der indogermanischen Wurzel ›*kel-‹ hervorgegangen, die so viel wie ›treiben‹ bedeutete und sich auf das mit Lärmen verbundene Treiben von Vieh bezog.

Das englische ›behaviour‹ hat dagegen eine andere Wurzel. Es geht, ebenso wie das deutsche ›haben‹ und ›heben‹ auf die (wohl lautmalerische) indogermanische Wurzel ›*kap-‹ zurück, die so viel wie ›fassen, zapacken‹ bedeutet. ›Behaviour‹ bezeichnet ursprünglich das, was einen Gegenstand auszeichnet, seine Eigenschaften und Eigenarten.

Die im Altertum üblichen Bezeichnungen für das Verhalten der Tiere (griech. ὑπόποιος, ἤθος; lat. ›actio‹, ›habitus‹) sind unspezifisch und beziehen sich nicht allein auf organische Vorgänge und nicht allein auf das Umweltverhältnis von Organismen, sondern darüber hinaus z.T. auch auf interne physiologische Prozesse und Funktionen (Celsus, um Christi Geburt: »naturales [...] corporis actiones«¹). Den Ausdruck ἤθος verwendet Aristoteles aber zumindest regelmäßig auch zur Bezeichnung der Gewohnheiten von Tieren.²

Ähnlich wie ›Leben‹ stellt auch ›Verhalten‹ ein Verbalsubstantiv (*Nomen actionis*) dar, das die Aktivitäten eines Lebewesens in ihrem Zusammenhang und ihrer Ganzheit bezeichnet. Es dient aber ebenfalls dazu, einzelne Elemente aus diesem Ganzen zu isolieren. Diese können dann entweder auch ›Verhalten‹ genannt werden oder *Verhaltensweisen*, wie dies seit Ende des 18. Jahrhunderts für den Menschen (Petsche 1795)³ und seit Beginn des 20. Jahrhunderts auch für Tiere erfolgt (Schaxel 1919: »Wissenschaft von den Verhaltensweisen«⁴; Alverdes 1931: »Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in den Verhaltensweisen der Tiere«⁵; Lorenz 1932: »Verhaltensweisen der Säugetiere«⁶; Lorenz 1935: »arteigene Verhaltensweisen«⁷; Wickler 1961: »Verhaltensweisen haben eine Stammesgeschichte«⁸).

Biologische Verwendung seit Mitte des 18. Jh.

Auf die Aktivitäten von Tieren wird der Ausdruck ›Verhalten‹ seit Mitte des 18. Jahrhunderts bezogen.

Handeln (ahd.)	676
Verhalten (17. Jh.)	653
Instinkthandlung (Balguy 1729)	676
Instinktbewegung (Smellie 1790)	657
Reflex (Hall 1833)	671
Reflexbogen (Hall 1833)	673
Triebhandlung (Langer 1842)	677
Funktionskreis (Carus 1872)	665
Instinktverhalten (Lloyd Morgan 1896)	657
Kettenreflex (Loeb 1899)	674
bedingter Reflex (Pawlow 1903)	675
Verhaltensweisen (Schaxel 1919)	653
Ethogramm (Makkink 1936)	670
Erbkoordination (Lorenz 1937)	659
Reafferenzprinzip (von Holst & Mittelstaedt 1950)	675
fixes Handlungsmuster (Thorpe 1951)	659

Hintergrund dieser frühen Anwendung bilden vielfach theologische Auseinandersetzungen, etwa um das Problem der Sünde von Tieren, also um die Frage: »Ob nicht manches Verhalten der Thiere könne in weiterm Verstande und uneigentlich eine Sünde oder Missethat und Verbrechen genant werden?« (Baumgarten 1763).⁹ Das Verhalten der Tiere wird in dieser Zeit aber auch bereits als Teil ihrer jeweiligen »Naturgeschichte« interpretiert (Anonymus 1774 in Bezug auf das Töten von Artgenossen bei Kranichen: »für was sollte man dergleichen Verhalten der Thiere unter und gegen sich ansehen? sollte es ein Beweis ihres Verstandes genennet werden? oder sollte man es mit dem Hrn. Reimarus, in seinen allgemeinen Betrachtungen über die Triebe der Thiere zu ihren Natur- oder Kunsttrieben rechnen?«¹⁰).

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wird ›Verhalten‹ regelmäßig auf Tiere bezogen; der Ausdruck bildet dabei keinen Begriff zur Markierung einer Differenz von Mensch und Tier, sondern wird auf beide gleichermaßen bezogen, auch dann, wenn Unterschiede betont werden, wie 1802 von F.S. Karpe: »Bey dem Verhalten der Thiere hängt das meiste von Instinkten und sogenannten Kunsttrieben (Naturfertigkeiten) ab, das Uebrige wird durch die Stärke der jedesmaligen Empfindungen und Adsoziationen bestimmt: bey dem Verhalten der Menschen beruht das Wenigste auf Instinkten, und gar nichts auf Naturfertigkeiten; Erfahrung und Vernunft sind seine Lehrer«.¹¹ Gegenüber der Anatomie und Physiologie gilt das Studium des Verhaltens aber als weniger grundlegend und nicht verlässlich im Hinblick auf die Entwicklung eines natürlichen Systems. So heißt es 1814 bei J.B. Wilbrand: »Die Thiere unterscheiden sich zwar auch in ihrem äussern Verhalten (habitus), aber dieses ist wahrhaft nicht etwas Ursprüngliches, Wesentliches am Thiere; es ist nur

Das Verhalten ist die Gesamtheit der Aktivitäten eines Organismus, die das Verhältnis zu seiner Umwelt betreffen.

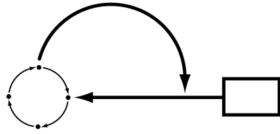


Abb. 553. Schematische Darstellung der Grundstruktur des Verhaltens eines Organismus als Regulation seiner Relation zur Umwelt: der Organismus (links: der Kreislauf von wechselseitig auf einander einwirkenden Teilen) reguliert die Einwirkungen der Umwelt (rechts) auf sich.

Ausdruck der innern Natur des Thiers; das äussere Verhalten ist ausserdem schwer durch beständige, und allgemein umfassende Merkmale zu charakterisieren. Aus beiden Gründen kann also das äussere Verhalten der Thiere nicht zur Grundlage eines Systems dienen.¹²

Die Vorbehalte von Biologen gegenüber ›Verhalten‹ als einem eigenständigen Gegenstand ihrer Disziplin ziehen sich bis ins 20. Jahrhundert. Das an der Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert am weitesten verbreitete zoologische Lehrbuch, das 1880 in erster Auflage von C. Claus verfasste ›Lehrbuch der Zoologie‹, widmet in dieser Auflage 2,5 von 870 Seiten (0,3%) dem Thema »Psychisches Leben und Instinct«; in der zehnten und letzten Auflage von 1932 sind es unter dem Titel »Das Verhalten der Tiere« immerhin bereits 15 von 1089 Seiten (1,4%).¹³ In den Augen einflussreicher Biologen wird der wissenschaftliche Status der Verhaltensforschung aber erst in den 1930er Jahren erreicht. In einer von K. Lorenz gern erzählten Anekdote trat nach einem Vortrag von Lorenz 1937 in Berlin M. Hartmann, der damalige Direktor des ›Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie‹, nach vorne und fragte die Zuhörer, ob ihnen klargeworden sei, »dass hiermit ein Feld der induktiven Naturforschung zugänglich gemacht ist, das bisher ausschliesslich Tummelplatz unfruchtbarer geisteswissenschaftlicher Spekulationen war«.¹⁴ In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts hat das Thema ›Verhalten der Tiere‹ dann einen festen Platz in der Biologie gefunden. So nimmt es in dem 1980 erschienenen allgemeinen Teil von R. Siewings ›Lehrbuch der Zoologie‹ 93 von 910 Seiten ein (10,2%).¹⁵ In den international am weitesten verbreiteten amerikanischen Lehrbüchern der Biologie, dem ›Campbell‹ und ›Purves‹, sind es zu Beginn des 21. Jahrhunderts dagegen nur rund 2% (↑Biologie: Tab. 40).

Biologischer Terminus seit dem späten 19. Jh.

Als Grundbegriff einer neuen biologischen Teilwissenschaft setzt sich der Terminus ›Verhalten‹

bzw. ›behaviour‹ oder ›comportement‹ ab Ende des 19. Jahrhunderts durch. Seit der Mitte des Jahrhunderts wird das Verhalten oder »Handeln« der Tiere einem Bereich der Psychologie, der im Unterschied zur Psychologie des Menschen *Tierpsychologie* genannt wird, zugeordnet (↑Ethologie). Terminologisch drückt sich die parallele Behandlung in der häufigen Verwendung der gleichen Begriffe für das menschliche und tierische Verhalten aus. Offensichtlich ist dies in Buchtiteln wie etwa G.H. Schneiders ›Der thierische Wille‹ (1880) oder G.J. Romanes ›Mental Evolution in Animals‹ (1883). Regelmäßig ist von einer ›Psyche‹ der Tiere, und selbst einfachster Organismen wie Einzeller, noch bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts die Rede (Trumler 1946: »Die Psyche der Einzeller«).¹⁶

Eine eigene Methodologie für Verhaltensuntersuchungen an Tieren beginnt sich seit Ende des 19. Jahrhunderts herauszubilden. Diese baut auf Beobachtungen unter kontrollierten Bedingungen und Experimenten auf. Einen ersten Überblick gibt C. Lloyd Morgan in seinem grundlegenden Werk ›Animal Behaviour‹ (1900). In seiner Definition des Verhaltensbegriffs betont Lloyd Morgan den Umweltbezug von Verhalten und seine Auslösung durch externe Reize (vgl. Tab. 295).¹⁷

Entscheidend für die Etablierung des neuen Fachbegriffs ›Verhalten‹ ist die Neukonzipierung der Aktivitäten von Tieren als ein flexibles, über äußere Wahrnehmungen und Lernen modifiziertes Bewegungssystem, das nicht mehr lediglich als ein quasi automatischer und durch stereotype Instinkte gesteuerter Ablauf vorgestellt wird. Weil also nach der neuen Anschauung nicht alle Bewegungen durch starre innere Instinkte determiniert sind, ist die Einführung eines neuen Titels nötig, der auch Lernen umfasst. Zu einem solchen erweiterten Grundbegriff der Disziplin hat v.a. H.S. Jennings in seinem Werk über das Verhalten der niederen Tiere von 1906 wichtige Beiträge geliefert. Jennings versteht hier unter Verhalten ein System zur Regulation des Organismus-Umwelt-Verhältnisses (vgl. Tab. 295).

Als biologischer Terminus tritt ›Verhalten‹ zu Beginn des 20. Jahrhunderts z.T. an die Stelle des älteren Instinkt-begriffs. Gegenüber diesem weist er ein stärker deskriptives Moment auf; die kausale Konnotation, die bei ›Instinkt‹ mitschwingt, nämlich die These, dass ein Bewegungsmuster konstant und »angeboren« ist, enthält der Verhaltensbegriff nicht. Im Hinblick auf Fragen der Auslösung (angeboren versus erlernt) und Konstanz (artspezifisch stereotyp versus individuell variabel) ist der Ausdruck ›Verhalten‹ weitgehend neutral.

»[T]he term in all cases indicates and draws attention to the reaction of that which we speak of as behaving, in response to certain surrounding conditions or circumstances which evoke the behaviour. [...] the word is only applicable when there is action and reaction [...]. The behaviour of cells is evoked under given organic or external conditions; instinctive, intelligent, and emotional behaviour are called forth in response to those circumstances which exercise a constraining influence at the moment of action« (Lloyd Morgan 1900, 2).

»[B]ehavior is regulatory in essential character; it is the process by which the organism tends to find conditions favorable to its life processes and to retain them, and it contains within itself the conditions for its own more efficient development« (Jennings 1906, 313).

»Als Verhalten des Menschen oder des Tieres bezeichnet man die feinste Wechselbeziehung des Organismus mit dem ihn umgebenden Milieu« (Pawlow 1930, 601).

»Behavior is what an organism is *doing* – or more accurately what it is observed by another organism to be doing. [...] behavior is that part of the functioning of an organism which is engaged in acting upon or having commerce with the outside world. [...] By behavior, then, I mean simply the movement of an organism of its parts in a frame of reference provided by the organism itself or by various external objects or fields of force. It is convenient to speak of this as the action of the organism upon the outside world, and it is often desirable to deal with an effect rather than with the movement itself, as in the case of the production of sounds« (Skinner 1938, 6).

»Das Verhalten ist die Auseinandersetzung mit der Umwelt, und im Verhalten äußert sich das Psychische des Tieres« (Alverdes 1939, 259).

»Unter Verhalten verstehe ich alle Bewegungen des gesunden, unverletzten Tieres« (Tinbergen 1951, 3).

»[B]ehaviour = [...] the whole complex of observable, recordable, or measurable activities of a living animal, such as movements of the skeletal, cardiac, or smooth muscles, production of sound, discharge of electric organs, movements of cilia, contraction or expansion of chromatophores, netting, glandular secretion, and changes in body chemistry (including those producing luminescence) as they are concerned in the animal's commerce with its environment. [...] Loosely, behavior is anything an animal does. The intuitive concepts of mental activity and consciousness are not behavior, although they may be defined in terms of it. Behavior is analyzed into responses (Verplanck 1957, 2).

»Verhaltensweisen sind Zeitgestalten. Jede Verhaltensforschung hat es also mit Ablaufsformen zu tun, die zum Unterschied von den körperlichen Merkmalen nicht immer sichtbar sind« (Eibl-Eibesfeldt 1967/80, 19).

»Verhalten« schließt all die Prozesse ein, mit denen ein Tier seine äußere Umwelt und seine innere körperliche Verfassung wahrnimmt und auf deren Veränderungen reagiert« (Manning, 1967/79, 2)

»Verhalten ist die organismische Steuerung und Regelung von Umweltbeziehungen« (Tembrock 1968/80, 13).

»Die physikalisch vollständig darstellbare Veränderung eines Gegenstandes soll eine *Bewegung* heißen. Für die Darstellung der Veränderungen der Lebewesen stehen – außer den [...] physikalischen Termini – die Prädikatoren zur Verfügung, die für das Miteinander-Handeln und die Wirkungen der Handlungen gebraucht werden. Die mit diesen Mitteln darstellbaren Veränderungen der Lebewesen sollen *Regungen* heißen. [...] Hat [...] die Aneignung von individuell verschiedenen Regungen durch ein Tier [...] eine lebenserhaltende Wirkung [...], so wollen wir sagen, daß diese Regungen *gelernt* worden sind. Gelernte Regungen sollen *Verhalten* heißen (Lorenzen & Schwemmer 1973/75, 172-174).

»To behave is to control perception« (Powers 1973, 351).

»Unter dem Verhalten eines Tieres versteht man seine Bewegungen, Lautäußerungen und Körperhaltungen, ferner diejenigen äußerlich erkennbaren Veränderungen, die der gegenseitigen Verständigung dienen« (Immelmann 1975, 125).

»Behavior is *what* an animal does« (Lehner 1979, 8).

»Verhalten ist all das, was den Körperbau der Organismen, seine strukturellen, stofflichen, energetischen und informationellen Effektoren, unter regulativen Aspekten aktiv in wechselnde Beziehungen zur Umwelt setzt« (Lundberg 1981, 263).

»Behavior [...] is to be identified with a complex causal process, a structure wherein certain internal conditions or events (*C*) produce certain external movements of changes (*M*)« (Dretske 1988, 21).

»Verhalten [...] ist die Regulation der Relation zwischen Organismus und Umwelt« (Düßmann 2001, 163).

»Verhalten kann definiert werden als die Kontrolle und Ausübung von Bewegungen oder Signalen, mit denen ein Organismus mit Artgenossen oder anderen Komponenten seiner belebten und unbelebten Umwelt interagiert« (Kappler 2006, 35).

Tab. 295. Definitionen des Verhaltensbegriffs.

Entgegen den etymologischen Zusammenhängen im Deutschen bezeichnet ›Verhalten‹ also im Rahmen der Biologie den natürlichen und naturgesetzlichen Aspekt der Aktivitäten von Organismen. Das

Wort kann somit als Oppositionsbegriff zu *Handeln* fungieren, d.h. zu einem Begriff, der die spezifisch menschlichen Aktivitäten, die aus Gründen erfolgen und an Werten orientiert sind, bezeichnen kann. Im

19. Jahrhundert ist allerdings vielfach noch von den ›Handlungen‹ der Tiere die Rede; die Opposition von ›Verhalten‹ und ›Handlung‹ entwickelt sich erst, nachdem die Ethologie den Verhaltensbegriff als Terminus für sich reklamiert (s.u.).

Tiere – und Pflanzen oder gar Steine?

Seit dem 18. Jahrhundert und bis in die Gegenwart wird der Ausdruck ›Verhalten‹ nicht nur auf Lebewesen, sondern auch auf anorganische Körper wie Steine oder Metalle bezogen (Juncker 1749: »verschiedene Verhalten der Metalle in der Solution und Präcipitation«¹⁸; von Justi 1761: »das Verhalten der Steine im offenen Feuer«¹⁹).

Wird ›Verhalten‹ als grundlegendes biologisches Konzept verstanden, das alle von einem Organismus ausgehenden Regulationen seines Umweltverhältnisses bezeichnet, dann ist klar, dass auch Pflanzen Verhalten zeigen. Insbesondere aufgrund des aktiven Bewegungsvermögens einiger Pflanzen und Pflanzenteile haben seit Mitte des 18. Jahrhunderts viele Autoren auch wenig Bedenken, den Pflanzen ein Verhalten zuzuschreiben (vgl. z.B. Bergman 1769: »Die meisten [Pflanzen] nehmen zur Nachtzeit ein ganz fremdes Ansehen an, indem sie ihre Blätter zusammen beugen, wodurch die zärtere Theile für härtere Zufälle geschützt werden. [...] Man hat dies Verhalten der Pflanzen mit dem Namen Schlaf bezeichnet«²⁰). Ausdrücklich schließt 1845 der Vater der modernen Bedeutung des Wortes ↑Ethologie, I. Geoffroy Saint-Hilaire, das Verhalten der Pflanzen in den Gegenstand dieser biologischen Teildisziplin mit ein.²¹ Es ist im 19. und 20. Jahrhundert auch durchaus üblich, von einem ›Verhalten‹ bei Pflanzen zu sprechen.²²

Weil Pflanzen allerdings über keine aktive Lokomotion verfügen (↑Selbstbewegung) und ihnen seit der Antike auch eine Sinnlichkeit (↑Wahrnehmung) abgesprochen wird (und manchmal sogar der Status von Lebewesen; ↑Leben), wird ihnen von manchen Biologen und Biophilosophen bis in die Gegenwart oft auch kein Verhalten zugeschrieben (beiläufig, z.B. bei Mahner und Bunge 1997).²³

Wird das Spezifische der Organismen aber in Abgrenzung von der anorganischen Natur herausgearbeitet und als spontane Aktivität bestimmt, dann besteht meist kein Zögern, auch Pflanzen ein Verhalten zuzuschreiben, weil sie zweifellos auch Organismen sind. So bemerkt M. Scharck 2005: »Wo immer der Organismusbegriff als Gegenbegriff zum Mechanismusbegriff verwendet wird, kann man annehmen, dass dies im Namen dieses Moments des (Selbst-)Tätigen, Aktiven geschieht, das in jedem *Tun* liegt, durch welches sich Lebewesen von mechanischen

Konstruktionen, Maschinen und anderen leblosen Dingen unterscheiden. Ein solches Moment von Aktivität [...] scheint mit dem Begriff des Lebewesens unzertrennlich verbunden zu sein.«²⁴ Die Bewegungen und anderen Aktivitäten von Organismen sind in der Beschreibung durch Biologen nicht bloße Widerfahrnisse, Geschehnisse oder Vorgänge, die sich an ihnen vollziehen, sondern sie werden als eine Selbsttätigkeit, Spontaneität und Tätigkeit beschrieben. Dies kommt bereits bei Aristoteles nicht nur dadurch zum Ausdruck, dass er von den Lebewesen behauptet, sie hätten »in sich selbst einen Anfang von Bewegung«²⁵, sondern auch in seiner Konzipierung des basalen organischen Vermögens der ↑Ernährung als eine »Selbsternährung«, also als eine Tätigkeit, die vom sich ernährenden Organismus ausgeht²⁶.

Antike und Mittelalter

Der Schwerpunkt der Anwendung des Verhaltensbegriffs liegt aber seit der Antike zweifellos in Studien zu Tieren. Der Aristoteles-Schüler Theophrast behauptet sogar ausdrücklich, dass die Pflanzen nicht über Verhaltensweisen bzw. Gebräuche (»ἦθη«) und Betätigungen (»πράξεις«) verfügen, wie die Tiere.²⁷ Auf Theophrast wird auch eine für die Antike zentrale ethologische Schrift, das ursprünglich Aristoteles zugeschriebene neunte Buch seiner ›Historia animalium‹ zurückgeführt.²⁸ Wie für die aristotelische Zoologie insgesamt kennzeichnend, werden hier weniger einzelne Tiere in ihrer Individualität und in Form von anekdotischen Berichten beschrieben, sondern vielmehr das für eine Art Typische dargestellt (↑Tier). Den thematischen Schwerpunkt bildet dabei die Frage nach Klugheit und Charakter der Tiere.

Antike und mittelalterliche Darstellungen des Verhaltens der Tiere sind oft in Form von Allegorien oder Fabeln abgefasst. Zum Teil auf genauen Beobachtungen beruhend, aber auch durchsetzt mit Anekdoten und Märchen sind die Tierbeschreibungen in der Naturgeschichte des Plinius aus dem ersten nachchristlichen Jahrhundert.²⁹ Ein über Jahrhunderte wirksames Werk ist der wohl im zweiten nachchristlichen Jahrhundert entstandene griechische ›Physiologus‹, ein Sammelwerk über die Gebräuche verschiedener Tiere.

Im Mittelalter entstehen Abhandlungen über das Verhalten von einzelnen Tierarten im Zusammenhang mit praktischen Verwendungen dieser Tiere, z.B. in der Falkneri.³⁰ Albertus Magnus streicht in seinem Tierbuch heraus, dass es ihm in seiner *scientia de animalibus* auch um die Verhaltensweisen (»mores«) der Tiere geht, und er widmet diesem Thema ein ganzes Buch.³¹

Bis in die Neuzeit erfreut sich besonders die Verhaltensbeschreibung von Vögeln einer großen Beliebtheit.³² Es dominieren dabei allerdings anekdotische Berichte vom Verhalten der Tiere, die auf Introspektionen und Projektionen menschlicher psychischer Zustände auf die Tiere beruhen – und zwar bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts, bis zu A.E. Brehms ›Illustriertem Thierleben‹ (1863-1869) und noch G. Romanes' ›Mental Evolution in Animals‹ (1883) (Illies 1977: »Anthropologie des Tieres«).

Instinktbewegung und Instinktverhalten

Geläufig ist es im 18. und 19. Jahrhundert, konstante Verhaltensmuster bei Tieren (und deren Auslösung) als ↑*Instinkte* zu bezeichnen. Davon abgeleitet erscheint, seit den 1790er Jahren und zuerst im Englischen, der Terminus *Instinktbewegung* (»instinctive movement«). Er wird sowohl auf Verhaltensweisen des Menschen (Anonymus 1791: »an instinctive movement of nature«³³, Sullivan 1794³⁴) als auch auf Tiere bezogen (Smellie 1790 für Holzbienen³⁵, Anonymus 1795 für die Saiga-Antilope³⁶). Ins Deutschen wird der Ausdruck in den frühen 1820er Jahren übernommen (Kretschmar 1821: »Thiere der niedern Klasse bewegen sich bloß aus angeborener Willigkeit, und ihre Bewegungen sind auf Reizungs-, Empfindungs- und Instinktbewegungen beschränkt. Denn erst bei vollkommeneren Thieren wirkt Willkür und Bewußtseyen mit«³⁷; Hoppe 1840 in Bezug auf die Atembewegungen und das Gähnen des Menschen³⁸; Lotze 1844 in einem allgemeinen Sinn³⁹).

Von der vergleichenden Verhaltensforschung des 20. Jahrhunderts wird dieses Wort alternativ zu ›Instinkthandlung‹ gebraucht, v.a. wenn die automatische, durch endogene Reizerzeugung erfolgte Verursachung betont werden soll (Lorenz 1941).⁴⁰ In einer Auseinandersetzung mit Lorenz' Terminologie empfiehlt C. Kogon 1941 die Verwendung des Terminus ›Instinktbewegung‹, um die Unterscheidung zwischen dem auslösenden Mechanismus und der ausgelösten Bewegung deutlich zu machen.⁴¹

Als alternativer Ausdruck etabliert sich in der Ethologie seit Ende des 19. Jahrhunderts daneben der Terminus *Instinktverhalten*. Im Englischen erscheint er in Bezug auf ein Verhalten des Menschen in einem häufig zitierten Satz bereits in den 1850er Jahren (Anonymus 1854: »the boy's instinctive behaviour to her«⁴²). Bis zum Ende des Jahrhunderts wird er allerdings wenig gebraucht. Erst C. Lloyd Morgan macht ihn in den 1890er Jahren zu einem Fachterminus der Ethologie (1896: »That which is congenitally definite as instinctive behaviour is essentially a motor response or train of responses«⁴³).



Abb. 554. Die Dohle ›Tschock‹ in den Tagebüchern von K. Lorenz aus den Jahren 1926-27 (aus Festetics, A. (1983). Konrad Lorenz: 78).

Im Deutschen erscheint ›Instinktverhalten‹ seit den 1920er Jahren, zunächst im pädagogischen und philosophischen Kontext (Doxler 1921⁴⁴; Müller-Freienfels 1922: »kein Zweckbewußtsein [begleitet] das Instinktverhalten«⁴⁵; ders. 1927: »Insofern das Instinktverhalten nicht mit Begriffen arbeitet, ist es jedenfalls nicht rational. Es ist jedoch darum nicht chaotisch, vielmehr wirkt sich darin eine gerichtete Strebigkeit aus«⁴⁶). Im engeren ethologischen Kontext ist ›Instinktverhalten‹ erst seit Ende der 1930er Jahre gebräuchlich.⁴⁷

K. Lorenz, seit den 1930er Jahren der Hauptvertreter der Ethologie im deutschsprachigen Raum, verwendet anfangs meist Ableitungen von ›Handlung‹, wenn er die konstanten Bewegungsmuster von Tieren bezeichnet (z.B. 1937 in seinem Aufsatz ›Über den Begriff der Instinkthandlung‹⁴⁸); erst später setzt sich der Ausdruck ›Verhalten‹ durch. Lorenz und auch N. Tinbergen verwenden ›Verhalten‹ aber meist alleinstehend; in den Rang eines Terminus gelangt bei ihnen nur der Ausdruck ›Instinkthandlung‹ (s.u.), nicht aber ›Instinktverhalten‹. In seinem grundlegenden Lehrbuch von 1951 steht bei Tinbergen ›Instinktverhalten‹ eher für eine unscharfe übergeordnete Kategorie⁴⁹; ›Instinkthandlung‹ (»instinctive activity«) dagegen für ein spezifisches Bewegungsmuster.⁵⁰

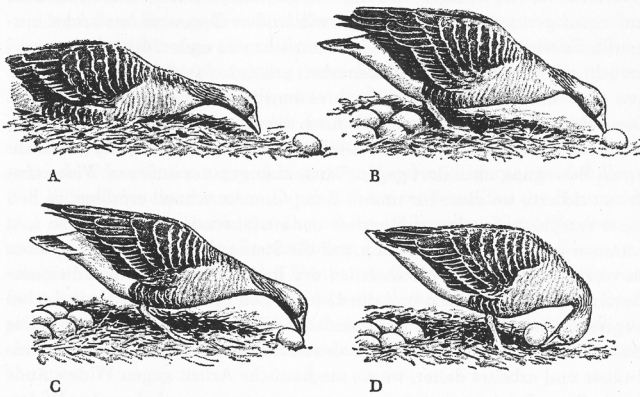


Abb. 555. Die »Eirollbewegung« der Graugans. Ein aus dem Nest herausgerolltes Ei befördert eine Graugans mittels einer stereotypen Bewegung wieder zurück ins Nest; einmal ausgelöst, läuft das Verhalten in formkonstanter Weise ab. Nur die Richtungskomponente der Bewegung und eine das Ei ausbalancierende Seitenbewegung des Schnabels (»Taxis«) hängen dabei von äußeren Reizen ab; das reine Bewegungsmuster (»Instinkthandlung«) ist dagegen unabhängig davon und verläuft auch nach Entfernen des Eies, wenn die Bewegung einmal ausgelöst ist (aus Lorenz, K. & Tinbergen, N. (1938). *Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans*. In: Lorenz, K. (1965). *Über tierisches und menschliches Verhalten*, Bd. 1, 343-379: 357; vgl. *Z. Tierpsychol.* 2 (1938), 1-29: 11).

D. Hartmann empfiehlt 1998, in der Biologie grundsätzlich von »Instinktverhalten« zu sprechen, weil das Handeln als Gegenstand der Psychologie anzusehen sei.⁵¹

Verhaltensseinheiten als Homologien

Ein entscheidender Aspekt von Verhaltensseinheiten, die diese in den Augen vieler früher Ethologen überhaupt erst zu einem respektablen wissenschaftlichen Gegenstand machen, ist ihre Konstanz für eine Art. Lorenz bemerkt 1978 retrospektiv, die Konstanz deutet darauf hin, »daß diese Bewegungsformen phylogenetisch entstanden und im Genom verankert sind«.⁵² Aufgrund ihrer Artkonstanz könnten die Verhaltensweisen in gleicher Weise als vererbte Strukturen angesehen werden wie morphologische Merkmale, und sie würden daher ebenso wie diese als phylogenetisch abstammungsidentische Merkmale, d.h. als ↑Homologien untersucht werden können. Diese Feststellung bildet für Lorenz überhaupt den Beginn der Wissenschaft der »Vergleichenden Verhaltensforschung«: »Die Entdeckung der Homologisierbarkeit von Bewegungsweisen ist der archimedische Punkt, von dem aus die Ethologie oder vergleichende Verhaltensforschung ihren Ursprung genommen hat«.⁵³ Die Begründung der vergleichenden Methode in der Ethologie verbindet Lorenz mit den Namen O. Hein-

roth⁵⁴ und C.O. Whitman⁵⁵ (↑Ethologie); er hätte auch auf die Vorläufer im 19. Jahrhundert, u.a. G.H. Schneider⁵⁶ und H.E. Ziegler verweisen können. Letzterer formuliert 1891: »Die Prinzipien, 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«.⁵⁷

Aufgrund ihrer Homologisierbarkeit sieht sich Lorenz dazu berechtigt, Verhaltensmuster als Kriterien zur Erschließung phylogenetischer Stammbäume zu verwenden (↑Ethologie: Abb. 122).⁵⁸ Die Einsicht in die Verwendbarkeit von »Instinkthandlungen« als taxonomische Kriterien für eine phylogenetische Klassifikation ist ihm dabei wichtiger als eine eigenständige (funktionale) Klassifikation der Instinkte (s.u.). Viel Energie verwendet Lorenz auch auf den Nachweis, dass »Instinkthandlungen« nicht durch indivi-

duelle Erfahrung modifiziert werden können, sondern invariant als konstantes Bewegungsmuster ablaufen. In Ketten von Verhaltensweisen gebe es daher auch nur eine serielle Hintereinanderschaltung von instinktiven und erlernten Verhaltenskomponenten, aber keine wechselseitige Beeinflussung – Lorenz spricht hier von einer »Instinkt-Dressurverschränkung«.⁵⁹ Angeborene und erlernte Verhaltensweisen könnten allenfalls einander funktional ersetzen; sie stünden in einem Verhältnis der »Vikarianz« zueinander, wie Lorenz hervorhebt⁶⁰. Lorenz' Fokus liegt aber auf der Analyse von Bewegungsmustern als angeborene Ausstattungen und stammesgeschichtlich entstandene Homologien, die sich als Anpassung an spezifische Bedingungen der Umwelt und der eigenen Organisation eines Organismus herausgebildet haben.

Spontaneität des Verhaltens

Die Überzeugungskraft seiner Anschauung gewinnt Lorenz wesentlich durch seine genauen Beobachtungen des Verhaltens von Tieren, die ihn zu einem intimen »Tierkenner« machen, wie er selbst immer wieder betont. Als besonders stichhaltiges Argument für die Invarianz der vererbten Instinkthandlungen erscheinen ihm – neben der Beobachtung, dass sie sich in der Phylogenese genauso wie Organe verändern und entwickeln, – solche Instinkthandlungen,

die scheinbar vollkommen unmotiviert und ohne jeglichen biologischen Sinn spontan ablaufen und dabei bis ins kleinste Detail das gleiche Bild abgeben wie die normalen, in einen biologischen Kontext sinnvoll eingebundenen Bewegungsabläufe. Die Feststellung dieser »Leerlaufreaktionen«⁶¹ (↑Bedürfnis) dienen Lorenz auch der Abweisung extrem behavioristischer Standpunkte, die jedes Verhalten durch einen äußeren Reiz veranlasst sehen (↑Ethologie). Den Charakter der Spontaneität von »Instinkthandlungen« illustriert Lorenz durch sein bekanntes hydrodynamisches Modell der Verhaltensauslösung (↑Instinkt: Abb. 221), das in Grundzügen allerdings schon in den 1920er Jahren entwickelt wird (McDougall 1923: »Instincts as Springs of Energy«).⁶²

Erbkoordination und fixes Handlungsmuster

Zur Abgrenzung der richtungsabhängigen Komponente (»Orientierungsreaktionen oder Taxien«) von der reinen Bewegungskomponente führt Lorenz für letztere 1937 den Begriff *Erbkoordination* ein.⁶³ Mit dem Begriff soll zum Ausdruck gebracht werden, dass die Koordination des Bewegungsmusters nicht von externen Stimuli abhängt, sondern durch erbliche zentralnervöse Strukturen festgelegt ist. Eine Trennung der beiden Komponenten gelingt Lorenz und Tinbergen auf einfache Weise bei der »Eirollbewegung« der Graugans (vgl. Abb. 555). Später verwendet Lorenz »Instinktbewegung« und »Erbkoordination« weitgehend synonym.⁶⁴

Als englische Übersetzung für »Erbkoordination« wird im Anschluss an eine Tagung im Jahr 1949 die Bezeichnung *fixes Handlungsmuster* (»fixed action pattern«; später abgekürzt als *FAP*) eingeführt.⁶⁵ Zuvor verwendet F. Briffault diese Formulierung bereits 1930 (allerdings nicht terminologisch: »no reflex end-mechanism, no fixed action-pattern, no behavior of a purely instinctive character as regards its action-contents exists, or can exist, in man«).⁶⁶ Definiert wird der Begriff im Anschluss an die Tagung als ein angeborenes komplexes Bewegungsmuster innerhalb eines instinktiven Verhaltens, das ebenso wie strukturelle Merkmale für eine Art oder Gruppe charakteristisch ist (Thorpe 1951: »An inherited relatively complex movement pattern within instinctive behaviour, which is as characteristic of the species or group as are structural features. The intensity of its discharge may vary, but its form is little, if at all, modifiable by external stimuli«⁶⁷). Tinbergen spricht in seinem Standardwerk zur Einführung in die Ethologie aus dem Jahr 1951 von *angeborenen Bewegungsmustern* (»innate motor patterns«).⁶⁸ Ähnliche Formulierungen verwendet auch Lorenz in seinen

Stereotyp

Die Bewegungen folgen einem starren Muster, das – einmal ausgelöst – auch in solchen Kontexten abläuft, in denen es keinen biologischen Sinn macht.

Interne Koordination

Die Erbkoordination unterliegt nach ihrer Auslösung durch einen Reiz einer internen Koordination durch das zentrale Nervensystem.

Angeboren

Die Bewegungen einer Erbkoordination folgen einem vererbten Muster und sind nicht erlernt.

Artspezifisch

Ebenso wie strukturelle Merkmale des Körperbaus ist eine Erbkoordination charakteristisch für eine Art.

Mögliche Ausführung »im Leerlauf«

Das Verhalten kann auch ohne Reize spontan und außerhalb des biologisch sinnvollen Kontextes »im Leerlauf« ausgeführt werden.

Häufige Assoziation mit einer Taxis

Zur gerichteten Ausführung ist eine Erbkoordination häufig mit einer durch Umweltreize gesteuerten Taxis-Komponente verbunden.

Ungeplant

Das Verhalten wird ohne mentale Planung und Voraussicht seines Ziels oder Sinns ausgeführt.

Unbewusst

Die Bewegungen der Erbkoordination erfolgen unbewusst und ohne steuernden Eingriff durch höhere kognitive Vorgänge.

Tab. 296. Merkmale der Erbkoordination (Instinktbewegung) (nach Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, 70-114): 112f.; Schleidt, W.M. (1974). How "fixed" is the fixed action pattern? Z. Tierpsychol. 36, 184-211: 185).

englischen Aufsätzen, so z.B. *angeborene Verhaltensmuster* (»innate behaviour pattern«⁶⁹) oder *fixe Bewegungsmuster* (»fixed motor patterns«⁷⁰). Der Ausdruck »fixes Handlungsmuster« (»fixed action pattern«) setzt sich im Englischen aber durch, nachdem R. Martin ihn in seiner Übersetzung von Lorenz' Aufsätzen konsequent für »Erbkoordination« verwendet.⁷¹ Lorenz gibt eine ganze Reihe von Merkmalen an, die eine Erbkoordination als ein artspezifisches Verhaltensmuster charakterisieren (vgl. Tab. 296).

Seit den 1950er Jahren wird das Konzept der Erbkoordination vielfach kritisiert. Als problematisch wird insbesondere die scharfe Gegenüberstellung von »angeboren« und »erlernt« gesehen.⁷² Bei vielen deutschsprachigen Ethologen wird das Konzept aber

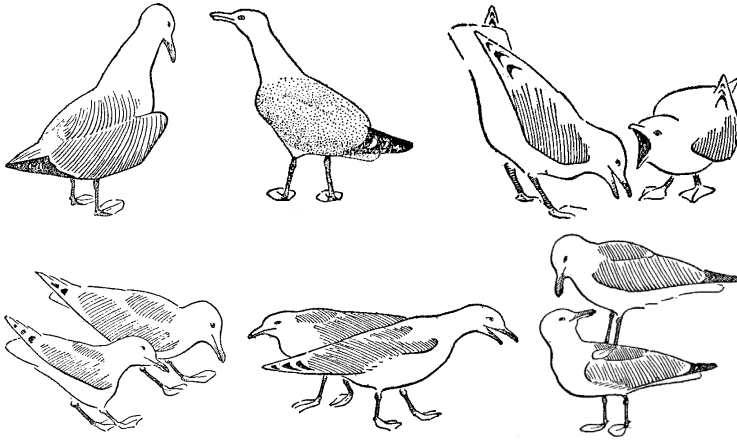


Abb. 556. Verhaltensweisen der Silbermöwe. Von links oben nach rechts unten: Aufrechte Drohhaltung, Furchtstellung, feindlicher Zusammenstoß zweier Männchen (das linke zeigt »Graszupfen« als Übersprungsverhalten), Revierverhalten (»choking«), Aufforderung zur Begattung (Weibchen hinten), Begattung (aus Tinbergen, N. (1953). *The Herring Gull's World*).

bis in die 1990er Jahre trotzdem weiter verwendet.⁷³ Um die meist nicht näher spezifizierte Bedeutung des »starren« oder »fixen« Ablaufs zu präzisieren, schlägt W. Schleidt 1974 einen quantitativen Ansatz vor, mit dem das Ausmaß der Starrheit des Verhaltens gemessen werden kann. Er unterscheidet dabei drei Arten der Formstarrheit: (1) die *Vollständigkeit* der Elemente, aus denen sich das Verhalten zusammensetzt, (2) die *Kopplung* der Reihenfolge der Elemente und (3) die *Variabilität* der einzelnen Elemente.⁷⁴

Von anderen Autoren wird dagegen empfohlen, auf jede Bestimmung des Verhaltensmusters als »fix« oder »angeboren« ganz zu verzichten. So schlägt G. Barlow vor, statt von einem »fixen Handlungsmuster« besser von einem *modalen Handlungsmuster* (»modal action pattern«; »MAP«) zu sprechen.⁷⁵ Der Ablauf von Verhalten als starrem Muster bildet nach Barlow einen extremen Fall in einem Kontinuum von Formstarrheit auf der einen Seite und Flexibilität und Beeinflussbarkeit durch äußere Einflüsse auf der anderen Seite.

In methodischer Hinsicht wird außerdem kritisiert, dass die Versuche, auf deren Grundlage das Konzept der Erbkoordination eingeführt wurde, in vielen Fällen unzureichend waren und auch die späteren Argumente und weitreichenden Schlussfolgerungen häufig nicht hinreichend durch empirische Daten gestützt waren. Als nicht wirklich signifikant werden die Ergebnisse zur Auslösung von Erbkoordinationen angesehen, so die Präferenz von brütenden Silbermöwen für übergroße Eier oder die Bevorzugung junger Silbermöwen für die arttypische Schnabelfärbung

– statt angeborener Auslöser scheinen hier vielmehr Lernprozesse wirksam zu sein.⁷⁶ Die wissenschaftliche Rolle des Konzepts der Erbkoordination wird von manchen Forschern sogar als destruktiv angesehen, weil es ad hoc eingeführt worden sei und die Erforschung der Modifikation des Verhaltens durch individuelle Erfahrung eher behindert als befördert habe.⁷⁷ Auch die konzeptionelle Verbindung der »Starrheit« mit dem »Angeborensen« von Verhalten wird kritisiert, weil nicht nur die Starrheit von Verhaltensabläufen, sondern in gleicher Weise auch deren Plastizität, d.h. ihre Modifizierbarkeit durch individuell erworbene Erfahrung, angeboren sein könne.⁷⁸ Statt einfach von »starren« und »angeborenen« Mustern auszugehen, wird empfohlen, die Stabilität und Variabilität von Verhalten auf neuroethologischer Grundlage mittels Theorien der strukturellen und funktionalen Organisation von neuronalen Netzen zu erklären.

– statt angeborener Auslöser scheinen hier vielmehr Lernprozesse wirksam zu sein.⁷⁶ Die wissenschaftliche Rolle des Konzepts der Erbkoordination wird von manchen Forschern sogar als destruktiv angesehen, weil es ad hoc eingeführt worden sei und die Erforschung der Modifikation des Verhaltens durch individuelle Erfahrung eher behindert als befördert habe.⁷⁷ Auch die konzeptionelle Verbindung der »Starrheit« mit dem »Angeborensen« von Verhalten wird kritisiert, weil nicht nur die Starrheit von Verhaltensabläufen, sondern in gleicher Weise auch deren Plastizität, d.h. ihre Modifizierbarkeit durch individuell erworbene Erfahrung, angeboren sein könne.⁷⁸ Statt einfach von »starren« und »angeborenen« Mustern auszugehen, wird empfohlen, die Stabilität und Variabilität von Verhalten auf neuroethologischer Grundlage mittels Theorien der strukturellen und funktionalen Organisation von neuronalen Netzen zu erklären.

Tolmans Zweckpsychologie

Neben den Debatten um Starrheit und Flexibilität oder den angeborenen und erlernten Anteil von »Handlungsmustern« oder »Instinkthandlungen« steht seit den 1920er Jahren die Frage nach der Identifizierung und Abgrenzung von Verhaltenseinheiten. Üblicherweise erfolgt die Identifikation einer Verhaltenseinheit auf pragmatischer Grundlage und wird nur wenig problematisiert. Eine reflektierte Methodologie zur Bestimmung von Verhaltenseinheiten entwickelt der Psychologe E.C. Tolman im Rahmen seiner so genannten *Zweckpsychologie*. Der Funktionalismus in Tolmans Ansatz enthält eine direkte Anwendung der für die Biologie basalen Methode der funktionalen Gegenstandsindividuation (↑Funktion; Zweckmäßigkeit). Dem Ansatz kommt daher eine grundlegende Bedeutung für die biologische Verhaltenswissenschaft zu.

Tolman legt in seinem Hauptwerk von 1932 auf eine Abhebung seines Ansatzes von dem der klassischen Vertreter des Behaviorismus, wie J.B. Watson⁷⁹, Wert und wirft diesen eine »molekulare Definition« von Verhalten vor; er hält dem seine »molare Definition« entgegen.⁸⁰ Nach dieser Auffassung steht

Verhalten zwar in einer strengen Eins-zu-eins-Korrelation mit physischen Prozessen, aber es könne trotzdem nicht aus einer Kenntnis der physischen Elementarvorgänge auf das Vorliegen einer Verhaltensweise geschlossen werden. Verhalten stelle, mit anderen Worten, eine in Relation zu physikalischen Verknüpfungen emergente Eigenschaft dar: »[T]he properties of a ›behavior act‹ [are not] deducible directly from the properties of the underlying physical and physiological processes which make it up. Behavior as such cannot, at any rate at present, be deduced from a mere enumeration of the muscle twitches, the mere motions *qua* motions, which make it up. It must as yet be studied first hand and for its own sake.«⁸¹ Dieser Standpunkt weist offensichtlich auf moderne Positionen in der Philosophie des Geistes voraus, z.B. auf D. Davidsons »anomalen Monismus«, auf J. Fodors Funktionalismus oder die Supervenienztheorien.

Zu einer Einheit wird ein Verhaltensakt nach Tolman also nicht aufgrund der ihm korrespondierenden physischen Prozesse, sondern aufgrund eines außerhalb der Mechanismen der Verursachung stehenden Gesichtspunktes, den Tolman als *Zweck* (»purpose«) bezeichnet. Im einfachsten Fall besteht der Zweck des Verhaltens eines Organismus in seiner Gerichtetheit auf einen Gegenstand, dem er sich nähert (z.B. einem Nahrungsobjekt) oder von dem er sich entfernt (z.B. einem Feind). Der Charakter der Zielverfolgung lässt sich für Tolman daran objektiv feststellen, ob das Verhalten hartnäckig oder persistent in Bezug auf das Zielobjekt abläuft; d.h. bei einer Änderung der Randbedingungen (z.B. einer Ortsveränderung des Nahrungsobjektes) zeigt sich das Verhalten flexibel und bleibt weiterhin auf das Zielobjekt gerichtet.⁸²

Eine Verhaltenseinheit wird nach Tolman also über ihren Zweckbezug allererst identifiziert. Zwecke qualifizieren ein gegebenes Verhalten demnach nicht zuzätzlich, sondern sie geben ihm überhaupt erst seine Einheit und Ordnung.⁸³ Weil schon die Beschreibung der einfachsten Verhaltensweisen von Einzellern die Referenz zu einem Zielobjekt enthält (dem gegenüber sich der Organismus nähert oder entfernt), sei es notwendig, schon dieses Verhalten als zweckgerichtet zu bestimmen. So gelte für jedes Verhalten, dass schon seine Beschreibung ohne einen Zweckbegriff unmöglich sei. R. Hinde formuliert später allgemein: »In dem Moment, in dem wir anfangen, das Verhalten zu beobachten, beginnen wir zu abstrahieren.«⁸⁴ Eine theoriefreie, bloße Beschreibung von Verhalten kann es demnach nicht geben.

Tolmans Zweckpsychologie hat in vielfältiger Weise auf die Entwicklung der modernen Verhaltens-

wissenschaft eingewirkt. Bei vielen Autoren lassen sich Spuren seiner Gedanken finden, etwa auch bei dem strengen Behavioristen B.F. Skinner. Denn auch Skinner beschreibt die Verhaltensweisen, die seine Versuchstiere zeigen, in teleologischem Vokabular und legt großen Wert darauf, dass nur eine funktionale Beschreibung des Verhaltens angemessen ist, um es zu identifizieren. Wenn ein in einem Käfig eingesperrtes konditioniertes Tier zielgerichtet auf einen Hebel drücke, um an Futter zu kommen, dann sei es irrelevant, auf welche Weise das Tier dieses Verhalten ausführe, ob mit dem linken Fuß, dem Schnabel oder anders – identifiziert werde dieses Verhalten als ein Ernährungsverhalten allein durch die Funktion, auf die das Verhalten ausgerichtet sei. Den Begriff *operant* begründet Skinner dann auch in funktionalistischer Weise: »The term emphasizes the fact that the behavior operates upon the environment to generate consequences. The consequences define the properties with respect to which responses are called similar.«⁸⁵ Die Konsequenzen und nicht die Mechanismen sind es für Skinner, die die Identitätsbedingungen einer Verhaltensweise ausmachen.

Auch in der Instinktdefinition N. Tinbergens ist der Zweckbezug der Handlungen hervorgehoben, bei ihm eingeeengt auf die beiden ultimativen Zweckbegriffe der Biologie (↑Funktion). Tinbergen versteht unter einem Instinkt »einen hierarchisch organisierten nervösen Mechanismus, der auf bestimmte vorwarnende, auslösende und richtende Impulse, sowohl innere wie äußere, anspricht und sie mit wohlkoordinierten, lebens- und arterhaltenden Bewegungen beantwortet.«⁸⁶ Ausdrücklich fordert Tinbergen, es müsse »jede Instinktdefinition [...] das zu erreichende Ziel bzw. den Zweck nennen, dem er dient.«⁸⁷

Deutlich ist die funktionalistische Grundlage in der Bestimmung von Verhaltenselementen an deren geläufiger Benennung. »Jagdverhalten«, »Verteidigungsverhalten«, »Fortpflanzungsverhalten« und »Brutpflegeverhalten« sind alles Bezeichnungen, die nicht ausgehend von einem bestimmten Mechanismus oder einer Form des Verhaltens, sondern ausgehend von dem angestrebten Ziel oder seiner Funktion gebildet sind.

Kybernetik: Verhalten als Regulation

In der Mitte des 20. Jahrhunderts erscheint der Begriff des Verhaltens im Rahmen von systemtheoretischen und kybernetischen Analysen des Zweckbegriffs als gemeinsamer Titel für zielverfolgende Prozesse der anorganischen und organischen Natur. Die Untersuchung der technischen Regelungseinrichtungen (z.B. zielverfolgender Raketen) gilt als Schlüssel

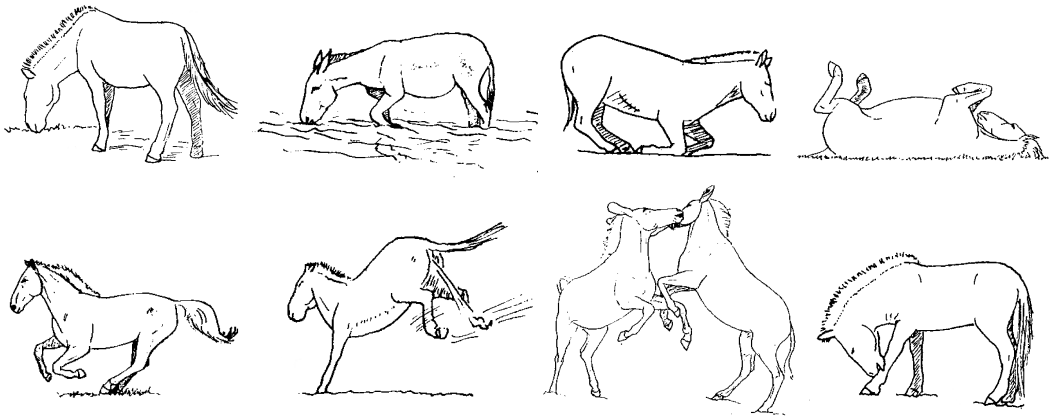


Abb. 557. Verhaltensweisen von Pferden. Obere Reihe: Weiden (Nahrungsaufnahme), Trinken, Niederlegen zum Ruhen, Wälzen; untere Reihe: Galopp, Ausschlagen zur Verteidigung, Steigen im Rivalenkampf (Beißen und Schlagen), Sichbeknabbern (aus Haßenberg, L. (1971). Verhalten bei Einhufern (Beiträge zu einem Ethogramm für Equiden)).

zum Verständnis auch des Verhaltens der Lebewesen. Programmatisch fordern A. Rosenblueth und N. Wiener 1950 eine parallele Konzeptualisierung von technischen Regulationsprozessen und dem Verhalten von Menschen und Tieren: »the only fruitful methods for the study of human and animal behaviors are the methods applicable to the behavior of mechanical objects as well«.⁸⁸

Eine allgemeine Verhaltenstheorie, die einen systemtheoretischen Ansatz verfolgt, insofern sie unter Verhalten die (energetische) Relation eines Systems zu seiner Umwelt versteht, entwickelt sich seit Mitte der 1950er Jahre. J.G. Miller wendet den Verhaltensbegriff im Rahmen einer solchen Theorie auf alle Ebenen der organischen Hierarchie an und spricht vom Verhalten von Zellen, Organen, Individuen, Gruppen und Gesellschaften.⁸⁹ Neben dem technischen Maschinenparadigma entwickelt sich seit Mitte der 1960er Jahre zunehmend die mathematische Spiel- und Optimalitätstheorie als Werkzeug zur Analyse des Verhaltens, und zwar insbesondere des sozialen Verhaltens (↑Sozialverhalten/Soziobiologie).

In den systemtheoretischen Ansätzen kann ›Verhalten‹ allgemein als Regulation des Organismus-Umwelt-Verhältnisses bestimmt werden. Nach I.P. Pawlows Bestimmung von 1903 ist Verhalten Ausdruck einer »höheren Nerventätigkeit«; der diese Aufgabe erfüllende Teil des Nervensystems sei es, der »in der Hauptsache nicht die Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Organismus regelt [...], sondern diejenigen zwischen Organismus und Umwelt«.⁹⁰ In diesem Sinne stellt auch H.S. Jennings 1906 fest, das Verhalten sei »seinem eigentlichen Wesen nach ein regulatorisches; es ist ein Vorgang

mit Hilfe dessen der Organismus Bedingungen aufzufinden und beizubehalten sucht«.⁹¹ Knapp heißt es später, Verhalten sei die »Kontrolle von Wahrnehmung« (Powers 1973)⁹² oder die »Regulation der Relation zwischen Organismus und Umwelt« (Düßmann 2001)⁹³ (vgl. Tab. 295).

In neuerer Zeit ist es v.a. G. Tembrock, der eine Bestimmung des Verhaltensbegriffs in einem regulationstheoretischen Sinne weiter ausarbeitet. Darin sieht er die Hauptaufgabe der biologischen Verhaltenswissenschaft: »Die Verhaltensbiologie untersucht die Steuerung und Regelung der Wechselbeziehungen der Organismen mit ihrer Umwelt auf der Grundlage eines Informationswechsels, der auch den Einbau individueller Erfahrungen im Dienst der Umweltanpassung des Verhaltens ermöglicht«.⁹⁴

Als Regulation eines Gesamtsystems betrifft ein Verhalten den Umweltbezug dieses Systems. Nicht jeder auf die Umwelt gerichtete Prozess, der vom Inneren eines Systems ausgeht, stellt aber in biologischer Perspektive schon ein Verhalten dar (vgl. die Definition von Dretske 1988 in Tab. 295). Entscheidend für die Bestimmung eines Prozesses als biologisches Verhalten ist seine funktionale Einordnung, d.h. seine teleologische Beurteilung im Hinblick auf die Funktionskreise eines Lebewesens, letztlich die beiden ultimativen Zwecke der ↑Selbsterhaltung und ↑Fortpflanzung (↑Funktion). Verhalten stellt insofern eine funktionale Schematisierung eines kausalen Prozesses im Hinblick auf bestimmte Zwecke dar. Diese Schematisierung kann – dem allgemeinen Modell der Regelung folgend (↑Regulation) – in Form eines Regelkreises beschrieben werden.⁹⁵ Die Organisation eines Organismus bildet dabei die Regelgröße (als

individuelle Organisation in der Selbsterhaltung und als Organisation eines Typs in der Fortpflanzung).

Die hierarchische Ordnung des Verhaltens

Weil ein Organismus ein differenziertes Verhältnis zu seiner Umwelt hat, das aber doch als geordnet im Hinblick auf einige wenige Systemzwecke gedacht wird, erfolgt eine Darstellung dieser Ordnung der Verhaltensweisen meist in Form einer ↑Hierarchie. Traditionell beziehen sich diese Hierarchien auf funktionale Aspekte, mit den beiden Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung als höchsten Zwecken (↑Funktion: Abb. 167). Darstellungen der funktionalen Hierarchie von Verhaltensweisen geben in den 1940er Jahren N. Tinbergen in Bezug auf das Fortpflanzungsverhalten des Stichlings und G.P. Baerends in Bezug auf die »Stimmungen« im Brutpflegeverhalten der Grabwespe (↑Instinkt: Abb. 223; vgl. Abb. 224). Die funktionalen Hierarchien können auch als Rangordnungen der Dringlichkeit verstanden werden, für die sich einige einfache Regeln formulieren lassen: So steht das Schutzverhalten meist an oberster Stelle der Hierarchie, d.h. ein Nahrungsaufnahme- oder Fortpflanzungsverhalten wird durch die Auslösung eines Flucht- und Schutzverhaltens verdrängt. In neurophysiologischen Modellen wird diese funktionale Hierarchie neuronal zu rekonstruieren versucht. »Hierarchie« kann daher insgesamt als ein integratives ethologisches Konzept fungieren.⁹⁶

Neben der hierarchischen Ordnung von Verhaltenselementen zwischen den Funktionskreisen werden innerhalb eines Funktionskreises häufig strenge Verkettungen von Verhaltenselementen beschrieben: Das Ergebnis des einen Verhaltenselements liefert den Reiz zur Auslösung des nächsten Elements (vgl. auch dazu Tinbergens Modell des Fortpflanzungsverhaltens des Stichlings; ↑Instinkt: Abb. 222).⁹⁷

Gliederung des Verhaltens

Systematische Überlegungen zur Gliederung des Verhaltens der Tiere nach funktionalen Gesichtspunkten werden seit dem 18. Jahrhundert entwickelt. Vorläufer der wissenschaftlichen Klassifikationen des Verhaltens sind Auflistungen von Typen von Trieben, die sich seit der Antike finden. In allen Einteilungen ist der Dualismus von ↑Selbsterhaltung und ↑Fortpflanzung grundlegend (↑Funktion). Der Sokratesschüler Xenophon sieht es als weise Einrichtung eines planenden Gottes an, dass die Lebewesen über vier Triebe verfügen: den »Trieb nach Nachkommenschaft«, den »Trieb zur Aufzucht der Jungen«, eine »Begierde nach Leben« und eine »Furcht vor dem Tod« (vgl.

Tab. 302).⁹⁸ Cicero unterscheidet das Bestreben, sich selbst zu erhalten (»conservandi sui«), das sich in dem Aufnehmen von Nahrung und der Abwehr von Gefahren zeige, von dem Bestreben der Erhaltung der Gattung (»conservatio [...] generis«), das sich in Fortpflanzung und Brutpflege manifestiere.⁹⁹

Reimarus: »Kunsttriebe«

Als erster kritischer zusammenfassender Überblick über das Verhalten der Tiere gilt allgemein die Studie des Hamburger Gelehrten H.S. Reimarus aus dem Jahr 1760. Diese Schrift ist im Geist der Physikotheologie verfasst, liefert aber doch eine Klassifikation des Verhaltens, die in ihren Grundunterscheidungen noch immer gültig ist. Den Gegenstand von Reimarus' Untersuchung bilden in seiner Terminologie die natürlichen »willkürlichen Triebe«, die er abgrenzt einerseits von den »mechanischen Trieben«, die die physiologischen Prozessen im Inneren des Organismus betreffen, und andererseits von den »Vorstellungstrieben«, die in der Repräsentation äußerer Gegenstände im Organismus bestehen. Die willkürlichen Triebe werden nach Reimarus von einem »allgemeinen Grundtrieb« beherrscht, den Reimarus in Anlehnung an die Stoa »Selbstliebe« nennt.¹⁰⁰ Alle besonderen willkürlichen Triebe hätten ihren Grund in der »Selbstliebe« oder – wie es in der Übersetzung Ciceros heißt – dem Streben nach »Selbsterhaltung«¹⁰¹, insofern sie ein Tier dazu veranlassen, »daß ein jedes sein und seines Geschlechtes Erhaltung und Wohlfahrt zu befördern bemühet ist«¹⁰². Das Streben nach Selbsterhaltung

»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.

I. Was nun die allgemeinen Mittel betrifft: so erfordert die Wohlfahrt und Erhaltung eines jeden Thieres 1. die Erlangung von zweyerley Guten: 1) einer dienlichen und bequemen Luft in dem natürlichen Elemente; und 2) eine gesunde zureichende Nahrung. 2. Die Abwendung des äusseren und inneren Ungemaches, 1) von leblosen Dingen, 2) von andern Thieren, oder 3) von Verletzung und Krankheiten.

II. Die Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes erfordert 1. abseiten der Aeltern 1) eine Paarung, und 2) eine Vorsorge oder Pflege bey der Brut und bey den Jungen. 2. Abseiten der Jungen selbst; daß sie sich 1) entweder allein zu helfen wissen; oder aber, 2) daß sie die Nahrung und Pflege der Aeltern annehmen.«

Tab. 297. Einteilung der Verhaltensweisen (»Kunsttriebe«) der Tiere (aus Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 102).

schließt nach Reimarus dabei auch die Prozesse der Fortpflanzung ein, weil es in der Natur jedes Tieres liege, die Fortpflanzung und Brutfürsorge mit Lust zu betreiben.¹⁰³ Die besonderen, auf die Selbsterhaltung gerichteten Triebe, die nicht Ausdruck eines momentanen Affektes sind, nennt Reimarus »Kunsttriebe« und gliedert sie in zehn Klassen, die um folgende Funktionen kreisen: Bewegung, Aufenthaltsort, Ernährung, Schutz gegenüber der anorganischen Natur, Schutz gegenüber anderen Tieren, Paarung, Brutpflege, Jugendentwicklung, Vergesellschaftung und Modifikationen.¹⁰⁴ Reimarus bemüht sich um eine systematische Erfassung der »Kunsttriebe«, indem er sie in eine hierarchische Ordnung mit dichotomen Unterscheidungen bringt (vgl. Tab. 297).

Schneider (1880): »natürliches System«

Einen anderen wenig beachteten, aber systematisch entwickelten Klassifikationsvorschlag von Verhaltensweisen macht 1880 G.H. Schneider (vgl. Tab. 298).¹⁰⁵ Dem Anspruch nach handelt es sich um eine »vergleichende Psychologie«¹⁰⁶, die ein »natürliches System«¹⁰⁷ des Verhaltens der Tiere geben will. Schneider gliedert die Verhaltensweisen – er spricht von »Triebbewegungen«¹⁰⁸ – nach zwei verschiedenen Gesichtspunkten: der Ursache (Auslösung) und der Wirkung (Funktion) des Verhaltens (er macht dies allerdings nicht sehr deutlich). Der erste Einteilungsgesichtspunkt, der die Verhaltensauslösung betrifft, ordnet die Verhaltensweisen nach dem Grund ihrer Veranlassung in »Empfindungstriebe«, »Wahrnehmungstriebe« und »Vorstellungstriebe« (und beim Menschen zusätzlich in »Gedankentriebe«).¹⁰⁹ Unter *Empfindung* versteht Schneider dabei eine Art der Verhaltensauslösung, die als Reaktion auf direkten körperlichen Kontakt mit einem Objekt der Umwelt erfolgt; *Wahrnehmungen* folgen einem über Entfernung perzipierten Reiz; *Vorstellungen* schließlich ergeben sich aus der endogenen Produktion eines Reizes, der als Verhaltensauslöser wirkt.¹¹⁰ Der zweite Einteilungsgesichtspunkt Schneiders bezieht

sich auf den funktionalen Komplex, dem die Verhaltensweisen zuzuordnen sind. Zunächst erfolgt eine Gliederung in Triebe der Selbsterhaltung und Arterhaltung; diese werden weiter unterteilt in Triebe der Ernährung und des Schutzes für die Selbsterhaltung und Triebe der »Liebeswerbung« (auch: der »Begattung«) und der Brutfürsorge (auch: »Muttertriebe«) für die Arterhaltung.¹¹¹ Die Verhaltensklassifikation Schneiders weist Parallelen zu den zu Beginn des 19. Jahrhunderts entwickelten Gliederungen der organischen Funktionen auf (↑Funktion: Tab. 87).

Fraglich ist in Schneiders Einteilung besonders die Relevanz der Unterscheidung von »Empfindungen«, »Wahrnehmungen« und »Vorstellungen«. Denn zum einen lässt sie sich nur bei solchen Organismen anwenden, die über Fernsinnesorgane verfügen, und zum anderen werden nach diesem Kriterium weitgehend analoge Verhaltensweisen wie z.B. die Milchabgabe der Säugetiere (»Empfindungstrieb«) und das Füttern der Nachkommen bei Vögeln (»Wahrnehmungstrieb«) unterschiedlichen Rubriken zugeordnet. Die späteren Vorschläge zur Verhaltensklassifikation vernachlässigen die Art der Verhaltensauslösung (endogen *versus* exogen) meist vollständig und orientieren sich allein an den Wirkungen (Funktionen).

McDougall: Instinktlisten

Ein vielzitiert Versuch der systematischen Auflistung der möglichen Ausrichtungen von Verhaltensweisen stammt von dem Psychologen W. McDougall. Er macht zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Entfaltung des Verhaltens in verschiedene funktionale Dimensionen an dem Begriff des Instinkts fest. Dabei soll jedem Instinkt ein Gefühl zugeordnet werden (hier in Klammern; ↑Gefühl: Tab. 102; ↑Instinkt: Tab. 129). Das Ergebnis ist allerdings eine Aneinanderreihung von recht heterogenen Elementen: »flight« (»fear«), »repulsion« (»disgust«), »curiosity« (»wonder«), »pugnacity« (»anger«), »self-abasement« (»subjection«), »self-assertion« (»elation«),

»parental instinct« (»tender emotion«), »instinct of reproduction«, »gregarious instinct«, »instinct of acquisition«, »instinct of construction«.¹¹² McDougalls Liste ist angelehnt an eine Aufzählung, die W. James 1890 gibt¹¹³. James' Liste ist allerdings noch stärker auf den Menschen bezogen und kaum

	Selbsterhaltung		Arterhaltung	
	Ernährung	Schutz	Begattung	Brutfürsorge
Empfindung	<i>Geschmack</i>	<i>Kontraktion</i>	<i>Paarung</i>	<i>Säugen</i>
Wahrnehmung	<i>Jagd</i>	<i>Flucht</i>	<i>Balz</i>	<i>Verteidigung</i>
Vorstellung	<i>Suche</i>	<i>Bauen</i>	<i>Partnersuche</i>	<i>Nestbau</i>

Tab. 298. Kreuzklassifikation zur Gliederung der Verhaltensweisen nach ihren Wirkungen der Selbsterhaltung und Arterhaltung sowie ihren Ursachen: Empfindung (direkte körperlicher Kontakt zur Reizquelle), Wahrnehmung (Perzeption des Reizes über Fernsinnesorgane) und Vorstellung (endogene Reizproduktion). In den Mittelfeldern befinden sich Beispiele für jeden Verhaltenstyp (Einteilung nach Schneider, G.H. (1880). *Der thierische Wille*).

mit systematischer Absicht erstellt. Neben der Mehrheit der von McDougall genannten Instinkte finden sich darunter auch solche psychischen Phänomene wie Sympathie, Kleptomanie, Schüchternheit, Zurückhaltung, Scham und Liebe.

Parallel zu McDougall formulieren andere Psychologen und Biologen ähnliche Listen von Instinkten (↑Instinkt: Tab. 129). H.E. Ziegler gibt 1920 eine »Einteilung der Instinkte« in sieben Typen: Ernährung, Schutz, Reinlichkeit, Paarung und Begattung, Eiablage und Brutpflege, Geselligkeit, Wanderungen.¹¹⁴ I.P. Pawlow unterscheidet 1930 »individuelle Reflexe: der Nahrungsreflex, der Aggressionsreflex, der aktive und der passive Abwehrreflex, der Freiheitsreflex, der Untersuchungsreflex, und der Spielreflex, und Reflexe der Arterhaltung: der Geschlechts- und der Elternreflex.«¹¹⁵ Er selbst schließt daran die Frage an: »Sind dies aber alle?«¹¹⁶ Eine von McDougalls Vorschlag abgeleitete und auf die biologischen Triebe eingeschränkte Liste gibt 1936 P.T. Young. Darin unterscheidet er 17 verschiedene Triebe: Hunger, Ekel, Durst, Sex, Brutpflege, Urinieren, Defäkieren, Hitzevermeiden, Kältevermeiden, Angstvermeiden, Luft hunger, Furcht und Angst, Erholung, Schlaf, Neugier, Sozialverhalten, Kratzen.¹¹⁷

»Funktionskreise«

Seit den 1920er Jahren ist es üblich, Verhaltenseinheiten in **Funktionskreise** zu ordnen. Die biologische Verwendung des Ausdrucks wird meist auf J. von Uexküll zurückgeführt, der ihn seit 1919 gebraucht.¹¹⁸ Aber auch schon vor von Uexküll wird das Wort in der Biologie gelegentlich verwendet. Es erscheint dabei in zwei Bedeutungen: einerseits zur Bezeichnung des Kreislaufs von Funktionen in einem Organismus, also im Sinne von »funktionaler Organisation« (oder »Funktionskreislauf«; ↑Kreislauf), andererseits in klassifikatorischer Absicht zur Unterscheidung verschiedener funktionaler Klassen von Verhaltens- oder Prozesseinheiten. Die erste dieser Bedeutungen ist die ältere; sie erscheint bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts (Rose 1781: »ohne daß der Körper merklich dabey leide, noch sein natürlicher Functionskreis sehr zerrüttet werde«¹¹⁹; Siebert 1841: »die Verletzung [...] zerstört allemal den entsprechenden Funktionskreis«¹²⁰; Carus 1854: »dem Funktionskreise des Lebens«¹²¹). Nicht nur bezogen auf einen ganzen Organismus, sondern auch einzelne seiner Teilsysteme erscheint der Ausdruck in dieser Bedeutung (Dohrn 1886: »in den Functionskreis des Auges gezogene Kiemen«¹²²; Sorauer 1886: »daß das Chlor in der Pflanze in den Funktionskreis nützlich eingreift, den das Kalium zu übernehmen hat«¹²³).

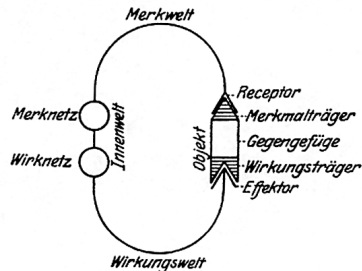
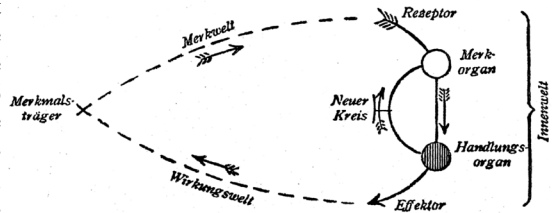
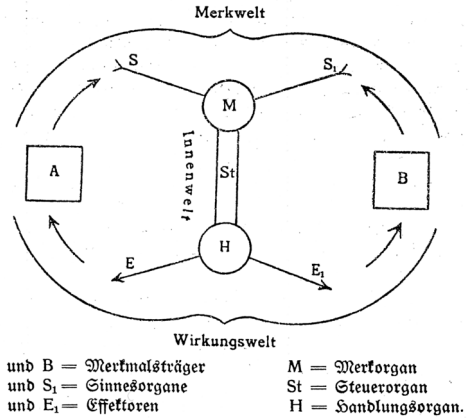


Abb. 558. Drei Versionen des »Funktionskreises«. Die Umwelt eines Organismus zerfällt in zwei Teile: eine »Merkwelt«, d.h. die durch seine Sinne erschlossene Welt der Wahrnehmungen des Organismus, und die »Wirkungswelt«, d.h. die Welt, wie sie durch die effektorischen Organe des Organismus verändert wird. Ein Objekt der Umwelt konstituiert sich durch die Interaktion von Merk- und Wirkungswelt: Von dem »Merkmalsträger« des Objekts erfolgt vermittelt über einen »Rezeptor« eine Wirkung auf die »Innenwelt« des Organismus. In dieser Innenwelt vollziehen sich Transformationen der empfangenen Wirkung im Rahmen eines »Merk-« und »Wirknetzes« und resultieren in einer »Handlung«, die in der »Wirkungswelt« und über einen »Effektor« auf den »Wirkungsträger« des Objektes einwirkt (aus Uexküll, J. von (1919). Biologische Briefe an eine Dame. Deutsche Rundschau 178, 309-323; 179, 132-148; 276-292; 451-468: 144; ders. (1920). Theoretische Biologie: 117; ders. (1909/21). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 45).

Zur Bezeichnung verschiedener funktionaler Klassen oder Typen von biologischen Einheiten, der später dominanten Bedeutung, ist der Ausdruck aber auch bereits seit den 1870er Jahren in Gebrauch (Carus 1872: »die Funktionskreise in den verschiedenen Tiergruppen«¹²⁴).

Auch bei von Uexküll erscheinen die beiden verschiedenen Bedeutungen von »Funktionskreis«: Er bezeichnet mit dem Wort insbesondere die von ihm als ein Wechselverhältnis modellierte Relation des Organismus zu seiner ↑Umwelt (besser: zu seiner Wahrnehmungs- oder »Merkwelt«) (vgl. Abb. 558). Ein Organismus reagiert demnach seiner Bauart entsprechend selektiv auf einzelne Aspekte seiner Umgebung und schafft durch sein Verhalten, das sich in der zyklischen funktionalen Geschlossenheit von Merken und Wirken, von rezeptorischer »Merkwelt« und effektorischer »Wirkwelt« entfaltet, erst seine Umwelt¹²⁵: »Jede Handlung eines Tieres beginnt mit einem Merken und endet mit einem Wirken« (von Uexküll 1936).¹²⁶ Die Betonung liegt dabei darauf,

dass dieses Funktionsverhältnis einen »geschlossenen Kreislauf«, eine jeweilige »Welt für sich« darstellt.¹²⁷

Der Ausdruck »Funktionskreis« wird bei von Uexküll zunächst als räumliche Metapher verwendet, um funktional benachbarte Verhaltensweisen zu einer Gruppe zusammenzufassen; er kann darüber hinaus aber auch im Sinne eines Kreislaufs von Funktionen verstanden werden, insofern die zyklische Wiederkehr von charakteristischen Verhaltensweisen für das Leben der Tiere kennzeichnend ist. In diesem Sinne zur Beschreibung des rhythmischen Wechsels von organischen Tätigkeiten im Verhalten der Tiere verwendet bereits H. Spencer Mitte des 19. Jahrhunderts den Ausdruck (»the cycle of the functions«; ↑Kreislauf).¹²⁸

Neben diesem allgemeinen Kreisschema des Verhaltens eines Organismus steht das Konzept des Funktionskreises bei von Uexküll auch für die Verschiedenartigkeit der Relationen, die ein Organismus zu seiner Umgebung hat. Der eine Funktionskreis des Organismus mit seiner Umwelt differenziert sich also zu unterschiedlichen, einander nebengeordneten Funktionskreisen. Diese Funktionskreise geben eine Typologie der Verhaltensweisen des Organismus; sie benennen die grundsätzlichen funktionalen Bezüge, in denen das Verhalten steht. Von Uexküll unterscheidet 1920 die Funktionskreise des Mediums (in dem es um die Fortbewegung geht), der Nahrung, des Feindes, der Geschlechtsgemeinschaft »und wenige mehr«¹²⁹, die er nicht weiter benennt.

Auf den Ansätzen von Uexkülls aufbauende, differenziertere Auflistungen der Funktionskreise liefern 1963 A. Meyer-Abich¹³⁰ (vgl. Tab. 299) und 1987 G. Tembrock (vgl. Tab. 300). Ein klares und einheitliches Kriterium der Klassifikation liegt diesen Listen allerdings nicht zugrunde. Tembrock ist sich dessen bewusst und begründet seinen Vorschlag vorsichtig allein auf pragmatischer Grundlage, indem er betont, er habe sich »in der praktischen Forschungsarbeit« bewährt.¹³¹

Appetenz und Aversionen

Seit der Antike ist zur Klassifikation von Verhaltensweisen eine Zweiteilung verbreitet: in Instinkte, die eine Annäherung an einen Umweltgegenstand bewirken, und solchen, die zu einer Entfernung von diesen führen (Cicero: »cum quodam adpetitu accessum ad res salutare a pestiferis recessum«¹³²). Mit der Etablierung der Ethologie Ende des 19. Jahrhunderts wird die Unterscheidung vielfach terminologisch gefasst. W. Wundt differenziert 1874 zwischen »Begehren« (oder »Streben«) und »Widerstreben«¹³³; G.H.

- | |
|---|
| <p>I. Gruppe der Ernährungskreise</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Nahrungskreise (Spürkreise) 2. Atmungskreis (Minimallebenskreis) 3. Jagdkreise 4. Fresskreise 5. Verdauungskreise 6. Nahrungssymbiosen 7. Hungerkreis (Nahrungsmangelkreis) <p>II. Gruppe der Verteidigungskreise</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Feindmerkkreise 2. Feindabwehrkreise 3. Verteidigungssymbiosen <p>III. Gruppe der Fortpflanzungs- u. Determinationskreise</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Asexuelle Kreise 2a. Sexualpartnerwahrnehmungskreise 2b. Sexualekreise 3. Determinierungskreise (Genetik) 4. Wachstumskreise 5. Differenzierungskreise 6. Regenerationskreise <p>IV. Gruppe der Regulationskreise</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Zirkulationssysteme 2. Endokrine Systeme 3. Nervöse Systeme 4. Gesamtregulationen 5. Siestakreise (Schlafen, latentes Leben usw.) |
|---|

Tab. 299. Gliederung der Lebensfunktionen in »Funktionskreise« (nach Meyer, A. (1934). *Umwelt und Innenwelt organischer Systeme nebst Bemerkungen über ihre Simplifikation zu physischen Systemen*. *Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss.* 27, 328-352: 348).

<i>Schneider</i> (1880)	<i>Scott</i> (1950)	<i>Alcock</i> (1975/2006)	<i>Tembrock</i> (1987/92)
1. Selbsterhaltung 1.1 Nahrungserwerb	1. Ingestivverhalten: Nahrungsaufnahme	1. Ernährungsverhalten	1. Stoffwechselbedingtes Verhalten
1.2 Schutzbewegungen	2. Eliminativverhalten: Defäkation u. Urination	2. Habitatwahl	2. Orientierungsbed. Verhalten
	3. Investigativverhalten: Umwelterkundung	3. Verteidigungsverhalten	3. Schutzbedingtes Verhalten
	4. Agonistisches Verh.: Kampf u. Verteidigung		4. Innerartliches Konkurrenzverhalten
	5. Et-epimeletisches V. Auslösen von Fürsorge		5. Bauverhalten
	6. Kontaktverhalten	4. Kommunikationsverh.	6. Biosozialverhalten
	7. Allelomimetisches V. Nachahmungsverh.	5. Sozialverhalten	7. Migrationsverhalten
2. Arterhaltung 2.1 Liebeswerbung	8. Sexualverhalten	6. Fortpflanzungsverhalten	8. Fortpflanzungsverhalten
2.2 Brutpflege	9. Epimeletisches Verh.: Brutfürsorge	7. Paarungsverhalten	
	10. Anderes Verhalten: Zucken, Strecken, Gähnen etc.	8. Brutfürsorge	9. Spielverhalten

Tab. 300. Klassifikationen von Verhaltenstypen.

Schneider nimmt 1880 eine Zweiteilung der Umwelt in »attraktive« und »repulsive« oder auch »nützliche und schädliche Außendinge« vor¹³⁴; S. Smith unterscheidet 1914 im Hinblick auf die Wirkungen auf den Organismus zwischen »positiver« und »negativer Regulation«¹³⁵.

Der Ethologe W. Craig trennt 1918 beide Tendenzen voneinander, indem er eine *Appetenz* als einen Erregungszustand bezeichnet, der vorliegt, solange ein Umweltreiz nicht vorhanden ist (z.B. Nahrungssuche, bis das Nahrungsobjekt gefunden ist), und eine *Aversion* (Vermeidung) bestimmt als ein Erregungszustand, der vorliegt, solange ein Reiz vorhanden ist (z.B. Flucht, solange der Anblick eines Räubers anhält).¹³⁶ Craigs Begriff der »Appetenz« (»appetence«)¹³⁷ ist für die weitere Entwicklung der Ethologie von großer Bedeutung; er wird von K. Lorenz als »Appetenzverhalten« aufgenommen (↑Bedürfnis)¹³⁸.

Die Unterscheidung von Appetenzen und Aversionen (»appetites and aversions«) übernimmt auch E.C Tolman in seiner Einteilung der Instinkte (↑Instinkt: Tab. 129).¹³⁹ Während die Appetenzen den Organismus zum Aufsuchen eines bestimmten Gegenstandes treiben, veranlassen die Aversionen den Organismus zu einer Vermeidung. Oder, anders formuliert: Die Appetenzen bestehen in dem Bestreben, einen bestimmten physiologischen Gleichgewichtszustand

durch die Initiation einer Verhaltensweise einzustellen; die Aversionen bestehen in dem Bestreben, einen bestimmten physiologischen Störungszustand durch die Initiation einer Verhaltensweise abzuwenden.¹⁴⁰ Beide sind sie also auf das physiologische Gleichgewicht des Organismus (seine Homöostase) bezogen. Wegen ihrer unterschiedlichen Referenz zum physiologischen Gleichgewicht des Organismus sowie der Reizsituation der Umwelt sind Appetenzen und Aversionen auch darin unterschieden, dass Appetenzen eine den physiologischen Rhythmen entsprechende zyklische Natur aufweisen, die Aversionen dagegen nur situativ je nach Veranlassung durch die Umwelt aktiviert werden. Für die Appetenzen gibt Tolman eine vorläufige Liste, die die physiologisch bestimmten Bedürfnisse nach Nahrung, Fortpflanzung, Exkretion, Kontakt, Ruhe und sensorischer wie motorischer Aktivität (z.B. sinnliche Erregung und Spiel) umfassen. Die Aversionen werden dagegen lediglich in Flucht- und Kampfbereitschaft gegliedert (»fright« und »pugnacity«).¹⁴¹ Diese können erweitert als eine passive (bloß verteidigende) bzw. aktive (angreifende) Abwehr von Bedrohungen durch die Umwelt interpretiert werden (↑Schutz: Tab. 240). Auch ein Baum zeigt also z.B. ein aktives Aversionsverhalten, wenn er im Herbst seine Blätter abwirft. Von diesen, von Tolman zunächst nur für den Menschen formulierten Bedürfnisse stellen zumindest die ersten drei

1	Ausnutzung von Umweltressourcen
1.1	Informationsaufnahme, -leitung und -verarbeitung (Sinnesorgane, Wahrnehmung)
1.2	Energie- und Nährstoffaufnahme (Ernährung, Atmung)
1.2.1	Jagen: Ernährung von großer Nahrung mit Hilfe eigener Lokomotion
1.2.2	Lauern: Ernährung von großer Nahrung ohne eigene Lokomotion
1.2.3	Weiden: Ernährung von kleiner Nahrung mit Hilfe eigener Lokomotion
1.2.4	Filtrieren: Ernährung von kleiner Nahrung ohne eigene Lokomotion
1.3	Ausnutzung der Artgenossen (Sozialverhalten)
1.3.1	Direkte Ausnutzung der Artgenossen (genetische Ressource): Sexualität
1.3.2	Indirekte Ausnutzung der Artgenossen: Informationsvermittlung, Ernährung (z.B. Betteln), Schutz und Übung (Spielen) durch Mitglieder einer Gruppe
1.4	Ausnutzung der Umwelt als Entsorgungsdepot: Exkretion von Abfallstoffen
2	Schutz vor Umweltgefahren
2.1	Emanzipation (Kompensation, Verteidigungsverhalten): präventive Körperveränderung
2.1.1	Morphologische Verteidigung, z.B. Panzerungen, Bestachelungen
2.1.2	Physiologische Verteidigung, z.B. Thermoregulation, Ruhestadien (Dormanz), Ruhe- und Schlafverhalten, Laubabwurf
2.2	Deviation: präventive Umweltveränderung
2.2.1	Biopumpgestaltung, z.B. Bauverhalten, Horten von Nahrung
2.2.2	Migration: Flucht aus dem Lebensraum, z.B. Vogelzug
2.3	Adaptation: situative Körperveränderung
2.3.1	Defensive Körperveränderung, z.B. Farbwechsel, Schutzstarre, Einrollen
2.3.2	Aggressive Körperveränderung: Bewegungsverteidigung, z.B. Schlagen mit den Extremitäten, Stechen mit dem Wehrstachel, Körperpflege, Territorialverhalten
2.4	Kommutation: situative Umweltveränderung
2.4.1	Lokomotorische Umweltveränderung: Flucht innerhalb des Lebensraums
2.4.2	Manipulative Umweltveränderung, z.B. Bedecken des Körpers mit Sand oder Laub
3	Erprobungs-, Orientierungs- und Erkundungsverhalten (Spiel, Neugier, Exploration)
4	Fortpflanzungsverhalten
4.1	Auf die abiotische Umwelt bezogenes Fortpflanzungsverhalten, z.B. Wanderung zum Fortpflanzungshabitat, Nestbau
4.2	Fortpflanzungsrelevantes Verhalten zwischen ausgewachsenen Organismen (der gleichen Generation), z.B. mutualistisches Verhalten in der Fortpflanzung (Komplementärbeziehung der Sexualität, Systeme der Verwandtenfürsorge)
4.3	Brutpflege (Protektionsbeziehung zu den Nachkommen), z.B. Ernährung und Verteidigung der Brut

Tab. 301. Vorschlag zur Klassifikation von Verhaltenstypen.

der Appetenzen und die beiden Aversionen die essenziellen Grundbeziehungen eines Organismus zu seiner Umwelt dar. Kein Organismus, der diese Beziehungen zu seiner Umwelt nicht hätte.

Kriterien der Klassifikation

Das methodische Problem bei der Erstellung von Listen oder anderen Klassifikationen von Verhaltenstypen liegt in der Bestimmung eines einheitlichen Kriteriums der Unterscheidung, über das gleichrangige Bewegungsabläufe zusammengefasst werden können. Für das Konzept des ↑Instinktes sind die Klassifikationen ins Grotteske gezogen worden, indem Listen von über 10.000 Instinkten erstellt wurden. Jedem mehr oder weniger stereotypen Bewegungsablauf wurde ein Trieb zugeordnet. So kennt

Schneider 1880 einen »Trieb zum Ködern bei Wahrnehmung der Beute«¹⁴² oder einen »Trieb zur Vorsicht beim Verlassen des sicheren Verstecks«¹⁴³.

Seit den 1950er Jahren werden die möglichen Kriterien für eine Klassifikation des Verhaltens explizit ausgeführt und diskutiert. So unterscheidet R. Hinde 1959 zunächst eine Beschreibung des Verhaltens nach räumlich-physikalischen Eigenschaften (»Physical description«: »the strength, degree, and pattern of muscular contraction«; z.B. »Laufen«) und nach seinen Konsequenzen (»Description by consequence«; z.B. »Annäherung«) und differenziert daneben drei Arten der Klassifikation: nach der proximativen Ursache (z.B. Kontraktion des Beinmuskels), nach der phylogenetischen Geschichte (z.B. eine für eine Verwandtschaftsgruppe typische und auf einen gemein-

<i>Xenophon</i> (4. Jh. v. Chr.)	<i>Schneider</i> (1880)	<i>Pribram</i> (1971)	<i>Immelmann</i> (1976)	<i>Kappeler</i> (2006)
Begierde nach Leben	Nahrungserwerb	feeding	Nahrungsaufnahme	Ressourcenzugang
Furcht vor dem Tod	Schutzbewegungen	flight	Flucht	Räubervermeidung
Trieb nach Nachkommenschaft	Liebeswerbung	fucking	Fortpflanzung	Fortpflanzung
Trieb zur Aufzucht der Jungen	Brutpflege	fight	Angriff	Jungenaufzucht

Tab. 302. Verteilungen als oberste Gliederung von Verhaltenstypen.

samen Ursprung zurückgehende Laufbewegung) oder nach der Funktion (z.B. Nahrungsaufnahme).¹⁴⁴ Daneben werden andere Einteilungen vorgeschlagen, etwa eine Kategorisierung nach den Kriterien von *Form, Funktion und Verursachung*, die jeweils zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führen.¹⁴⁵

Eine Klassifikation nach Formen würde zu einer reinen *Verhaltensmorphologie* (Ethomorphologie) führen. Von einer solchen »Morphologie der Verhaltensformen« spricht H. Weber bereits 1954.¹⁴⁶ Enthalten wäre in dieser Teilwissenschaft eine bloße Beschreibung der Formen von Verhaltensweisen, etwa der (arttypischen) Form eines Ernährungsverhaltens, einer Fluchtreaktion oder einer Balzbewegung. Eine derartige Verhaltensmorphologie könnte aber so wenig Eigenständigkeit beanspruchen wie die an statischen Verhältnissen orientierte anatomische Körpermorphologie (↑Morphologie).

Verbreitet ist auch eine Einteilung der Verhaltenstypen nach der Quelle und Art ihrer Aneignung. Unterschieden werden hier meist drei Typen: (1) Verhaltensweisen, die einem Organismus seit seiner Geburt mitgegeben sind, die also »angeboren« sind (Reflexe und Instinktverhalten), (2) Verhaltensweisen, die ein Organismus im Laufe seines Lebens erworben oder angeeignet hat (gelerntes Verhalten und Gewohnheiten) und (3) Verhaltensweisen, die ein Organismus in neuartigen Situationen zeigt, die funktional sind und auf einem mentalen Durchspielen von Verhaltensoptionen beruhen (einsichtiges Verhalten; ↑Instinkt) (vgl. Abb. 559).

Von den meisten Ethologen wird ein pluralistischer Ansatz zur Klassifikation des Verhaltens bevorzugt: Statt der einen verbindlichen theoretischen Grundlage zur Klassifikation wird dafür plädiert, je nach Fragestellung und Kontext unterschiedliche Kriterien der Differenzierung und systematischen Ordnung anzuwenden.¹⁴⁷

Lehrbuchdarstellungen und die »four F's«

Von einigen Ethologen der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird zwar auf die Bedeutung einer Klassifikation von Verhaltenstypen hingewiesen (Hinde

1982: »just as Biology depends on the work of taxonomists and systematists, so does ethology depend on a taxonomy and systematics of behaviour«¹⁴⁸). Es finden sich allerdings kaum systematische Darstellungen. Die Klassifikationen der Verhaltensweisen, wie sie etwa J.P. Scott (1950) ausgehend vom Verhalten von Hunden und Wölfen (vgl. Tab. 300) oder R.R. Delgado und J.M.R. Delgado (1962)¹⁴⁹ geben, gehen über die klassischen Vorschläge kaum hinaus. In den verbreiteten Lehrbüchern der Ethologie, z.B. J. Alcocks »Animal Behavior« (1975/2006), ergibt sich allenfalls implizit aus der Gliederung der Kapitel eine funktionale Ordnung des Verhaltens (vgl. Tab. 300).¹⁵⁰

Einigkeit besteht unter vielen Ethologen in der Meinung, dass es *wenige* oberste Ordnungsbegriffe sind, die das Verhalten funktional gliedern. Seit der Antike sind es nicht selten vier Kategorien, die die obersten Typen bilden. Diese vier Kategorien werden verstanden als »die zweckmäßigen Einrichtungen einer Macht [...], welche planmäßig die Exis-

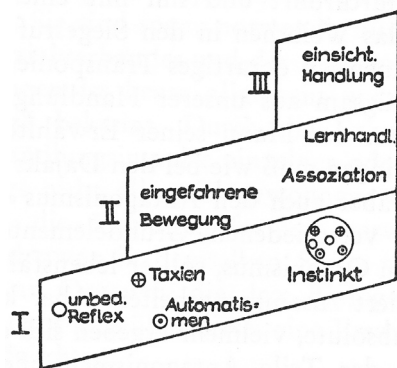


Abb. 559. »Schichtenaufbau des Handelns«: »I Schicht der angeborenen Handlungen. II Schicht der Gewöhnungs- und Lernhandlungen. III Schicht der einsichtigen Handlung«. »Die erste Schicht kommt allen Tieren zu, ganz eng ist die dritte« (aus Remane, A. (1981). *Die biologischen Grundlagen des Handelns*. In: Lenk, H. (Hg.). *Handlungstheorien – interdisziplinär*, Bd. III, 1. Verhaltenswissenschaftliche und psychologische Handlungstheorien, 13-56: 16).

tenz von Lebewesen ermöglichte« (Xenophon 4. Jh. v. Chr.), »vier Grundprinzipien«, auf die sich »alle die mannigfachen Aeußerungen des thierischen und menschlichen Willens zurückführen« lassen (Schneider 1880), »die vier F's« (Pribram 1971), die »vier großen Triebe« (Immelmann 1976) oder die »vier Probleme«, »die jedes Individuum erfolgreich lösen muss, um seine Gesamtfitness zu maximieren« (Kappeler 2006) (vgl. Tab. 302).¹⁵¹

Klassifikationen des Verhaltens auf den hierarchischen Ebenen unterhalb dieser vier höchsten Kategorien werden sinnvollerweise für jede Art spezifiziert. Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts entsteht die Forderung nach der vollständigen Erfassung des Verhaltensinventars einer Tierart¹⁵² – des *Ethogramms* (engl. »ethogram«), wie es später heißt (Makkink 1936: »exhaustive description of the habits«¹⁵³) (im 18. Jahrhundert fordert Le Roy bereits Ähnliches¹⁵⁴)

Physiologisch bedingtes Verhalten – und Spielen

Nicht zur Ethologie im engeren Sinne zu rechnen, d.h. nicht eigentlich Verhaltensweisen, sind solche Bewegungen eines Organismus, die nicht auf sein Verhältnis zur Umwelt zu beziehen sind, sondern im Wesentlichen auf seinen Körper selbst zurückwirken. Dazu gehören die Aktivitäten des Ruhens, Schlafens, Rekelns und Gähnens – und auch das Spielen.

Ruhen und Schlafen sind allerdings sicher nicht nur physiologisch bedingt, sondern können auch als Schutzverhalten interpretiert werden und weisen insofern einen direkten Umweltbezug auf. Insbesondere das Schlafen wird als eine Anpassung an den Tag-Nacht-Wechsel gedeutet. Weil Tag und Nacht sich so erheblich voneinander unterscheiden, dass Organismen nicht an beide Verhältnisse gleichzeitig optimal angepasst sein können, sind v.a. die höher organisierten Organismen meist nur in einem der beiden Umweltzustände aktiv. Der Schlaf als Autoanästhesie stellt dabei sicher, dass die Organismen in ihrem inaktiven Zustand in minimalem Maß die Aufmerksamkeit von Räubern erregen (↑Schlaf).¹⁵⁵

Das ↑Spielen der hochentwickelten Wirbeltiere (z.B. der Rabenvögel, Raubtiere und Primaten) steht definitionsgemäß außerhalb der direkten funktionalen Erfordernisse im Leben dieser Organismen. Ihm wird daher eine »Eigenfunktion« und ein »Selbstzweck« zugeschrieben (Tembrock 1982).¹⁵⁶ Trotz seines Selbstzweckcharakters entzieht sich das Spielen der Tiere aber nicht einer funktionalen Zuordnung im Rahmen der Biologie. Primärer funktionaler Bezugspunkt des Spielens ist allerdings häufig nicht die Organismus-Umwelt-Relation, sondern der Organismus selbst. Denn das Spielen kann verstanden wer-

den als eine Einübung in die Koordination und Integration von komplexen Bewegungsabläufen.¹⁵⁷ Durch diesen Rückbezug auf den Organismus selbst gehört das Spielen aber – ähnlich wie das Ruhen, Schlafen, Gähnen und Rekeln – nicht zum Verhalten des Organismus im engeren Sinne. Funktional betrifft es eben nicht den Umweltbezug, sondern den Selbstbezug des Organismus, die Rückwirkung der Bewegungen auf den Organismus selbst. Allerdings ist das Spielen oft mit Verhalten verbunden, insbesondere gibt es eine häufig enge Verknüpfung zwischen Spielen und Erkundungsverhalten (Exploration). Im spielerischen Umgang mit Objekten seiner Umwelt orientiert sich der Organismus über die Eigenarten dieser Objekte (und seiner Artgenossen).

Form-Funktions-Kreuzklassifikationen

Ebenso wie bei der Klassifikation physiologischer Prozesse liegt auch bei der Kategorisierung von Verhalten nicht immer eine eindeutige Entsprechung von Form- und Funktionseinheit vor: Manche Gestalteinheiten des Verhaltens dienen gleichzeitig mehreren Funktionen (analog zu multifunktionalen Organen wie der Leber), und manche ethologischen Funktionen können von verschiedenen Formeinheiten wahrgenommen werden (analog zu funktional äquivalenten physiologischen Prozessen). Beide Phänomene sind weit verbreitet: Die gemeinsame Jagd eines Wolfsrudels sichert z.B. nicht nur die Ernährung der Tiere, sondern stärkt auch den sozialen Zusammenhalt der Gruppe; ein Hase kann sich ebenso durch Schutzstarre wie durch Flucht vor einem Räuber schützen.

Insbesondere bei sozial lebenden Organismen spielen viele auf die Primärbedürfnisse (Schutz und Ernährung) gerichteten Verhaltensweisen auch für die Stabilität der sozialen Organisation eine Rolle. In Bezug auf den Menschen spricht A. Gehlen von einer »Umkehr der Antriebsrichtung«¹⁵⁸, wenn Verhaltensweisen wie Essen, Trinken und sexueller Verkehr nicht mehr als eigentliche Funktionen des Verhaltens anzusehen sind, sondern als Mittel für andere Zwecke dienen, etwa der reinen Geselligkeit, oder als symbolische Akte fungieren, die eine beliebige Bedeutung haben können.

Lorenz' Kritik an der Kategorisierung von Verhalten

Die Begründer der Ethologie stehen dem Projekt einer speziesübergreifenden funktionalen Klassifikation von Verhaltenstypen grundsätzlich skeptisch gegenüber. Vor allem K. Lorenz besteht auf einer nur für eine jeweilige Situation gültigen Identifikation eines Verhaltens oder Instinktes. Er geht daher auch

nicht von nur wenigen Instinkten aus, die Ordnung in das Verhaltensgeschehen bringen könnten, sondern vielmehr von einer Vielzahl von »Instinkthandlungen«.¹⁵⁹ Diese behandelt er 1937 als »autonome« Einheiten¹⁶⁰, die in keinem Verhältnis der Über- und Unterordnung zueinander stehen, sondern atomistisch einander nebengeordnet werden. Schon die Zusammenfassung von Instinkthandlungen zu einer Kategorie als »Elternfürsorge« oder »Nahrungsaufnahme« erscheint ihm ungerechtfertigt, denn »[f]ür die *Einzahl* dieses Ausdruckes [...] fehlt uns jede Anwendungsmöglichkeit«¹⁶¹. Den einzigen funktionalen Zusammenhalt von Verhaltensweisen sieht Lorenz in dem evolutionär gewordenen Komplex des Organismus einer Art. Es ist daher seine Auffassung, »daß eine große Zahl autonomer Einzelreaktionen nur dadurch zu einer funktionellen Einheit werden, daß der phylogenetisch »gewordene« Bau- und Funktionsplan der Species sie zu einer solchen zusammenfaßt«.¹⁶² Als Beispiel dieser Unabhängigkeit von Instinkthandlungen, die im Hinblick auf ihre biologische Funktion doch eine Einheit bilden, führt Lorenz die Bewegungen des »Grasrupfens« und des »Gründelns« von Graugänsen an. Diese erfolgten nämlich nicht bloß dann, wenn eine Graugans hungrig sei, sondern laufe genauso autonom und unabhängig von biologischen Bedürfnissen ab, wie die »Lust zum Jagen« von Raubtieren unabhängig von der Ernährung ablaufe und der Verzehr von Beeren durch seine fünfjährige Tochter in einem »Blaubeerschlag« nur erfolge, weil sie »des Pflückens halber aß«.¹⁶³ Die Beispiele sollen belegen, dass sich eine klare Unterordnung der Instinkthandlungen des Nahrungserwerbs unter die der Nahrungsaufnahme nicht vornehmen lassen. Manchmal sei die biologische Hierarchie eben umgekehrt.

Lorenz verfolgt also das bemerkenswerte Programm einer Kategorisierung von Verhaltensweisen allein aufgrund struktureller Merkmale (analog zur morphologischen Klassifikation homologer Körperteile). Er bindet seinen Verhaltensbegriff damit an die Konstanz eines Bewegungsablaufs, nicht an seine funktionalen Bezüge. Lorenz gelangt damit zwar zu einer strukturalistischen Inventarisierung von Verhaltenseinheiten (»Verhaltensweisen«), die er als homologe Merkmale verstehend und zur Erstellung phylogenetischer Stammbäume verwenden kann (†Ethologie: Abb. 122) – eine funktionale Einbettung und hierarchische Ordnung kann er damit aber nicht erreichen. Zumindest implizit bedient sich auch Lorenz selbstverständlich einer funktionalen Begrifflichkeit zur Beschreibung von Verhaltenseinheiten.

Reflex

Das Wort ist abgeleitet von lat. »reflectere« »zurückbeugen, zurückwenden« und wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zu einem biologischen Fachterminus. Die physiologische Bedeutung bildet sich ausgehend von der Verwendung des Begriffs in der Optik im Sinne der Spiegelung von Lichtstrahlen. Im 17. Jahrhundert verwenden R. Descartes¹⁶⁴ und T. Willis¹⁶⁵ das Verb »reflektieren« im neurophysiologischen Kontext. Es hat hier aber noch eine weite Bedeutung und nicht die spezifisch neurophysiologisch-ethologische, die es seit dem frühen 19. Jahrhundert gewinnt.

Descartes' Sinnesphysiologie

Die Grundzüge einer Reflextheorie finden sich in der Sinnesphysiologie Descartes. Descartes unterscheidet sensible und motorische Nerven, die im zentralen Nervensystem miteinander in Verbindung stehen. Eine sinnliche Erregung eines Nervs führt in der Darstellung Descartes' zu einer Öffnung seines Kanals, so dass die Erregungsleitung (in Form der »Lebensgeister«) beschleunigt wird.¹⁶⁶ Die Leitung der Erregung auf den afferenten und efferenten Bahnen folgt in Descartes' Modell einem unterschiedlichen Mechanismus: Die Leitung auf den sensorischen Bahnen zum Nervenzentrum stellt sich Descartes – nach dem Vorbild des Klingelns an einer Turmglocke – als ein Ziehen an den Nerven vor; die umgekehrte Richtung der motorischen Reaktion vom Nervenzentrum zum motorischen Organ erfolgt dagegen – dem Muster eines Flusses folgend – durch ein Strömen der Nervengeister in den Nerven.¹⁶⁷ Mit oder ohne Vermittlung der Seele erfolgt in dem zentralen Nervensystem eine Zurückwendung der Erregung auf die motorischen Nerven, die die Reaktion eines Muskels bewirken. An einer Stelle spricht Descartes von »reflektierten Lebensgeistern« (»esprits reflexis«).¹⁶⁸

Bei Descartes sind die Reflexe also noch nicht auf die unwillkürlichen Bewegungen eingegrenzt. Es ist der ganze Organismus, der an der Bewegung beteiligt ist. Eine isolierte Betrachtung einer Bewegung, unabhängig vom Rest des Organismus wird erst im Rahmen der Irritabilitätsphysiologie vollzogen, wie sie in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts u.a. F. Glisson konzipiert (†Selbstbewegung).

Willis: vom Wort zum Terminus?

Der erste, der bemerkt, dass nicht alle Reflexionspunkte der Reflexbewegung (»motus reflexus«) im Gehirn liegen müssen, ist offenbar T. Willis, eine Generation nach Descartes. Er betrachtet 1681 die Ganglien des Rückenmarks als kleine Gehirne, die

analog zum großen Gehirn wirken können.¹⁶⁹ Im Gegensatz zu den Vorstellungen Descartes' nimmt Willis an, dass die Erregungsleitung auf den afferenten und efferenten Bahnen grundsätzlich dem gleichen Mechanismus folgt. Der Reflex wird dabei nach dem Modell einer Lichtreflexion oder eines Echos konzipiert und über die Metaphorik von Feuergeräten und Kanonen erläutert (»pulvis pyrius«; »pulvis tormentarius«).¹⁷⁰ Willis verwendet in diesem Zusammenhang die Wörter »Reflexion«, »reflektieren« und »Reflexbewegung« (»motus utriusque generis est reflexus«¹⁷¹), so dass diese Ausdrücke nach der Interpretation G. Canguilhem bei ihm – im Gegensatz zu der nur sehr vereinzelt Verwendung bei Descartes – terminologischen Status erlangen, oder, wie es Canguilhem 1955 formuliert: »Wir haben es hier nicht, wie zweifellos bei Descartes, mit einem flüchtigen Bild oder einem Gelegenheitswort zu tun, sondern mit einem ausgearbeiteten, festgefügt und bis zu dem Punkte ausdrücklichen Begriff, daß er keineswegs nur einem einzigen Ausdruck zugehört, sondern die intellektuelle Invariante einer erstaunlichen Vielfalt von Ausdrücken und Metaphern bildet.«¹⁷²

Kritisch kann gegen diese Interpretation aber eingewandt werden, dass Willis tatsächlich nur an der einen, von Canguilhem zitierten Stelle den Ausdruck »Reflexbewegung« verwendet und dieser außerdem nicht den Rückfluss der Nervengeister bezeichnet, sondern vielmehr einen bestimmten Bewegungstyp, nämlich eine solche Bewegung, die durch einen vorhergehenden Sinnesindruck ausgelöst ist (»siliacet a sensione praevia«). Zwar gebraucht Willis die Ausdrücke »reflexio« und »reflectere« durchaus für das Zurückfließen der Nervengeister, allerdings in dem allgemeinen Sinn eines Rückflusses in das Gehirn, auch bei solchen Bewegungen, die nicht als die späteren Reflexe gelten. Willis' Wortverwendungen deshalb als eine Vorwegnahme der erst später entwickelten Reflextheorie zu deuten, erscheint somit zumindest teilweise als eine von der späteren Theorieentwicklung geleitete Projektion zurück auf Willis' physiologische Auffassung.¹⁷³

Die Herausbildung des Reflexbegriffs bei Willis steht im Zusammenhang mit der Entwicklung eines dezentrierten Bildes des ↑Organismus: Statt einer zentralen lenkenden Kraft werden im Gehirn funktional differenzierte Zentren unterschieden. In dieser neuen Konzeption liegt nach Canguilhem ein erster Schritt zu einer »Verneinung des zerebralen Privilegs im Bereich der Sensomotorik«¹⁷⁴: »Die kopernikanische Revolution in der Physiologie der Bewegung ist die Dissoziation der Begrifflichkeiten von Gehirn und sensomotorischem Zentrum, die Ent-

deckung exzentrischer Zentren, die Herausbildung des Reflexbegriffs.«¹⁷⁵ Die Lösung von den mechanistischen Modellen bei Descartes ist bei Willis mit einer vitalistischen Grundeinstellung verbunden. Ausgerechnet einer der Grundbegriffe der mechanistischen Physiologie hat seine historischen Wurzeln also in vitalistischen Vorstellungen – darin kann man mit Canguilhem eine besondere Ironie der Wissenschaftsgeschichte der Biologie sehen.¹⁷⁶

Die Unabhängigkeit vieler motorischer Prozesse vom Gehirn ist durch eine alte Beobachtung belegt: die Fortbewegung von Tieren, denen der Kopf oder zumindest das Gehirn entfernt wurde.¹⁷⁷ R. Whytt schließt daraus Mitte des 18. Jahrhunderts, dass es eine Verbindung von sensorischen und motorischen Nerven geben muss, die im Rückenmark liegt und für die Koordination der Bewegungen verantwortlich ist.¹⁷⁸ Ähnliche Schlüsse auf das Rückenmark als ein Reflexzentrum der Nerven ziehen J.A. Unzer und später G. Prochaska. Unzer ist 1771 der Auffassung, der innere Eindruck stamme von einem reflektierten externen Eindruck und spricht von »aufleitenden« und »ableitenden« Nervenbahnen – das Wort »Reflex« verwendet er allerdings nur in Zusammensetzungen (»Reflexionspunkte«¹⁷⁹). Bei einem enthauppten Frosch spricht er davon, dass »ein innerer sinnlicher Eindruck [...] als ein auf seinem Wege reflektirter äußerer« entstehe.¹⁸⁰ Prochaska löst sich von der alten Redeweise von »Lebensgeistern« (»spiritus animales«) und verwendet den Ausdruck *Nervenkraft* (»vis nervosa«), den zuvor auch schon A. von Haller gebraucht.¹⁸¹ Prochaska beschreibt eine Reflexbewegung als eine »Reflexion« der sensorischen Nerven in die motorischen Nerven in einem Organ, das er den »Gemeinsinn« nennt. Diese Reflexion könne mit und ohne Beteiligung des Bewusstseins erfolgen (»Cun itaque praecipua functio Sensorii communis consistat in reflexione impressionum sensoriarum in motorias, notandum est, quod ista reflexio vel anima inscia, vel vero anima conscia fiat«).¹⁸²

19. Jh.: Reflexphysiologie

C.J.J. Legallois weist in den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts nach, dass isolierte Wirbel der Wirbelsäule als selbständiges Reflexzentrum funktionieren.¹⁸³ C. Bell vermutet 1811, was F. Magendie einige Jahre später experimentell bestätigt: den konstanten und einsinnigen Verlauf der Reflex-Nervenbahnen im Rückenmark, bei denen die hinteren Rückenmarkswurzeln die sensiblen und die vorderen die motorischen Enden bilden.¹⁸⁴

Als der eigentliche Begründer der modernen Theorie des Reflexes als einer autonomen, über das Rü-

ckenmark vermittelten Bewegung gilt M. Hall mit seinen Untersuchungen aus den 1830er Jahren.¹⁸⁵ 1833 beschreibt Hall verschiedene stereotype Bewegungen bei Tieren (darunter den Lidschlag, das Schlucken, Niesen und Erbrechen), die ohne Gehirn, nicht aber ohne Rückenmark ausgeführt werden, also über das Rückenmark vermittelt sind.¹⁸⁶ Hall bezeichnet sie als »Reflexe«¹⁸⁷, weil er der Auffassung ist, es erfolge bei ihnen im Rückenmark eine Reflexion der Erregungen der sensorischen Nerven hin zu den motorischen Nerven. Für die funktionale Einheit aus Rückenmark, sensorischen und motorischen Nerven prägt Hall den Ausdruck *Reflexbogen* (1833: »reflex arc«¹⁸⁸; 1838: »The trifacial nerve, the medulla oblongata, the orbicular branch of the facial nerve, are the different parts of the reflex arc: or it may be expressed thus, – the excitator and motor nerves are two arcs, united by the medulla oblongata as their key-stone«¹⁸⁹).¹⁹⁰ Für Hall sind die Reflexe unabhängig von Empfindungen und Ausdruck blinder mechanischer Gesetze. Ende der 1830er Jahre fasst J. Müller die Lehre von den Reflexen zu einer einheitlichen Theorie zusammen; zu den empirischen Daten fügt er aber kaum Neues hinzu.¹⁹¹

Im Laufe des 19. Jahrhunderts werden heftige, v.a. ideologisch motivierte Auseinandersetzungen um die Reflextheorie (und um die Priorität ihrer Entdeckung¹⁹²) geführt. Die rein mechanistischen Theorien Magendies und Halls, die in einem Reflex eine deterministisch und gleichförmig ablaufende Bewegung sehen, dominieren in der ersten Hälfte des Jahrhunderts. Der Nachweis der Veränderbarkeit der Reflexe durch andere Nervenzentren stellt die rein mechanistischen Modelle aber später in Frage. Mit der Kritik am Mechanismus wird dabei auch auf ältere vitalistische Modelle zurückgegriffen. E. Pflüger geht 1853 so weit, in der gerichteten Bewegung der Reflexe einen Beleg für eine Seele und ein Bewusstsein des Rückenmarks zu sehen.¹⁹³

Bei allen Unterschieden in der Interpretation und Einbettung in physiologische Rahmentheorien stellt sich der Reflexbegriff um 1850 als ein wissenschaftlich akzeptiertes Konzept dar, das auf einen als objektiv vorhandenen und real angesehenen Gegenstand verweist. Mit Canguilhem gesprochen: »Der Reflex hört auf, ein bloßer Begriff [»concept«] zu sein, um eine Wahrnehmung [»percept«] zu werden. Er existiert, weil er Gegenstände existieren läßt, die er verständlich macht. In bezug auf das Phänomen, dessen Erklärung er zu enthalten beansprucht, ist er nicht mehr nur phänomenologisch, sondern auch phänomenotechnisch.«¹⁹⁴ Durch seinen wissenschaftlichen Gebrauch reifiziert der Begriff demnach

also in gewisser Weise den Gegenstand, den er bezeichnet.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden integrative Modelle zum Wirkungsmechanismus von Reflexen entwickelt, die den erregenden oder hemmenden Einfluss höherer neuronaler Zentren auf einen einfachen Reflex mit einbeziehen. I.M. Sečenov führt in diesem Zusammenhang den Begriff der *Inhibition* 1863 in die Reflextheorie ein.¹⁹⁵ Eine umfassende Theorie der neuronalen Integration formuliert C.S. Sherrington 1906.¹⁹⁶

Für die frühe Psychologie und vergleichende Tierpsychologie ist der Begriff des Reflexes von großer Bedeutung. W. Wundt versteht »Reflexbewegungen« 1874 als die einfachsten Triebäußerungen; sie würden sich ergeben als eine »Bewegung, die als unmittelbarer mechanischer Erfolg äusserer Reize auf einen empfindungsfähigen Organismus auftritt, und die in der centralen Verbindung bestimmter sensorischer und motorischer Fasern ihren physiologischen Grund hat.«¹⁹⁷

In wissenschaftssoziologischen Erklärungen wird die weite Verbreitung des Reflexbegriffs im 19. Jahrhundert vor dem Hintergrund des besonderen kulturellen Umfeldes der industrialisierten Gesellschaft gedeutet, in dem es darum geht, auch die menschlichen Bewegungen möglichst schnell und einförmig zu gestalten und auf diese Weise »immer enger an das Funktionieren der Maschinen und den Ertrag der Unternehmen anzupassen« (Canguilhem 1955).¹⁹⁸

Kritisch wendet sich J. Dewey am Ende des Jahrhunderts gegen die mit der Reflextheorie gegebene schematische Trennung von »Reiz« und »Reaktion«: Weil ein Organismus in seine jeweilige Umwelt eingebettet ist, sei die Unterscheidung zwischen Wahrnehmung und Bewegung in der Gegenüberstellung von Reiz (»stimulus«) und Reaktion (»response«) unangemessen.¹⁹⁹ Reiz und Reaktion bilden nach Dewey Elemente eines einzigen physiologischen Prozesses, dessen Komponenten nicht gegeneinander isoliert werden könnten, sondern stets als funktionale Einheit vorliegen würden.

Auch von Seiten der empirischen Forschung gerät der Reflexbegriff seit Beginn des 20. Jahrhunderts in die Kritik.²⁰⁰ Bezweifelt wird in diesem Zusammenhang, ob Reflexe als reale Einheiten des Nervensystems überhaupt existieren, ob ihnen also ein einheitlicher Mechanismus zugrunde liegt oder ob sie nicht vielmehr ein künstlich erzeugtes Phänomen von Laboruntersuchungen darstellen (dies die Ansicht von K. Goldstein 1934; s.u.). Hintergrund dieser Vorbehalte sind u.a. die experimentellen Befunde der Hem-

mung und Abschwächung von Reflexen und ihr nicht immer konstanter Verlauf.²⁰¹

Reflexketten und Kettenreflexe

Die Verkettung von Reiz und Reaktion in einem einzelnen Reflex wird seit den 1830er Jahren im Englischen auch als *Reflexkette* bezeichnet (Little 1839 im Sinne von Halls »Reflexbogen«: »reflex chain«: »the cutaneous nervous filaments of the sole – the medulla spinalis – the motor nerves of the gastrocnemii muscles«²⁰²).

Die Annahme, dass auch komplexe Verhaltensweisen als Summierung mehrerer Reflexe entstehen können, führt zu der so genannten Hypothese des *Kettenreflexes*.²⁰³ J. Loeb, der diesen Ausdruck 1899 einführt, verbindet mit ihm weitreichende Ansprüche, insofern er zur Analyse komplexer Instinkte dienen soll: »Die complicirteren Instincte sind meistens nur Reihen von segmentalen Reflexen [...], wobei die Einwirkung des einen Reflexes zugleich die Reizursache für die Entfesselung eines zweiten Reflexes wird.«²⁰⁴ Als Beispiel eines Kettenreflexes führt Loeb die Nahrungsaufnahme eines Frosches an: Der optische Reiz der sich bewegenden Fliege löse den Schnappreflex aus, die anschließende Berührung der Mundschleimhaut durch die Fliege den Schluckreflex.

In seiner Beziehung auf ↑Instinkte erfährt der Reflexbegriff eine Ausweitung von einem Konzept, das ein klar definiertes und physiologisch präzise lokalisierbares Phänomen bezeichnet, zu einem Element einer allgemeinen Theorie des Verhaltens. Die sachlichen Ursprünge dieser Hypothese liegen in der seit dem 18. Jahrhundert erfolgenden Verbindung der mechanistischen Reflexphysiologie mit der mentalistisch orientierten Assoziationspsychologie. Ganze ↑Instinkte als Verkettung von einfachen Verhaltens-elementen zu begreifen, ist ein Ansatz, den bereits D. Diderot im 18. Jahrhundert verfolgt: »L'instinct animal est un enchaînement nécessaire de mouvements conséquents à l'organisation et aux circonstances.«²⁰⁵ Nach den durch M. Hall gelegten Grundlagen der Reflextheorie sind T. Laycock und B. Carpenter Mitte des 19. Jahrhunderts der Auffassung, dass nicht nur über das Rückenmark, sondern auch über das Gehirn Reflexe laufen können.²⁰⁶ Dem von philosophischer Seite beschriebenen Modell der Assoziation von Gedanken folgend wird damit auch die Vorstellung der Verknüpfung von Reflexen möglich: Das Ergebnis einer Reflexhandlung wirkt als Auslöser einer anderen Handlung.

Als verknüpfendes Element zwischen zwei Reflexen wird das Vorhandensein eines *Muskelgefühls*

oder *Muskelsinns* (Bain 1855: »muscle sense«²⁰⁷) vorgeschlagen. Den Ausdruck »Muskelgefühl« führt E. Darwin 1794 in seiner »Zoonomia« ein (»uses his muscular feelings to preserve his perpendicular attitude«²⁰⁸; dt. Übers. 1801: »Muskelgefühl«²⁰⁹; vgl. auch von Paula Gruithuisen 1810²¹⁰; Hartmann 1820: »Das Gefühl der Schwere ist ein Muskelgefühl«²¹¹). Das Konzept eines Muskelsinns geht auf erste Überlegungen C. Bells zurück, der damit 1823 eine sensorische Verknüpfung von aufeinanderfolgenden Handlungen beschreibt.²¹² A. Bain erklärt später auch komplexe Bewegungen wie das Gehen als Sukzession von Reflexen, die jeweils durch die vorhergehende Bewegung stimuliert werden.²¹³ Auf diese Weise werden komplexe Instinkte als Kette von Reflexen gedeutet. Das Konzept wird durch I.M. Sechenov und C.S. Sherrington weiter ausgebaut und auf alle Verhaltensweisen ausgeweitet, die auf diese Weise eine rein physiologisch-mechanistische Erklärung erhalten sollen.²¹⁴

Diese begrifflichen Entwicklungen aufgreifend, beschreibt H. Spencer einen Instinkt 1855 allgemein als eine *zusammengesetzte Reflexhandlung* (»compound reflex action«); eine scharfe Abgrenzung von Instinkt und Reflex hält er für nicht möglich.²¹⁵ Eine zusammengesetzte Reflexhandlung bildet sich nach Spencer 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.«²¹⁶ 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.«²¹⁷ Schließlich führt I.P. Pawlow noch 1930 die komplexesten Verhaltenseinheiten auf Reflexe zurück, indem er Ausdrücke wie »Nahrungsreflex«, »Aggressionsreflex«, »Abwehrreflex«, »Spielreflex« oder »Elternreflex« bildet (s.o.; ↑Instinkt: Tab. 129).²¹⁸

Der Behaviorismus und seine Kritik

Eine zentrale Stellung gewinnt die Reflextheorie in

dem Programm des Behaviorismus, alles Verhalten auf der Basis von konditionierten Reflexen zu beschreiben. Damit sollte jede Annahme einer mentalen Verursachung aus der physiologischen Forschung ausgeschlossen werden. Programmatisch formuliert J.B. Watson diese Überzeugung in einem Aufsatz aus dem Jahr 1913 (↑Ethologie).²¹⁹

Ein grundsätzliches Problem der Reflextheorien zur Erklärung allen Verhaltens liegt in der postulierten engen Kopplung jeder Aktivität eines Organismus an vorausgehende Einflüsse der Umwelt. Denn es kann nicht jedes Verhalten als starre Antwort auf einen Außenreiz interpretiert werden. In nicht wenigen Situationen ist ein Organismus spontan aktiv, ohne dass nachweisbare Einflüsse der Umwelt als Auslöser gewirkt hätten. Experimentell kann gezeigt werden, dass ein Organismus selbst nach der Ausschaltung aller sensorischer Bahnen (»Deafferentation«) noch koordinierte Bewegungen (z.B. in der Lokomotion) durch eine endogene rhythmische Reizerzeugung vollführt.

Einflussreich sind in diesem Zusammenhang besonders die nervenphysiologischen Experimente E. von Holsts, die die spontane Aktivität im Zentralnervensystem selbst nachweisen (↑Wahrnehmung/Reiz).²²⁰ So müssen z.B. nicht alle afferenten Nervenbahnen von einem Außenrezeptor ihre Erregung empfangen, sondern können auch von einem Effektororgan selbst einen Impuls erhalten, so dass sie in einer Rückkopplung auf das sensorische und motorische Zentrum zurückwirken, von dem der Effektor versorgt wird (**Reafferenzprinzip**).²²¹ Nicht nur äußere Reize, sondern auch interne Prozesse des Nervensystems sind also in der Lage, ein Verhalten auszulösen – in Experimenten, in denen alle äußeren Reizquellen ausgeschaltet werden, zeigen Versuchstiere trotzdem eine »initiale Aktivität« (Heisenberg 1983)²²². Ein intern ausgelöstes Verhalten sprengt aber den engen Begriff eines Reflexes. Nicht jedes Verhalten kann also nach dem Reflexmodell erklärt werden. Neben neuronalen Ursachen wird später eine Vielzahl von allgemeinen und besonderen auslösenden Faktoren identifiziert, zu denen z.B. auch hormonelle Faktoren zählen (näher untersucht z.B. durch Hinde 1965)²²³.

Historische Bedeutung und Definition

Von großer wissenschaftshistorischer Bedeutung war das Konzept des Reflexes, weil die mit ihm postulierte starre Reiz-Reaktions-Verknüpfung in Aussicht stellte, das anfangs der Psychologie zugerechnete Geschehen des Verhaltens als einen objektivierbaren Gegenstand mit experimentellen Methoden zu erforschen. Auf diese Weise konnte die lange Zeit

mysteriöse spontane Aktivität eines Organismus, die insgesamt als Ausdruck seiner »Seele« interpretiert wurde, einer Erklärung zugeführt werden. Dabei ist der Reflexbegriff zunächst nichts anderes als die Anwendung eines kausalen Modells auf das Verhalten.

Im Kern stellt ein Reflex die elementare Einheit der starren Verknüpfung eines perzeptorischen Ereignisses mit einem motorischen Ereignis in der Begegnung eines Organismus mit seiner Umwelt dar. In der optischen Metaphorik des Reflexes ist also ausgedrückt, dass zwischen dem Organismus und seiner Umwelt eine besondere Relation der Entsprechung besteht, die in der Korrelation einzelner Umweltereignisse (»Reize«) mit organismischen Ereignissen (»Reaktionen«) besteht. Das Besondere der kausalen Verknüpfung, die im Reflexbegriff beschrieben ist, liegt in den Annahmen (1) einer starren Verknüpfung von Reiz und Reaktion, (2) einer Verortung des ursächlichen (auslösenden) Ereignisses allein in der Umwelt des Organismus und (3) einer Stereotypie in der Reaktion des Organismus. Reflexe stellen insofern also Anpassungen von Organismen an wiederkehrende Umweltereignisse dar.

Die Gruppe von Ethologen um W.H. Thorpe, die sich um 1950 um eine klare Terminologie in der biologischen Verhaltensforschung bemüht, definiert einen Reflex als eine angeborene, relativ einfache und stereotype Reaktion auf einen kurz zuvor erfolgenden Reiz, die unter Beteiligung des Zentralnervensystems erfolgt (»Reflex. = An innate relatively simple and stereotyped response involving the central nervous system and occurring very shortly after the stimulus which evokes it. It specifically involves a part only of the organism, though the whole may be affected, and is usually a response to localised sensory stimuli«).²²⁴

Kritisch wird auch im 20. Jahrhundert gegen das Konzept des Reflexes – besonders in seiner Ausweitung auf komplexe Verhaltensmuster – eingewandt, dass seine Postulate einer Starrheit der Verknüpfung von Reiz und Reaktion und Stereotypie der Reaktion in realen Situationen einfach nicht gegeben seien. K. Goldstein ist daher 1934 der Ansicht, der Reflex sei kein natürliches biologisches Phänomen, sondern das einer künstlichen Laborsituation. In ihnen spiegeln sich nicht die biologische Wirklichkeit, sondern die Künstlichkeit des physiologischen Labors, weil Reflexe am besten »unter möglichst unnatürlicher Bedingung festgestellt« würden.²²⁵

Bedingter Reflex

Die Unterscheidung von unbedingtem und **bedingtem Reflex** führt der russische Physiologe I.P.

Pawlow 1903 ein.²²⁶ Er unterscheidet bedingten und unbedingten Reflex anfangs danach, ob eine Berührung mit dem reaktionsauslösenden Objekt vorliegt oder nicht.²²⁷ So beruht seine Gegenüberstellung von »physiologischen« und »psychischen Versuchen«²²⁸ genau darauf, ob eine Kontaktwirkung oder eine Distanzwirkung eines Reizes vorliegt (letztere z.B. in der Auslösung des Speichelflusses beim Hund allein durch den *Anblick* von Fleisch). Erst später wird deutlich, dass das Bedingte im bedingten Reflex sich nicht auf die Distanzwirkung, sondern auf die im Lernen hergestellte Assoziation bezieht. Ein unbedingter Reflex kann nach dem späteren Verständnis also insofern auch »psychisch« sein, als er auf einer Distanzwirkung beruht (z.B. der Lidreflex). Die durch Lernen individuell erworbenen bedingten Reflexe bezeichnet Pawlow 1904 auch als »neue Reflexe«; er hält sie für »eine Funktion der höchsten Strukturen des Nervensystems der Tiere.«²²⁹ Im Gegensatz zu den »alten, einfachen Reflexen« hätten sie einen nur »zeitweiligen Charakter«: »Sie bilden sich, wenn sie früher nicht vorhanden waren, und können für immer wieder verschwinden. Außerdem schwanken sie, wenn sie bestehen, oft in ihrer Stärke, nicht selten bis zum völligen Verschwinden.«²³⁰ Die Bezeichnung »Reflex« hält Pawlow für angemessen, weil diese Verhaltensweisen in einer »bestimmten Reaktion des Organismus [...] auf einen bestimmten Reiz« bestehen.²³¹ Später stellt er einander gegenüber: auf der einen Seite den bei Geburt »fertigen«, »arteigenen« und daher »angeborenen Reflex« und auf der anderen Seite den »individuellen Reflex«, der »sich ständig, ununterbrochen im Laufe des individuellen Lebens« umbildet.²³²

In den bedingten Reflexen liegt nach Pawlow häufig eine Verbindung eines Verhaltens mit einem nicht regelmäßigen und oft entfernten (distanten) Umweltereignis vor, denn: »Mit Hilfe distanter und sogar zufälliger Merkmale von Objekten sucht sich das Tier die Nahrung, weicht es dem Feind aus usw.«²³³ Die bedingten Reflexe ermöglichen damit also eine Anpassung des Organismus an die spezifischen, zufälligen und variablen Eigenschaften seiner Umwelt. Diese flexible Anpassung stellt eine notwendige Voraussetzung für das Überleben eines Organismus in einer sich wandelnden Umwelt dar, wie Pawlow wiederholt betont: »Ein Tier muß derart auf die Erscheinungen der Außenwelt reagieren, um durch seine gesamten Antwortreaktionen seine Existenz zu sichern. [...] Die Reflexe sind die Elemente dieser fortwährenden Anpassung dieser ununterbrochenen Gleichgewichtseinstellungen.«²³⁴

Handeln

Das Wort »Handeln« (mhd. ›handeln‹, ahd. ›hantalōn‹) ist eine Ableitung von »Hand« und bedeutet ursprünglich »mit den Händen tun«.

Eine sachliche Differenzierung zwischen Handeln und Verhalten bei Mensch und Tier kann bereits bei Aristoteles gefunden werden. Das echte Handeln schließt nach Aristoteles ein Überlegen, d.h. das Suchen eines geeigneten Mittels zur Erreichung eines Ziels und die Wahl zwischen verschiedenen Mitteln ein (↑Intelligenz). Diese Fähigkeiten spricht er (in seinen ethischen Schriften) den Tieren ab.²³⁵ In seiner Ethik lehnt er es daher auch ab, auf das Verhalten der Tiere überhaupt den Begriff der *Handlung* (»πράττειν«) anzuwenden, denn es sei »speziell der Mensch [...] Ursprung von bestimmten Handlungen, er allein unter den Lebewesen, insofern von keinem anderen gesagt werden könnte, es handle«²³⁶. Bei Tieren gibt es nach Aristoteles »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.«²³⁷ Tugend und Minderwertigkeit einer Handlung, sowie korrespondierend dazu Lob und Tadel, kann es für Aristoteles nur in Bezug auf die Handlungen eines erwachsenen Menschen geben, denn nur dieser sei Urheber und Ursprung von Handlungen aufgrund von Überlegung und damit persönlicher Verantwortung, nur bei diesem vollziehe sich das Handeln »willentlich und gemäß der Entscheidung des einzelnen«.²³⁸

Instinkt- und Triebhandlung

Eine terminologische Unterscheidung zwischen Verhalten und Handeln etabliert sich jedoch erst spät und hat sich bis in die Gegenwart nicht durchgesetzt. Von den frühen Ethologen des 19. Jahrhunderts wird sie nicht gemacht; sie entwickelt sich erst allmählich und in Ansätzen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts bezeichnen die Ethologen ihren Gegenstand meist als die »Handlungen« der Tiere.

Der am weitesten verbreitete Terminus ist im Englischen seit den 1720er Jahren der Ausdruck *Instinkthandlung* (Balguy 1729: »It may [...] deserve to be considered, whether some of those instinctive Actions which are commonly ascribed to his Creatures, may not more properly be ascribed to the Creator«²³⁹). Bis zur Jahrhundertmitte wird die Formulierung meist auf den Menschen bezogen

(Kames 1765: »Instinctive actions have a cause, viz. the impulse of the passion; but they cannot be said to have a motive, because they are not done with any view to consequences«²⁴⁰; ders. 1779: »an instinctive action, which is done blindly, without intention and without will«²⁴¹). Seit den 1770er Jahren wird er aber insbesondere für das Verhalten der Tiere verwendet (Kames 1776: »Instinctive actions differ from those above mentioned, being attended with consciousness, though not with foresight: a duckling, even where hatched by a hen, goes instinctively into water: it knows where it is going; but knows not for what end«²⁴²). Mitte des 18. Jahrhunderts sind es neben dem Juristen und Philosophen H.H. Kames aber nur wenige englische Autoren, die den Ausdruck verwenden; erst in den 1780er Jahren erscheint er häufiger (Hunter 1786: »If a snail is immersed in water and kept there, certain voluntary and instinctive actions take place«²⁴³; Smellie 1788: »the instinctive actions of animals«²⁴⁴). Definiert wird eine Instinkthandlung von den englischen Autoren an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert als ein zweckmäßiges Handeln, das nicht durch Erfahrung, Beobachtung oder Tradition geleitet ist (Bostock 1804: »I consider an instinctive action to be one which is attended with sensation, and directed to some useful purpose, but which has been derived neither from experience, observation, nor tradition«²⁴⁵).

Im Deutschen erscheint der zusammengezogene Ausdruck »Instinkthandlungen« seit den 1830er Jahren (Autenrieth 1836: »Genauere Betrachtung der Instincthandlungen der Thiere zeigt aber bald, daß es wenigstens kein dem unsrigen gleichender Verstand seyn könnte, welcher sie in ihren, obschon augenscheinlich zweckmäßigen Handlungen leitete«²⁴⁶; Reichlin-Meldegg 1837 für das Wiederfinden der Nester durch Schwalben und das Wiederfinden der Futterplätze durch Bienen²⁴⁷). Seit den 1850er Jahren ist der Ausdruck fest etabliert.²⁴⁸

Für W. Wundt ist 1863 eine »Instincthandlung«, wie jede Handlung, eine zweckmäßige Bewegung; auch die Reflexe betrachtet er ausdrücklich als eine Form der Handlung.²⁴⁹ Der spontane und stereotype Ablauf der Instinkthandlungen, der für die Ethologie des 20. Jahrhunderts von besonderer Bedeutung ist, wird bereits in der Tierpsychologie des 19. Jahrhunderts betont. E. von Hartmann schreibt 1890, es sei »den Instincthandlungen gerade das eigenthümlich, dass sie von einsam aufwachsenden Thieren gerade ebenso vollkommen vollzogen werden, als von solchen, die den Unterricht ihrer Eltern genossen haben, und dass das erste Mal vor jeder Erfahrung und Uebung gerade so gut gelingt, wie die späteren Male.«²⁵⁰

Weitgehend synonym zu »Instinkthandlung« wird seit den 1840er Jahren der Ausdruck **Triebhandlung** verwendet (Langer 1842: »Handlungen auf Empfindungsvorstellungen beruhend, und auf bestimmte, wenn auch von dem Individuum nicht erkannte Theilzwecke des individuellen Lebens gerichtet, heissen Triebhandlungen, und das Movens also die Empfindungsvorstellung, der Trieb oder Instinct«²⁵¹; Itzstein 1843: »Jede Handlung ist Folge einer Empfindungs- oder Begriffs-Vorstellung. Handlungen, die auf Empfindungs-Vorstellungen beruhen, heißen Triebhandlungen«²⁵²). Bis Ende der 1870er Jahre wird das Wort in erster Linie in der Psychologie des Menschen gebraucht²⁵³, erst seit den frühen 1880er Jahren wird er auch auf Tiere übertragen (Wundt 1880)²⁵⁴.

W. Wundt grenzt die Triebhandlungen von den Bewegungen ab, die auf einem bloßen Reflex beruhen. Die Triebhandlungen seien dadurch bestimmt, dass sie von Bewusstseinsvorgängen begleitet werden, dies schon bei den einfachsten Lebewesen, nämlich den »Zuständen eines unbestimmten Begehrens oder Widerstrebens«. Eine Triebhandlung bildet nach Wundt eine Willenshandlung, die »in einem den Willen eindeutig determinierenden Motiv ihren Ursprung hat«. Eine Unterform der Willenshandlungen stellen für Wundt die *willkürlichen Handlungen* dar, bei denen eine »Wahl zwischen verschiedenen Motiven stattfindet« und die ebenfalls bereits »bei den niedersten thierischen Wesen« angetroffen werden.²⁵⁵

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 Thätigkeit« einen »Regulator der Functionen des Leibes«.²⁵⁶

Von den biologischen Ethologen im engeren Sinne werden die Ausdrücke »Instinkt« und »Triebhandlung« seit den 1880er Jahren regelmäßig verwendet (Schneider 1882; Ziegler 1892: »instinctive Handlungen«²⁵⁷). Im Anschluss an O. Heinroths Begriff der »arteigenen Triebhandlung« erscheinen die Termini in den frühen 1930er Jahren auch bei K. Lorenz (1931: »Triebhandlungen«²⁵⁸; 1932: »Instinkthandlungen«²⁵⁹). Lorenz will dabei den unscharfen Begriff des Instinktes durch den spezifischeren der Instinkthandlung ersetzen.²⁶⁰ Neben Lorenz bedienen sich in den 1930er Jahren auch andere Verhaltensforscher, etwa J.A. Bierens de Haan, dieses Ausdrucks.²⁶¹

›Handlung‹ als Gegenbegriff zu ›Verhalten‹

Die Ablösung des alten Titels der Handlung durch den des Verhaltens vollzieht sich nach Einführung des Verhaltensbegriffs in die Ethologie durch Lloyd Morgan sowie unter dem Einfluss der Untersuchungen von Einzellern und anderen einfach gebauten Lebewesen, die Jennings zu Beginn des 20. Jahrhunderts anstellt und als ›Verhalten‹ (›behavior‹) beschreibt.²⁶² Die Kennzeichnung als ›Verhalten‹ ermöglicht eine Analyse im Rahmen eines mechanistischen Paradigmas, das sich frei hält von psychologischen und intentionalistischen Bezügen. Als ›Verhalten‹ werden die Bewegungen der Tiere analog zu physikalischen Prozessen interpretiert und nicht mit naturwissenschaftlich problematischen Konzepten wie ›Wille‹, ›Zwecksetzung‹, ›Planung‹ oder ›Überlegung‹ in Verbindung gebracht. Gerade im Rahmen solcher Strömungen wie des Behaviorismus, die sich um eine strenge Methodologie bemühen, tritt der Begriff des Handelns daher in den Hintergrund; umgekehrt wird er beibehalten, wenn die konzeptionelle Nähe der Analyse des Tuns der Tiere und der Taten des Menschen betont werden soll.

Bis zum Ende des ersten Drittels des 20. Jahrhunderts wird eine terminologische Differenzierung zwischen ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ nicht vorgenommen. Der Sache nach legt M. Weber die Grundlage für die spätere Unterscheidung, wenn er 1913 ›Handeln‹ als eine Kategorie der »verstehenden Soziologie« einführt und damit die Zuschreibung einer Absicht verbindet: »Handeln« ist für Weber ein »verständliches« und damit durch einen »gehabten« oder »gemeinten« (subjektiven) Sinn spezifiziertes Sichverhalten zu ›Objekten«.²⁶³ ›Handeln‹ ist für Weber der emphatisch verwendete Ausdruck, der in Überschriften erscheint; er wird aber regelmäßig als »Verhalten« erläutert. Ob auch das »Verhalten von Tieren« »sinnhaft ›verständlich« (und damit ein Handeln) sein kann, stellt Weber lediglich als offene Frage in den Raum.²⁶⁴

Eine explizite Differenzierung zwischen ›Handeln‹ und ›Verhalten‹ findet sich in der ›Geschichtsphilosophie‹ E. Rothackers von 1934. Der Begriff des Verhaltens ist nach Rothacker gleichermaßen auf Mensch und Tier beziehbar und sei beim Tier durch »Bauplan, Funktionskreis und Trieb« bestimmt; beim Menschen stehe hinter seinem Verhalten dagegen »Haltung, Lebensstil und Würde des Soseins«.²⁶⁵ Das menschliche Verhalten aufgrund von »Haltung« lässt sich nach Rothacker genauer als »Handlung und Tat« beschreiben, insofern es durch »Wahl und Entscheidung« von dem »bloß vitalen Verhalten« der Tiere unterschieden sei.²⁶⁶ In diesem spezifischen

Begriff des Handelns komme der »ausschlaggebende formale Charakter des Menschseins« zum Ausdruck, der sich in Phänomenen wie »Zurechnung, Reue, Gewissensbisse[n]«, kurz in »Verantwortung« zeige. An anderer Stelle bringt Rothacker die Gegenüberstellung durch die Formel »Mensch : Tier = Distanz : Drang« zum Ausdruck.²⁶⁷

Explizit ausgearbeitet wird die Unterscheidung zwischen ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ im Rahmen der konstruktivistischen Wissenschaftstheorie. Für W. Kamlah, der sich 1973 um eine systematische Rekonstruktion anthropologischer Begriffe ausgehend von einer Analyse lebensweltlicher Erfahrungen bemüht, stellt ›Handeln‹ einen Spezialfall von ›Sich-Verhalten‹ dar.²⁶⁸ Das Sich-Verhalten steht bei Kamlah in enger Verbindung zu den »Widerfahrnissen«, die sich etwa in lebensweltlichen Situationen wie »erschrecken, Angst, Erregung«, aber auch »husten, stolpern, lachen« äußern, in Situationen also, in denen der Organismus keine Überlegungen und Entscheidungen vollzieht.²⁶⁹ Handlungen folgen nach Kamlah dagegen nicht einem Drang, Trieb oder Instinkt, sondern einem »Begehren«, das als bewusstes Ziel präsent ist.²⁷⁰ P. Lorenzen und O. Schwemmer verstehen 1973 unter ›Verhalten‹ allein »gelernte Reaktionen«, d.h. Veränderungen an einem Lebewesen, die mit physikalischen Prädikaten nicht erfasst werden können (die also keine bloßen »Bewegungen« darstellen), sondern (1) auf der Basis von »Wirkungen der Handlungen« beschrieben werden, (2) eine »lebenserhaltende Wirkung« aufweisen und (3) im Verlaufe des Lebens eines Lebewesens angeeignet, d.h. erlernt sind (vgl. Tab. 295).²⁷¹ Reflexe und reine Instinktäußerungen ohne erlernte Komponente stellen demnach kein Verhalten dar.

Seit den frühen 1970er Jahren wird der Terminus ›Handeln‹ in der analytischen Handlungstheorie auf mit Bewusstsein und Absicht erfolgende Einstellungen zur Umwelt eingeschränkt. G.H. von Wright bezieht eine teleologische Erklärung auf Handlungen, die im Gegensatz zu Verhalten über ihre Intentionalität gekennzeichnet seien. Bei ihm heißt es 1971: »Das Explanandum einer teleologischen Erklärung ist eine Handlung, das einer kausalen Erklärung ist intentionalistisch nicht-interpretiertes Verhalten, d.h. eine Bewegung bzw. ein Zustand des Körpers«.²⁷² Im Gegensatz zum Verhalten setzt ein Handeln den analytischen Handlungstheoretikern zufolge bewusste und absichtliche Zielsetzungen voraus: »actions imply intentions« (Danto 1973)²⁷³.

Wenn bei Tieren demnach kein Bewusstsein und keine Zielsetzung angenommen werden, dann verhalten sie sich und handeln nicht. In der Regel wird

darauf aufbauend eine Zuordnung getroffen, nach der die Beschreibung von Handlungen aufgrund ihrer intentionalen Struktur immer einen Spielraum an Deutungen und Zuschreibungen enthält (Lenk 1978: »Handlung als Interpretationskonstrukt«²⁷⁴), ein Verhalten wird dagegen als ein Prozess analysiert, der vollständig in kausalen (und funktionalen) Begriffen beschrieben und erklärt werden kann²⁷⁵.

Kriterien der Unterscheidung

Die terminologische Unterscheidung von ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ wird aber nicht von allen Forschern getragen.²⁷⁶ Häufig werden weiterhin das intentionale Handeln des Menschen als ›Verhalten‹ und die Aktivitäten auch der Tiere ohne hochdifferenziertes Nervensystem als ›Handeln‹ bezeichnet. Daneben sind auch die Kriterien der Unterscheidung zwischen ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ nicht einheitlich. Vielfach wird die These vertreten, nur ein Handeln sei zweckorientiert und könne daher, relativ zu den antizipierten Zwecken, gelingen oder scheitern. Sofern ein Verhalten aber als biologisches Geschehen konzipiert ist, stellt es ebenfalls eine zweckbezogene Kategorie dar, wie dies seit dem 18. Jahrhundert in Bezug auf das Verhalten der Tiere auch betont wird (häufig aber noch unter dem Titel ›Instinkthandlung‹; s.o.).

Das Vorliegen oder Fehlen einer Zweckorientierung taugt also wenig zur Unterscheidung von ›Verhalten‹ und ›Handeln‹: Das Jagdverhalten eines Geparden oder einer Spinne wird nicht dadurch zum Handeln, dass es auf ein Ziel gerichtet ist und scheitern kann. Es stellt sogar gerade ein wesentliches Kennzeichen von Verhalten im Allgemeinen dar, dass es scheitern kann. Der Grund hierfür liegt in der funktionalen Bestimmung von Verhalten und der immanenten Verknüpfung der Möglichkeit des Scheiterns mit der funktionalen Bestimmung (im Gegensatz zur kausalen). Weil ›Verhalten‹ als biologischer Gegenstand funktional bestimmt ist und jeder funktional beurteilte Prozess im Gegensatz zu einem bloß kausal bestimmten scheitern kann, kann auch das Verhalten von Organismen immer scheitern. Das Scheitern-Können kann also als Merkmal der Unterscheidung der biologischen Teleologie von der physikalischen Naturgesetzlichkeit dienen, nicht aber zur Unterscheidung von Verhalten und Handeln.²⁷⁷

D. Hartmann schlägt 1998 ein Kriterium zur Differenzierung vor, dem zufolge ein Handeln im Gegensatz zum Verhalten »unterlassen« werden könne.²⁷⁸ In der juristischen Praxis ist dieses Kriterium zwar gut etabliert, insofern für die Beurteilung eines Straftatbestandes die Zurechnungsfähigkeit zum Tatzeitpunkt eine relevante Größe darstellt. Es ist aber

zumindest unklar, was damit genau gemeint ist. Als zurechenbar könnte eine Aktivität gelten, wenn sie das Ergebnis einer begründeten subjektiven Entscheidung darstellt, wenn sie also aus einer Gegenüberstellung mit Alternativen und aus Überlegungen und Abwägungen folgt. Für ein Verhalten, im Extremfall einen automatischen Reflex, gilt dies nicht, weil er sich nach reiner Naturkausalität vollzieht und insofern, mit Hartmann gesprochen, »nicht unterlassen, sondern nur verhindert werden« kann (wie der Kniesehnenreflex)²⁷⁹. Hartmann erläutert die Verhaltensweisen, die er in die beiden Typen der *Reflexe* und des *Instinktverhaltens* gliedert²⁸⁰, als »Regungen, welche im Rahmen der Biologie [...] sowie der naturwissenschaftlichen Psychologie [...] vollständig beschreib- und erklärbar sind.«²⁸¹ Für Handlungen gelte dies nicht.

In eine ähnliche Richtung weist P. Janich 2010, wenn er die Differenzierung zwischen Handeln und Verhalten für die Mensch-Tier-Unterscheidung heranzieht. Unter einer Handlung versteht Janich »das, was dem Akteur von anderen Menschen als Verdienst oder Schuld zugerechnet, terminologisch »zugeschrieben« wird.«²⁸² Handlungen sind demnach stets in eine Gemeinschaft von kommunizierenden Subjekten eingebunden, und der Handlungsbegriff ist normativ aufgeladen, weil der Handelnde für seine Handlung zur Verantwortung gezogen werden kann, ihm also eine Freiwilligkeit und Entscheidung über seine Handlungen zugeschrieben wird.

Darauf aufbauend ließe sich eine präzise Unterscheidung von ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ ausgehend von methodischen Erwägungen erarbeiten, die beide Phänomene unterschiedlichen wissenschaftlichen Ansätzen zuordnet: das Verhalten der Biologie und das Handeln der (nicht-naturwissenschaftlichen) Psychologie. Verhalten könnte demnach ebenso wie physiologische Prozesse vollständig in objektiver Beschreibung und Erklärung erschlossen werden; für die Erforschung des Handelns wäre dagegen die Methode der Exploration im Gespräch eine entscheidende Grundlage, weil sie Aufschluss über die Gedanken- und Erwägungsvorgänge geben kann. Wahrscheinlich ist aber, dass mit den Fortschritten der objektiven Darstellung der neuronalen Korrelate subjektiver Vorgänge der Unterschied hinsichtlich der Erschließung der Gegenstände verschwindet. Auch die Erwägungsvorgänge als Motivationshintergrund des Handelns ließen sich dann vollständig naturwissenschaftlich erkennen. Es bliebe in dieser Perspektive nur ein gradueller Unterschied, nach dem Verhalten auf relativ einfachen kausalen Motivations- und Konfliktlösungsprozessen beruht, Handeln dagegen

auf komplexen Prozeduren, die sich in einem neuronalen System vollziehen, das durch intersubjektive sprachliche Einflüsse und kulturelle Normen geprägt wurde und das die Basis für explizite (»bewusste«) Repräsentationen und Inferenzen von mentalen Gehalten (Urteilen) liefert (↑Bewusstsein). Festmachen lässt sich der Unterschied zwischen Verhalten und Handeln daher am besten an der sowohl individuell-persönlichen als auch kommunikativ-diskursiven Zugänglichkeit des Handelns für Gründe, Argumente und rationale Abwägungsprozesse, die dem Verhalten fehlt.

Nachweise

- 1 Celsus, Artes I, 19; I, 48.
- 2 Vgl. z.B. Aristoteles, Hist. anim. 487a12; 615a18.
- 3 Petsche, G.I. (1795). Predigten zur Belehrung und Beruhigung für Leidende, Bd. 3: 162; vgl. Wunderlich, C.A. (1854). Handbuch der Pathologie und Therapie, Bd. 2, Abth. 2: 1464.
- 4 Schaxel, J. (1919). Über die Darstellung allgemeiner Biologie: 58.
- 5 Alverdes, F. (1931). Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in den Verhaltensweisen der Tiere.
- 6 Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der artigen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 111; vgl. 70.
- 7 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 121.
- 8 Wickler, W. (1961). Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool. 13, 303-365: 304.
- 9 Baumgarten, S.J. (1763). Untersuchung theologischer Streitigkeiten, Bd. 2: 515; vgl. ders. (1760). Evangelische Glaubenslehre, Bd. 2: 461.
- 10 Anonymus (1774). Etwas zur Naturgeschichte der Vögel. Lausitzisches Magazin oder Sammlung verschiedener Abhandlungen und Nachrichten 7, 257-261: 260.
- 11 Karpe, F.S. (1802). Darstellung der Philosophie ohne Beynahmen in einem Lehrbegriffe, Bd. 1: 221.
- 12 Wilbrand, J.B. (1814). Ueber die Classification der Thiere: 10.
- 13 Claus, C. (1880). Kleines Lehrbuch der Zoologie; Claus, C., Grobden, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie.
- 14 Wuketits, F. (1995). Die Entdeckung des Verhaltens. Eine Geschichte der Verhaltensforschung: 40.
- 15 Siewing, R. (Hg.) (1980). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1. Allgemeine Zoologie.
- 16 Trumler, E. (1946). Die Psyche der Einzeller. Die Umwelt (Wilhelminenberg) 1, 10-13; vgl. Klein, B.M. (1947). Die Psyche der Einzeller. Die Umwelt (Wilhelminenberg) 2, 321-323.
- 17 Nachweise für Tab. 295: Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 2; Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms: 313 (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910: 493); Pawlow, I.P. (1930). Physiologie und Pathologie der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 601-619): 601; Skinner, B.F. (1938). The Behavior of Organisms. An Experimental Analysis: 6; Alverdes, F. (1939). Zur Psychologie der niederen Tiere. Z. Tierpsychol. 2, 258-264: 259; Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 3; Verplanck, W.S. (1957). A glossary of some terms used in the objective science of behavior. Psychol. Rev. 64 (6, pt. 2), 1-42: 2; Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie: 19; Manning, A. (1967/79). An Introduction to Animal Behaviour (dt. Verhaltensforschung, Berlin 1979): 2; Tembrock, G. (1968/80). Grundriß der Verhaltenswissenschaften. Eine Einführung in die allgemeine Biologie des Verhaltens: 13; Lorenzen, P. & Schwemmer, O. (1973/75). Konstruktive Logik, Ethik und Wissenschaftstheorie: 172-174; Powers, W.T. (1973). Feedback: beyond behaviorism. Science 179, 351-356: 351; Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 125; Lehner, P.N. (1979). Handbook of Ethological Methods: 8; Lundberg, U. (1981). Ethologie in heutiger Sicht. Biol. Zentralbl. 100, 257-271: 263; Dretske, F. (1988). Explaining Behavior. Reasons in a World of Causes: 21; Düßmann, O. (2001). Kritik der Kognitiven Ethologie: 163; Kappeler, P.M. (2006). Verhaltensbiologie: 35.
- 18 Juncker, J. (1749). Conspectus chemiae theoretico-practicae, Bd. 1: 680.
- 19 Justi, J.H.G. von (1761). Gesammelte Chymische Schriften, Bd. 2: 287; vgl. auch Frebenius, C.R. (1843). Anleitung zur quantitativen chemischen Analyse oder die Lehre von den Operationen, von den Reagentien und von dem Verhalten der bekannteren Körper zu Reagentien; Gebhardt, F. (1975). Über das Verhalten basischer Steine in den Regenerativkammern von Flachglaswannen.
- 20 Bergman, T.O. (1766). Physisk Beskrifning ofver Jord-Klotet (dt. Physikalische Beschreibung der Erdkugel, übers. v. L.H. Röhl, Greifswald 1769): 433 (§202).
- 21 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: I, XXII.
- 22 Vgl. z.B. Reum, J.A. (1835). Pflanzen-Physiologie oder das Leben, Wachsen und Verhalten der Pflanzen; Knapp, R. (1967). Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen: Verhalten höherer Pflanzen in Beständen auf Äckern und Wettbewerb (Competition), Allelopathie, Parasitismus und andere Wirkungen; Steward, F.C. (1969). Behavior of Plants and their Organs. In: Plant Physiology: A Treatise, vol. 5, Part A; Simons, P. (1992). The Action Plant: Movement and Nervous Behaviour in Plants; Attenborough, D. (1995). The Private Life of Plants: A Natural History of Plant Behaviour.
- 23 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 314.
- 24 Scharf, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philo-

- sophie der Biologie, 418-435: 425.
- 25** Aristoteles, *Physica* 192b14.
- 26** Aristoteles, *De an.* 412a14.
- 27** Theophrast, *Historia plantarum* 1.1.1.
- 28** Vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 162ff.
- 29** Plinius, *Naturalis historia*.
- 30** Vgl. Friedrich II. von Hohenstaufen [1246]. *De arte venandi cum avibus*.
- 31** Albertus Magnus (ca. 1265). *De animalibus: lib. VIII*.
- 32** Vgl. Pernau, F.A. von (1702). Unterricht: was mit den Voegeln, auch ausser dem Fang, man sich für Lüste und Zeitvertreib machen könne; Zorn, J.H. (1742-43). *Petino-Theologie oder Versuch, die Menschen durch nähere Betrachtung der Vögel zur Bewunderung Liebe und Verehrung ihres mächtigsten, weisest- und gütigsten Schöpfers aufzumuntern*.
- 33** Pagès, P.M.F. de (1791). *Travels round the world, in the years 1767, 1768, 1769, 1770, 1771, vol. 1: 53*; franz. Original: Pagès, P.M.F. de (1782). *Voyages autour du monde, Bd. 1: 54*: »le premier mouvement imprimé par la Nature«.
- 34** Sullivan, R.J. (1794). *A View of Nature, in Letters to a Traveller among the Alps, vol. 6: 130 (letter XCIV)*; vgl. auch Monboddo, J.B. (1795). *Antient Metaphysics, vol. 4. History of Man: 122*.
- 35** Smellie, W. (1790). *The Philosophy of Natural History: 333*; vgl. auch Bingley, W. (1805). *Animal Biography, or, Authentic Anecdotes of the Lives, Manners, and Economy of the Animal Creation, vol. 3: 385*.
- 36** Anonymus (1795). [Rez. Pallas, P.S. (1788-89). *Voyages de M. P.S. Pallas*]. *Monthly Review* 16, 481-493: 487.
- 37** Kretschmar, F. (1821). *Grundriß einer Physik des Lebens, Bd. 2: 478 (§174)*.
- 38** Hoppe, J.I. (1840). *Das tiefe Athmen und das Seufzen (Schluss). Journal der Chirurgie und Augenheilkunde* 30, 640-676: 647; ders. (1840). *Ueber das nachahmende Gähnen. Wochenschrift für die gesammte Heilkunde* 1840 (4. Jan.), 819-823: 821; vgl. ders. (1841). *Das apoplektische Athmen. Magazin für die gesammte Heilkunde* 57, 445-475: 457; 471.
- 39** Lotze, H. (1844). *Instinct. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. II, 191-209: 191*; auch Wundt, W. (1863). *Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde.: II, 348*.
- 40** Vgl. Lorenz, K. (1941). *Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 13-113): 19*; ders. (1954). *Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 210*.
- 41** Kogon, C. (1941). *Das Instinktive als philosophisches Problem*.
- 42** Anonymus (1854). *The art of education [Rez. Marcel, C. (1853). Language as a Means of Mental Culture and International Communication]. The North British Review* 21, 137-171: 158; danach vielfach zitiert, u.a. in Spencer, H. (1861). *Education: Intellectual, Moral, and Physical: 85*.
- 43** Lloyd Morgan, C. (1896). *Habit and Instinct: 99*; ebenso in ders. (1900). *Animal Behaviour: 98*; vgl. auch ders. (1896). *The habit of drinking in young birds. Science* 3, 900.
- 44** Doxler, H. (1921). *Der heutige Stand der Lehre vom tierischen Gebaren. Lotos. Naturwissenschaftliche Zeitschrift (Prag)* 69, 83-126: 114.
- 45** Müller-Freienfels, R. (1922). *Irrationalismus. Umriss einer Erkenntnislehre: 169; 202*.
- 46** Müller-Freienfels, R. (1927). *Metaphysik des Irrationalen: 243*.
- 47** Lorenz, K. (1938). *Über Ausfallerscheinungen im Instinktverhalten von Haustieren und ihre sozialpsychologische Bedeutung. 16. Kongr. Deutsch. Ges. Psychol., 139-147*; Bierens de Haan, J.A. (1940). *Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung: 238*; Schelsky, H. (1950). *Zum Begriff der tierischen Subjektivität. Stud. Gen.* 3, 102-116: 112; Heiligenberg, W. (1962). *Die Erschließung des Wirkungsgefüges der Motivation von Instinktverhalten. Naturwiss.* 49, 68-69; ders. (1964). *Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches (Pelmatochromis subocellatus kribensis Boul., Cichlidae). Z. Tierpsychol.* 21, 1-52.
- 48** Vgl. Lorenz, K. (1937). *Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheor.* 2, 17-50.
- 49** Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 103*.
- 50** a.a.O.: 105.
- 51** Hartmann, D. (1998). *Philosophische Grundlagen der Psychologie: 49*.
- 52** Lorenz, K. (1978). *Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 3*.
- 53** ebd.
- 54** Heinrich, O. (1911). *Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verhandl. V. Intern. Ornithol.-Kongr., 589-702*.
- 55** Whitman, C.O. (1899). *Animal Behavior. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. (Woods Hole)* 6, 285-338: 328; vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 83*.
- 56** Schneider, G.H. (1880). *Der thierische Wille: 11*.
- 57** Ziegler, H.E. (1891). *Über den Begriff des Instincts. Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 2, 122-136: 133.
- 58** Vgl. auch Lorenz, K. (1935). *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 273*; ders. (1937). *Über die Bildung des Instinktbegriffes (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 283-342): 312*.
- 59** Lorenz (1937): 294; vgl. ders. (1935): 133.
- 60** Lorenz (1935): 134f.
- 61** Lorenz (1937): 301.
- 62** 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.
- 63** Lorenz, K. (1937). *Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheor.* 2, 17-50: 18.
- 64** Lorenz, K. (1961). *Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 301-358):*

- 334; ders. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 6.
- 65** Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40: 37.
- 66** Briffault, R. (1930). Instinct, heredity, and social tradition. *Journal of Social Psychology* 1, 191-226: 198; vgl. 208.
- 67** Thorpe (1951): 37.
- 68** Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct*: 128.
- 69** Lorenz, K. (1950). The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp. Soc. experim. Biol.* 4, 221-268.
- 70** Lorenz, K. (1966). Evolution and Modification of Behaviour: 65; vgl. 35.
- 71** Lorenz, K. (1970-71). *Studies in Animal and Human Behaviour*, 2 vols.
- 72** Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. *Quart. Rev. Biol.* 28, 337-363; Hinde, R.A. (1955-56). Ethological models and the concept of 'drive'. *Br. J. Philos. Sci.* 6, 321-331.
- 73** Eibl-Eibesfeld, I. (1967/99). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 49ff.; Immelmann, K. (1976/96). Einführung in die Verhaltensforschung: 22.
- 74** Schleidt, W.M. (1974). How "fixed" is the fixed action pattern? *Z. Tierpsychol.* 36, 184-211.
- 75** Barlow, G. (1968). Ethological units of behavior. In: Ingle, D. (ed.). *The Central Nervous System and Fish Behavior*, 217-232; ders. (1977). Modal action patterns. In: Sebeok, T.A. (ed.). *How Animals Communicate*, 98-134.
- 76** Zippelius, H.-M. (1992). Die vermessene Theorie; Roth, G. & Dicke, U. (1994). Is fixed action pattern a useful concept? In: Greenspan, R.J. & Kyriacou, C.P. (eds.). *Flexibility and Constraint in Behavioral Systems*, 3-14.
- 77** Roth & Dicke (1994): 11; vgl. Roth, G. (1974). Kritik der verhaltensphysiologischen Grundlagen der Lorenz'schen Instinkttheorie. In: ders. (Hg.). *Kritik der Verhaltensforschung*, 159-189.
- 78** ebd.
- 79** Watson, J.B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. *Psychol. Rev.* 20, 158-177.
- 80** Tolman, E.C. (1932). *Purposive Behavior in Animals and Men* (Berkeley 1951): 4ff.
- 81** a.a.O.: 8.
- 82** Vgl. Perry, R.B. (1917). Purpose as tendency and adaptation. *Philos. Rev.* 26, 477-495; ders. (1918). Docility and purposiveness. *Psychol. Rev.* 25, 1-20; Tolman, E.C. (1925). Behaviorism and purpose. *J. Philos.* 22, 36-41.
- 83** Tolman (1925): 38; ders. (1932): 10; vgl. auch Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation. In: dies., *Aristotle's De motu animalium*, 59-106: 79; Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 156f.
- 84** Hinde, R.A. (1966/70). *Animal Behaviour. A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology* (dt. *Das Verhalten der Tiere. Eine Synthese aus Ethologie und vergleichender Psychologie*, Frankfurt/M. 1973): I, 19.
- 85** Skinner, B.F. (1953). *Science and Human Behavior* (New York 1956): 65; vgl. Porpora, D.V. (1980). Operant conditioning and teleology. *Philos. Sci.* 47, 568-582: 580.
- 86** Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct* (dt. *Instinkttheorie*, Berlin 1972): 104.
- 87** ebd.
- 88** Rosenbluth, A. & Wiener, N. (1950). Purposeful and non-purposeful behavior. *Philosophy of Science* 17, 318-326: 326.
- 89** Miller, J.G. (1955). Toward a general theory for the behavioral sciences. *Amer. Psychol.* 10, 513-531: 521.
- 90** Pawlow, I.P. (1903). *Experimentelle Psychologie und Psychopathologie bei Tieren* (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 9-21): 12; vgl. auch ders. (1930). *Kurzer Abriss der höheren Nervenstätigkeit* (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 367.
- 91** Jennings, H.S. (1906). *The Behavior of the Lower Organisms* (dt. *Das Verhalten der niederen Organismen*, Leipzig 1910): 493.
- 92** Powers, W.T. (1973). Feedback: beyond behaviorism. *Science* 179, 351-356: 351; ders. (1973). *Behavior. The Control of Perception*.
- 93** Düßmann, O. (2001). *Kritik der Kognitiven Ethologie*: 163.
- 94** Tembrock, G. (1987/92). *Verhaltensbiologie*: 11.
- 95** Vgl. Düßmann (2001): 171.
- 96** 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.
- 97** Vgl. auch Perry, R.B. (1921). A behavioristic view of purpose. *J. Philos.* 18, 85-105: 100.
- 98** Xenophon, *Memorabilia* I, 4, 7; übers. nach Dierauer, U. (1977). *Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik*: 58.
- 99** Cicero, *De natura deorum* 122-130 (II, xlvii-lix); vgl. Reinhardt, K. (1921). *Poseidonios*: 250ff.
- 100** Reimarus, H.S. (1760/62). *Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe*: 60.
- 101** a.a.O.: 65.
- 102** a.a.O.: 60.
- 103** a.a.O.: 68f.
- 104** Vgl. a.a.O.: 140ff.
- 105** Vgl. auch Wundt, W. (1873-74/1902-03). *Grundzüge der physiologischen Psychologie*, 3 Bde.: III, 259.
- 106** Schneider, G.H. (1880). *Der thierische Wille*: 5.
- 107** a.a.O.: 7.
- 108** a.a.O.: 54.
- 109** a.a.O.: 14.
- 110** a.a.O.: 148.
- 111** a.a.O.: 1.
- 112** McDougall, W. (1908/21). *An Introduction to Social Psychology*: 45-89.
- 113** James, W. (1890). *The Principles of Psychology* (Cambridge, Mass. 1983): 1022ff.
- 114** Ziegler, H.E. (1904/20). *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt*: 102ff.
- 115** Pawlow, I.P. (1930). *Kurzer Abriss der höheren Nervenstätigkeit* (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 369.
- 116** ebd.

- 117** Young, P.T. (1936). Motivation of Behavior: 150.
- 118** Uexküll, J. von (1919). Biologische Briefe an eine Dame. Deutsche Rundschau 178, 309-323; 179, 132-148; 276-292; 451-468: 145; 290; ders. (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 158; vgl. ders. (1920). Theoretische Biologie: 96.
- 119** Rose, C.W. (1781). Ueber die Zulässigkeit der Ausführungen, besonders durch Brechmittel: 73.
- 120** Siebert, A. (1841). Die Schlange des Aeskulap und die Schlange des Paradieses: 23.
- 121** Carus, V. (1854). System der thierischen Morphologie: 279.
- 122** Dohrn, A. (1886). Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, X. Zur Phylogense des Wirbelthierauges. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel 6, 432-480: 463; vgl. Zander, R. (1886). Sinnesorgane. Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie, Abt. Anatomie und Entwicklungsgeschichte 14, 390-444: 406.
- 123** Sorauer, P. (1886). Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Erster Theil. Die nicht-parasitären Krankheiten: 190.
- 124** Carus, J.V. (1872). Geschichte der Zoologie: 593; vgl. 569.
- 125** Uexküll, J. von (1912). Die Merkwelten der Tiere. Deutsche Revue 1912 (Sept.), 349-354: 352; ders. (1912). Das Subjekt als Träger des Lebens. Die neue Rundschau 23, 99-107: 103; ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 178; 197; ders. (1909/21). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 45.
- 126** Uexküll, J. von (1936). Niegeschauten Welten (München 1957): 60.
- 127** Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 150.
- 128** Spencer, H. (1862/70). First Principles: 499.
- 129** Uexküll (1920/28): 158; vgl. ders. (1920). Theoretische Biologie: 96.
- 130** Vgl. auch Meyer-Abich, A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 169.
- 131** Tembrock, G. (1987/92). Verhaltensbiologie: 232.
- 132** Cicero, De natura deorum II, 34.
- 133** Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 807f.; vgl. 5. Aufl. 1903: III, 188.
- 134** Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 50.
- 135** Smith, S. (1914). Regulation in behavior. Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 320-326.
- 136** Craig, W. (1918). Appetites and aversions as constituents of instincts. Biol. Bull. (Woods Hole) 34, 91-107.
- 137** a.a.O.: 91.
- 138** Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 4.
- 139** Tolman, E.C. (1926). The nature of the fundamental drives. J. Abnormal Soc. Psychol. 20, 349-358: 350; vgl. ders. (1932). Purposive Behavior in Animals and Men: 28.
- 140** Tolman (1932): 28.
- 141** Tolman (1926): 350; ders. (1932) 276ff.
- 142** Schneider (1880): 398.
- 143** a.a.O.: 401.
- 144** Vgl. Hinde, R. (1959). Some recent trends in ethology. In: Koch, S. (ed.). Psychology. A Study of a Science, vol. 2, 561-610: 568ff.; ders. (1966). Animal Behaviour: 9ff.
- 145** Barlow, G. (1968). Ethological units of behavior. In: Ingle, D. (ed.). The Central Nervous System and Fish Behavior, 217-232; Purton, A.C. (1979). Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Anim. Behav. 26, 653-670: 653; vgl. auch Bekoff, M. (1979). Behavioral acts: description, classification, ethogram analysis, and measurement. In: Cairns, R.B. (ed.). The Analysis of Social Interactions. Methods, Issues, and Illustrations, 67-80: 72f.; Lehner, P.N. (1979/96). Handbook of Ethological Methods; Gherardi, F.C. (1983). Operative versus conceptual classification of animal behaviour. Hist. Philos. Life Sci. 5, 87-99; Fentress, J.C. (1990). The categorization of behavior. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior, vol. 1, 7-34.
- 146** Weber, H. (1955). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. deutsch. zool. Ges. 1954 (= Zool. Anz., Suppl. 18), 137-159: 140.
- 147** Vgl. Bekoff, M. (1992). Description and explanation: a plea for plurality. Behav. Brain Sci. 15, 269-270; Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind. The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology: 47.
- 148** Hinde, R. (1982). Ethology, its Nature and Relations with other Sciences: 32.
- 149** Delgado, R.R. & Delgado, J.M.R. (1962). An objective approach to measurement of behavior. Philos. Sci. 29, 253-268.
- 150** Nachweise für Tab. 300: Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 1; Scott, J.P. (1950). The social behavior of dogs and wolves: an illustration of sociobiological systematics. Ann. New York Acad. Sci. 51, 1009-1021; Alcock, J. (1975/2009). Animal Behavior. An Evolutionary Approach; Tembrock, G. (1987/92). Verhaltensbiologie.
- 151** Nachweise für Tab. 302: Xenophon, Memorabilia I, 4, 7; übers. nach Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 58; vgl. Xenophon, Erinnerungen an Sokrates (hg. v. P. Jaerisch, München 1962): 59; Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 1; Pribram, K.H. (1971). Languages of the Brain. Experimental Paradoxes and Principles in Neuropsychology: 201 (das vulgäre F-Wort steht bei Pribram nicht, stattdessen »sexual behavior«); vgl. De Sousa, R. (1987). The Rationality of Emotion (dt. Die Rationalität des Gefühls, Frankfurt/M. 1997): 311; 68; Immelmann, K. (1976). Einführung in die Verhaltensforschung: 35; vgl. 3. Aufl. 1983: 33; Kappeler, P.M. (2006). Verhaltensbiologie: 33f.
- 152** Weinland, D.F. (1858). Method of Comparative Animal Psychology.
- 153** Makkink, G.F. (1936). An attempt at an ethogram of the European Avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) with ethological and psychological remarks. Ardea, 25, 1-62: 60.
- 154** Le Roy, C.G. (1762). Lettre I (Lettres sur les animaux, Oxford 1994); vgl. Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology: 11.
- 155** Vgl. Meddis, R. (1975). On the function of sleep. Anim. Behav. 23, 676-691: 676; Burks, A.W. (1988). Teleo-

- logy and logical mechanism. *Synthese* 76, 333-370: 363.
- 156** Tembrock, G. (1982). Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere, Bd.1. Funktionskreise, Wirbellose: 163.
- 157** Vgl. Groos, K. (1896/1930). *Die Spiele der Tiere*: 49ff.
- 158** Gehlen, A. (1940/62). *Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt*: 54.
- 159** Lorenz, K. (1935). *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels* (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 131.
- 160** Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinkt-begriffes (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 283-342): 324.
- 161** a.a.O.: 320.
- 162** ebd.
- 163** a.a.O.: 324.
- 164** Descartes, R. (1649). *Les passions de l'âme* (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 356 (I, 36).
- 165** Willis, T. (1681). *The Remaining Medical Works*: 96.
- 166** Descartes (1649).
- 167** Vgl. Canguilhem, G. (1955). *La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles* (dt. *Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert*, München 2008): 84f.; Schmidgen, H. (2008). *Fehlformen des Wissens*. In: ders. (Hg.). *Georges Canguilhem, Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert*, vii-lviii: xix.
- 168** Descartes (1649): 356 (Art. xxxvi).
- 169** Willis (1681): 48; vgl. Hoff, H.E. & Kellaway, P. (1952). *The early history of the reflex*. *J. Hist. Med.* 7, 212-249: 222.
- 170** Willis, T. (1670). *De motu musculari* (Exercitatio medico-physica, Bd. II). In: *Opera omnia*, Bd. 1, Lyon 1681, 673-694: 680-688; vgl. Canguilhem (1955): 81.
- 171** Willis (1670): 673.
- 172** Canguilhem (1955): 84.
- 173** Vgl. Wübben, Y. (2008). *Kontinuität und Kontamination. Georges Canguilhems Begriffsgeschichte des Reflexes*. In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). *Begriffsgeschichte der Naturwissenschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte*, 175-202: 189f.
- 174** Canguilhem (1955): 97.
- 175** a.a.O.: 157.
- 176** a.a.O.: 208.
- 177** Vgl. Boyle, R. (1663). *Some Considerations Touching the Usefulness of Experimental Natural Philosophy*, 2 vols.: II, 16; Whytt, R. (1751). *An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals*: 341f.
- 178** Whytt, R. (1755). *Physiological Essays*: 161f.
- 179** Unzer, J.A. (1771). *Erste Gründe einer Physiologie der eigentlichen thierischen Natur thierischer Körper*: 493 (§495).
- 180** a.a.O.: 442 (§438); vgl. Canguilhem (1955): 139.
- 181** Prochaska, G. (1784). *Commentatio de functionibus systematis nervosi. Adnotationum academicorum* (Prag), Fasc. III.: 60; vgl. Canguilhem (1955): 144f.
- 182** Prochaska (1784): 118.
- 183** Legallois, C.J.J. (1812). *Expériences sur le principe de la vie, notamment sur celui des mouvements du cœur, et sur le siège de ce principe*: 140f.; vgl. Canguilhem (1955): 155.
- 184** Bell, C. (1811). *Idea of a New Anatomy of the Brain*;
- Magendie, F. (1822). *Expériences sur les fonctions des racines des nerfs qui naissent de la moelle épinière*, *J. physiol. expér. path.* 2, 366-371.
- 185** Vgl. Fearing, F. (1930). *Reflex Action. A Study in the History of Physiological Psychology*; Marx, E. (1939). *Die Entwicklung der Reflexlehre seit A. von Haller bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts*. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. (Heidelberg)* 1938; Liddell, E.G.T. (1960). *The Discovery of Reflexes*.
- 186** Hall, M. (1833). *On the reflex function of the medulla oblongata and medulla spinalis*. *Philos. Trans. Roy Soc. Lond.* 123, 635-665.
- 187** a.a.O.: 658.
- 188** a.a.O.: 655.
- 189** Hall, M. (1838). *Lectures on the theory and practice of medicine*. *The Lancet* 1, 729-735: 730.
- 190** Vgl. Hoff, H.E. & Kellaway, P. (1952). *The early history of the reflex*. *J. Hist. Med.* 7, 212-249: 248; Liddell (1960); Amacher, M.P. (1964). *Thomas Laycock, I.M. Sechenov, and the reflex arc concept*. *Bull. Hist. Med.* 38, 168-183.
- 191** Müller, J. (1833-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*, 2 Bde.
- 192** Vgl. Jetteles, A.L. (1858). *Wer ist der Begründer der Lehre von den Reflexbewegungen?* *Vierteljahrsschr. prakt. Heilk.* 15/4, 50-72.
- 193** Pflüger, E. (1853). *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere*; ders. (1877). *Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur*. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 15, 57-103.
- 194** Canguilhem, G. (1955). *La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles* (dt. *Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert*, München 2008): 197.
- 195** Sečenov, I.M. (1863). *Refleksy golovnog mozga*. *Med. vestnik* 47, 461-484; 48, 493-512 (engl. in: *Selected Works, Moskau 1935, 264-322*).
- 196** Sherrington, C.S. (1906). *The Integrative Action of the Nervous System*; vgl. Swazey, J.P. (1969). *Reflexes and Motor Integration: Sherrington's Concept of Integrative Action*.
- 197** Wundt, W. (1874). *Grundzüge der physiologischen Psychologie*: 812.
- 198** Canguilhem (1955): 202.
- 199** Dewey, J. (1896). *The reflex arc concept in psychology*. *Psychol. Rev.* 3, 357-370: 369; vgl. Bredo, E. (1998). *Evolution, psychology, and John Dewey's critique of the reflex arc concept*. *The Elementary School Journal* 98, 447-466.
- 200** Vgl. Minkowski, M. (1924-25). *Zum gegenwärtigen Stand der Lehre von den Reflexen in entwicklungsgeschichtlicher und anatomisch-physiologischer Beziehung*. *Schweizer Archiv für Neurologie und Psychiatrie* 15, 239-259; 16, 133-284.
- 201** Vgl. Wübben, Y. (2008). *Kontinuität und Kontamination. Georges Canguilhems Begriffsgeschichte des Reflexes*.

- In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwissenschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 175-202: 183.
- 202** Little, W.J. (1839). A Treatise on the Nature of Club-Foot and Analogous Distortions: 256; vgl. Walshe, W.H. (1843/71). A Practical Treatise on the Diseases of the Lungs: 186; 550; Farquharson, R. (1877). A Guide to Therapeutics and Materia Medica: 52; Dodds, W.J. (1878). Localisation of functions of the brain. *Journal of Anatomy and Physiology* 12, 340-363: 354; Foster, M. (1877/79). *A Text Book of Physiology*: 587.
- 203** Loeb, J. (1899). Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie: 96.
- 204** ebd.
- 205** Diderot, D. (1778). *Éléments de physiologie* (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 314.
- 206** Clower, W.T. (1998). Early contributions to the reflex chain hypothesis. *J. Hist. Neurosci.* 7, 32-42: 33.
- 207** Bain, A. (1855). *The Senses and the Intellect*; vgl. Clower (1998): 33.
- 208** Darwin, E. (1794-95). *Zoonomia, or, the Laws of Organic Life*, vol. 1: 233 (xx, 6).
- 209** Darwin, E. (1801). *Zoonomie oder Gesetze des organischen Lebens*, Bd. 1, übers. v. J.D. Brandis: 369.
- 210** Paula Gruithuisen, F. von (1810). *Anthropologie oder von der Natur des menschlichen Lebens und Denkens*: 231.
- 211** Hartmann, P.C. (1820). *Der Geist des Menschen in seinen Verhältnissen zum physischen Leben*: 136; vgl. auch Lotze, R. H. (1852). *Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele*: 30.
- 212** Bell, C. (1823). On the motion of the eye. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 111, 166.
- 213** Bain (1855): 263; vgl. Clower (1998): 34.
- 214** Sechenov, I.M. (1866). *Reflexes of the Brain*; Sherrington, C.S. (1906). *The Integrative Action of the Nervous System*.
- 215** Spencer, H. (1855). *Principles of Psychology*: 539; vgl. Works, vol. 4, New York 1901: 432.
- 216** James, W. (1890). *Principles of Psychology* (Cambridge, Mass. 1983): 1005.
- 217** Ziegler, H.E. (1904/20). *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt*: 80.
- 218** Pawlow, I.P. (1930). Kurzer Abriss der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 369.
- 219** Watson, J.B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. *Psychol. Rev.* 20, 158-177.
- 220** Holst, E. von (1940). Neue Anschauungen über die Tätigkeit des Zentralnervensystems. *Naturwiss.* 28, 803-813.
- 221** Holst, E. von & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie). *Naturwiss.* 37, 464-476: 467.
- 222** Heisenberg, M. (1983). Initiale Aktivität und Willkürverhalten bei Tieren. *Naturwiss.* 70, 70-78: 72; vgl. auch Brems, B. (2011). Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. *Proc. Roy. Soc. B* 278, 930-939.
- 223** 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.
- 224** Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. *Bull. Anim. Behav.* 9, 34-40: 35f.
- 225** Goldstein, K. (1934). *Der Aufbau des Organismus*. Einführung in die Biologie unter besonderer Berücksichtigung der Erfahrungen am kranken Menschen: 245.
- 226** Pawlow, I.P. (1903). *Experimentelle Psychologie und Psychopathologie bei Tieren* (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 9-21): 14; vgl. ders. (1936). *Der bedingte Reflex* (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 532-549); vgl. Hernando, T. (1966-67). *Historia de los reflejos condicionados*. *Asclepio* 18-19, 165-187.
- 227** Pawlow (1903): 13.
- 228** ebd.
- 229** Pawlow, I.P. (1904). Über die psychische Sekretion der Speicheldrüsen (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 22-35): 34.
- 230** ebd.
- 231** ebd.
- 232** Pawlow, I.P. (1917). *Physiologie und Psychologie beim Studium der höheren Nerventätigkeit* (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 235-247): 241.
- 233** Pawlow (1903): 13; vgl. ders. (1936): 535.
- 234** Pawlow, I.P. (1924). *Vorlesungen über die Arbeit der Großhirnhemisphären* (Sämtliche Werke, Bd. IV, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953): 7.
- 235** Aristoteles, *Hist. anim.* 488b24-26; *Physica* 197b6-9; 199a20f.; *De anima* 433a11f.; b29f.; *Ethica Eudemica* 1226b21f.; *Ethica Nicomachea* 1111b8f.; 1149b31-35; *Magna Moralia* 1189a2-4.
- 236** Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1222b18-20 (Übers. F. Dirlmeier); vgl. *Ethica Nicomachea* 1139a17-20.
- 237** Aristoteles, *Ethica Eudemica* 1224a28-30.
- 238** a.a.O.: 1223a18.
- 239** Balguy, J. (1729). *The Second Part of The Foundation of Moral Goodness*: 75.
- 240** Kames, H.H. (1765). *Elements of Criticism*, vol. 1: 44; vgl. 1. Aufl. 1762: 58 (hier noch nicht der Ausdruck!).
- 241** Kames, H.H. (1774-75/79). *Sketches of the History of Man*, vol. 2: 266.
- 242** Kames, H.H. (1776). *The Gentleman Farmer. Being an Attempt to Improve Agriculture*: 393.
- 243** Hunter, J. (1786). *Observations on Certain Parts of the Animal Economy*: 115.
- 244** Smellie, W. (1788). *An essay on instinct*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 1, 39-45: 40.
- 245** Bostock, J. (1804). *Essay on Respiration*: 179.
- 246** Autenrieth, J.H.F. (1836). *Ansichten über Natur- und Seelenleben*: 171.
- 247** Reichlin-Meldegg, K.A. von (1837). *Psychologie des Menschen mit Einschluss der Somatologie und der Lehre von den Geisteskrankheiten*, Bd. 1: 153.
- 248** Lotze, H. (1852). *Medicinische Psychologie*: 539; Fichte, I.H. (1856/60). *Anthropologie*: 269; 542; Wundt, W.

- (1863). Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde.: II, 343; ders. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 809; Perty, M. (1865). Ueber das Seelenleben der Thiere: 91.
- 249** Wundt (1863): II, 340; Thorpe, W.H. (1956). Learning and Instinct in Animals.
- 250** Hartmann, E. von (1869-77/90). Philosophie des Unbewussten, 2 Bde.: I, 78f.
- 251** Langer (1842). Über die Scarlatina ohne Exanthem und über Manie ohne Delirium. Medicinische Jahrbücher des kaiserl.-königl. österreichischen Staates 41 (N.F. 32), 129-135: 135.
- 252** Itzstein (1843). Moral des Lebens. Betrachtungen über die in gegenwärtiger Zeit in England herrschende Monomanie, zweiter Artikel. In: Malten, H. (Hg.). Neueste Weltkunde, Bd. 2, 266-280: 270.
- 253** Schüle, H. (1878). Handbuch der Geisteskrankheiten: 699.
- 254** Wundt, W. (1874/80). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 2 Bde.: II, 413; vgl. ders. (1874): 807ff. (hier noch nicht der Ausdruck!).
- 255** Wundt (1874/80): II, 413f.
- 256** Glogau, G. (1880). Abriss der philosophischen Grundwissenschaften: 88.
- 257** Schneider, G.H. (1882). Der menschliche Wille: 108; Ziegler, H.E. (1892). Über den Begriff des Instincts. Verh. Deutsch. Zoolog. Ges. 2, 122-136: 129.
- 258** Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, 13-69): 13; ders. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114).
- 259** Lorenz (1932): 70f.
- 260** Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinkt-begriffes. Naturwiss. 25, 289-300; 307-318; 324-331.
- 261** Bierens de Haan, J.A. (1935). Probleme des tierischen Instinktes. Naturwiss. 23, 711-717; 733-737: 712.
- 262** Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms.
- 263** Weber, M. (1913). Über einige Kategorien der verstehenden Soziologie (Gesammelte Aufsätze zur Wissenschaftslehre, Tübingen 1922/88, 427-474): 429.
- 264** Weber, M. (1922). Wirtschaft und Gesellschaft. Grundriß der verstehenden Soziologie (Tübingen 1972): 7.
- 265** Rothacker, E. (1934). Geschichtsphilosophie: 101.
- 266** a.a.O.: 102; vgl. Gipper, H. (1963/69). Bausteine zur Sprachinhaltsforschung: 421.
- 267** Rothacker, E. (1941/52). Die Schichten der Persönlichkeit: 59.
- 268** Vgl. Kamlah, W. (1973). Philosophische Anthropologie. Sprachkritische Grundlegung und Ethik: 49.
- 269** ebd.
- 270** a.a.O.: 58f.
- 271** Lorenzen, P. & Schwemmer, O. (1973/75). Konstruktive Logik, Ethik und Wissenschaftstheorie: 172f.; vgl. Lorenzen, P. (1987). Lehrbuch der konstruktiven Wissenschaftstheorie: 262f.
- 272** Wright, G.H. von (1971). Explanation and Understanding (dt. Erklären und Verstehen, Frankfurt/M. 1974): 116.
- 273** Danto, A.C. (1973). Analytical philosophy of action: 26.
- 274** Vgl. Lenk, H. (1978). Handlung als Interpretationskonstrukt. In: ders. (Hg.). Handlungstheorie interdisziplinär, Bd. 2 (1), 279-350: 345.
- 275** Marek, J.C. (1978). Beabsichtigen – Verursachen – Verhalten. Zur Beschreibung und Erklärung von Handlungen. In: Lenk, H. (Hg.). Handlungstheorie interdisziplinär, Bd. 2 (1), 255-277: 269ff.
- 276** Vgl. z.B. Roth, G. (2001). Fühlen, Denken, Handeln. Wie das Gehirn unser Verhalten steuert.
- 277** Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 159ff.
- 278** Hartmann, D. (1998). Philosophische Grundlagen der Psychologie: 43.
- 279** ebd.
- 280** a.a.O.: 49.
- 281** a.a.O.: 42.
- 282** Janich, P. (2010). Zum Beispiel Werkzeuggebrauch. Die naturalistische Verkürzung des Tieres. In: Gerhardt, V. & Nida-Rümelin, J. (Hg.). Evolution in Natur und Kultur, 59-75: 66.

Literatur

- Canguilhem, G. (1955). La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles (dt. Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert, München 2008).
- Liddell, E.G.T. (1960). The Discovery of Reflexes.
- Gray, P.H. (1968). The early animal behaviorists: prolegomenon to ethology. *Isis* 59, 372-383.
- Jaynes, J. (1969). The historical origins of 'ethology' and 'comparative psychology'. *Anim. Behav.* 17, 601-606.
- Klopfer, P.H. (1967/74). An Introduction to Animal Behavior. *Ethology's First Century*.
- Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology. *The Science of the Natural Behaviour of Animals*.
- Burkhardt, R.W. Jr. (1981). On the emergence of ethology as a scientific discipline. *Conspectus of History* 7, 62-81.
- Durant, J.R. (1981). Innate character in animals and man: a perspective on the origins of ethology. In: Webster, C. (ed.). *Biology, Medicine and Society, 1840-1940*, 157-192.
- Singer, B. (1981). History of the study of animal behaviour. In: McFarland, D. (ed.). *The Oxford Companion to Animal Behaviour*, 255-272.
- Richards, R.J. (1982). The emergence of evolutionary biology of behaviour in the early nineteenth century. *Brit. J. Hist. Sci.* 15, 241-280.
- Sparks, J. (1982). *The Discovery of Animal Behaviour*.
- Schurig, V. (1983). Der ideengeschichtliche Ursprung des Wissenschaftsbegriffs 'Ethologie' in der Antike. *Philos. Nat.* 20, 435-452.
- Boakes, R. (1984). From Darwin to Behaviorism. *Psychology and the Minds of Animals*.
- Wuketits, F. (1995). *Die Entdeckung des Verhaltens. Eine Geschichte der Verhaltensforschung*.
- Houck, L.D. & Drickamer, L.C. (eds.) (1996). *Foundations of Animal Behavior. Classic Papers with Commentaries*.
- Graumann, C.F., Hühn, H. & Jantschek, T. (2001). Verhalten. *Hist. Wb. Philos.*, Bd. 11, 680-689.
- Bekoff, M. (ed.) (2004). *Encyclopedia of Animal Behavior*, 3 vols.
- Burkhardt, R.W. Jr. (2005). *Patterns of Behavior. Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology*.

Virus

Das Wort ›Virus‹ (abgeleitet aus lat. ›virus‹ und griech. ἵοξ für »Gift«) bezeichnet zunächst allgemein eine krankheitsserregende Flüssigkeit. Im medizinischen Kontext wird in klassischen Texten der römischen Antike, u.a. von Cicero, Vergil und Celsus, unter einem Virus insbesondere ein giftiges Sekret verstanden, das z.B. durch einen Skorpionstich oder Schlangenbiss übertragen wird.¹

›Virus‹ als Ausdruck für Krankheitserreger

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird der Begriff besonders mit bestimmten Krankheiten in Verbindung gebracht. So nennt bereits der Begründer der Pockenschutzimpfung E. Jenner den Erreger der von ihm untersuchten Krankheit ›Virus‹.² Jenner entwickelt seine Schutzimpfung ausgehend von der Beobachtung, dass Menschen, die an den ungefährlichen Kuhpocken erkrankt sind, nicht mehr für Menschenpocken empfänglich sind. Die von Jenner durchgeführte gezielte Übertragung von Kuhpocken auf Menschen (›Vakzination‹, in Ableitung von lat. ›vacca‹ »Kuh«) verschafft also einen Schutz vor der Erkrankung durch Menschenpocken.

A. Chauveau unterscheidet in den 1860er Jahren zwischen virulenten Krankheiten, die durch einen unbekanntem Virus hervorgerufen werden, und ansteckenden Krankheiten, bei denen ein bekannter und identifizierbarer Parasit übertragen wird.³ L. Pasteur definiert einen Virus 1880 als einen mikroskopischen Parasiten, der sich außerhalb eines anderen Organismus kultivieren lasse (›parasite microscopique qu'on multiplie aisément par la culture, en dehors du corps des animaux que le mal peut frapper‹).⁴ Allgemein bezeichnet er später jeden Virus als eine »Mikrobe« (›Tout virus est un microbe‹).⁵ Weil Viren sich nach heutigem Verständnis aber gerade nicht außerhalb ihres Wirtes vermehren, bezieht Pasteur den Ausdruck hier auf andere Lebensformen als die späteren Mikrobiologen.

In der eingeschränkten Bedeutung von kleinen Krankheitserregern, die selbst bakteriendichte Filter passieren und nicht unabhängig von ihrem Wirt kultiviert werden können, wird das Wort etwa seit der Jahrhundertwende gebraucht.⁶ A. Maggiora und G.I. Valenti bezeichnen 1901 den Erreger der Vogelpest als einen »echten Virus«, weil er sich im befallenen

Ein Virus ist ein lebewesenähnliches organisches System ohne eigenen Stoffwechsel, das sich allein unter Ausnutzung der Physiologie und des molekulargenetischen Apparats eines Organismus vermehren und durch Übertragung auf andere Organismen ausbreiten kann.

Virus (M'Fadyean 1900) 688
 Bakteriophagen (d'Herelle 1917) 689
 Virologie (Adlershoff 1931) 690
 Viroid (Diener 1971) 690
 Retrovirus (Baltimore 1976) 690

den Wirt vermehrt.⁷ Wenig später erscheint eine erste Liste von »filtrierbaren Erregern«, die neun Typen aufführt.⁸

Viruskrankheiten

Die Auswirkungen von Viren als Krankheitserregern sind seit Jahrtausenden bekannt. Eine von Viren hervorgerufene Krankheit, die sich in ihrem Erscheinungsbild seit der Antike nicht geändert hat und bereits von Hammurabi von Babylon, Demokrit und Aristoteles beschrieben wird, ist die Tollwut.⁹ Hippokrates sind neben der Tollwut auch Pocken und Masern in ihren spezifischen Krankheitsbildern bekannt. Der griechische Geschichtsschreiber Thukydides stellt in seiner Beschreibung der »Attischen Seuche« während des Peloponnesischen Krieges fest, dass Menschen, die von der Krankheit bereits infiziert wurden, diese aber überstanden hatten, kein zweites Mal infiziert werden und insofern geeignet für die Behandlung der Kranken sind.¹⁰ Diese Beobachtungen gelten als die ältesten Grundlagen des späteren immunologischen Wissens. In China werden seit etwa 100 v.Chr. zur Vorbeugung der Krankheit gezielt Pockenerreger auf gesunde Menschen übertragen. Seit dem 15. Jahrhundert etabliert sich in China, Indien und der Türkei das Verfahren der *Variolation* (Woodville 1799)¹¹, bei dem Eiter von leicht Erkrankten auf Gesunde übertragen wird. In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts gelangt dieses Verfahren nach Europa.

Auch bei Pflanzen werden durch Viren ausgelöste Krankheiten beschrieben, lange bevor die Erreger bekannt sind. So berichtet C. Clusius 1576 von der Buntstreifigkeit bei Tulpen, die mittels des ausgepressten Pflanzensaftes von einem Individuum auf ein anderes übertragen werden kann.¹²

Viren als »vermehrungsfähige Erreger«

Die mikrobiologische Beobachtung, dass kleinste Körperchen der Lymphe durch Filter nicht zurückgehalten werden können, macht F. Kleber bereits 1868.¹³ Als Erreger eigenen Typus werden die Viren allerdings erst nach der Einführung bakteriendichter Filter 1884¹⁴ erkannt. Zuerst fällt es 1892 dem russischen Studenten D. Ivanovski bei Untersuchungen der Mosaikkrankheit des Tabaks auf, dass sich der Erreger nicht von Bakterienfiltern zurückhalten lässt.¹⁵ Unabhängig von Ivanovski entdeckt M. Beije-

rinck das Phänomen der Krankheitsauslösung durch einen nicht filtrierbaren Erreger. Weil er den Erreger für eine Flüssigkeit hält, spricht Beijerinck von dem *contagium vivum fluidum*, also einer ansteckenden lebenden Flüssigkeit.¹⁶ Gegen die Annahme einer einfachen giftigen Flüssigkeit sprach allerdings, dass sich die Erreger in einem befallenen Organismus vermehren und dann weitere Organismen anstecken konnten. Dies stellen F. Loeffler und P. Frosch 1898 für die Maul- und Klauenseuche fest und postulieren daher einen »vermehrungsfähigen Erreger«.¹⁷ Eine isolierte Kultivierung des Erregers auf leblosen Medien wird von Ivanovski und Beijerinck und anderen danach immer wieder versucht. Trotz wiederholter Erfolgsmeldungen bis in die 1920er Jahre stellen sich diese Versuche im Nachhinein jedoch alle als misslungen heraus.

Es entstehen daraufhin Kontroversen über die belebte oder unbelebte Natur des Krankheitserregers. Für den Charakter der Viren als Lebewesen plädieren die Entdecker der Infektion von Bakterien mit Viren, F.W. Twort¹⁸ und F. d'Herelle – d'Herelle bezeichnet einen solchen Virus wegen seiner tödlichen Wirkung auf Bakterien als **Bakteriophagen** (»bactériophage«¹⁹). Auch bleibt lange unklar, ob es sich um eine Flüssigkeit oder einen festen Körper handelt, und ob die Viren vielleicht in den befallenen Zellen entstehen oder ob sie von außen in sie gelangen. Aufgrund ihrer Fähigkeit zur Fortpflanzung, Vererbung und Variation werden die Viren mit Genen anderer Organismen verglichen.²⁰ Den endgültigen Nachweis der Partikelnatur des Tabakmosaikvirus liefert W.M. Stanley 1935 durch die chemische Isolierung und Kristallisierung eines Proteins, das die Eigenschaften des Virus aufweist.²¹ Wenig später zeigen F.C. Bawden und N.W. Pirie, dass es sich dabei nicht um ein reines Protein handelte, sondern das Virus vielmehr auch Nukleinsäure enthält.²² Das erste elektronenmikroskopische Bild eines Virus zeigt den Tabakmosaikvirus und stammt aus dem Jahr 1939 (vgl. Abb. 560).²³

Frühe Lebensformen oder Rückbildungen?

Aufgrund ihrer Kleinheit und ihres relativ einfachen Aufbaus interpretieren einige Autoren die Viren als die ersten Organismen. Sie bilden nach dieser Auffassung Zwischenglieder zwischen den Bakterien und der leblosen Materie. J. Alexander und C.B. Bridges betrachten sie in diesem Sinne 1928 als die Repräsentanten der ersten lebenden Moleküle auf der Erde, der »moleculobionts«, die spontan aus einem vorübergehenden »molekularen Chaos« entstanden sein sollen.²⁴

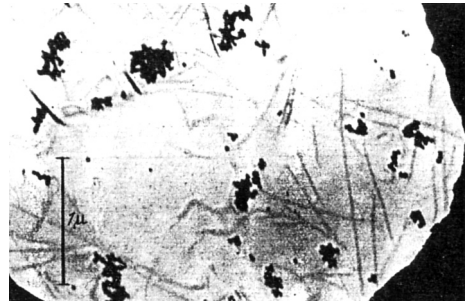


Abb. 560. Tabakmosaikvirus (Einzelfäden, Parallel- und Queraggregate). Elektronenmikroskopische Aufnahme 1:20.000 (aus Kausche, G.A., Pfannkuch, E. & Ruska, H. (1939). Die Sichtbarmachung von pflanzlichem Virus im Übermikroskop. *Naturwiss.* 27, 292-299: 297).

Seit den 1930er Jahren setzt sich dagegen die Einschätzung durch, die Viren nicht als eine frühe, sondern eine rückentwickelte Form von Lebewesen anzusehen. R.G. Green spricht 1935 von dem »retrograden« evolutionären Weg in der Entwicklung der Viren ausgehend von Bakterien.²⁵ Empirische Evidenzen für diese Sicht liefert kurze Zeit später P. Laidlaw²⁶, so dass die Hypothese von der Rückentwicklung der Bakterien zu Viren als *Green-Laidlaw Hypothese* bekannt wird. Laidlaw weist auf die Übereinstimmung der Viren und Bakterien in vielen biochemischen Details hin und vertritt eine Auffassung der Viren als »faule Bakterien«, die die eigenständige Fortpflanzungsfähigkeit und einen eigenen Stoffwechsel verloren haben und zu konstitutionellen Parasiten wurden. Der bekannteste Vertreter dieser Hypothese wird später F. MacFalane Burnet.²⁷

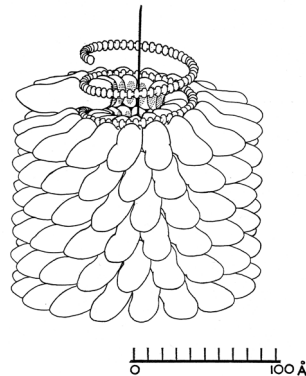


Abb. 561. Strukturmodell des Tabakmosaikvirus mit einem zentralen RNA-Strang und peripher angeordneten Proteinuntereinheiten. Das Modell beruht auf den Daten der Röntgenstrahlenanalysen R. Franklins (aus Klug, A. & Caspar, D.L.D. (1960). *The structure of small viruses.* *Adv. Virus Res.* 7, 225-325: 274).

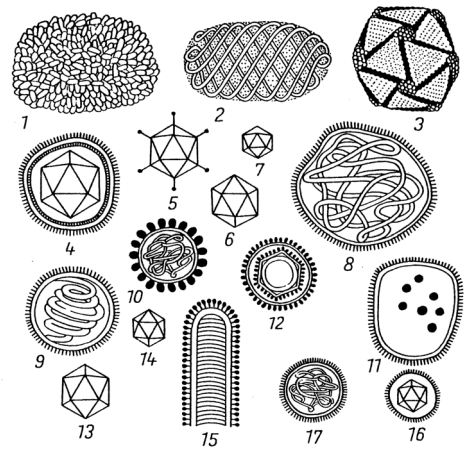
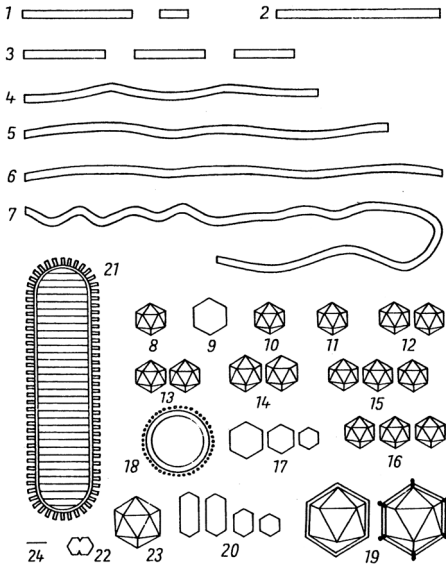


Abb. 562. Gestalten von Viren, links Pflanzenviren, oben Tierviren (aus Urania Pflanzenreich. Viren, Bakterien, Algen, Pilze, 1991: 35).

Virologie und Viroide

Seit Anfang der 1930er Jahre wird die Wissenschaft von den Viren **Virologie** genannt (Adlershoff 1931: »Die Ueberzeugung, daß die Ultravira unter allen Umständen nicht sichtbar und nicht kultivierbar seien [...], ist] fast ein Dogma in der modernen Virologie«²⁸; Jones 1934; Link 1934: »virology«²⁹

Neben den Viren, die stets aus einer Hülle von Proteinen bestehen, werden später virenähnliche Körper entdeckt, die allein aus sich replizierenden Nukleinsäuren ohne Proteinhülle bestehen. Diese Körper heißen seit Anfang der 1970er Jahre **Viroide** (Diener 1971³⁰; Altenburg verwendet das Wort bereits 1946 für von ihm postulierte Symbionten, die in den Zellen aller höheren Organismen leben: »there exist ultra-microscopic organisms which are akin to viruses but which are useful symbionts, and [...] these symbionts occur universally within the cells of larger organisms«³¹).

Retroviren

Eine besondere Klasse von Viren sind die **Retroviren** (engl. Baltimore 1976: »retroviruses«³²). Sie bestehen aus einem umhüllten einfachen RNA-Strang, der mittels des Enzyms *Reverse Transkriptase* (engl. »reverse transcriptase«³³) – umgekehrt als im normalen Weg der Transkription – in eine DNA übersetzt wird, die in das Genom der Wirtszelle integriert wird. Der AIDS-Erreger HIV gehört in diese Virenklasse.

Nachweise

- 1 Cicero, Aratea 684 (432); Vergil, Georgica 1.129; Celsus, De medicina 5.27.I.A.
- 2 Jenner, E. (1799). Further observations on the variolæ vaccine, or cow-pox. Monthly Rev. 29, 411-414: 411; ders. (1801). The Origin of the Vaccine Inoculation.
- 3 Chauveau, A. (1868). Nature du virus vaccin. Détermination expérimentale des éléments qui constituent le principe actif de la sérosité vaccinale virulente Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 66, 289-293.
- 4 Pasteur, L. (1880). De l'atténuation du virus du choléra des poules. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 91, 673-680: 673.
- 5 Pasteur, L. (1890). La rage (Œuvres, Bd. 6, Paris 1933, 672-688).
- 6 M'Fadyean, J.M. (1900). African horse-sickness. J. Comp. Path. Therapeutics 13, 1-20: 16; vgl. Wilkinson, L. (1974). The development of the virus concept as reflected in corpora of studies on individual pathogens, 1. Beginnings at the turn of the century. Med. Hist. 18, 211-221: 213f.
- 7 Maggiora, A. & Valenti, G.L. (1901). Si una epizoozia di tifo essudativo dei gallinacci. Accad. Med. Modena 20. Juni 1901; dies. (1903). Ueber eine Seuche von exsudativem Typus bei Hühnern. Z. Hyg. Infekt.krankh. 42, 185-243.
- 8 Roux, E. (1903). Sur les microbes dits "invisibles". Bull. Inst. Pasteur Paris 1, 7-12; 49-56.
- 9 Aristoteles, Hist. anim. 604a; vgl. Waterson, A.P. & Wilkinson, L. (1978). An Introduction to the History of Virology: 1.
- 10 Thukydidēs, Der Peloponnesische Krieg: II, 47ff.; vgl. Ebstein, W. (1899). Die Pest des Thukydidēs (Die Attische Seuche). Eine geschichtlich-medicinische Studie.

- 11** Woodville, W. (1799). Reports of a Series of Inoculations for the Variolæ Vaccinæ, or Cow-Pox: 145.
- 12** Clusius, C. (1576). Rariorum aliquot stirpium per Hispanias observatarum historia; vgl. McKay, M.B. & Warner, M.F. (1933). Historical sketch of tulip mosaic or breaking, the oldest known plant virus disease. *National Horticultural Magazine* 12, 179-216.
- 13** Kleber, F. (1868). Ueber die mikroskopischen Bestandtheile der Pocken-Lymphe. *Virchows Arch. path. Anat. Physiol.* 42, 112-128.
- 14** Chamberland, C. (1884). Sur un filter donnant de l'eau physiologiquement pure. *Compt. Rend. Acad. Sic. Paris* 99, 247-248.
- 15** Ivanovski, D.I. (1892). [Über die Mosaikkrankheit der Tabakpflanze, russ.]. *Izv. imp. Akad. Nauk. St. Petersburg* 35, 67-70 (dt. in: *Z. Pflanzenzücht.* 13 (1903), 1-41).
- 16** Beijerinck, M.W. (1898). Over een contagium vivum fluidum als oorzaak van de vlekziekte der tabaksbladen. *Versl. gewone Vergad. wis-en natuurk. Afd. K. Akad. Wet. Amsterdam* 7, 229-235; ders. (1899). Ueber ein contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter. *Centralbl. Bakter. Parasit.* 5, 27-33; vgl. Wilkinson, L. (1974). The development of the virus concept as reflected in corpora of studies on individual pathogens, 1. Beginnings at the turn of the century. *Med. Hist.* 18, 211-221.
- 17** Loeffler, F. & Frosch, P. (1898). Berichte der Kommission zur Erforschung der Maul- und Klauenseuche bei dem Institut für Infektionskrankheiten in Berlin. *Zentralbl. Bakt. Parasitenk.* 1. Abt. 23, 371-391: 391.
- 18** Twort, F.W. (1915). An investigation on the nature of ultramicroscopic viruses. *Lancet* 2, 1241-1243.
- 19** d'Herelle, F. (1917). Sur un microbe invisible, antagoniste des bacilles dysentériques. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris* 165, 373-375: 375.
- 20** Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. *Amer. Nat.* 56, 32-50: 48.
- 21** Stanley, W.M. (1935). Isolation of a crystalline protein possessing the properties of tobacco-mosaic virus. *Science* 81, 644-645.
- 22** Bawden, F.C. & Pirie, N.W. (1937). The isolation and some properties of liquid crystalline substances from solanaceous plants infected with three strains of tobacco mosaic virus. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 123, 274-320.
- 23** Kausche, G.A., Pfannkuch, E. & Ruska, H. (1939). Die Sichtbarmachung von pflanzlichem Virus im Übermikroskop. *Naturwissenschaften* 27, 292-299.
- 24** Alexander, J. & Bridges, C.B. (1928). Some physicochemical aspects of life, mutation and evolution. In: Alexander, J. (ed.). *Colloid Chemistry, Theoretical and Applied*, 2 vols.: II, 57.
- 25** Green, R.G. (1935). On the nature of the filterable viruses. *Science* 82, 444.
- 26** Laidlaw, P. (1939). *Virus Diseases and Viruses*.
- 27** Burnet, F. MacFarlane (1946). *Virus as Organism*.
- 28** Adlershoff, H. (1931). Untersuchungen über die postvaksinale Enzephalitis und Ultravira. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten*, 1. Abt. *Medizinisch-hygienische Bakteriologie, Virusforschung* und tierische Parasitenkunde 122, 215-221: 216.
- 29** Link, G.K.K. (1934). [Rev. Smith, K.M. & Brooks, F.T. (1934). Recent Advances in the Study of Plant Viruses]. *Bot. Gaz.* 95, 527-528: 528; Jones, L.R. (1934). The oldest known plant virus disease. *Science* 79, 385; Dorland, W.A.N. (1935). *Illustrated Medical Dictionary*: 1502.
- 30** Diener, T.O. (1971). Potato spindle tuber "virus", IV. A replicating low molecular weight RNA. *Virology* 45, 411-428: 426; vgl. Marx, J.L. (1972). "Viroids": a new kind of pathogen? *Science* 178, 734.
- 31** Altenburg, E. (1946). The "viroid" theory in relation to plasmogenes, viruses, cancer and plastids. *Amer. Nat.* 80, 559-567: 559.
- 32** Baltimore, D. (1976). Viruses, polymerases, and cancer viruses, polymerases, and cancer. *Science* 192, 632-636: 634.
- 33** Anonymus (1970). Cancer viruses. More of the same. *Nature* 227, 887-888: 888.

Literatur

- Troll, W. (1951). Das Virusproblem in ontologischer Sicht. Hughes, S.S. (1977). *The Virus. A History of the Concept*. Watson, A.P. & Wilkinson, L. (1978). *An Introduction to the History of Virology*. Fenner, F. & Gibbs, A. (eds.) (1988). *Portraits of Viruses. A History of Virology*. Grafe, A. (1991). *A History of Experimental Virology*. Chastel, C. (1992). *Histoire des virus. De la variole au sida*. Podolsky, S. (1996). The role of the virus in origin-of-life theorizing. *J. Hist. Biol.* 29, 79-126. Creager, A.N.H. (2002). *The Life of a Virus. Tobacco Mosaic Virus as an Experimental Model, 1930-1965*. Brandt, C. (2004). *Metapher und Experiment. Von der Virusforschung zum genetischen Code*.

Vitalismus

Das Wort ›Vitalismus‹ verwendet zuerst wahrscheinlich P. Thouvenel, ein französischer Arzt aus Montpellier, in einer Preisschrift, die im Jahr 1780 erscheint.¹ Auch in der zwei Jahre später herausgekommenen deutschen Übersetzung dieser Schrift erscheint der Ausdruck an der entsprechenden Stelle.² Die in französischen Handbüchern vielfach genannte Schrift von P.-J. Barthez aus dem Jahr 1775 enthält das Wort dagegen wohl nicht.³ Thouvenel bringt den Vitalismus in Zusammenhang mit dem »Spiritualismus der ersten Zeiten« in der griechischen Antike (»le Vitalisme ou le Spiritualisme des premiers temps«).⁴ Seit Anfang des 19. Jahrhunderts dient das Wort insbesondere zur Bezeichnung der Lehrmeinung der medizinischen Schule von Montpellier (Bordeu und Barthez), nach der in allen Lebewesen ein vitales Prinzip (»principe vital«) existiert, das sowohl von den Prinzipien der »denkenden Seele« als auch von den anorganischen Naturkräften unterschieden wird. Barthez versteht unter dem vitalen Prinzip 1775 einfach die Ursache, die in einem Lebewesen alle Lebensphänomene hervorbringt (»j'appelle Principe Vital de l'homme, la cause qui produit tous les phénomènes de la vie dans le corps humain«).⁵

Weitere Belege für die biologische Verwendung des Ausdrucks im Französischen finden sich erst im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.⁶ Dort wird die Position des Vitalismus besonders mit G.E. Stahl, T. de Bordeu und P.-J. Barthez⁷, aber auch mit Hippokrates⁸ oder X. Bichat⁹ in Verbindung gebracht. Im Deutschen wird der Ausdruck zu Beginn des 19. Jahrhunderts auf medizinische Lehren über die Entstehung von Krankheiten bezogen (Anonymus 1801: »System des Vitalismus«¹⁰; Harles 1803: »Standpunkt des organischen Vitalismus«¹¹). Nach vereinzelt Verwendungen in den 1820er Jahren¹² erscheint das Wort erst Mitte des 19. Jahrhunderts regelmäßig, u.a. 1855 bei R. Virchow, der den »alten« Vitalismus auf die Lehren van Helmonts aus dem 17. Jahrhundert und der Schule von Montpellier aus dem 18. Jahrhundert bezieht, die eine Autonomie der einzelnen, lebenden Teile behaupten.¹³ Im Englischen ist das Wort seit den 1820er Jahren nachweisbar (Anonymus 1821: »the vitalism of the Montpellier school«¹⁴; Taylor 1822: »the vitalism of Bichat«¹⁵).

Der Vitalismus ist der biotheoretische Standpunkt, der zur Beschreibung und Erklärung der Lebensphänomene spezifische Kräfte auf der Ebene der Organismen postuliert, die zusätzlich zu den chemischen und physikalischen Grundkräften wirksam sind.

Lebenskraft (gr. 4. Jh. v. Chr.) 699
 Lebensgeist (Wilhelm von Saint-Thierry um 1138) 692
 Archeus (Paracelsus 1527) 693
 Vitalismus (Thouvenel 1780) 692
 Bildungstrieb (Blumenbach 1781) 701
 Neovitalismus (Rindfleisch 1888) 705
 harmonisch-äquipotenzielles System (Driesch 1899) 696

Scholastik: *spiritus animalis*

Ein im Nachhinein vitalistisch anmutendes Konzept der Frühgeschichte der Biologie ist das der **Lebensgeister** (»spiritus animales«).¹⁶ Diesen der Vermittlung zwischen dem Seelischen und dem Körperlichen dienenden Entitäten wird insbesondere eine Beteiligung bei den Prozessen der Wahrnehmung und Bewegung zugeschrieben. Der Ausdruck wird bereits in der Antike verwendet, so im ersten Jahrhundert von Vitruv, allerdings noch nicht in der späteren physiologischen Bedeutung, sondern für die Luft zum Atmen (»spiritus animales«).¹⁷ Als physiologisches Konzept erscheint es in der Scholastik; so verwendet es um 1138 Wilhelm von Saint-Thierry. Er führt alle Lebensprozesse auf die postulierten Lebensgeister zurück und nimmt für die verschiedenen organischen Funktionsbereiche spezifische Lebensgeister an: einen *natürlichen Geist* (»spiritus naturalis«), der seinen Ursprung und Sitz in der Leber hat, einen *geistigen Geist* (»spiritus spiritualis«), der im Herzen sitzt, und einen *animalen Geist* (»spiritus animalis«), der im Gehirn entsteht und von dort wirkt. Diese drei Lebensgeister konzipiert Wilhelm ausdrücklich als regulierende und belebende Prinzipien eines Lebewesens (»Tres enim sunt spiritus, tres virtutes regentes et vivificantes«).¹⁸

Auch Thomas von Aquin spricht ein gutes Jahrhundert später im Singular von dem Lebensgeist (»spiritus animalis«), der als Instrument der Seele zwischen ihr und den körperlichen Funktionen steht (»proximum instrumentum animae in operationibus«).¹⁹ Thomas beschreibt den Geist explizit als vermittelnde, aber körperliche Einheit (»spiritus, qui est quoddam corpus subtile, medium est in unione corporis et animae«).²⁰ Albertus Magnus nennt den Geist ein Vehikel des Lebens (»vehiculum vitae«).²¹

16.-17. Jh.: »archeus« und »Lebensgeister«

Die Identifizierung eines vitalistischen Standpunktes, der gegen andere Positionen abgegrenzt werden kann, ist seit Beginn des 18. Jahrhunderts möglich. An dieser begrifflichen Differenzierung ist G.W. Leibniz beteiligt. Er distanziert sich von solchen Autoren, die allein in den Lebewesen die Prinzipien des Lebens aufweisen zu können meinen (»auteurs, qui sont pour

les principes de vie«²²). Namentlich nennt Leibniz F.M. van Helmont, dem er die Meinung zuschreibt, die Seele forme sich ihren Körper (»que l'âme se fabrique son corps«²³). Eine solche Auffassung wird bereits in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts von dem älteren J.B. van Helmont vertreten, der jeden organisierten Körper als das Ergebnis eines in ihm wirkenden *Archeus* interpretiert, der den Körper wie ein Werkmeister allmählich baut.²⁴ Der Begriff des *Archeus* selbst im Sinne einer Lebenskraft geht auf Paracelsus zurück. Paracelsus entwirft den *Archeus* als einen Baumeister, der die Organe ihren Anlagen gemäß entwickelt und die Assimilation der Nahrung dirigiert. Ausdrücklich bezeichnet Paracelsus den *Archeus* auch als eine Kraft (»*Archeus vis est producens res ex iliaste, ut archeus sit dispensator et compositor omnium rerum*«).²⁵ An anderer Stelle heißt es, der *Archeus* »ordinirt alle Ding in sein Wesen«.²⁶ Der *Archeus* ist bei Paracelsus allerdings keine spezifisch organische Kraft, sondern wird auch für anorganische Vorgänge, z.B. die Bildung von Mineralien in der Erde verantwortlich gemacht. Nur undeutlich grenzt Paracelsus den *Archeus* von anderen Kräften im Körper ab, so nimmt er auch noch eine natürliche Heilkraft (»*balsamus naturalis*«) an.

In gewisser Weise vitalistisch sind auch die Irritabilitätslehren der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts (↑Wahrnehmung/Reiz), insofern sie das grundlegende Vermögen der Selbstbewegung der Lebewesen aus der besonderen Eigenschaft der Irritabilität der organischen Faser zu erklären versuchen. Verbreitet sind vitalistische Prinzipien daneben in den neuplatonischen Lehren gegen Ende des 17. Jahrhunderts: Gegen die cartesische Maschinenauffassung der Lebewesen nimmt R. Cudworth ein Prinzip der vitalen Energie (»*vital energy*«) an, das die geordneten Verhältnisse in den organischen Körpern (»*vital harmony*«) herstellt²⁷ und damit insgesamt Ausdruck einer ordnenden und formgebenden Kraft in der Natur (»*plastic power*«) ist²⁸ (↑Regulation).

Beeinflusst ist die frühneuzeitliche Rede von den Lebensgeistern von der stoischen Lehre, der zufolge die sinnliche Wahrnehmung ihren Ausgang von einem Zentralorgan nimmt (↑Hierarchie).²⁹ Der Geist gilt allgemein seit Platon als das Fahrzeug der Seele³⁰; die scholastischen Philosophen stellen sich den Geist als einen feinen Körper vor, der in den Nerven oder Adern fließt.³¹ Nach Nikolaus von Kues ist dieser feine Geist (»*spiritus tenuissimus*«) das Werkzeug der Seele, durch den sie den Sehsinn betätigt.³² Auch Leonardo da Vinci postuliert die Lebensgeister als eine Art feine Materie, die eine Vermittlung zwischen der Seele des Körpers und der Materie darstellt und

für die Bewegungen der Lebewesen verantwortlich ist. Die Lebensgeister strömen nach Leonardo durch die Glieder der Tiere und erweitern die Muskeln, so dass diese sich verkürzen und damit eine Bewegung hervorrufen.³³

Mit der Entwicklung der ↑Physiologie als eigenständiger Lehre in der Mitte des 16. Jahrhunderts etabliert sich eine differenzierte Lehre verschiedener Arten von lebendigen Geistern im Körper. An die Stelle der galenischen Unterscheidung von einem *lebendigen Pneuma* (»*πνεῦμα ζωτικόν*«) und einem *beseelten Pneuma* (»*πνεῦμα ψυχικόν*«) sowie deren Verbindung mit unwillkürlichen Bewegungen von Organen auf der einen und willkürlichen Bewegungen der Gliedmaßen auf der anderen Seite³⁴ (↑Selbstbewegung) tritt bei J. Fernel – im Anschluss an die scholastische Einteilung (s.o.) – eine Differenzierung in drei *spiritus*: *spiritus naturales*, *spiritus vitales* und *spiritus animales*. Erstere werden nach der Lehre Fernels aus dem Blut in der Leber hergestellt; die zweiten entstehen aus dem Blut und der Atemluft im linken Herzen; letztere schließlich werden im Gehirn gebildet.³⁵ In dieser naturwissenschaftlichen Bedeutung; besonders im nervenphysiologischen Zusammenhang, erscheint der *spiritus*-Begriff 1586 auch bei B. Telesio.³⁶

Aufgrund dieser Einbindung in physiologische Theorien spielen die Lebensgeister auch in explizit mechanistischen Erklärungsmodellen eine wichtige Rolle, so z.B. in der Physiologie R. Descartes'. Nach Descartes werden die Lebensgeister im Herzen gebildet und gelangen über das Gehirn in die hohlen Nerven zu den Muskeln, bei denen sie eine Verkürzung auslösen.³⁷ In erster Linie die vorgestellte Stofflichkeit der Lebensgeister ermöglicht ihre Integration in rein materialistische Theorien der Wahrnehmung und Bewegung. Sie sind damit nicht allein als vitalistisches Konzept zu verstehen.

An der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert wandelt sich das Konzept des Geistes grundlegend, insofern es sich aus dem traditionellen physiologischen Kontext löst und im Sinne von »Bewusstsein« eine neue, mentalistische Bedeutung erhält, die es bis zu den modernen Debatten um den »Geist der Tiere« behält (↑Bewusstsein).

Stahl und Leibniz

Anfang des 18. Jahrhunderts entwickelt G.E. Stahl eine Theorie, der zufolge die organisierenden Kräfte der Lebewesen ihren Ursprung im Körper dieser Lebewesen selbst haben. Stahl begründet mit seiner Theorie die Selbständigkeit der Lebewesen als eigene Klasse von Naturgegenständen. Das die lebendigen

Körper organisierende Prinzip nennt er ›Seele‹; diese muss allerdings nicht als ein übernatürlicher Faktor verstanden werden. Eine moderne Interpretation der stahlschen Seele gibt J. Müller 1838, indem er diese mit der Organisation des Körpers identifiziert: »Stahl's Seele ist die nach vernünftigem Gesetz sich äussernde Kraft der Organisation selbst.«³⁸ In einigen Passagen seiner Schriften ist Stahl durchaus bereit, die Tätigkeit der Seele in eine mechanische Weltsicht zu integrieren. So heißt es, das Ergebnis der Aktivität der Seele, die Erhaltung des Körpers, erfolge »durch eine der Form nach mechanische Thätigkeit«³⁹ (»per actum formaliter mechanicum«⁴⁰). An anderer Stelle heißt es: »Die instrumentale Ursache, durch welche die Erhaltung des Körpers (das Leben) bewirkt wird, ist ein mechanischer Akt, die Erhaltung selbst also ein mechanischer Prozeß.«⁴¹

Leibniz vertritt gegen Stahls Lehre von der Eigenständigkeit der Organismen einen Standpunkt, dem zufolge die Lebewesen (und ihre Seelen) aus der Ordnung der Materie insgesamt entspringen; die Prinzipien der Bewegung der Lebewesen liegen damit nicht allein in ihren Körpern, sondern in der Ordnung der Materie allgemein, wie sie von ihrem Schöpfer eingerichtet wurde: »la matiere arrangée par une sagesse divine doit estre essentiellement organisée partout«⁴². Weil Leibniz damit annimmt, dass alle Materie organisiert ist, nicht nur, insofern sie in Lebewesen enthalten ist, kann er die später einflussreiche These vertreten, dass Organisationen immer nur aus anderen Organisationen entstehen: »les animaux n'estant jamais formés naturellement d'une masse non organique«⁴³ (↑Organismus; Urzeugung). Leibniz nimmt also gegen den Vitalismus einen materialistischen Standpunkt ein, der gleichzeitig animistisch bzw. hylozoistisch ist.

Als ein späterer Vermittlungsversuch zwischen dem Vitalismus Stahls und dem herrschendem Mechanismus kann die Physiologie A. von Hallers Mitte des 18. Jahrhunderts gedeutet werden.⁴⁴ Haller hält zwar an den besonderen Leistungen der Lebewesen fest und versucht diese mit seiner Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität in ein System zu bringen (↑Wahrnehmung/Reiz), er bindet diese Leistungen aber andererseits an bestimmte körperliche Strukturen und versucht sie in einem konsequent experimentellen Ansatz zu erforschen.

Höhepunkt des Vitalismus im späten 18. Jh.

Als Höhepunkt vitalistischen Denkens gelten die letzten Jahrzehnte des 18. Jahrhunderts. Von zahlreichen Autoren werden Abhandlungen verfasst, die die Notwendigkeit der Annahme einer für das Leben

spezifischen *Lebenskraft* (s.u.) behaupten. Diese Ansätze hängen mit der Konsolidierung der Biologie als eigenständige Wissenschaft zusammen: Es etabliert sich eine methodisch selbständige Wissenschaft, die sich selbst ↑*Biologie* zu nennen beginnt.

19. Jh.: Formierung der Ablehnung

Eine Schwächung erfahren die vitalistischen Standpunkte mit dem sich verfestigenden Programm der mechanistischen Naturwissenschaft, dessen Erfolg besonders durch den Nachweis der künstlichen Synthese von Harnstoff durch F. Wöhler im Jahr 1828 symbolisiert wird.⁴⁵ Es ist damit gezeigt, dass im Reagenzglas ohne die Mitwirkung der Lebenskraft eines Organismus ein nur in Organismen angetroffener Stoff hergestellt werden kann. Trotz dieses Nachweises verstehen sich aber auch danach noch viele Biologen als Vitalisten, z.B. J. Liebig.⁴⁶ Und auch Wöhler deutet seinen Nachweis nicht als Widerlegung der Lehre von der Lebenskraft.⁴⁷ Für den einflussreichen Physiologen J. Müller ist die Lebenskraft auch nach Wöhlers Experimenten weiterhin ein wichtiges Konzept, das ein spezifisch organisches Phänomen darstellt und nicht auf physikalische Kräfte reduziert werden kann.⁴⁸

In Deutschland bildet sich eine allgemeine Ablehnung des Vitalismus erst mit der Anerkennung der Zellenlehre seit Ende der 1830er Jahre heraus. T. Schwann gewinnt seine gegen die Annahme einer Lebenskraft gerichteten Überzeugungen zunächst aufgrund von Versuchen über die Muskelarbeit.⁴⁹ Die Skepsis gegenüber einer Lebenskraft ergibt sich daraus, dass die Ergebnisse dieser Versuche sich mit den gleichen Gesetzen erklären lassen wie sie auch für einen elastischen anorganischen Körper gelten. Später versucht Schwann, die Bildung von Zellen als Ergebnis des rein physikalischen Prozesses der Kristallisation zu erklären. Organismen sind ihm nichts »als die Formen, unter denen imbibitionsfähige Substanzen kristallisieren.«⁵⁰ Er ist daher der Ansicht: »Die Frage über die Grundkraft der Organismen reduziert sich [...] auf die Frage über die Grundkräfte der einzelnen Zellen.«⁵¹ Die Grundkräfte der Zellen aber sieht Schwann genauso wie die Kräfte der anorganischen Natur mit der Materie als solcher gegeben. Ausdrücklich behauptet er, »daß die Grundkräfte der Organismen [...] wesentlich mit den Kräften der anorganischen Natur übereinstimmen, [...] daß es Kräfte sind, die ebenso mit der Existenz der Materie gesetzt sind, wie die physikalischen Kräfte.«⁵² Weil auch die Stoffe der organischen Natur sich nicht von denen der anorganischen unterscheiden, liege das Charakteristische des Organismus allein in der An-

ordnung seiner Teile. Trotz dieses reduktionistischen Ansatzes stellt die Zelltheorie Schwanns aber keinen reinen Physikalismus dar, denn die Zellen werden von Schwann als kleine organisierte Systeme gesehen: Was die Zellen zu den elementaren Trägern des Lebens macht, sind bei Schwann Systemleistungen wie Selbsterhaltung, Wachstum, Stoffwechsel und Fortpflanzung (durch Teilung). Zu diesen Leistungen kann die Zelle nur insofern in der Lage sein, als sie als funktional organisiert gedacht wird; sie bildet nach Schwann »ein einem Organismus ähnliches, systematisches Ganzes«⁵³ (↑Ganzheit; Zelle).

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird unter ›Vitalismus‹ explizit eine Theorie des Lebens verstanden, nach der zur Erklärung des Lebens die physikalisch-chemischen Prinzipien allein nicht ausreichen, so dass eine nur den Lebewesen eigene Lebenskraft postuliert wird. Die Annahme einer solchen Lebenskraft (s.u.) gilt durch die Arbeiten H. Lotzes⁵⁴ und E. Du Bois-Reymonds⁵⁵ aus den 1840er Jahren als überwunden. E. Haeckel stellt 1866 den Vitalismus dem Mechanismus gegenüber und ist der Auffassung, beide verhielten sich zueinander wie »Teleologie und Causalität.«⁵⁶ Haeckel lobt dabei die Erfolge der »causal-mechanischen Untersuchungs-Methode« und kritisiert die »vitalistisch-teleologischen Irrtümer.«⁵⁷

Die Nichtreduzierbarkeit der Lebensphänomene auf rein physikalische Prozesse wird von französischen Physiologen auch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts immer wieder festgehalten. Das Leben könne nicht allein durch vitalistische oder materialistische Konzeptionen charakterisiert werden, wie es C. Bernard formuliert.⁵⁸ Von der Physik sei allein die experimentelle Methode zu übernehmen; es herrschten im Bereich des Organischen aber eigene Gesetze. Aufgrund der stärkeren Ablehnung eines physikalistisch-reduktionistischen Ansatzes seitens der französischen Physiologen im Vergleich zu ihren deutschen Kollegen ist von zwei »nationalen Stilen« der Physiologie gesprochen worden.⁵⁹ Spätestens mit den Arbeiten Bernards erscheint aber auch in Frankreich die Annahme einer Lebenskraft als überflüssig. Bernard charakterisiert die Organisation eines Lebewesens als ein Gefüge aus Substanzen, die wechselseitig aufeinander einwirken (»un mélange des substances complexes réagissant les unes sur les autres«⁶⁰), und er stellt ausdrücklich fest, diese Anordnung von Materie sei schlecht dadurch auf den Begriff gebracht, dass eine »Kraft« postuliert werde⁶¹. Als überflüssig (»inutile à la science«⁶²) erscheint Bernard die Annahme einer Lebenskraft insbesondere auf der Grundlage seines Konzepts einer

»inneren Umwelt« (↑Regulation), weil damit Stimuli für die Aktivität der Organismen nicht von außen, sondern auch von innen vorstellbar werden: »Les divers éléments vivants jouent ainsi le rôle d'excitants les uns par rapport aux autres«⁶³. Den entscheidenden Impuls für die Überwindung des Vitalismus und der Annahme einer zentralen Lebenskraft sieht Bernard mit der Gewebelehre X. Bichats gegeben: Indem Bichat nicht mehr nur eine Kraft und ein Zentralorgan als Sitz des Lebens annimmt, sondern stattdessen eine Vielzahl von Geweben mit spezifischen Funktionen identifiziert, leiste er eine *Dezentralisierung des Lebens* (»décentralisant la vie«⁶⁴) und dessen Verankerung in den Geweben (»l'incarnant dans les tissus«⁶⁵). Statt einer zentralen Lebenskraft würden mit Bichats Gewebelehre also viele gewebespezifische organische Kräfte postuliert. Die Annahme der einen Lebenskraft erklärt nach Bernard ebenso wenig wie die Annahme einer Mineralkraft für die Erscheinungen im Bereich der Mineralien: »il n'y a en réalité pas plus de force vitale dans les êtres vivants qu'il n'y a de force minérale dans les corps bruts.«⁶⁶ ›Kraft‹ sei doch eine bloße Abstraktion oder nur eine Redeweise. Zur Erklärung der Lebenserscheinungen reicht nach Bernard das Prinzip der Organisation aus (»les phénomènes d'organisation, d'où dérivent toutes les manifestations vitales«).⁶⁷

Wiederbelebung im frühen 20. Jh.

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird von biologischer Seite ein Vitalismus u.a. von J. Reinke, H. Driesch und G. Wolff vertreten. Der Botaniker Reinke versteht sich zwar selbst nicht als Vitalist; weil er nicht alle Lebenserscheinungen für wissenschaftlich erklärbar hält, steht seine Lehre aber doch in der Nähe vitalistischer Standpunkte. Die These der Unklärlichkeit bestimmter Lebensphänomene vertritt Reinke in aller Deutlichkeit: »Es sind drei Stücke der Lebensvorgänge, in bezug auf welche die Durchführung der mechanistischen Theorie auf anscheinend unüberwindliche Hindernisse stößt: die Zweckmäßigkeit des Körpers, seiner Organe, Verrichtungen und Reaktionen; sodann die Fortpflanzung und Entwicklung; endlich die bewusste Intelligenz des Wahrnehmers und Denkens.«⁶⁸ Zur Erklärung dieser übermechanistischen Prozesse führt Reinke den Begriff der »Dominante« ein, die die »Systembedingungen« der Lebenserscheinungen zusammenfasst.⁶⁹ Reinke ist vorsichtig bei der Formulierung seines Standpunktes, insofern er keine für das Leben typische Lebenskraft postuliert, sondern nur von einem *Lebensprinzip* spricht, das eine Systemleistung darstellt: »Das Lebensprinzip ist keine Kraft, sondern der symbolische

Ausdruck für ein verwickeltes Getriebe zahlreicher Einzelwirkungen, als dessen Ergebnis überall die Zweckmäßigkeit hervorleuchtet.«⁷⁰ Das Lebensprinzip ist für Reinke ein Prinzip der Ordnung und der Selbstregulation eines Organismus.

Drieschs Vitalismus

Der beherrschende Vertreter des Vitalismus ist über Jahrzehnte der Entwicklungsbiologe und spätere theoretische Biologe H. Driesch.⁷¹ Aus seinen Entwicklungsversuchen an Seeigeleiern Anfang der 1890er Jahre gelangt Driesch zu der Überzeugung, dass die Entwicklung des Seeigels nicht über einen deterministischen Vorgang erfolgen könne, weil sie über ausgeprägte Leistungen der Regulation und Regeneration verfüge (↑Entwicklung). Nach Driesch betrifft der Vitalismus die Frage nach dem Ursprung der Zweckmäßigkeit der Lebensvorgänge; das Problem bestehe darin, »ob das Zweckmäßige an ihnen einer besonderen Konstellation von Faktoren entspringe, welche aus den Wissenschaften vom Anorganischen bekannt sind, oder ob es Ausfluß ihrer Eigengesetzlichkeit ist.«⁷² Die Frage muss nach Driesch in der zweiten Weise beantwortet werden, weil es organische Phänomene gebe, die dem Bereich des Anorganischen fremd seien. Dies seien v.a. die beiden Grundkennzeichen der Zweckmäßigkeit, die »Harmonie« und die »Regulation«. Die Harmonie des Organischen bezieht Driesch auf die Entwicklung eines Organismus durch die wechselseitige Einwirkung seiner Teile (»Kausalharmonie«), ihre Formung zu einer Einheit (»Kompositionsharmonie«) und ihr funktionales Zusammenwirken (»Funktionalharmonie«).⁷³ Die Regulationen beziehen sich auf die Fähigkeit von Organismen, Umweltstörungen in ihrer Entwicklung und in ihrem Lebensvollzug kompensierend auszugleichen. Weil die Schädigungen von Teilen eines sich entwickelnden Organismus von anderen Teilen ausgeglichen werden können, so dass wieder der ganze Organismus gebildet wird, weil also die Ganzheit eines Organismus dadurch ausgezeichnet ist, »daß jedes ihrer Elemente jede einzelne Rolle in der Gesamtheit dessen spielen kann, was im ganzen System geschieht«, bezeichnet Driesch den Organismus seit 1899 als ein **harmonisch-äquipotenzielles System**.⁷⁴ In einem solchen System liege eine harmonische Wechselwirkung der Teile vor, und jeder Teil verfüge über die gleiche Potenz, insofern gelte, »daß auch ein beliebiger Teil desselben in ein kleines Ganzes umgewandelt zu werden vermag«⁷⁵. Diese Fähigkeit der Funktionswiederherstellung nach der Zerstörung von Teilen ist es, die Driesch als »ersten Beweis des Vitalismus« anführt. Driesch

ist der Auffassung, diese »Geschehnisse an belebten Körpern sind von einer solchen Art, daß sie sich nicht aus einer Kenntnis der Koordination (Lagen), Kräfte und Geschwindigkeiten der einzelnen körperlichen Elemente herleiten lassen.«⁷⁶ Der Organismus sei daher etwas anderes als eine Maschine, die eben aus der Anordnung ihrer Teile erklärt werden könne, und stehe damit jenseits des Bereichs der Physik. Er folgert die These des Vitalismus: »Das Leben, die Formbildung wenigstens, ist nicht eine besondere Anordnung anorganischer Ereignisse; die Biologie ist daher nicht angewandte Physik und Chemie; das Leben ist eine Sache für sich, und die Biologie ist eine unabhängige Grundwissenschaft.«⁷⁷

In einer logischen Rekonstruktion seines ersten Beweises des Vitalismus besteht Drieschs Argument aus den beiden Prämissen, dass (1) keine Maschine sich fragmentieren lässt, ohne dass ihre Funktion beeinträchtigt ist, und (2) harmonisch-äquipotenzielle Systeme sich fragmentieren lassen, ohne dass ihre Funktion beeinträchtigt wird, die zu der Konklusion führen, dass harmonisch-äquipotenzielle Systeme keine Maschinen sind.⁷⁸ Zur Erklärung der organischen Leistungen eines harmonisch-äquipotenziellen Systems ist nach Driesch die Annahme eines über die Physik hinausgehenden Naturfaktors notwendig. Dieser stelle ein elementares, nicht auf eine Kombination anderer Faktoren reduzierbares, neues Prinzip dar, das auch nicht »auf Konstellationen einzelner physikalischer und chemischer Akte gegründet ist«⁷⁹. Driesch nennt diesen »ganzmachenden Naturfaktor« in Anlehnung an Aristoteles *Entelechie*. Er beschreibt diesen nur in einzelnen Individuen wirksamen Faktor als unräumlich und immateriell; er stelle auch keine Form von Energie dar. Ihre wesentliche Funktion bestehe in »Ordnungsleistungen«, die sich besonders während der Entwicklung eines Organismus zeigen würden.⁸⁰ Die Entelechie Sorge für die Ordnung von kausalen Prozessen, die ohne sie unkontrolliert verlaufen würden. Genau genommen erschöpft sich der Beitrag der Entelechie in dieser Ordnungsleistung. Sie ist damit in enger Anlehnung an einen menschlichen Maschinenbauer verstanden: Sie ist derjenige Faktor, der die richtige *Anordnung* der Teile im Ganzen bewirkt. Selbst eine rätselhafte, zwar nicht direkt zu beobachtende, aber doch zu erschließende »Suspension anorganischen Geschehens« liegt nach Driesch in der Macht der Entelechie.⁸¹ Die Entelechie wird von Driesch zunächst allein als ein Begriff eingeführt, der eine im Experiment nachgewiesene organische Leistung bezeichnen soll. Es steht für ihn daher anfangs gar nicht zur Debatte, ob es sie gibt oder nicht.⁸²

Drieschs zweiter Beweis der Autonomie des Lebens fußt auf der Theorie der Vererbung, genauer auf der im Laufe der Ontogenese stattfindenden vielfachen Teilung der Eizelle. Driesch behauptet dabei, dass es »geradezu eine Absurdität sei, anzunehmen, daß eine komplizierte, nach den drei Richtungen des Raumes in typischer Weise verschiedene Maschine viele, viele Male geteilt werden und doch immer ganz bleiben könne: also kann *keine Maschine irgendwelcher Art* Ausgangspunkt der Entwicklung und Basis der Vererbung sein.«⁸³ Driesch geht in dieser Kritik offenbar von einem Modell der Vererbung aus, nach dem eine einmal differenzierte Zelle sich nicht wieder entdifferenzieren kann, weil sie nicht mehr über alle Anlagen zur Bildung eines vollständigen Organismus verfügt. Eine solche Vorstellung von Vererbung findet sich in den 1890er Jahren u.a. bei A. Weismann (↑Vererbung). Wird dagegen von dem modernen Modell der differenziellen Genaktivität ausgegangen, nach dem alle differenzierten Zellen über alle Gene verfügen und unter Umständen sich auch wieder entdifferenzieren können, dann stellen sich Drieschs experimentelle Befunde als alles andere als Beweise für den Vitalismus heraus.⁸⁴

Kritik an Drieschs Vitalismus

Vor allem das Postulat des außerphysikalischen Faktors der Entelechie stößt unter zeitgenössischen Biologen auf eine weitgehend einhellige Ablehnung. Die Kritik lautet, dass die Annahme eines akasalen Naturfaktors, der nicht im Raum wirke und dessen Zusammenhang mit physikalischen Größen nicht geklärt ist, der Biologie ihre naturwissenschaftliche Basis nehmen würde. So stellt W. Roux 1912 heraus, es sei »diese Entelechie kein in der exacten Naturforschung verwendbarer Begriff«.⁸⁵ Der Status der Entelechie ist selbst in der Theorie Drieschs unklar. Er behandelt sie zunächst als einen Teil eines Organismus, eine physische Komponente, die den Organismus erst zu dem macht, was er ist. Daneben konzipiert Driesch die Entelechie aber auch als etwas, das nicht isoliert werden kann und damit mehr den Charakter einer Kraft oder eines Prinzips aufweist.

Von Seiten der Gestalt- und Ganzheitslehren der 1920er Jahre wird Driesch vorgeworfen, sein Vitalismus entspreche im Grundmuster seiner Argumentation, in der das Lebensspezifische an einem einzelnen »Faktor« festgemacht werde, immer noch einem mechanistischen Modell. Die Rückführung auf einen isolierten Faktor stehe dem eigentlich organismischen Denken entgegen, das den Organismus als ein Wechselverhältnis zwischen verschiedenen Gliedern eines Ganzen entwirft. Die Autonomie der

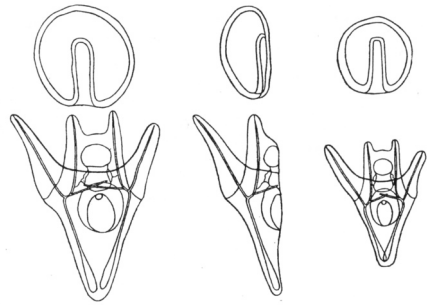


Abb. 563. Zwei Entwicklungsstadien eines Seeigels: Gastrula (obere Reihe) und Pluteus-Larve (untere Reihe). Links die normale Entwicklung; in der Mitte die erwartete Entwicklung aus einer isolierten Blastomere nach der Theorie von Weismann und Roux; rechts die tatsächliche Entwicklung aus einer isolierten Blastomere. Weil sich aus einer im frühen Entwicklungsstadium isolierten Zelle ein ganzer, wenn auch etwas verkleinerter Seeigel entwickelt, meint Driesch einen nicht-räumlichen, ganzmachenden Faktor X, den er »Entelechie« nennt, annehmen zu müssen (aus Driesch, H. (1909). *Philosophie des Organischen*, 2 Bde.: I, 61).

Lebenswissenschaften zeige sich insofern nicht im Nachweis eines lebensspezifischen Faktors, sondern gerade im Fehlen eines solchen Faktors. Leben sei nicht das Ergebnis einer zentralen Steuerung, sondern einer dezentralen Organisation. Zusammenfassend wirft O. Spann Driesch vor, »den Ganzheitsbegriff nicht verstanden« zu haben⁸⁶, denn er stelle sich die Ganzheit als einen Faktor vor, als die Entelechie oder den Faktor *E*, der nicht aus der Organisation selbst entstehe, sondern eine von außen eingreifende Kraft darstelle. Dadurch aber werde die Ganzheit »selber wieder auf ursächliche, unganzeitliche Kraft gedacht«.⁸⁷ Nach Spann darf die Ganzheit dagegen nicht nach dem Modell der Ursächlichkeit konzipiert werden. Die Ganzheit habe kein Dasein neben ihren Gliedern, sondern erschöpfe sich in deren Verhältnis zueinander (↑Ganzheit).

Besonders prägnant kann das Scheitern des Vitalismus also aus einer systemtheoretischen Perspektive, die die wechselseitige Abhängigkeit der Prozesse in einem Organismus betont, zum Ausdruck gebracht werden. Der Begründer der Systemtheorie, L. von Bertalanffy, setzt seinen Ansatz in gleichem Maße vom Mechanismus wie vom Vitalismus ab und bemerkt 1932: »Mechanismus wie Vitalismus beruhen auf der Maschinentheorie«.⁸⁸ Den Vitalismus rückt von Bertalanffy in die Nähe der »Maschinentheorie« des Lebens, weil die Annahme eines einzelnen Faktors, der die gestörte Organisation repariert, am Modell eines Mechanikers orientiert ist, der von außen

eingreift, um den Defekt eines Systems zu beheben. Systemtheoretisch wird diese Reparaturleistung allein aus dem organisierten Miteinander der Teile verständlich. Allgemein stellt von Bertalanffy fest, die Lebenseigenschaften der Organismen würden sich nicht aus besonderen chemischen Substanzen oder biologischen Lebenskräften ergeben, sondern »sie danken es dem System, zu welchem diese organisiert sind. [...] Es gibt keine ›lebende Substanz‹, weil das grundlegende Merkmal des Lebens die Organisation von Substanzen ist«⁸⁹ (↑Organisation). Resümierend bemerkt von Bertalanffy 1932: »Der Fehler des Vitalismus war es also, daß er die organische Ganzheit nicht im lebendigen System selbst suchte, sondern in einer zu dessen atomistischen Teilen aus dem Unräumlichen hinzutretenden Entelechie.«⁹⁰

Seit den 1930er Jahren schließen sich viele Kritiker dieser Sicht an. F. Alverdes ist 1935 der Auffassung, das Verständnis eines Lebewesens sei nur in seiner »Lebenstotalität« möglich⁹¹: »Unzulänglich ist sowohl das mechanistische wie das vitalistische Weltbild, weil in beiden das Lebensgeschehen nur als ein Miteinander von Einzelabläufen erscheint«⁹². Das gleiche Problem des Fehlens eines ganzheitlich-organismischen Ansatzes und des unbewältigten mechanistischen Erbes im Vitalismus sieht M. Weingarten 1993: »Denn nicht die organismische Ganzheit selbst ordnet und organisiert physikalisch-chemische Abläufe, sondern diese Aufgabe kommt einem bestimmten Teil innerhalb des Organismus zu. Daher ist der Vitalismus noch abhängig und beeinflusst vom mechanistischen Naturverständnis, weil er die organismische Ganzheit versteht als eine bloße Addition und Aggregation einzelner Elemente.«⁹³

Mit der allgemeinen Kritik an Drieschs biologiespezifischen Prinzipien in den 1920er und 30er Jahren ist der Vitalismus insgesamt an sein wissenschaftliches Ende gekommen. Gescheitert ist er, insofern mit ihm die These der wissenschaftlichen Unerklärlichkeit der Lebenserscheinungen verbunden ist. Gescheitert ist er damit nicht nur als Doktrin und Lehrgebäude, sondern auch als Forschungsprogramm: Seine fehlende empirische Fruchtbarkeit bildete den Todesstoß des Vitalismus. So sieht es zumindest retrospektiv der Wissenschaftstheoretiker E. Nagel 1961: »The issue has ceased to be focal, perhaps less as a consequence of the methodological and philosophical criticisms to which vitalism has been subjected, than because of the sterility of vitalism as a guide in biological research and the superior heuristic value of other approaches to the study of vital phenomena.«⁹⁴ Das Problem des Vitalismus war es auch, dass er nicht dazu beitrug, Organismen in

irgendeiner Weise besser erklären oder ihr Verhalten besser voraussagen zu können.⁹⁵ Im Kern bestand er in der bloßen Annahme eines zusätzlichen Faktors, der das systemtheoretische Geschehen auf einen weiteren Begriff brachte. Fatal für die Theorie und das Forschungsprogramm war dabei der Verzicht auf die Angabe scharfer Kriterien dafür, wann die Annahme dieses Faktors sich als falsch erweisen könnte, also falsifiziert wäre.

Trotz seines Scheiterns als grundlegende Theorie und empirisches Forschungsprogramm war der Vitalismus aber zumindest insofern erfolgreich, als er einen Beitrag leistete für die Auszeichnung der Biologie als besonderer Wissenschaft und die Anerkennung der Organismen als Gegenstände, die nur mittels besonderer Begriffe zu erkennen sind. In der unmittelbaren Nachfolge Drieschs wird zwar weiter versucht, für die methodische Eigenständigkeit der Biologie zu argumentieren⁹⁶; die Differenzierung der Biologie von der Physik wird aber nicht an biologiespezifischen Naturfaktoren festgemacht, sondern es wird versucht, die Organisation, d.h. die besondere Form der Anordnung der Materie in den Lebewesen für ihre speziellen Leistungen verantwortlich zu machen – also gerade diejenigen Aspekte des Organischen, die Driesch als »maschinenhaft« und damit nicht hinreichend für eine Spezifizierung der Organismen ansieht⁹⁷ (↑Organisation; Ganzheit).

Der Vitalismus und die Autonomie der Biologie

Einer der letzten bekennenden Vertreter eines Vitalismus ist in den 1930er Jahren G. Wolff. Vitalistisch ist nach Wolff jeder Standpunkt, der die »Eigengesetzlichkeit des Lebens« anerkennt. Im Gegensatz zum Mechanismus, der das biologische Geschehen auf physikalisch-chemische Vorgänge zurückzuführen für möglich hält, seien die Vertreter des Vitalismus davon überzeugt, dass neben diesen Vorgängen, deren Wirksamkeit auch in den Lebewesen nicht gelehnet wird, noch eine andere »besondere Gesetzlichkeit« herrsche.⁹⁸ Auch die Deszendenztheorie ist für Wolff vitalistisch, insofern in ihr für die Lebewesen spezifische Gesetze formuliert sind.⁹⁹ Mit einem solchen Verständnis mündet der Vitalismus der ersten Jahrhunderthälfte in die wissenschaftstheoretischen Diskussionen über die Reduzierbarkeit oder »Autonomie der Biologie« und die methodologische Abgrenzung des Organismusbegriffs von den Begriffen der Physik, die die zweite Jahrhunderthälfte beherrschen.¹⁰⁰ In seiner Betonung der methodischen Eigenständigkeit der Biologie kann der Vitalismus dabei in einigen seiner Aspekte als Vorläufer organismischer oder holistischer Vorstellungen interpretiert werden.

Oder, wie es G. Canguilhem 1955 formuliert: »Der Vitalismus wäre demnach einfach die Anerkennung des Lebens als ursprünglicher Ordnung der Erscheinungen und somit der Besonderheit des biologischen Wissens.«¹⁰¹

Der Vitalismus wendet sich seit seinen Anfängen gegen die seit der Frühen Neuzeit verbreitete reduktionistische Einschätzung, die Lebensphänomene seien nichts anderes als Physik und besonders Mechanik. Diese Auffassung findet sich z.B. 1627 bei F. Bacon, der die Bewegungen der Blätter der Sinnpflanze als *nichts anderes als* (»nothing else but«¹⁰²) einen mechanischen Prozess beurteilt (↑Selbstbewegung). Gegen diesen Reduktionismus, den J. Huxley mit der Formel des »nothing-else-buttery«¹⁰³ charakterisiert, besteht der Vitalismus auf der methodologischen und ontologischen Eigenständigkeit der Lebewesen.

Lebenskraft

Die Vorstellung von einer Lebenskraft hat antike Ursprünge. Der arabische Gelehrte Schahrastāni schreibt im 6. Jahrhundert Hippokrates die Unterscheidung von drei grundlegenden Lebenskräften zu: einer zeugenden, einer ernährenden und einer erhaltenden Kraft.¹⁰⁴ Das Wort »Lebenskraft« (»ζωτικὴ δύναμις«) lässt sich bis ins 4. vorchristliche Jahrhundert zurückverfolgen. Nach Auffassung K. Reinhardts verfügt die alte Stoa jedoch noch nicht über den Begriff; im Sinne eines ursächlichen Prinzips führt Reinhardt sie auf Poseidonios aus dem frühen ersten Jahrhundert vor Christus zurück.¹⁰⁵ Zwar erscheint der Begriff bereits in den Lehren der alexandrinischen Ärzte Herophilus und Erasistratos in der ersten Hälfte des 3. Jahrhunderts.¹⁰⁶ In diesem Kontext wird er aber auf Detailfragen bezogen, insbesondere auf die Frage, welche Lebensfunktionen dem körperlichen und welche dem seelischen Bereich zuzuordnen sind – und damit noch nicht auf die grundsätzliche Frage, wie das Lebendige zu verstehen ist, also noch »nicht auf die Frage nach der Ursache [der Lebendigkeit], nicht ob von innen oder von außen, mechanisch oder organisch, vitalistisch oder atomistisch« (Reinhardt 1953)¹⁰⁷.

Nach Poseidonios erscheint der Ausdruck bei stoisch beeinflussten Autoren häufiger. Im 1. vorchristlichen Jahrhundert verwenden ihn Diodor von Sizilien und Cicero.¹⁰⁸ Nach stoischer Vorstellung geht die Lebenskraft von der Sonne aus, die die Erde mit Pneuma erfüllt, das dann von den Lebewesen aufgenommen wird.¹⁰⁹ Cicero nimmt eine Lebenskraft (»vis vitalis«) in allen Lebewesen an, seien es Pflanzen oder Tiere. Er bringt sie mit der Wärme in Ver-

bindung und nimmt sie als Erklärungsprinzip für ihre Vermögen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung.¹¹⁰ Die stoische Lehre postuliert nicht nur eine zentrale Lebenskraft, sondern differenziert diese Kraft für einzelne organische Vermögen in einzelne Unterkräfte, so eine Kraft der Fortbewegung, eine der Sprache und eine andere der Atmung.¹¹¹

Neben dem Begriff der Kraft sind es verschiedene andere Begriffe, die ein allgemeines Prinzip des Lebensantriebs bezeichnen sollen, z.B. *Seele*, *Pneuma* oder *Spiritus*¹¹² – im Gegensatz zu einer Kraft werden sie aber meist als räumliche Agentien verstanden, die in einen Körper hineinströmen und ihn damit beleben können. Der römische Arzt Galen nimmt für alle Lebewesen eine angeborene Kraft (»δύναμις«) an, die sich von den Kräften der anorganischen Materie unterscheidet und die Lebewesen zum Angemessenen hinführt, vom Fremden fortführt und das zur Nahrung Bestimmte umwandelt.¹¹³

Die Lehre des Aristoteles von den drei Seelenteilen¹¹⁴ wird von seinen Nachfolgern in der peripatetischen Schule sowie von Alexander von Aphrodisias und von arabischen Gelehrten des Mittelalters in eine Lehre von Grundkräften der Lebewesen transformiert (»tres-vires-Lehre«). So ordnet Avicenna den drei von Aristoteles unterschiedenen Seelenteilen jeweils eine Kraft zu, nämlich eine »Pflanzenkraft«, eine »animalische Kraft« und eine »rationelle Kraft«.¹¹⁵ Die für die Lebewesen basale vegetative Kraft wird von ihm weiter unterteilt in die drei Kräfte *vis nutritiva*, *vis augmentativa* und *vis generativa* (bei Alexander von Aphrodisias, der bereits zuvor eine Hierarchie von organischen Kräften postuliert, heißen diese drei Kräfte »δύναμις θρεπτικόν«, »αὐξητικόν« und »γεννητικόν«¹¹⁶). Avicenna bringt die drei Kräfte in eine Ordnung, indem er die ernährende Kraft als den Anfang, die Kraft des Wachstums als Vermittlerin und die zeugende Kraft als das Ende betrachtet (↑Zweckmäßigkeit).¹¹⁷

Neben diesen Kräften nehmen Avicenna und mit ihm die scholastischen Philosophen eine Reihe weiterer organischer Kräfte an. So zerlegt Avicenna z.B. das Ernährungsvermögen in die vier Kräfte *vis attractiva*, *vis digestiva*, *vis retentiva* und *vis expulsiva* (eine Gliederung, die auf Hippokrates zurückgeht).¹¹⁸ Albertus Magnus postuliert – ebenso wie die Lauteren Brüder – außerdem noch eine *virtus formativa* im Samen, die analog zum Plan eines Künstlers die Anweisung zur Gestaltung der Pflanzen und Tiere liefert.¹¹⁹ Thomas von Aquin unterscheidet – parallel zu den drei Seelenteilen bei Aristoteles – eine *vis animalis*, *vis sensitiva* und *vis intellectiva*¹²⁰ bzw. eine *anima vegetabilis*, *anima sensibilis* und *anima ratio-*

*nalis*¹²¹ und übernimmt außerdem die Dreiteilung der Potenzen der Pflanzenseele in eine *vis nutritiva*, *vis augmentativa* und *vis generativa* von Avicenna¹²².

Frühe Neuzeit: unscharfes Konzept

Anders als in den mittelalterlichen Entwürfen, in denen das Leben der Organismen meist als von außen durch Gott verliehen angesehen wird, formulieren seit der Mitte des 17. Jahrhunderts einige Forscher ein eigenes Prinzip der Lebenskraft in den Organismen. Der ältere van Helmont nennt dieses Prinzip im Anschluss an Paracelsus (s.o.) *Archeus* und stellt es sich als einen tätigen Werkmeister vor, der, in Verbindung mit den Bewegungen der Himmelskörper stehend, die Oberaufsicht über die Organisation der Stoffe im Organismus innehat.¹²³ Helmonts Archeus ist vergleichbar mit der von Aristoteles postulierten Entelechie; im Gegensatz zu dieser stellt er aber eine tatsächlich wirkende Kraft dar und ist hierarchisch organisiert: Jeder Körper wird durch eine geordnete Vielzahl von Archeen gesteuert (↑Hierarchie).¹²⁴

Als Reaktion auf die mechanistischen Lebenstheorien der ersten Jahrhunderthälfte wird in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts von verschiedener Seite eine plastische Kraft (»Plastical Power«) postuliert, die solche Phänomene bewirken solle, die von mechanischen Kräften (»Mechanical powers«) nicht zu leisten seien.¹²⁵ Zu diesen Phänomenen werden die geordneten und koordiniert auf ein Ziel gerichteten Lebensvorgänge gerechnet. Bei H. More steht die richtende (»directing«) plastische Kraft in engem Zusammenhang zu einer Seele der Natur (»Spirit of Nature«). Eine Leistung der plastischen Kraft ist es nach More, die dazu disponierte Materie in Leben zu organisieren (»organizing duly-prepared Matter into life«).¹²⁶

Ausdrücklich von einer *Lebenskraft* im Singular (»vital force«) spricht 1701 der englische Botaniker N. Grew.¹²⁷ Nach Grew macht die besondere Disposition, die ↑Organisation, eines Körpers den Eingriff einer Lebenskraft möglich, die den »Organismus des Körpers« zu einem Lebewesen wandelt. Auch G.E. Stahl verlegt den Grund der zweckmäßigen Einrichtung der Organismen von dem externen göttlichen Baumeister (in den Maschinentheorien des Lebens; ↑Organismus) wieder in den Organismus selbst, indem er eine Seele annimmt, die die zweckmäßige Organisation steuert. Der Unterschied zwischen Mechanismus und Organismus beruht nach Stahl in der Ordnung und koordinierten Aktivität der Teile eines Organismus. Diese bedürften zu ihrer Erklärung eines finalen Prinzips, einer ausrichtenden Kraft, eines »director in corpore vivo«¹²⁸. Diese Leitkraft kenn-

zeichnet Stahl in regulationstheoretischen Begriffen: Sie sei es, die den Körper »dirigierte, disponierte, regierte und steuerte«¹²⁹ (↑Regulation). Die Seele bediene sich auf diese Art des Körpers; sie mache ihn zu einem Werkzeug für die von ihr gesetzten Zwecke des Aufbaus und der Erhaltung des Körpers. Stahl bemüht sich in seiner Theorie auch um eine Integration der Tätigkeit der Seele in eine mechanische Weltansicht (s.o.). Gegen die rein mechanistische Sicht der Cartesianer wendet Stahls Schüler M. Alberti aber 1721 ein: »die bloße *machina* kann sich nicht selbst formiren und augmentiren«¹³⁰ und bedürfe daher einer Seele, um ein »sich regulirendes Wesen«¹³¹ zu bilden.

Zu einem einheitlichen Konzept bildet sich der Begriff der Lebenskraft im 17. und 18. Jahrhundert allerdings nicht. Die Bestimmungen oszillieren zwischen einem an Stahls Vorgaben orientierten immateriellen Prinzip und einem durch physikalische Größen spezifizierbaren Faktor. Varianten der Lebenskraft sind G.L.L. Buffons artspezifische *innere Form* (»moule intérieur«) und C.F. Wolffs für die Erklärung der Entwicklung in Ansatz gebrachte *wesentliche Kraft* (»vis essentialis«).

Konjunktur seit Mitte des 18. Jh.

Angeregt durch die physiologische Schule von Montpellier, in der die Lehren Stahls gepflegt werden (u.a. durch Barthez), verbreitet sich die Rede von der Lebenskraft seit Mitte des 18. Jahrhunderts in Deutschland. Der Philosoph C.A. Crusius führt jede »Lebendigkeit« auf die »Wirksamkeit einer lebendigen Kraft« zurück.¹³² Eine lebendige Kraft steht nach Crusius mit der Bewegung eines Körpers in enger Verbindung und kann daher auch auf anorganische Dinge bezogen werden, z.B. eine Kugel oder einen Pfeil »in wirklicher Bewegung«.¹³³ Wegen der Vielfalt der Aktivitäten eines Tieres (den ↑Pflanzen spricht Crusius ein Leben ab) sei »eine einzige Grundkraft zum Leben nicht genug«; es seien vielmehr mehrere notwendig, die in einem Verhältnis der Korrelation zueinander stünden. Die Kräfte ermöglichen also eine »Mannichfaltigkeit der Thätigkeit« und »gemeinschaftlichen Einfluß und Wirkung aller zusammen«.¹³⁴

J.A. Unzer ist der Auffassung, »die eigentlichen thierischen Kräfte« seien die »besondern bewegenden Kräfte, die das belebte Thier von dem Leichname voraus hat, ob sie gleich mit den bloß physischen und mechanischen gemeinschaftlich in ihm wirken«¹³⁵. Er führt weiter aus: »Organische (natürliche) Maschinen, die außer ihrer physicalischen Mischung, organische Structures, und den allgemeinen physischen

und mechanischen Kräften der Körper und Maschinen, noch besonderer Kräfte fähig sind, welche sich in ihrer Wirkung nicht nach den sonst durchgängigen Bewegungsgesetzen solcher Körper und Maschinen richten; sondern nur dieser Art natürlicher Maschinen, durch eine uns verborgene Einrichtung derselben, allein eigen sind, heissen thierische Maschinen; und diese ihnen eignen Kräfte (ursprüngliche) thierische Kräfte¹³⁶. Die organischen Kräfte sind nach Unzer also von den physikalischen Kräften klar unterschieden, auch wenn sie mit ihnen verbunden sein können; er nennt sie später – meist im Plural – »thierische Lebenskräfte«. Er unterscheidet zwei ursprüngliche Lebenskräfte, denen alle anderen subordiniert werden müssen, nämlich die durch das Herz bewirkte Antriebskraft des Blutes und »die Absonderungskraft der Lebensgeister des Gehirns«.¹³⁷

F.C. Medicus verwendet das Wort »Lebenskraft« 1774 dann im Singular und definiert diese Kraft als »einfache Substanz«, die »nichts weniger als Materie« und im Organischen die »Quelle aller Bewegungen« sei.¹³⁸ Nach der Wortprägung im Deutschen durch Medicus findet sich der Ausdruck in dem Titel vieler Monografien am Ende des 18. Jahrhunderts.¹³⁹

»Lebenskraft« und Gestaltbildung

Besonders für den entwicklungsbiologischen Zusammenhang stellt der Kraftbegriff ein attraktives Konzept dar. Die mit ihm operierenden Ansätze zur Erklärung der Morphogenese sind die Theorien der *Epigenesis* (↑Entwicklung). Diese sind zu verstehen als eine durch empirische, v.a. mikroskopische, Forschung in der Mitte des 18. Jahrhunderts angeleitete Reaktion auf die herrschende Präformationstheorie der Zeit. Letztere, vertreten z.B. von A. von Haller und C. Bonnet, behauptet, in guter Übereinstimmung mit christlichen Lehren, dass die Entwicklung des individuellen Organismus ihren Ausgang von einer im Keim bereits vorgebildeten, verkleinerten Ausführung des Organismus nimmt. Die Gestaltbildung wird also lediglich als ein Wachstum erklärt – eine Zeugung im strengen Sinne liegt damit nicht vor; sie wird vielmehr zurückgeführt auf einen ursprünglichen Schöpfungsakt, in dem alle zukünftigen Organismen als Einschachtelungen in den geschaffenen Individuen bereits vorgebildet waren und sich mit der Zeit aus ihnen »entwickeln«.

Mikroskopische Untersuchungen von J.T. Needham und C.F. Wolff in der Mitte des 18. Jahrhunderts können aber keine Nachweise dieser eingeschachtelten Individuen erbringen, so dass diese Autoren zu Theorien über eine tatsächliche Neubildung (und Erhaltung) von Strukturen gelangen, die mehr als ihr

bloßes Wachstum erklären sollen. Zentral ist für beide dabei eine ordnende und lenkende Kraft. Die Postulierung einer solchen spezifischen Kraft der Formbildung hat damit einen erheblichen Anteil an der Überwindung der dominanten Präformationstheorien in der Mitte des 18. Jahrhunderts: Mit der Annahme von Kräften wird nicht ein vorher festgelegtes Modell oder verkleinertes Abbild des ausgewachsenen Organismus, sondern eine besondere Konstellation von jeweils unterschiedlichen kausalen Faktoren für die Formbildung verantwortlich gemacht (↑Entwicklung).

Needham nennt den postulierten Faktor der Formbildung 1750 *wirkliche bildende Kraft* (»force réelle productrice«¹⁴⁰), Wolff spricht 1759 von der *wesentlichen Kraft* (»vis essentialis«¹⁴¹). Für Wolff ist es diese Kraft, die aus dem undifferenzierten Vegetationspunkt einer Pflanze einen Spross, ein Blatt oder eine Blüte und schließlich einen Samen sich bilden lasse und die aus dem ungegliederten Keim eines Hühneries ein Hühnchen forme. Wolff betrachtet die wesentliche Kraft zwar für spezifisch biologisch; er will sie aber trotzdem als eine physische Kraft verstehen. In seiner Auseinandersetzung mit Wolff kritisiert A. von Haller an Wolffs Konzept der wesentlichen Kraft dessen Allgemeinheit, die es unmöglich mache, eine genaue Erklärung für die komplexen und differenzierten organischen Prozesse zu geben (»Nos nullam vim, nisi quæ sapientia regatur, credimus in materiem, secundum directiones perpetuo alias, & ita contemperatas agere posse, ut bruta ea materies in ossa, musculos, viscera, & vasa fingatur, certoque ordine hæc inter se omnia coaptentur«).¹⁴²

Von J.F. Blumenbach, der seine Einsichten aus eigenen Untersuchungen über die Regeneration des Süßwasserpolypen *Hydra* gewinnt und auf den sich später v.a. Kant und Schelling beziehen, wird diese Kraft als *nisus formativus* oder **Bildungstrieb** bezeichnet. Für Blumenbach ist die Annahme eines Bildungstriebes mit der These verbunden, dass »in allen belebten Geschöpfen vom Menschen bis zur Made und von der Leber zum Schimmel herab, ein besonderer, eingebohrner, Lebenslang thätiger wirksamer Trieb liegt, ihre bestimmte Gestalt anfangs anzunehmen, dann zu erhalten, und sie ja zerstört worden, wo möglich wieder herzustellen«. Dieser Trieb sei von den allgemeinen Kräften der Natur verschieden und bilde die erste Ursache »aller Generation, Nutrition und Reproduction«.¹⁴³ Der Bildungstrieb wird hier so konzipiert, dass er die Phänomene, die mit der organischen Gestaltbildung verbunden sind, unter einem begrifflichen Rahmen zusammenfasst. Zeugung, Ernährung und Regeneration sind es, die in diesen Rah-

men fallen und von den Kräften, die mit der Bewegung verbunden sind, also der Kontraktibilität, Irritabilität und Sensibilität (wie Blumenbach in späteren Auflagen z.B. 1791 ausdrücklich hervorhebt), unterschieden sind. Der Bildungstrieb ist durch diese spezifische Funktion also nicht gleichzusetzen mit einer allgemeinen Lebenskraft. Wie genau das Verhältnis des Bildungstriebes zu der körperlichen Organisation eines Organismus bei Blumenbach zu verstehen ist, ist umstritten. Einerseits kann der Bildungstrieb als Konsequenz der Organisation des Körpers, d.h. als emergente Eigenschaft gedeutet werden¹⁴⁴, andererseits fungiert er in Blumenbachs Argumentation gerade zur Erklärung der Organisation, er geht ihr also kausal voraus¹⁴⁵.

Seit Ende des 18. Jahrhunderts ist die Annahme einer Lebens- oder Bildungskraft in biologischen und biophilosophischen Argumentationen fest verankert. So schreibt I. Kant 1790 den »organisirten Wesen« der Natur nicht nur eine »bewegende Kraft« zu, über die bereits Maschinen verfügen würden, sondern auch eine innere »bildende Kraft«.¹⁴⁶ 1797 wendet F.W.J. Schelling gegen eine rein mechanistische Sicht der Lebensphänomene ein, die Lebewesen könnten nicht in der Summe einzelner Mechanismen aufgehen. Zur Erklärung des Lebens fordert er ein »Princip, das alle einzelnen Bewegungen ordnet, zusammenfaßt und so erst aus einer Mannichfaltigkeit von Bewegungen, die unter einander übereinstimmen, sich wechselseitig produciren und reproduciren, ein Ganzes schafft und hervorbringt«.¹⁴⁷ Dieses Prinzip ist für ihn ein »ordnender, zusammenfassender Geist«.¹⁴⁸

Versuche der physikalischen Fundierung

Naturforscher und Naturphilosophen um 1800 bemühen sich aber auch um eine Integration der angenommenen Lebenskraft in naturalistische Analysen von Organismen. Diese Absicht der naturwissenschaftlichen Fundierung der Lebenskraft zeigt sich z.B. an verschiedenen Anläufen, sie als Ausdruck einer Größe der neu entwickelten chemischen oder physikalischen Theorien zu interpretieren. Am Ende des 18. Jahrhunderts bringt z.B. der durch Lavoisier geprägte Arzt C. Girtanner die Lebenskraft mit Oxidations- und Reduktionsprozessen in Verbindung, A. von Humboldt identifiziert sie hingegen mit der Elektrizität.

Kritiken der Lebenskraft als metaphysisches Postulat sind daher insofern unberechtigt, als zumindest nicht wenige biologisch arbeitenden Verfechter einer Lebenskraft diese nicht als ein jenseits der Materie stehendes zusätzliches Prinzip ansehen, sondern sich entweder ihres behelfsmäßigen Charakters be-

wusst sind oder sie mit der Organisation der Materie identifizieren. Den ersten Standpunkt vertritt etwa Blumenbach, wenn er die Ursache seines Bildungstriebes eine »qualitas occulta« nennt¹⁴⁹, deren Wert darin liege, »ihre Wirkungen [...] auf allgemeinere Gesetze zurück zu bringen«¹⁵⁰. In eine ähnliche Richtung weist die Auffassung C.F. Kielmeyers in seiner bekannten Rede aus dem Jahr 1793, in der er die Lebenskraft für ein »Behelfswort«¹⁵¹ hält und ihr eine wissenschaftliche Funktion nur solange zugesteht, wie die physiologischen Grundlagen ungeklärt sind. Den zweiten Standpunkt der Ableitung der Lebenskraft aus der ↑Organisation der Materie in einem Organismus vertreten manche an Kant anschließende Theoretiker. Für sie ist die Formbildung nicht die Folge einer in ihrem Ursprung lokalisierbaren, linear wirkenden Kraft, sondern – nach moderner Terminologie – ein systemisches Phänomen, eine emergente Eigenschaft, die sich aus der Wechselwirkung von Prozessen in einem kausalen Geflecht ergibt.

Von der Lebenskraft zu Lebenskräften

Ausgehend von dem zunächst vitalistischen Konzept einer Lebenskraft haben sich also auch holistische Vorstellungen von Organismen entwickelt. Als entscheidend erweist sich dabei der Schritt, nicht mehr nur *eine* Lebenskraft anzunehmen, die für alle Erscheinungen des Organischen verantwortlich gemacht wird, sondern stattdessen eine Pluralität von sich gegenseitig beeinflussenden Kräften zu postulieren. Richtungsweisend für diesen Schritt ist Kielmeyers Ansatz von 1793, in dem er fünf Arten der Wirkung unterscheidet, die sich an Organismen wahrnehmen lassen und denen er behelfsweise eine Kraft zuordnet: Sensibilität, Irritabilität, Reproduktionskraft, Sekretionskraft und Propulsionskraft. Jede dieser Kräfte übernimmt dabei eine spezifische Funktion innerhalb des Organismus. Indem er die organischen Kräfte so konzipiert, dass sie nicht isoliert nebeneinander stehen, sondern wechselseitig voneinander abhängen, integriert Kielmeyer sie zu einer ganzheitlichen Ordnung – ein Ansatz, der ihn zu einem frühen Vertreter eines holistischen Organismuskonzepts werden lässt. Das geordnete Zusammenwirken der Kräfte stellt er sich als »Compensationen«¹⁵² vor, für die sich gesetzmäßige Zusammenhänge formulieren lassen, z.B.: »je mehr alle Arten von Aeußerungen der Reproduction in einem Organismus vereinigt sind, desto eher ist Empfindungsfähigkeit [d.h. Sensibilität] ausgeschlossen, und desto eher weicht selbst Irritabilität«¹⁵³. Allgemein gilt nach Kielmeyer der Grundsatz: Je stärker die eine Kraft in einem Organismus wirkt, desto schwächer sind die anderen

ausgeprägt. Das Ergebnis der Wechselwirkung der verschiedenen Kräfte sei der Erhalt des Organismus in einem Gleichgewicht.¹⁵⁴ Kielmeyers Anwendung des Kraftbegriffs im physiologischen Kontext transformiert die eine Lebenskraft also in eine Mehrzahl von zusammenwirkenden Kräften und führt damit im Ergebnis zur Aufhebung des eigentlichen Konzepts einer zentralen Lebenskraft.

Im Anschluss an diese Auffassung und gegen das unkritische Postulat einer einzigen Lebenskraft bekennt A. von Humboldt 1797 für sich, er wage es nicht mehr, »eine *eigene* Kraft zu nennen, was vielleicht bloß durch Zusammenwirken der, im einzelnen längst bekannten, materiellen Kräfte bewirkt wird.«¹⁵⁵ Im darauffolgenden Jahr schließt sich Schelling der Sache nach dieser Auffassung an, wenn er feststellt, die Lebenskraft sei ein »völlig leerer Begriff« und: »Das Wesen des Lebens aber besteht überhaupt nicht in einer Kraft, sondern in einem freyen Spiel von Kräften [...]. Organisation und Leben drücken überhaupt nichts an sich Bestehendes, sondern nur eine bestimmte Form des Seyns, ein Gemeinsames aus mehrern zusammenwirkenden Ursachen aus.«¹⁵⁶

Die holistische Auflösung der Lebenskraft in ein Netz von sich gegenseitig beeinflussenden und kontrollierenden Kräften leistet damit eine entscheidende Integration der Biologie in die Naturwissenschaften. Nach dem Prozess der »Fragmentierung« oder »Dezentralisation der Lebenskraft« (Berg 1942)¹⁵⁷ – C. Bernard spricht im Anschluss an X. Bichats differenzierte Gewebelehre von 1800 allgemein von der *Dezentralisierung des Lebens* (1875: »décentralisant la vie«¹⁵⁸) – bildet ›Kraft‹ in der Biologie ebenso wie in der Physik nur noch ein unspezifisches Konzept, dessen genaue Ausformung durch die Faktoren und Bedingungen jedes Einzelfalls zu klären sind. Der Begriff der Lebenskraft erleidet damit ein ähnliches Schicksal wie der antike Seelenbegriff, der gebildet war, um das spezifisch Lebendige zu erklären, aber in einer undifferenzierten, bloß summarischen Beschreibungskategorie für Prozesse des Lebens endete. Symptomatisch für beide Begriffe ist es, wie J.G. Herder bereits 1784 die »Thierseele« als »die Summe und das Resultat aller in einer Organisation wirkenden lebendigen Kräfte« analysiert.¹⁵⁹

Lebenskraft und Organisation

Eine explizite Kritik am Begriff der Lebenskraft richtet sich gegen die mit ihm vorgenommene Trennung von Materie und Kraft. J.N. Tetens versteht die organischen Kräfte bereits 1777 als körperliche Kräfte, die »eine Folge der Organisation« des Körpers seien; von den mechanischen Kräften seien sie allein da-

durch unterschieden, »daß ihre Wirkungen aus den bekannten Grundsätzen der Mechanik zur Zeit noch nicht erklärt werden können«.¹⁶⁰

Am Ende des 18. Jahrhunderts weist J.C. Reil darauf hin, dass eine Kraft nicht etwas zu der Materie Hinzukommendes sein könne, sondern in ihr selbst enthalten sei. Das Phänomen des Lebens erklärt Reil aus der Anordnung der Teile eines Organismus; das Leben werde bewirkt durch eine »gewisse Mischung und Stellung der Materie«.¹⁶¹ Eine von der Anordnung der Materie unabhängige Lebenskraft lehnt Reil daher ab: »Wir sind geneigt, die Kraft als etwas von der Materie Verschiedenes zu denken, und die Materie gleichsam als das Vehikel der Kraft anzusehen, obgleich ihre Erscheinungen von ihr unzertrennlich und Resultate ihrer Eigenschaften sind. Die Materie ist nichts anders als eine Kraft, ihre Akzidenzen sind ihre Wirkungen, ihr Dasein ist Wirken, und ihr bestimmtes Dasein, ihre bestimmte Art zu wirken.«¹⁶² Statt von einer »Kraft« schlägt Reil daher vor, von einer »Eigenschaft der Materie« zu sprechen.¹⁶³ Zukunftsweisend mutet Reils Auffassung an, den Grund der organischen Phänomene nicht in besonderen Stoffen oder einer besonderen Kraft zu sehen, 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«.¹⁶⁴

Eine ähnliche Sicht wie bei Reil findet sich bei dem Kantianer C.C.E. Schmid. Er schreibt 1798, wir dürften uns die »organische Kraft nur als an vorhandene Organisation gebunden, nicht aber als ursprünglich organisierend, denken«¹⁶⁵: »Nimmt man eine *organisierende Kraft ausser der Organisation* an, so ist dieß eine leere, erfahrungslose, hyperphysische Fiktion; denn auf welche wahrnehmbare Substanz soll man diese eigne Art von Causalität beziehen? welcher Materie soll diese Kraft, als ihr Accidens, inhären?«¹⁶⁶ Schmid argumentiert, es könne nicht etwas Einzelnes sein, das in der Materie diese zu einem Lebewesen organisiere, und daher könne auch der Begriff der Seele, wenn er ein solches Einzelnes bezeichnen soll, das Leben nicht erklären: »Die Lebenskraft kommt nicht zu dem Organismus hinzu, sondern sie ist mit und in dem Organismus zugleich gegeben«.¹⁶⁷ Resümierend stellt Schmid zu der Lebenskraft fest: »ein bloßer Name, welcher den unbekanntem Grund eines Phänomens bezeichnet, darf nicht die Stelle eines realen Erklärungsprinzips vertreten«.¹⁶⁸

Ähnlich heißt es wenig später bei J.B. de Lamarck, das Leben sei nichts als eine Art Ordnung der Dinge (»n'est qu'un mode ou un ordre de choses« oder »un état des parties«; †Organisation).¹⁶⁹ Lamarck nimmt

aber trotzdem nicht durchgehend Abstand von dem Konzept einer Lebenskraft und postuliert eine besondere Kraft der Lebensvorgänge (»la force particulière qui excite les mouvemens qu'on nomme vitaux«¹⁷⁰). Diese Lebenskraft bei Lamarck stellt jedoch eher eine Folge als die Ursache der Organisation des Körpers dar.¹⁷¹ Im Grunde seien es die gleichen Kräfte der Natur, die in lebenden und leblosen Körpern wirksam sind, allein die spezifischen *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«.¹⁷²

19. Jh.: Kontinuität und Verbannung

Bis etwa zur Hälfte des 19. Jahrhunderts operieren viele einflussreiche Biologen weiterhin mit dem Konzept einer Lebenskraft. Der Begriff bleibt dabei meist unscharf, so z.B. bei J. Müller, für den die »organisierende Kraft« oder »organische Kraft« die »Endursache des organischen Wesens« ist und eine »die Materie zweckmässig verändernde Schöpfungskraft« darstellt.¹⁷³ Ähnlich bestimmt J. Liebig die Lebenskraft 1844 als »die bedingende Ursache der Form und der Eigenschaften der in den Organismen erzeugten Verbindungen« und vergleicht sie mit der Wärme und dem Licht, die an der anorganischen Materie Veränderungen hervorrufen.¹⁷⁴ Ohne das Konzept im Sinne vitalistischer Ambitionen weiter auszubauen spricht auch E. Haeckel 1866 beiläufig von der »inneren Gestaltungskraft« der Organismen.¹⁷⁵

Vehemente Kritik an dem Konzept üben Mitte des 19. Jahrhunderts H. Lotze und E. Du Bois-Reymond. Sie argumentieren, ähnlich wie die Kritiker des Konzepts am Ende des 18. Jahrhunderts, das Lebensgeschehen sei angemessener durch eine differenzierte Analyse einzelner Faktoren als durch das Postulat einer zentralen Kraft zu erklären. So heißt es bei Lotze 1856, es würde »die Innehaltung der Ordnung in der veränderlichen Mannigfaltigkeit der Lebensprozesse nicht von dem beständig erneuerten Eingriffe einer besondern regelnden Macht, sondern von der einmal gegebenen Anordnung eines Systems von Theilchen abhängen«.¹⁷⁶

Ähnlich wie Lotze kommt Du Bois-Reymond zu dem Ergebnis, dass Materie und Kraft nur als zwei Abstraktionen innerhalb einer Theorie ihre Berechtigung haben. Eine isolierte Kraft, die zu der gegebenen Materie hinzukomme, so wie es in den Lebenskraftlehren vorgeschlagen werde, gebe es nicht. Eine Kraft entstehe immer nur innerhalb einer Theorie der

Wirkung von Materie auf andere Materie. Eine Kraft als ein allgemeines Prinzip des Lebens zu setzen, sei daher »nichts als eine verstecktere Ausgeburd des unwiderstehlichen Hanges zur Personifikation«¹⁷⁷: »Nur die unerforschliche Zweieinigkeit, in der wir vereint Materie und Kraft erkennen, kann bewegt und bewegt werdend in Wechselwirkung gerathen mit ihres Gleichen, dem gleich Unerforschlichen. Die Materie ist nicht wie ein Fuhrwerk, davor die Kräfte, als Pferde, nach Belieben nun angespannt, dann wieder abgeschirrt werden können«¹⁷⁸. Neben seiner Kritik der Vorstellung, Kräfte bestünden selbständig neben der Materie und würden, wenn sie zu diesen hinzutreten, diese zu bestimmten Gestalten formen, hält Du Bois-Reymond auch die Fixierung auf *eine* Kraft für unbegründet. In einem Organismus würde vielmehr eine Vielzahl von Kräften nebeneinander wirken. Daher sei *die* Lebenskraft »keine glücklichere Abstraction, als wenn man von einem kunstreichen Stoffe sagt, er sei das Erzeugniß der webenden Kraft des Stuhls. Nicht um Eine Kraft handelt es sich hier, wenn einmal von Kräften die Rede sein soll, sondern um unendlich viele in unendlich vielen Richtungen auf die mannigfachste Weise thätige, welche von Stofftheilchen ausgehen, um auf Stofftheilchen zu wirken. Also auch nicht die Eine Lebenskraft dürfte angenommen werden, wenn es einmal Lebenskräfte geben soll, sondern mindestens müßten ihrer mehrere, ja unzählige sein«.¹⁷⁹

In der Gedächtnisrede auf seinen akademischen Lehrer J. Müller aus dem Jahr 1860 vertritt Du Bois-Reymond die Auffassung, es könne mit Müller die Lebenskraft gedacht werden »als ohne bestimmten Sitz, als theilbar in unendlich viele dem Ganzen gleichwerthige Bruchtheile« und daraus folge: »es giebt keine Lebenskraft«.¹⁸⁰

Begriff einer Pseudoerklärung?

Der Haupteinwand gegen das Konzept der Lebenskraft lautet, dass es kein Erklärungsprinzip sein kann, sondern vielmehr nur Teil einer Pseudoerklärung darstellt, indem es nicht eine Analyse des Problems oder seine Rückführung auf allgemeine und theoretisch eingebundene Gesetze leistet, sondern allein eine Redeskriftion des Problems liefert. Dieser Vorwurf wird in verschiedenen Varianten vorgebracht. Klassisch ist die Belustigung über die Konstruktion von parallelen Fällen, wie z.B. die »virtus dormitiva« als Erklärungsgrund der einschläfernden Wirkung des Opiums in Molières »Eingebildetem Kranken«¹⁸¹ oder das (gegen H. Bergson gerichtete) Bonmot J. Huxleys: Die Erklärung des Lebendigen durch einen *élan vital* sei wie die Erklärung einer Lokomotive durch

den »élan locomotif«¹⁸². In der Reihe dieser Kritiken steht auch schon I. Kants Frage von 1785: »Allein was soll man überhaupt von der Hypothese unsichtbarer die Organisation bewirkender Kräfte, mithin von dem Anschlage, das, was man nicht begreift, aus demjenigen erklären wollen, was man noch weniger begreift, denken?«¹⁸³ oder auch M.J. Schleidens Bemerkung von 1843: »Die ganze Lehre von der Lebenskraft ist überall nichts Anderes, als das Princip der faulen Vernunft«¹⁸⁴. Die Lebenskraft sei daher stets nur »ein Wahrzeichen unserer Unwissenheit«.¹⁸⁵ Auf den Punkt bringt diese Kritik schließlich R. Löw, indem er zu Blumenbachs Bildungstrieb 1980 anmerkt: »er gibt lediglich einem beobachtbaren Phänomen, das in der Bedingungsreihe des Lebendigen vor dem unmittelbaren Wachstum steht, einen Namen, erklärt aber überhaupt nichts«.¹⁸⁶

Den Begriff der Lebenskraft dafür zu kritisieren, dass er kein Erklärungsprinzip abgibt, geht aber – so berechtigt diese Kritik einerseits auch ist – andererseits doch an der methodischen Stellung dieses Prinzips vorbei. Denn selbst wenn es nichts erklärt, richtet das Konzept der Lebenskraft das Problem doch in bestimmter Weise aus und gibt damit an, was es bei einer Erklärung zu berücksichtigen gilt. Das Lebenskraftkonzept organisiert damit die Forschung, indem es den Zusammenhalt einer Forschungsrichtung garantiert, die sich ihres einheitlichen Problems erst zu vergewissern hat. Es als reines Erklärungsprinzip zu nehmen, macht seine methodische Funktion daher nicht deutlich.

»Lücken-« und »Markierungsparadigma«

In der Regel bemühen sich die Theoretiker der Lebenskraft um einen Anschluss an die physiologischen Theorien ihrer Zeit und fassen »Lebenskraft« dementsprechend als einen Sammelbegriff auf, der die differenzierte Begrifflichkeit, die sich in der empirischen Analyse von organischen Bewegungsprozessen herausgebildet hat, wieder zusammenführen soll. Weil zu dieser Synthese keine physiologische Theorie vorlag, sondern der Begriff der Lebenskraft vielmehr die Aufmerksamkeit auf die Unzulänglichkeit der damaligen physiologischen Theorien lenkte und diese mit einem Vorgriff auf eine erst zu entwickelnde einheitliche Theorie des Lebens kontrastierte, wurde von einer »Begriffslücke« (Liebmann 1899)¹⁸⁷ oder einem »Lückenparadigma« (Engels 1982)¹⁸⁸ gesprochen. Die Funktion dieses Paradigmas sei es, eine Abgrenzung des Problems nach außen und eine Konsolidierung der Forschung nach innen zu leisten. Nach E.-M. Engels werden durch den Begriff der Lebenskraft »Probleme und Grenzen eines dominanten

Paradigmas durch den Entwurf alternativer Hypothesen markiert«¹⁸⁹: »Der Terminus ist weniger Ausdruck der Lösung eines Problems als vielmehr seiner Artikulation«¹⁹⁰. Der Begriff markiert also ein Problem, löst es aber nicht.¹⁹¹ Wissenschaftler, die mit dem Begriff der Lebenskraft operieren, wurden als »ungeduldige« Forscher hingestellt, die eine spätere Lösung des Problems nicht abwarten können (Perry 1926).¹⁹²

Den Vertretern einer Lebenskraftlehre wird aber nicht gerecht, wer sie pauschal als lebens-verklärende Animisten anklagt. In der Regel sind die Lebenskraftlehren gerade nicht mit einer metaphysischen Aufladung des Lebensbegriffs und seiner Separation von der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung verbunden, sondern im Gegenteil mit seiner Integration in die Naturforschung. Es kann daher treffend von einem *vitalen Materialismus* gesprochen werden (Lenoir 1980).¹⁹³ Das, was durch die Lebenskraft auf einen begrifflichen Nenner gebracht werden sollte, sind die natürlichen Prozesse, die mit dem Leben verbunden sind, also Bewegung, Formbildung, Reizbarkeit, Fortpflanzung etc.

Neovitalismus

Von einem »Neovitalismus« spricht erstmals der Virchow-Schüler E. Rindfleisch in einer Rede aus dem Jahr 1888. (C. von Boeninghausen verwendet bereits 1863 den Ausdruck *Neo-Vitalisten*, den er auf eine französische Schule, die sich auf Thomas von Aquin beruft, bezieht.¹⁹⁴) Rindfleisch führt den Begriff ein, um sich einerseits von älteren vitalistischen Lehren abzusetzen, die eine von der stofflichen Grundlage losgelöste Wirkung von Lebenskräften annahm, um andererseits aber die Grenzen der »mechanistischen« Erkenntnis des Lebendigen aufzuzeigen. Er ist der Meinung, »daß es auch abgesehen von den Erscheinungen des Bewußtseins Tatsachen gibt, welche der Forschung vielleicht unübersteigliche Hindernisse bieten werden«.¹⁹⁵ Die »vitale Selbstbestimmung« bildet nach Rindfleisch dasjenige Charakteristikum der Lebewesen, das sie von den anorganischen Körpern unterscheidet; er versucht eine Erklärung dieser Eigenschaft aus der Interaktion von Kräften auf der molekularen und zellulären Ebene zu geben.¹⁹⁶ Inwiefern diese Kräfte auf rein chemisch-physikalischen Kräften beruhen, bleibt bei Rindfleisch unklar.

Im Sinne einer Lehre von den Grenzen der mechanistischen Biologie und als positive Lehre einer umfassenden Biologie, die auf zusätzliche Prinzipien angewiesen ist, entwickelt sich der Neovitalismus im letzten Jahrzehnt des 19. und den ersten beiden

Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts zu einer dominanten biologischen Weltanschauung.¹⁹⁷ Er ist eng verbunden mit der Ablehnung eines reinen Darwinismus und enthält neben dem Postulat von richtenden und teleologischen Prinzipien in der Evolution auch die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften (Neolamarckismus).

Zu den Hauptvertretern des Neovitalismus gehören neben einigen Biologen der Chemiker G. Bunge, der »andere Factoren« postuliert, die neben den mechanistischen Prinzipien von Kräften und Stoffen der unbelebten Natur zur Erklärung der Lebenserscheinungen herangezogen werden müssen¹⁹⁸, sowie der Philosoph E. von Hartmann. Letzterer geht von anderen Kräften und einem übermateriellen Prinzip aus, nämlich einer »psychophysischen Kausalität«, weil er der Überzeugung ist, »daß die physiko-chemischen Kräfte und Gesetze nicht ausreichen, um die Erscheinungen des Lebens hervorzubringen.«¹⁹⁹ Auf biologischer Seite bilden J. Reinke und H. Driesch die Hauptvertreter des Neovitalismus (s.o.). Bezeichnenderweise sind sie auch die Protagonisten der sich in den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts konstituierenden »Theoretischen Biologie« (†Biologie). Der Neovitalismus hat also entscheidenden Anteil an den frühen Versuchen, die Biologie als eine methodisch eigenständige Wissenschaft auszuweisen.

In der Grundstruktur vitalistisch ist nicht nur die Annahme einer lenkenden Kraft in Organismen, sondern auch der umgekehrte Bezug aller organischen Erscheinungen auf einen »Zentralpunkt«, wie er etwa von H. Plessner 1928 postuliert wird.²⁰⁰ Ein »Zentralorgan« wird von Plessner als Ort der Repräsentation des Zustandes aller anderen Organe im Organismus konzipiert.²⁰¹ Mit einer solchen Auffassung droht die Einsicht verloren zu gehen, dass ein Organismus primär aus dem wechselseitigen Bezug seiner Organe zueinander besteht und nicht durch eine »Zentralbeziehung« der Organe zu einem »zentralen Punkt«, einer »Mitte«, einem »Kern« oder einem »Selbst«. ²⁰² Plessner verfolgt mit einem solchen Verständnis einen ebenso vitalistischen Ansatz wie Driesch: Plessner spricht der Einheit des Organismus eine Souveränität über seine Organe zu und ist der Auffassung, die Ganzheit könne nicht mit der Einheit der Teile identifiziert werden.²⁰³

Erst die systemtheoretische Fundierung der Biologie seit den 1930er Jahren hat die entscheidende Wende gebracht, durch welche deutlich wird, dass das »Selbst« eines Organismus nicht neben oder über seinen Teilen steht, sondern erst aus ihrem Miteinander hervorgeht.

Nachweise

- 1 Thouvenel, P. (1780). *Mémoire sur la nature, les usages et les effets de l'air et des airs, des alimens et des médicamens relatifs à l'économie animale*: 40. [mit einem Dank an Annette Gerlach nach Gotha!]
- 2 Thouvenel, P. (1782). *Abhandlung von der Beschaffenheit, dem Nutzen und den Wirkungen der Luft und Luftarten* (übers. v. E.G. Quant): 96.
- 3 Barthez, P.-J. (1775). *Nouveaux éléments de la science de l'homme*, 2 Bde.; vgl. Lalande, A. (1902-23/80). *Vocabulaire technique et critique de la philosophie*: 1214; Le Grand Robert de la Langue Française (1986): 9, 773.
- 4 Thouvenel (1782): 96.
- 5 Barthez (1775): I, 1.
- 6 Vgl. aber Morel, P. (1804). *Essai sur les voix de la langue française*: 39.
- 7 Double, F.J. (1811). *Séméiologie générale*, Bd. 1: 96.
- 8 G-T. (1811). Boerhaave. *Biographie universelle, ancienne et moderne*, Bd. 4, 655-667: 662; Renouart, P.-V. (1846). *Histoire de la médecine depuis son origine jusqu'au XIX siècle*, Bd. 1: 13.
- 9 s. (1820). Bichat. *Dictionnaire des sciences médicales. Biographie médicale*, Bd. 2, 237-249: 248.
- 10 Anonymus (1801). [Rez. Pfaff, C.H. (1799). *Versuche über den Galvanismus*]. *Nordisches Archiv für Natur- und Arzneiwissenschaft*, I. Bibliothek der practischen Heilkunde 5, 43-46: 46.
- 11 Harles, C.F. (1803). *Neue Untersuchungen über das Fieber überhaupt und über die Typhusfieber insbesondere*: 24; vgl. 68.
- 12 Casper, J.L. (1823). *Ueber Broussais Kritik der vorzüglichsten medicinischen Systeme, namentlich über seine Kritik der deutschen Aerzte*. *Magazin für die gesammte Heilkunde* 13, 298-339: 331.
- 13 Virchow, R. (1855). *Cellular-Pathologie*. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 8, 3-39: 18; ders. (1856). *Alter und neuer Vitalismus*. *Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med.* 9, 3-55.
- 14 Anonymus (1821). [Critical analysis of Broussais, F.I.V. (1821). *Examen des doctrines médicales*, 2 Bde. *The London medical and physical journal*, 46, 422-429: 425
- 15 Taylor, W. (1822). [Rez. Arnault, A.V. et al. (1821-22). *Biographie nouvelle des contemporains*, Bd. III-VI]. *Monthly Rev.* 99, 513-519: 514.
- 16 Vgl. Nobis, H.M. (1974). *Geist*, VI. *Hist. Wb. Philos.* 3, 180-181.
- 17 Vitruv, *De architectura* (hg. v. C. Fensterbusch, Berlin 1964): 398 (lib. 8, cap. 6, par. 12); vgl. auch Tertullian (3. Jh.). *De anima* (hg. v. J.H. Waszink, Amsterdam 1947): 58 (Kap. 43); 71 (Kap. 53); vgl. 462; 542.
- 18 Guillelmus de Sancto Theodorico (ca. 1138). *De natura corporis et animae de physica humani corporis* (*Opera omnia*, Teil III, *Opera didactica et spiritualia*, ed. P. Verdeyen, Turnhout 2003): 20; vgl. 24; 28; vgl. auch Bernhard von Clairvaux (12. Jh.). *Sermones in ascensione Domini* (*Bernardi opera*, ed. J. Leclercq & H.M. Rochais, Rom 1968, vol. 5, 123-160): 151 (sermo 6, par. 2).
- 19 Thomas von Aquin (1254-56). In IV. *sententiarum*:

49.3.2.c.

20 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: I, q. 76, a. 7, arg. 2.

21 Albertus Magnus (ca. 1265). *De animalibus*: I, 381 (lib. 1, tr. 2, cap. 20).

22 Leibniz, G.W. (1705). *Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques* (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 338.

23 a.a.O.: 342; vgl. Merchant, C. (1979). The vitalism of F.M. van Helmont: its influence on Leibniz. *Ambix* 26, 170-183.

24 Helmont, J.B. van (1648). *Archeus faber*. In: *Ortus Medicinae*.

25 Paracelsus [1527]. [Vorlesung De Gradibus vom Sommers 1527 in Basel: Schüleraufzeichnungen zum 1.-5. Buch] (Sämtliche Werke, I. Abt., Bd. 4, hg. v. K. Sudhoff, München 1931, 106-121): 106; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 89; Hall, T.S. (1969). *Ideas of Life and Matter*, 2 vols.: I, 181; Pagel, W. (1958). *Paracelsus. An Introduction to Philosophical Medicine in the Era of the Renaissance*: 105-111.

26 Paracelsus (1530/31). *Liber meteororum* (Bücher und Schriften, hg. v. J. Huser, Bd. 2, Basel 1589): 80; (Sämtliche Werke, hg. v. K. Sudhoff, I. Abt., Bd. 13, München 1931, 125-206): 158; vgl. Ballauff, T. (1954). *Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie*, Bd. I. *Vom Altertum bis zur Romantik*: 189; Pagel (1958): 106.

27 Cudworth, R. (1678). *The True Intellectual System of the Universe*, 3 vols. (1845, Bristol 1995): I, 245.

28 a.a.O.: 240.

29 Vgl. Galen, *De placitis Hippocratis et Platonis* 7, 2; Sambursky, S. (1965). *Das physikalische Weltbild der Antike*: 207-209.

30 Platon, *Timaios* 69c.

31 Avicenna, *De anima*: p. V, c. 8; Adelard von Bath, *Quaestiones naturales* (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters, Bd. 32, 1, 1934): 30 (Frage 23); Wilhelm von Conches, *Dragmaticon*: 282ff. (6. Buch); Albertus Magnus, *De animalibus*: lib. 1, tr. 2, cap. 13.

32 Nikolaus von Kues, *Idiota de mente* (Philosophisch-theologische Werke, Bd. 2, Hamburg 2002): 71 (Kap. VIII, Nr. 112); vgl. Oide, S. (1978). *Der Einfluß der galenischen Pneumatheorie auf die cusanische Spiritustheorie*. *Mitt. Forschungsbeitr. Cusanus-Ges.* 13, 198-207.

33 Vgl. Duhem, P. (1909). *Études sur Léonard de Vinci*: II, 237; Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 151.

34 Galen, *De placitis Hippocratis et Platonis* (ed. I. Mueller, Leipzig 1874, Bd. 1): 245; vgl. Temkin, O. (1951). *On Galen's pneumatology*. *Gesnerus* 8, 180-189: 180f.

35 Fernel, J. (1542). *Universa medicina*: 166ff. (IV, 11); nach Fuchs, T. (1992). *Die Mechanisierung des Herzens. Harvey und Descartes – der vitale und der mechanische Aspekt des Kreislaufs*: 36.

36 Telesio, B. (1586). *De rerum natura juxta propria principia libri IX*: 181-183 (V, v).

37 Descartes, R. (1637). *Discours de la méthode* (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 54f.

38 Müller, J. (1833/38). *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*, Bd. 1: 25.

39 Stahl, G.E. (1708). *Theoria medica vera* (dt. *Theorie der Heilkunst*, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86.

40 Stahl, G.E. (1708). *Theoria medica vera* (hg. v. L. Choulant, 3 Bde., Leipzig, 1831-33): I, 229.

41 Stahl, G.E. (1707). *De vera diversitate corporis mixti et vivi* (dt. *Über den wesentlichen Unterschied zwischen einem gemischten und einem lebenden Körper*, in: *Theorie der Heilkunst*, hg. v. K.W. Ideler, Bd. 1, Berlin 1831, 47-82): 64.

42 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.

43 ebd.

44 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: 423.

45 Wöhler, F. (1828). *Über künstliche Bildung des Harnstoffs*. *Ann. Physik Chemie* 12, 253-256; vgl. Schiller, J. (1967). *Wöhler, l'urée et le vitalisme*. *Sudh. Arch.* 51, 229-243.

46 Vgl. Lipman, T.O. (1967). *Vitalism and reductionism in Liebig's physiological thought*. *Isis* 58, 167-185.

47 Vgl. Wolff, G. (1933). *Harnstoffsynthese und Vitalismusfrage*. *Nova Acta Leopold. N.F.* 1, H. 2-3.

48 Müller, J. (1833-40). *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*, 2 Bde.: I, 18.

49 Schwann, T. (1837). *Untersuchungen über die Gesetze der Muskelarbeit*. *Isis* 1837, 523-524.

50 Schwann, T. (1839). *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachstum der Thiere und Pflanzen* (Leipzig 1910): 213; vgl. Maulitz, R.C. (1971). *Schwann's way. Cells and crystals*. *J. Hist. Med.* 26, 422-437.

51 Schwann (1839): 190.

52 a.a.O.: 221f.

53 a.a.O.: 211.

54 Lotze, H. (1842). *Leben. Lebenskraft* (Kleine Schriften, Bd. I, hg. v. D. Peipers, Leipzig 1885, 139-220).

55 Du Bois-Reymond, E. (1848). *Untersuchungen über thierische Elektrizität*, Bd. 1.

56 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 94.

57 a.a.O.: I, 95.

58 Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 38f.

59 Vgl. Temkin, O. (1946). *Materialism in French and German physiology of the early nineteenth century*. *Bull. Hist. Med.* 20, 322-327; Mendelsohn, E. (1964-65). *Physical models and physiological concepts: explanations in nineteenth-century biology*. *Brit. J. Hist. Sci.* 2, 201-219.

60 Bernard (1878-79): I, 32.

61 a.a.O.: 50.

- 62** Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 211.
- 63** a.a.O.: 135.
- 64** Bernard, C. (1875). Définition de la vie. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). *La Science Expérimentale*, 149-212: 161; vgl. Schiller, J. (1978). *La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie*: 68.
- 65** Bernard (1875): 161.
- 66** Bernard, C. (1867). Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France: 138.
- 67** ebd.
- 68** Reinke, J. (1908). *Mechanik und Biologie* (Naturwissenschaftliche Vorträge, Heft 3, 1-23: 19; vgl. Kluge, M. (1935). *Johannes Reinkes dynamische Naturphilosophie und Weltanschauung*.
- 69** Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 195.
- 70** a.a.O.: 70.
- 71** Vgl. Heuss, E. (1938). *Rationale Biologie und ihre Kritik. Eine Auseinandersetzung mit dem Vitalismus H. Drieschs*.
- 72** Driesch, H. (1905). *Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre*: 1.
- 73** a.a.O.: 175f.
- 74** Driesch, H. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. *Arch. Entwicklungsmech.* 8, 35-111: 74; ders. (1904). *Naturbegriffe und Naturteile*: 206; ders. (1905): 205; ders. (1909/28). *Philosophie des Organischen*: 98f.
- 75** Driesch (1909/28): 108.
- 76** a.a.O.: 126.
- 77** a.a.O.: 125.
- 78** Vgl. Weber, M. (1999). Hans Drieschs Argumente für den Vitalismus. *Philos. Nat.* 36, 263-293: 382.
- 79** Driesch (1909/28): 124.
- 80** a.a.O.: 298.
- 81** a.a.O.: 304.
- 82** Vgl. Mocek, R. (1998). *Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie*: 326.
- 83** Driesch (1909/28): 177.
- 84** Vgl. Schultz, J. (1920). *Die Grundfiktionen der Biologie*: 25.
- 85** Roux, W. (Hg.) (1912). *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*: 241.
- 86** Spann, O. (1924/39). *Kategorienlehre* (Graz 1969): 23.
- 87** ebd.
- 88** Bertalanffy, L. von (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 69.
- 89** a.a.O.: I, 81f.
- 90** a.a.O.: I, 80; vgl. Weingarten, M. (1993). *Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie*: 100.
- 91** Alverdes, F. (1935). *Die Totalität des Lebendigen*: 1.
- 92** a.a.O.: 27.
- 93** Weingarten (1993): 90.
- 94** Nagel, E. (1951/61). *Mechanistic explanation and organismic biology* (in: *The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation*, New York 1961, 398-446): 429.
- 95** Taylor, C. (1964). *The Explanation of Behaviour*: 7.
- 96** Vgl. z.B. Bertalanffy, L. von (1928). *Kritische Theorie der Formbildung*: 70.
- 97** Vgl. Driesch, H. (1935). *Zur Kritik des „Holismus“*. *Acta Biotheor.* 1, 185-202; ders. (1935). *Die Maschine und der Organismus*.
- 98** Wolff, G. (1933). *Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie*: 11; 18.
- 99** Wolff (1933): 167; vgl. Haller, H.R. (1968). *Gustav Wolff (1865-1941) und sein Beitrag zur Lehre des Vitalismus*.
- 100** Sapper, K. (1935-36). *Die Biologie als autonome Wissenschaft*, 2 Teile. *Acta Biotheor.* 1 & 2, 41-46 & 12-18; Ayala, F.J. (1968). *Biology as an autonomous science*. *Amer. Sci.* 56, 207-221; Munson, R. (1975). *Is biology a provincial science?* *Philos. Sci.* 42, 428-447; Varela, F.J. (1979). *Principles of Biological Autonomy*.
- 101** Canguilhem, G. (1955). *La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles* (dt. *Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert*, München 2008): 140f.
- 102** Bacon, F. (1627). *Sylva sylvarum* (Works, vol. II, London 1887): 496.
- 103** Vgl. Lorenz, K. (1978). *Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie*: 17; ders. (1978). *Das Wirkungsgefüge der Natur*: 145; ders. (1983). *Der Abbau des Menschlichen*: 197.
- 104** Haarbrücker, T. (1850-51). *Abu-'l-Fath' Muh'ammad asch-Schahraštāni's Religionspartheien und Philosophenschulen* [6. Jh.], 2 Theile: II, 149.
- 105** Reinhardt, K. (1953). *Poseidonios*. In: *Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswissenschaft*, Bd. 22, 1, 558-826: 649.
- 106** Vgl. Crönert, W. (1930). *Stoicorum veterum fragmenta Index Comp.* *Adler. Gnomon* 6, 142-157: 152f.; vgl. auch Galen, *Opera omnia* (ed. C.G. Kühn, Leipzig 1821-33): VIII, 645; 714; 760.
- 107** Reinhardt (1953): 649.
- 108** Didodor II, 51; vgl. Reinhardt, K. (1921). *Poseidonios*: 242f.
- 109** Vgl. Reinhardt (1953): 648; Theiler, W. (Hg.) (1982). *Poseidonios. Die Fragmente*, Bd. 2: 77.
- 110** Cicero, *De natura deorum* II, 24; 28 (II, x).
- 111** Vgl. Reinhardt (1921): 352f.
- 112** Vgl. Putschner, M. (1973). *Pneuma, Spiritus, Geist. Vorstellungen vom Lebensantrieb in ihren geschichtlichen Wandlungen*.
- 113** Galen, *De naturalibus facultatibus* II, 3 (80f.).
- 114** Aristoteles, *Topik* 133a; *De gen. anim.* 736b; *De an.* 412aff.
- 115** Nach Landauer, S. (1876). *Die Psychologie des Ibn Sina*. *Z. Deutsch. Morgenländ. Ges.* 29, 335-418: 378.
- 116** Alexander von Aphrodisias (um 200 n. Chr.). *De anima* (Berlin 1887): 118; vgl. auch Themistios (um 350). *De anima* (*Commentaria in Aristotelem Graeca*, vol. V, 3, Berlin 1899): 45, 29f.
- 117** Nach Landauer (1876): 385.
- 118** Vgl. Haarbrücker, T. (1850-51). *Abu-'l-Fath'*

- Muh'ammad asch-Schahrastāni's Religionspartheien und Philosophen-Schulen [6. Jh.], 2 Theile: II, 149; Schneider, A. (1903). Die Psychologie Alberts des Großen: 53.
- 119** Albertus Magnus (ca. 1250). *De animalibus*: 3, 155; 4, 62; 10, 59 und passim; vgl. Schneider (1903): 54; 69.
- 120** Thomas von Aquin, *Summa theologiae*: I, q. 55, a. 1, ad 2; q. 112, a. 1, ad 3; II, II, q. 175, a. 5, ad 3.
- 121** a.a.O.: I, q. 78, a. 1, ag. 1.
- 122** a.a.O.: I, q. 78, a. 2.
- 123** Helmont, J.B. van (1648). *Ortus medicinae*.
- 124** Vgl. Pagel, W. (1944). The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont' Science and Medicine: 32ff.; ders. (1982). Joan Baptista van Helmont: 96ff.
- 125** More, H. (1659). The Immortality of the Soul (Dordrecht 1987): 254 (Buch III, Kap. XII, 1); 134f. (Buch II, Kap. X, 2); vgl. Hüttemann, A. (2001). Über den Zusammenhang zwischen plastic natures, spirit of nature und dem Naturgesetzbegriff bei Cudworth und More. In: ders. (Hg.). *Kausalität und Naturgesetz in der Frühen Neuzeit*, 139-153.
- 126** More (1659): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).
- 127** Grew, N. (1701). *Cosmologia sacra*: 35.
- 128** Stahl, G.E. (1706). *Disquisitio de mechanismi et organismi diversitate* (dt. in Sudhoffs *Klassiker der Medizin*, Bd. 36, Leipzig 1961): 71.
- 129** a.a.O.: 48f.
- 130** Alberti, M. (1721). *Abhandlung von der Seele des Menschen, der Thiere und Pflanzten*, 2 Theile: II, 239.
- 131** a.a.O.: I, 16.
- 132** Crusius, C.A. (1745/66). *Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiewiem sie den zufälligen entgegengesetzt werden*: 947 (§458).
- 133** a.a.O.: 944.
- 134** a.a.O.: 947 (§459).
- 135** Unzer, J.A. (1771). *Gründe einer Physiologie der eigenthlichen thierischen Natur: Vorrede S. 2*.
- 136** a.a.O.: 5 (§6).
- 137** a.a.O.: 688 (§675).
- 138** Medicus, F.C. (1774). *Von der Lebenskraft*: 26; vgl. Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 103.
- 139** Vgl. z.B. Habenstreit, E.B.G. (1786). Über die Bestimmung unseres Begriffes von der Lebenskraft; Brandis, J.D. (1795). Versuch über die Lebenskraft; Hufeland, C.W. (1795). Ideen über Pathogenie und Einfluss der Lebenskraft auf Entstehung und Form der Krankheiten; Reil, J.C. (1796). *Von der Lebenskraft*. *Arch. Physiol.* 1, 8-162; Ackermann, J.F. (1797-1800). Versuch einer Darstellung der Lebenskräfte organisirter Körper; vgl. Lippmann, E.O. (1933). *Urzeugung und Lebenskraft*. Zur Geschichte dieser Probleme von den ältesten Zeiten an bis zu den Anfängen des 20. Jahrhunderts; Lohff, B. (1981). Zur Geschichte der Lehre von der Lebenskraft. *Clio Medica* 16, 101-112.
- 140** Needham, J.T. (1750). *Nouvelles observations microscopiques*: 216.
- 141** Wolff, C.F. (1759). *Theoria generationis*: Kap. 1, §1; vgl. ders. (1789). *Von der eigenthümlichen und wesentlichen Kraft der vegetabilischen sowohl als der animalischen Substanz*.
- 142** Haller, A. von (1766). *Elementa physiologiae corporis humani*, Bd. 8. *Fetus hominisque vita*: 118; vgl. Roe, S.A. (1981). Matter, Life, and Generation. Eighteenth Century Embryology and the Haller-Wolff Debate: 113.
- 143** Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte: 12f.; vgl. Bertoletti Fabbri, S. (1990). *Impulso, gormazione e organismo*. Per una storia del concetto di Bildungstrieb nella cultura tedesca.
- 144** Vgl. Lenoir, T. (1981). The Göttingen school and the development of transcendental Naturphilosophie in the romantic era. *Sud. Hist. Biol.* 5, 111-205: 155; ders. (1982). The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology: 21.
- 145** Vgl. Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life. Science and Philosophy in the Age of Goethe: 228.
- 146** Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 374 (§65).
- 147** Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (AA, Bd. I, 5): 101.
- 148** ebd.
- 149** Blumenbach, J.F. (1781/91). Über den Bildungstrieb: 33.
- 150** a.a.O.: 34.
- 151** Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 9.
- 152** a.a.O.: 36.
- 153** a.a.O.: 35.
- 154** a.a.O.: 40.
- 155** Humboldt, A. von (1797). *Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern*, 2 Bde.: II, 433.
- 156** Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele*. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 254.
- 157** 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: 445.
- 158** Bernard, C. (1875). *Définition de la vie*. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). *La science expérimentale*, 149-212: 161; vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 68.
- 159** 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, 97.
- 160** Tetens, J.N. (1777). *Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwicklung*, 2 Bde.: II, 149.
- 161** Reil, J.C. (1796). *Von der Lebenskraft* (Leipzig 1910): 13.
- 162** a.a.O.: 46.
- 163** a.a.O.: 47.
- 164** a.a.O.: 26.
- 165** Schmid, C.C.E. (1798-1801). *Physiologie philosophisch bearbeitet*, 3 Bde.: I, 129.

- 166** a.a.O.: I, 130.
- 167** a.a.O.: II, 371.
- 168** a.a.O.: I, 132.
- 169** Lamarck, J.B. de (1801-03). Sur l'origine des êtres vivans (Inédits de Lamarck, 1795-1817, Paris 1972, ms. 742-6, 179-185): 181; vgl. 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.
- 170** Lamarck (1809): I, 365.
- 171** a.a.O.: 91f.; vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 601f.
- 172** Lamarck (1809): 97.
- 173** Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: I, 25.
- 174** Liebig, J. (1844). Chemische Briefe: 146.
- 175** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 154.
- 176** Lotze, H. (1856). Mikrokosmos. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit. Versuch einer Anthropologie, Bd. I: 65.
- 177** Du Bois-Reymond, E. (1848). Untersuchungen über thierische Elektrizität, Bd. I: xl.
- 178** a.a.O.: xliii.
- 179** a.a.O.: xxxix; vgl. auch Carus, C.G. (1818). Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens. Deutsch. Arch. Physiol. 4, 47-60: 48.
- 180** Du Bois-Reymond, E. (1860). Gedächtnisrede auf Johannes Müller: 88f.
- 181** Molière (1673). Le malade imaginaire (Euvres Complètes, Bd. II, Paris 1971, 1073-1178): 1173.
- 182** Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 458.
- 183** Kant, I. (1785.2). Recensionen zu J. G. Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, 2 Theile (AA, Bd. VIII, 43-66): 53f.
- 184** Schleiden, M.J. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: II, 440.
- 185** a.a.O.: 441.
- 186** Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität: 178.
- 187** Liebmann, O. (1899). Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft: 244; vgl. Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 28; Piaget, J. (1967). Biologie et connaissance (dt. Biologie und Erkenntnis, Frankfurt/M. 1992): 95.
- 188** Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 102.
- 189** ebd.
- 190** a.a.O.: 103.
- 191** Vgl. May, E. (1952). Das Vitalismusproblem und die Erklärung der Lebensphänomene. Philos. Nat. 2, 251-257: 253.
- 192** Perry, R.B. (1926). General Theory of Value. Its Meaning and Basic Principles Construed in Terms of Interest (Cambridge 1967): 148.
- 193** Lenoir, T. (1980). Kant, Blumenbach, and vital materialism in german biology. Isis 71, 77-108.
- 194** Boenninghausen, C. von (1863). Die Aphorismen des Hippokrates: 572.
- 195** Rindfleisch, G.E. (1888). Ärztliche Philosophie: 10.
- 196** Rindfleisch, G.E. (1895). Neo-Vitalismus. Deutsch. Med. Wochenschr. 21, 617-622.
- 197** Vgl. Mann, G. (1983). Neovitalismus. Medizinhist. J. 18, 376-383.
- 198** Bunge, G. (1886/94). Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie: 3.
- 199** Hartmann, E. von (1906). Das Problem des Lebens: V.
- 200** Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 158.
- 201** a.a.O.: 220; 229.
- 202** a.a.O.: 237.
- 203** a.a.O.: 186.

Literatur

- Driesch, H. (1905). Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre.
- Meyer, A. (1934). Das Organische und seine Ideologien. Arch. Gesch. Med. 27, 3-19.
- Wheeler, L.R. (1939). Vitalism. Its History and Validity.
- Churchill, F.B. (1969). From machine-theory to entelechy: two studies in developmental teleology. J. Hist. Biol. 2, 165-185.
- Benton, E. (1974). Vitalism in the nineteenth century scientific thought. A typology and reassessment. Studies in History and Philosophy of Sciences 5, 17-48.
- Engels, E.-M. (1980). Lebenskraft. Hist. Wb. Philos. 5, 122-128.
- Freyhofer, H.H. (1982). The Vitalism of Hans Driesch. The Success and Decline of a Scientific Theory.
- Mann, G. (1984). Neovitalismus. Hist. Wb. Philos. 6, 720-724.
- Bertoletti Fabbri, S. (1990). Impulso, gormazione e organismo. Per una storia del concetto di Bildungstrieb nella cultura tedesca.
- Burwick, F. & Douglas, P. (eds.) (1992). The Crisis in Modernism. Bergson and the Vitalist Controversy.
- Cimino, G. & Duchesneau, F. (eds.) (1997). Vitalisms from Haller to the Cell Theory.
- Tsouyopoulos, N. (2001). Vitalismus. Hist. Wb. Philos. 11, 1076-1078.

Wachstum

Das Wort ›Wachstum‹ (mhd. ›wahstuom‹) geht über das Verb ›wachsen‹ (mhd. ›wachsen‹, ahd. ›wachsen‹) auf die indogermanische Wurzel ›*aug-‹ »vermehrten, zunehmen« zurück.

Antike: Kennzeichen nicht nur der Lebewesen

Für Aristoteles gehört das Wachstum (»αἰχμησις«) zum niedersten Seelenvermögen, der Nährseele.¹ Zusammen mit der Ernährung und Fortpflanzung kommt es allen Lebewesen zu. Alle Dinge, die wachsen, scheinen zu leben, schreibt Aristoteles²: »Leben nennen wir sowohl Ernährung, als auch Wachstum und Schwinden«³. Als eine besondere Form der Veränderung beruht das Wachstum nach Aristoteles auf Prozessen der Bewegung; im Bereich des Organischen werde das Wachstum ermöglicht durch die »Verkochung« und Assimilation der Nahrung, d.h. die Umwandlung der Nahrungsstoffe unter Einwirkung der Wärme des Körpers in körpereigene Stoffe.

Weil auch die Elemente nach Aristoteles auf unbegrenzte Ausdehnung drängen und insbesondere Feuer ein Streben nach unbegrenztem Wachstum zugeschrieben wird, nimmt Aristoteles für das Wachstum der Lebewesen eine Begrenzung durch innere Faktoren an; diese wachstumskontrollierende Funktion schreibt er der »Seele« zu: »Das Wachstum des Feuers geht nämlich ins Unendliche, solange das brennbare Material da ist, während von allem, was sich natürlicherweise bildet, es eine Grenze sowie ein rationales Verhältnis der Größe und des Wachstums gibt. Dies weist auf die Seele, nicht aber auf das Feuer, und mehr auf ein rationales Verhältnis (begriffliche Form) als auf eine Materie.«⁴ Für Aristoteles ist es also die Begrenzung der von den Elementen ausgehenden Dynamik, die das Lebewesen konstituiert. Weil es nicht die Potenzen des Elements des Feuers selbst sind, die als Wesens- und Erklärungsprinzip fungieren können, sieht sich Aristoteles gezwungen, ein anderes, für die Regelmäßigkeit der organischen Prozesse einsetzendes Prinzip, einzuführen. Dieses Prinzip der Regelmäßigkeit des Auftretens einer Eigenschaft dient Aristoteles dabei zur Feststellung des Wesens der Sache. In Abgrenzung von materialistischen Positionen, wie derjenigen Empedokles', betrachtet Aristoteles damit nicht nur die Elemente

Wachstum (mhd.) 711

Intussumption (Arriaga 1632) 712

Juxtaposition (Arriaga 1632) 712

Allometrie (Huxley & Tessier 1937) 714

als letzte Wesenheiten, sondern auch die Lebewesen, die ihrer Natur und damit ihrem Begriff nach eigene Prinzipien voraussetzen, welche von den mit den Elementen verbundenen Ursachen unterschieden sind. Aristoteles' Argumentation läuft also darauf hinaus, die Organismen als deskriptiv und explanativ eigenständige Gegenstände wissenschaftlich zu etablieren.⁵

Aristoteles charakterisiert das Wachstum außerdem als eine Veränderung, bei der ein einzelnes Ding in seinem Wesen, d.h. als Substanz (aufgrund der Konstanz seiner Form) bestehen bleibt und nicht zu einem anderen wird.⁶ Es besteht für Aristoteles eine besondere teleologische Ausrichtung im Wachsen, insofern eine bestimmte Größe das Ende und Ziel des Wachstums bilde.⁷

Auch in der Stoa gilt das Wachstum nicht allein als ein Charakteristikum der Lebewesen, insofern auch nichtlebendigen (unbeseelten) Körpern wie den Metallen ein Wachstum zugeschrieben wird. Das Wachstum der Metalle erfolgt nach stoischer Lehre aber (ebenso wie das der Pflanzen) nicht durch eine innere antreibende Vorstellung, sondern nur aufgrund eines inneren Anstoßes zur Veränderung.⁸

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Nach den Lebenslehren der Scholastik, z.B. bei Avicenna und Albert dem Großen, ist das Wachstum der Lebewesen die Folge einer besonderen Kraft, der *vis augmentativa*, die als Vermittlerin zwischen Ernährungskraft und Fortpflanzungskraft vorgestellt wird.⁹

Im Rahmen der mechanistischen Modelle zur Interpretation der Lebensvorgänge wird das Wachstum seit dem 17. Jahrhundert in mechanischen Analogien gedeutet. R. Descartes ist der Auffassung, das Wachstum sei ebenso wie die Ernährung und die Fortpflanzung, also die anderen Vorgänge, die traditionell als Wirkungen der *anima vegetativa* verstanden wurden, rein mechanistisch zu erklären, nämlich »aus den allbekanntesten und allgemein anerkanntesten Prinzipien, d.h. aus der Größe, Gestalt, Lage und Bewegung der Teilchen der Materie.«¹⁰

Auch im 18. Jahrhundert stellt ›Wachstum‹ in der Regel keinen Begriff dar, der die Lebewesen von den leblosen Körpern unterscheidet. Vielmehr wird das Wachstum als ein die Mineralien und Lebewesen verbindendes Phänomen gesehen. Gerade weil es

Das Wachstum ist die kontinuierliche und irreversible Größen- und Massenzunahme eines Organismus im Laufe seines Lebens, die bei vielen Tieren in einem bestimmten Lebensstadium (der Reife) abgeschlossen ist. Das Wachstum steht in der Regel im Dienst der Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeit.

nicht als ein spezifisch organisches Phänomen gilt, fällt eine mechanistische Interpretation des Wachstums leichter als bei den anderen organischen Grundvermögen. Ein Wachstum im Bereich des Anorganischen wird insbesondere in Bezug auf Mineralien behauptet. C. von Linné grenzt die drei Naturreiche (↑Taxonomie) 1751 durch drei grundlegende Prozesse voneinander ab: Wachstum bei Steinen; Wachstum und Leben bei Pflanzen; Wachstum, Leben und Empfinden bei Tieren (»Lapides [...] crescunt. Vegetabilia [...] crescunt et vivunt [...]. Animalia [...] crescunt, vivunt, & sentiunt«).¹¹

Intussuszeption und Juxtaposition

Seit Mitte des 17. Jahrhunderts werden grundsätzlich zwei Arten des Wachstums unterschieden: ein Wachstum von innen und von außen. In terminologischer Hinsicht etabliert sich dafür seit den 1630er Jahren die Unterscheidung von *Intussumption* oder *Intussuszeption* (Absorption nach innen) und *Juxtaposition* (äußere Anlagerung). Urheber der Terminologie ist offenbar der jesuitische Philosoph R. de Arriaga im Jahr 1632. Nach Arriaga wächst Feuer durch Juxtaposition, Pflanzen und die anderen Lebewesen dagegen durch Intussumption, d.h. durch Aufnahme nach innen und Wachstum von innen (»plantas autem & alia animantia non augeri per iuxta-positionem, sed per intus-sumptionem, id est attrahendo per poros alimentum in minutissimas partes divisum, & in se illud convertendo«).¹² In dieser Unterscheidung sieht Arriaga die klarste und bekannteste Differenz zwischen den Lebewesen und leblosen Dingen (»Hæc est clarissima & notissima differentia plantæ & animalis ab aliis rebus«).¹³

Ohne Arriagas Terminologie zu verwenden, findet sich diese Unterscheidung der Sache nach auch in einem Brief Descartes' vom November 1646, in dem er einerseits ein Wachstum durch das Hineinziehen von Flüssigkeiten in das Innere des Körpers beschreibt (»par le moyen de quelque suc qui coule par des petits canaux en tous les endroits de leurs corps«) und andererseits eine Hinzufügung von Material von außen annimmt (»par l'addition de quelques parties, qui s'attachent à elles par dehors«).¹⁴

Die Terminologie verbreitet sich in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts und findet sich 1709 bei R.-A.F. Réaumur.¹⁵ Er bestimmt die »Intussusception« als ein Wachstum durch Vegetation (»Croître par vegetation«), bei der äußere Teile (d.h. die Nahrung) erst, nachdem sie in das Innere des Körpers aufgenommen und verändert (assimiliert) wurden, angelagert werden (»ces parties ne s'attachent à celles qui composent déjà le corps qu'après avoir passé au

travers de ce corps même, y avoir été préparées & en quelque façon rendues propres à occuper la place où elles sont conduites«).¹⁶ Das Hereinziehen der Nahrungsstoffe in das Innere des Organismus erfolge bei Pflanzen durch kleine Kanäle (»par divers petits canaux«). Im Gegensatz dazu steht nach Réaumur das Wachstum durch äußere Anlagerung (»Croître par apposition«) oder »Juxtaposition«, bei dem neue Stoffe ohne vorhergehende Veränderung einem Körper hinzugefügt werden (»appliquées sans avoir reçu aucune préparation dans ce corps même«).¹⁷ Ein Wachstum nach dem Muster der Juxtaposition wird als typisch für die Kristallisation bei Mineralien angesehen; die Lebewesen wachsen dagegen, indem sie Stoffe nach innen ziehen und von innen heraus sich entfallen (Intussuszeption).

Auch I. Kant charakterisiert das organische Wachstum 1781 als einen von innen heraus erfolgenden Prozess (»per intus susceptionem«), bei dem nicht etwas von außen hinzugesetzt werde (Wachstum »per appositionem«), sondern vielmehr erst nach innerer Verarbeitung hinzutrete.¹⁸ Kant bestimmt das Wachstum der Organismen außerdem als eine Form der Selbsterzeugung: Ebenso wie ein Baum sich in seinen Nachkommen fortpflanze und darin seine Gattung erhalte, »erzeugt ein Baum sich auch selbst als Individuum«, und zwar, indem er Materie von außen aufnimmt und zu sich hinzusetzt, nachdem er sie »zu spezifisch-eigenthümlicher Qualität, welche der Naturmechanism außer ihm nicht liefern kann«, verarbeitet hat.¹⁹

Bis ins 19. Jahrhundert markiert die Gegenüberstellung von Intussuszeption und Juxtaposition eine verbreitete Unterscheidung von Wachstumsvorgängen. Sie findet sich u.a. 1812 bei J.B. de Lamarck. Dieser betrachtet die Intussuszeption als die exklusive Art des Wachstums der Lebewesen (»exclusive-ment celui de la formation de tout corps vivant«).²⁰

Auch in vielen außerbiologischen Kontexten der Anwendung des Wachstumsbegriffs, z.B. in der Pädagogik des 19. und 20. Jahrhunderts, ist die Bestimmung des Wachstums als eines von innen kommenden Prozesses und dessen Abgrenzung von äußerer Formung leitend.²¹

Wachstum und Fortpflanzung

Seit der Antike wird das Wachstum der Lebewesen in enger Verbindung mit dem Vermögen der ↑Fortpflanzung diskutiert. In der Antike kommt die konzeptionelle Nähe von Wachstum und Fortpflanzung dadurch zum Ausdruck, dass beide als Wirkung des unteren Seelenteils, die Nährseele, verstanden werden.

Besonders im Rahmen der in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts verbreiteten Präformationstheorie (↑Entwicklung) wird die Fortpflanzung selbst im Wesentlichen als ein Prozess des Wachstums verstanden. So heißt es in G.W. Leibniz' Monadologie explizit, die Zeugung sei am besten als Entwicklung und Wachstum zu deuten («ce que nous appellons Generations sont des developpemens et des accroissemens»²²). Diese Auffassung dominiert das gesamte 18. Jahrhundert. G.L.L. Buffon beschreibt die organische Entwicklung 1749 als bloßes Wachstum: »c'est cette augmentation de volume qu'on appelle développement«; als Keim sei ein Tier daher eine bloß verkleinerte Gestalt seiner erwachsenen Form (»formé en petit comme il l'est en grand«).²³ Ähnlich konstatiert auch C. von Linné 1751, die Fortpflanzung sei nicht eine neue Schöpfung, sondern nur eine fortgesetzte Hervorbringung (»Nova creatio nulla; sed continuata generatio«²⁴). Selbst C.F. Wolff, der vehemente Kritiker der Präformationslehre und Begründer des alternativen Ansatzes der Epigenese, bezeichnet die Fortpflanzung der Pflanzen und Tiere 1759 als ein *erneutes Wachstum* (»vegetatio restituta«²⁵). J.W. von Goethe betrachtet in seiner Lehre der ↑Metamorphose der Pflanze nicht nur die Fortpflanzung als eine Form des Wachstums, sondern auch umgekehrt das Wachstum als eine Form der Fortpflanzung. Die Fortpflanzung im Wachstum nennt er »sukzessiv« (»indem die Pflanze sich von Knoten zu Knoten, von Blatt zu Blatt fortsetzt«²⁶).

Im 19. Jahrhundert ist die Einschätzung der Fortpflanzung als eine Form des Wachstums nicht selten gegen Vorstellungen der ↑Urzeugung gerichtet. K.E. von Baer formuliert 1834: »Die Zeugung nämlich ist keine Neubildung, sondern eine Umbildung, nur eine besondere Form des Wachstums«.²⁷ Bei E. Haeckel heißt es 1866: »Die Fortpflanzung ist eine Ernährung und ein Wachstum des Organismus über das individuelle Maass hinaus, welche einen Theil desselben zum Ganzen erhebt«²⁸ – eine Formulierung, die A. Weismann 1883 wörtlich übernimmt²⁹.

Unschärfe des Begriffs

Trotz der Eindeutigkeit bei paradigmatischen Fällen des Wachstums und der Fortpflanzung, wie etwa bei den Wirbeltieren, sind die mit den Begriffen bezeichneten Phänomene nicht immer klar zu fassen und voneinander abzugrenzen. Vor allem bei Pflanzen und Pilzen ist oftmals keine scharfe Grenze zwischen Fortpflanzung und Wachstum zu ziehen. Pilze und Pflanzen wie Erdbeeren, Kartoffeln, Schilf oder der Kriechende Hahnenfuß können sich so fortpflanzen, dass ausgehend von einem ober- oder unterirdischen

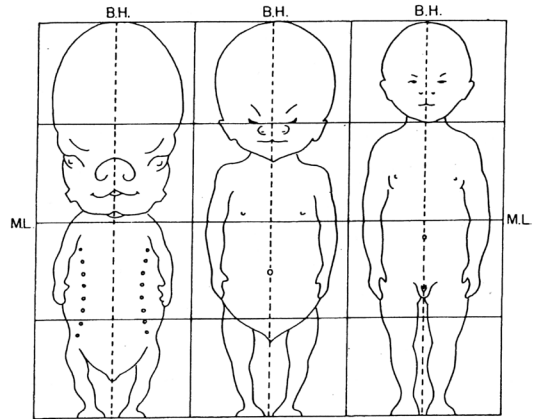


Abb. 564. Drei Stadien in der Entwicklung eines menschlichen Embryos bzw. Säuglings: die Körperproportionen im zweiten, fünften und zehnten Monat. Das allometrische Wachstum führt zur Veränderung der relativen Größe der Körperteile (aus Hurlock, E.B. (1959). *Developmental Psychology*: 41).

Ausläufer eine vollständige neue Pflanze entsteht, die durch das Absterben der verbindenden Ausläufer unabhängig von der Mutterpflanze wird. Ausgangspunkt der Fortpflanzung ist hier also nicht ein einzelliges Stadium, sondern ein ganzer Zellverband. Wird ein Individuum, so wie es häufig geschieht, durch seine Entstehung aus einer einzelnen Zelle definiert, dann müssen Pflanzen, die sich über Ausläufer ausbreiten, oder Pilze, die aus einem unterirdischen Hyphengeflecht bestehen, das jedes Jahr aufs Neue Fruchtkörper an die Oberfläche bringt, als *ein* Individuum bezeichnet werden. Solche Pflanzen- oder Pilzindividuen können Größen von über 10 km² erreichen und bilden damit die größten Organismen auf der Erde. Um den Titel des Größenrekords liegen insbesondere ein Hallimasch (*Armillaria bulbosa*)³⁰ und die amerikanische Zitterpappel (*Populus tremuloides*)³¹ im Wettstreit (↑Organismus: Tab. 223). Individuen im Wortsinne, d.h. unteilbare Einheiten (im Sinne des Verlusts der Lebensfähigkeit der Teilungsprodukte), sind diese Gebilde so wie die meisten Pflanzen und viele Tiere aber nicht: Sie bestehen vielmehr aus physiologisch selbständigen modularen Einheiten, die keine physiologisch notwendige Verbindung zu anderen Teilen des Organismus aufweisen. Wird der Zusammenhalt der Teile in der Definition des Individuums nicht gefordert, dann können beispielsweise auch alle Cox-Orange-Apfelbäume rund um die Erde, die per Ableger von einem Individuum aus dem Jahr 1825 abstammen, zusammen als *ein* Individuum angesehen werden.³²

Die Unschärfe der Grenze zwischen Wachstum und Fortpflanzung hängt also an der Unschärfe des Begriffs des ↑Individuums. Theoretisch ist die Grenze zwar eindeutig, weil im Wachstum eine Entität größer wird, mit der Fortpflanzung aber eine neue Entität entsteht. Nicht ohne vorhergehende Festlegung ist aber zu bestimmen, was als neue Entität zu gelten hat. Wird die physiologische Eigenständigkeit als Kriterium für die Abgrenzung von Individuen angesetzt, dann bildet ein einzelner Fruchtkörper eines Pilzes oder ein einzelner Pappelbaum ein Individuum; wird aber die Entstehung aus einer einzelnen Zelle als Kriterium angesetzt, dann sind diese Gebilde keine Individuen, sondern Teile (»Rameten«) des aus einem Einzellstadium hervorgegangenen »Genets« (↑Individuum).

Wachstum und Zellenlehre

Mit der Etablierung der Zellenlehre Mitte des 19. Jahrhunderts werden die meisten Wachstumsvorgänge auf die Teilung der Zellen eines Gewebes zurückgeführt. Mittels mikroskopischer Untersuchungen der Zellen analysiert H. Dutrochet 1837 das Wachstum der Pflanzen. Er stellt dabei die Größenzunahme von Stärkekörnern in den Zellen fest (»globules qui s'accroissent graduellement en grosseur«) und diskutiert die Frage, ob sich das Wachstum der Pflanzen vornehmlich durch die Volumenzunahme der Zellen oder ihre Vermehrung vollziehe und ob die Entstehung neuer Zellen im Inneren oder außerhalb der vorhandenen Zellen erfolge.³³

Auf rein mechanistischer Grundlage versteht T. Schwann 1839 das Wachstum der Pflanzen und Tiere; er versucht, es in Analogie zu anorganischen Prozessen der Kristallisation zu deuten.³⁴

R. Virchow unterscheidet 1858 ausgehend von der Zellenlehre zwischen einer *einfachen Hypertrophie*, die darin besteht, dass »einzelne Elemente eine beträchtliche Masse von Stoff in sich aufnehmen und dadurch grösser werden«³⁵, und einer numerischen Hypertrophie, bei der die Vergrößerung »durch eine Vermehrung der Zahl der Elemente« (durch Zellteilung) erfolgt.³⁶ G. Jaeger spricht im Anschluss an diese Differenzierung 1878 von einem *trophischen Wachstum*, das auf die Volumenzunahme eines einzelnen Protoplasmas zurückgeht, und einem *numerischen Wachstum*, das auf Zellteilung beruht.³⁷

Eine Differenzierung zwischen »Wachstum« und »Entwicklung« schlägt H. Spencer in seinen »Principles of Biology« (1864-67) vor: Er unterscheidet das Wachstum als Massenzuwachs (»increase of mass«) von der Entwicklung als Strukturbereicherung (»increase of structure«).³⁸ Im Gegensatz zur Entwick-

lung ist das Wachstum demnach also mit keiner organischen Differenzierung verbunden.

Lebensgeschichtsforschung

Einen zentralen Parameter bildet das Wachstum in der im 20. Jahrhundert entwickelten Lebensgeschichtsforschung (↑Lebensgeschichte). Im Rahmen dieses Ansatzes werden das Vorhandensein einer bestimmten Wachstumsrate und das Ende des Wachstums in einem bestimmten Lebensalter als variable, durch Selektionsprozesse bedingte Größen oder »Strategien« behandelt. Von Bedeutung ist die Körpergröße für die Optimierung der Lebensstrategie unter anderem, weil sie einerseits mit den Fähigkeiten zum Schutz vor Feinden (durch veränderte Möglichkeiten der Verteidigung) und andererseits mit der Dauer bis zur Geschlechtsreife (also der Generationslänge)³⁹ korreliert ist. Ein zentraler *trade-off*, der die Einstellung einer optimalen Körpergröße beeinflusst, besteht daher in dem Abwägen zwischen dem verbesserten Schutz vor Räubern durch eine zunehmende Größe und der damit einhergehenden verlängerten Entwicklungsphase und verzögerten Reproduktion.⁴⁰

Unspezifische Mechanismen, spezifische Symbolik

Das Wachstum der Organismen bildet zwar ein funktional relativ einheitliches Phänomen, es wird aber durch höchst unterschiedliche physiologische Mechanismen realisiert. Sehr verschiedene Formen der Veränderung können also als Wachstum bezeichnet werden, z.B. eine Größenzunahme (Volumen), eine Substanzzunahme (Masse), eine Zunahme der Zellzahl oder die Veränderung eines Organismus zu einem in anderer Hinsicht höherstufigen Zustand, z.B. durch innere Differenzierung oder Annäherung an den Zustand der Fortpflanzungsfähigkeit (Entwicklung).⁴¹

In naturphilosophischer Interpretation wird das Phänomen des Wachstums von einigen Autoren als der symbolische Prozess des Lebens schlechthin verstanden. In ihrer Autonomie, d.h. der von innen heraus erfolgenden Dynamik, dem Formwandel, der Gerichtetheit und der Irreversibilität des Wachstums unterscheiden sich die organischen Systeme von technischen Einrichtungen.⁴²

Allometrie

Das nicht gleichmäßige Wachstum verschiedener Körperteile, das vorher als *Disharmonie* oder *Heterogonie* bezeichnet wurde, heißt seit der Begriffsprägung durch J.S. Huxley und G. Tessier im Jahr 1936 »Allometrie«. Sie definieren allometrisches

Wachstum als Wachstum eines Körperteils mit einer anderen Rate als der des gesamten Körpers oder eines gesetzten Standards (»growth of a part at a different rate from that of body as a whole or of a standard«).⁴³ Sie schließen in ihrem neuen Wort an den Ausdruck *Allometron* von H.F. Osborn an, der damit 1925 die graduellen Änderungen von Proportionen im Laufe der Evolution einer Sippe bezeichnet.⁴⁴ In neuerer Zeit werden Erscheinungen des allometrischen Wachstums zur Erklärung von nicht adaptiven Merkmalen bei Organismen angegeben (Gould & Lewontin 1979).⁴⁵

Nachweise

- 1 Aristoteles, *De an.* (Übers. W. Theiler, Bearb. H. Seidl, Hamburg 1995): 416a.
- 2 a.a.O.: 413a.
- 3 a.a.O.: 412a.
- 4 a. a. O.: 416a.
- 5 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 354f.
- 6 Aristoteles, *De an.* 416b14-17; vgl. *De generatione et corruptione* 320b26-35; 322a28-34.
- 7 Aristoteles, *Metaphysica* 1014b35-1015a19; *Phys.* 192b-193b.
- 8 Origines, *De principiis* (Darmstadt 1976): 464f.; vgl. Westermann, H. (2004). Wachstum. *Hist. Wb. Philos.* 12, 6-8.
- 9 Vgl. Albertus Magnus, *Summa de homine*: q. 13, a. 2, 70b; vgl. Schneider, A. (1903). *Die Psychologie Alberts des Großen*: 54.
- 10 Descartes, R. (1644). *Les principes de la philosophie* (Œuvres de Descartes, Bd. 9.2), dt.: *Die Prinzipien der Philosophie* (Hamburg 1965): 235.
- 11 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: Aph. 3.
- 12 Arriaga, R. de (1632). *Disputationes in tres libros Aristotelis De anima* (in: *Cursus philosophicus*, 591-812): 636 (*Disp.* 2, §1, 1, Nr. 19); vgl. Des Chene, D. (2000). *Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul*: 62.
- 13 Arriaga (1632): 636.
- 14 Descartes, R. [1646]. [Brief an den Marquis von Newcastle vom 23. Nov. 1646] (Œuvres, Bd. 4, 568-576): 570f.
- 15 Vgl. Schiller, J. (1978). *La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie*: 16; 31; 43.
- 16 Réaumur, R.-A. F. (1709). *De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux. Histoire de l'Académie Royale des Sciences* 364-400: 366.
- 17 ebd.
- 18 Kant, I. (1781/87). *Kritik der reinen Vernunft* (AA, Bd. III): A833; B861.
- 19 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 371.
- 20 Lamarck, J.B. de [ca. 1812]. *Biologie ou Considérations 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: 273).
- 21 Vgl. Dehli, M. (2004). Wachstum. *Hist. Wb. Philos.* 12, 8-11.
- 22 Leibniz, G.W. (1714). *Les principes de la philosophie ou la monadologie* (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (§73).
- 23 Buffon, G.L.L. (1749). *Histoire générale des animaux* (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 246.
- 24 Linné, C. von (1751). *Philosophia botanica*: 38 (§79); vgl. Müller-Wille, S. (1999). *Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78)*: 238f.
- 25 Wolff, C.F. (1759). *Theoria generationis*: 8.
- 26 Goethe, J.W. von (1790). *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären* (LA, Bd. I, 9, 23-61): 58 (§112).
- 27 Baer, K.E. von (1834). *Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwicklung* (in: *Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil*, St. Petersburg 1864, 35-74): 42.
- 28 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 16.
- 29 Weismann, A. (1883). *Über die Vererbung*: 58; vgl. auch Verworm, M. (1895). *Allgemeine Physiologie*: 193.
- 30 Smith, M., Bruhn, J. & Anderson, J. (1992). *The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms*. *Nature* 356, 428-431; Volk, T. (2002). *The humongous fungus – ten years later*. *Newsletter of the Mycological Society of America. Mycologia* (Suppl.) 53, 4-8: 6.
- 31 Grant, M.C., Mitton, J.B. & Linhart, Y.B. (1992). *Even larger organisms*. *Nature* 360, 216.
- 32 Fagerström, T., Briscoe, D.A. & Sunnucks, P. (1998). *Evolution of mitotic cell-lineages in multicellular organisms*. *Trends Ecol. Evol.* 13, 117-120: 117.
- 33 Dutrochet, H.R.J. (1837). *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, 2 Bde.: I, 143; 140.
- 34 Schwann, T. (1839). *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachstum der Thiere und Pflanzen* (Leipzig 1910).
- 35 Virchow, R. (1858). *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre*: 58.
- 36 a.a.O.: 59.
- 37 Jaeger, G. (1878). *Lehrbuch der allgemeinen Zoologie*, II. Abth. *Physiologie*: 167.
- 38 Spencer, H. (1864-67/98-99). *The Principles of Biology*, 2 vols.: I, 162.
- 39 Bonner, J.T. (1965). *Size and Cycle*: 17.
- 40 Roff, D. (1981). *On being the right size*. *Amer. Nat.* 118, 405-422.
- 41 Steward, F.C. (1968). *Growth and Organization in Plants*: 14ff.
- 42 Karafyllis, N.C. (2002). *Zur Phänomenologie des Wachstums und seiner Grenzen in der Biologie*. In: Hogrebe, W. (Hg.). *Grenzen und Grenzüberschreitungen*. XIX.

Deutscher Kongreß für Philosophie, 579-590.

43 Huxley, J.S. & Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. *Nature* 137, 780-781: 780; vgl. Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. *Amer. Zool.* 40, 748-758.

44 Osborn, H.F. (1925). The origin of species, 2. Distinctions between rectigradations and allometrons. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 11, 749-752: 749.

45 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. London Ser. B* 205, 581-598.

Literatur

Karafyllis, N.C. (im Erscheinen). Die Phänomenologie des Wachstums. Eine Philosophie des produktiven Lebens zwischen Natur und Technik.

Wahrnehmung

Das seit dem 16. Jahrhundert nachweisbare Wort ›Wahrnehmung‹ enthält ebenso wie das ältere Verb ›wahrnehmen‹ (mhd. ›war nehmen‹, ahd. ›wara neman‹) als ersten Bestandteil das untergegangene Substantiv ›Wahr‹ (mhd. ›war‹, ahd. ›wara‹ »Aufmerksamkeit, Acht«). Die ursprüngliche Bedeutung von ›wahrnehmen‹ lautet daher »einer Sache Aufmerksamkeit schenken«; eine etymologische Verbindung zu ›Wahrheit‹ liegt nicht vor.

Im 18. Jahrhundert werden Beschreibungen von medizinisch relevanten Sachverhalten (als Übersetzung des lateinischen ›observatio‹) als ›Wahrnehmungen‹ bezeichnet.¹ Daneben enthält das Wort als Übersetzung des alten Terminus ›Perzeption‹ eine spezifische erkenntnistheoretische Bedeutung, die sich besonders im Zuge der Rezeption von I. Kants Schriften etabliert. Erst im 19. Jahrhundert tritt die sinnesphysiologische Bedeutung in den Vordergrund.² Als *terminus technicus* etabliert sich der Ausdruck seit Ende der 1860er Jahre; er wird dann gleichermaßen von physiologischer³ und psychologisch-philosophischer Seite⁴ beansprucht.

Antike: Täuschbare Erkenntnisquelle

In erkenntnistheoretischer Hinsicht wird der Prozess der Wahrnehmung seit der Antike vor allem hinsichtlich seiner Verlässlichkeit für die Erlangung von richtigen Vorstellungen thematisiert. Skeptiker, die die Zuverlässigkeit der Wahrnehmungen bezweifeln, verweisen auf die leichte Täuschbarkeit der Sinne und die ständige Veränderung des Wahrgenommenen; sie qualifizieren die Wahrnehmung daher als ein im Vergleich zu Denken und Vernunft minderwertiges Erkenntnisvermögen – oder sprechen, wie Platon, der Wahrnehmung ganz ab, eine Art von Wissen oder eine Quelle von Erkenntnis zu sein.⁵

Nach vorsokratischer Auffassung verfügen alle Lebewesen einschließlich der Pflanzen über die Fähigkeit zur Wahrnehmung (›αἴσθησις‹).⁶ Konturiert wird der Begriff durch seine Oppositionsstellung zum Vermögen des Denkens oder Verstehens. Alkmaion macht die Differenz von Wahrnehmen und Verstehen zum Kriterium der Unterscheidung von Tier und

Stimulus (lat.) 723

Sinnesorgan (Bonaventura 1253-57;

Thomas von Aquin 1254-56) 723

Exzitation (15. Jh.) 731

Wahrnehmung (16. Jh.) 717

Stimulation (Ranchin 1624) 724

Irritabilität (Glisson 1654) 724

Reiz (Anonymus 1752) 723

Reizbarkeit (Anonymus 1753) 725

Erregbarkeit (Ploucquet 1782) 725

Orientation (Tourtual 1827) 732

Auslösung (Lotze 1842) 730

Signalreiz (Wundt 1880) 732

Suchbild (von Uexküll 1933) 729

Schlüsselreiz (Lorenz 1935) 731

Angeborener Auslösemechanismus (AAM)

(Tinbergen 1951) 729

Mensch: Die Tiere könnten zwar wahrnehmen, nur der Mensch aber verstehen.⁷ Empedokles stellt sich die Wahrnehmung als das Aufnehmen von kleinen Partikeln vor, die von einem Ding der Außenwelt ausströmen; je nach Sinnesqualität unterscheiden sich die Partikel und die Poren der aufnehmenden Sinnesorgane dabei in ihrer Größe, so dass es je nach Sinnesqualität zu einer spezifischen Erregung eines Organs kommt (↑Empfindung).⁸

Bei Aristoteles ist die Wahrnehmung der Lebewesen Ausdruck eines eigenen Seelenvermögens (›αἰσθητικὸ‹), das neben dem Vermögen der Ernährung und des Denkens steht.⁹ Die Wahrnehmung entsteht nach Aristoteles durch ein Zusammenwirken zwischen der Seele und dem äußeren Objekt: Das Objekt hinterlässt einen Abdruck in der Seele, wobei aber keine Materie übertragen wird; vergleichbar ist die Wahrnehmung nach Aristoteles daher mit dem Abdruck eines Siegels im Wachs.¹⁰ Das Konzept der Wahrnehmung bezieht sich bei Aristoteles sowohl auf Akte des passiven Aufnehmens von Sinnesdaten als auch der aktiven begrifflichen Verarbeitung des Aufgenommenen. Verbunden ist mit der Wahrnehmung die Fähigkeit des Unterscheidens; er nennt sie daher eine »kritische Fähigkeit« (›δύναμις κριτική‹).¹¹ Dieses Vermögen charakterisiert nach Aristoteles alle Tiere und ist damit nicht an eine Sprachkompetenz gebunden.

Lebewesen im eigentlichen Sinne sind für Aristoteles nur solche Wesen, die auch über Wahrnehmungen verfügen, so heißt es bei ihm: »das Lebewesen aber ist primär durch die Sinneswahrnehmung«¹². Obwohl Aristoteles den ↑Pflanzen auch ein Leben zuspricht, erkennt er sie doch nicht als Lebewesen an, weil sie über kein Wahrnehmungsvermögen verfügen würden.¹³ Zur Wahrnehmung sind die Pflanzen

Die Wahrnehmung ist der Prozess, in dem Aspekte der physikalischen oder chemischen Eigenschaften von Gegenständen oder Ereignissen der Umwelt durch einen Organismus aufgenommen, verarbeitet und intern repräsentiert werden; auch das Ergebnis dieses Vorgangs wird Wahrnehmung genannt. In der Wahrnehmung erhält ein Organismus Informationen über seine Umwelt, um diese zur Steuerung seines Verhaltens zu nutzen.

nach Aristoteles deshalb nicht in der Lage, weil sie kein vermittelndes (Sinnes-) Organ besitzen würden. Anders als die ↑Tiere, die durch ihre »Mitte« die Fähigkeit der Unterscheidung und Distanzierung von einem Objekt hätten, würden die Pflanzen unmittelbar die Einwirkung der Materie erleiden.¹⁴ Pflanzen scheinen für Aristoteles allein Elementengemische zu sein, »denen ein Tastsinn ebensowenig zukommt wie dem Element Erde selbst« (Ingensiep 2001).¹⁵ Die Pflanze erhält demzufolge ihre Nahrung quasi von selbst aus dem Boden, ohne dass sie wie die Tiere aus einem Angebot etwas auswählen muss. Weil sie aber nicht wählen muss, sind für sie kein Gefühl, kein Begehren und keine Wahrnehmung notwendig; diese Vermögen hängen für Aristoteles unmittelbar zusammen.¹⁶

Der Ausschluss der Pflanzen aus dem Reich der Lebewesen bei Aristoteles kann damit begründet werden, dass für ihn Wahrnehmen und Fühlen das Leben eigentlich ausmachen; insofern die Pflanzen darüber nicht verfügen, sind sie also nicht als Lebewesen anzusehen.¹⁷ Nicht ganz konsistent ist die aristotelische Position allerdings insofern, als er auch den Pflanzen das Vermögen der Ernährung zuschreibt und dieses wiederum an die Fähigkeit zur Wahrnehmung knüpft. Denn die Ernährung kann sich Aristoteles nicht anders als über Sinne, genauer den Tastsinn, vermittelt denken. Weil aber alle Wesen, denen Leben zukommt, sich ernähren, müssen sie nach Aristoteles auch alle zumindest über den Tastsinn verfügen. Ausdrücklich spricht Aristoteles jedoch allein den »Lebewesen« (d.h. wohl allein den Tieren) den Tastsinn zu: »Alle Lebewesen scheinen den Tastsinn zu haben«¹⁸, und dieser wird bestimmt als »die Wahrnehmung der Nahrung«¹⁹. In Auseinandersetzung mit dieser Passage bei Aristoteles bemerkt A. Caesalpino 1593, dass ein Lebewesen, das vollständig des Tastsinns (»sensu tactu«) beraubt sei, sich nicht ernähren könne.²⁰ Im Gegensatz zu den anderen Wahrnehmungssinnen, von denen Aristoteles das Gesicht, das Gehör und den Geruch nennt²¹, ist der Tastsinn für ihn eine universale Einrichtung der Lebewesen: Es »kann ohne den Tastsinn kein Lebewesen bestehen«²². Die Pflanzen müssten bei Aristoteles also zumindest insoweit eine Verarbeitung sinnlicher Eindrücke leisten, als sie sich ernähren.

Funktional ordnet Aristoteles die Wahrnehmung der Tiere und des Menschen zunächst der Selbsterhaltung unter; allerdings sei allein der Tastsinn um des bloßen *Existierens* willen da, die anderen Sinne (Gesichts-, Gehör- und Geruchssinn) seien auch auf das *Gut-Existieren* gerichtet.²³ Mit U. Dierauer lässt sich daher sagen, dass bei Aristoteles »Wahrnehmung

und Empfindung schon bei Tieren einen Eigenwert haben, selbst wenn sie bloß der Ernährung und Fortpflanzung dienen«.²⁴ Die Wahrnehmung ist damit nicht nur funktional auf die Funktionen des Überlebens gerichtet, sondern auch umgekehrt: das Überleben dient der Wahrnehmung (als »Eigenwert«). Ein Tier ist nach Aristoteles an seiner Wahrnehmung erlebnismäßig beteiligt.

Das Vermögen der Wahrnehmung wird von Aristoteles an einigen Stellen seines Werks in die Nähe der Vernünftigkeit gerückt.²⁵ Andererseits unterscheidet Aristoteles aber doch meist scharf zwischen Wahrnehmung auf der einen Seite und vernünftiger Einsicht, Denken und Verstehen auf der anderen Seite und schreibt erstere allen Tieren zu, zweiteres aber nur wenigen, in erster Linie dem Menschen.²⁶ Insofern die Wahrnehmung bei Aristoteles als die Empfindung der Veränderung des eigenen Körpers (durch eine äußere Einwirkung) verstanden wird, liegt ihr eine reflexive Struktur zugrunde. A. Hilt spricht daher von der »Reflexivität der Lebendigkeit« und einer »Selbstempfindlichkeit« in jedem Akt der Wahrnehmung.²⁷

Die über die verschiedenen Sinnesmodalitäten gewonnenen Sinneseindrücke stehen in der aristotelischen Wahrnehmungstheorie nicht unvermittelt nebeneinander. Aristoteles nimmt vielmehr eine Koordination der verschiedenen Sinneseindrücke zu einer einheitlichen Dingvorstellung an. So assoziiere ein Hund die optische Wahrnehmung eines Hasen mit dessen guten Geschmack und der Lust am Fressen.²⁸ Auch zu einer gewissen Allgemeinvorstellung sind die Tiere danach wohl in der Lage, wenn Aristoteles dies an anderer Stelle aber doch bestreitet, weil er den Tieren eine Vernunft im Sinne der Fähigkeit zur Bildung von Allgemeinbegriffen abspricht.²⁹

Auch nach der stoischen Lehre besteht die Wahrnehmung in einem Abdruck der Dinge in der Seele (»*τυπωσις εν ψυχῇ*«).³⁰ Bei der Wahrnehmung strömt nach dieser Lehre ein Pneuma in das Sinnesorgan, das die Erregung verursacht. Zentral für die stoische Auffassung ist die Vorstellung von der Vermittlung der Außenwahrnehmung über die Selbstwahrnehmung: Jede Wahrnehmung von äußeren Gegenständen erfolgt demnach vermittelt über eine Selbstbeziehung, insofern das Lebewesen die äußeren Gegenstände allein durch deren Einwirkungen auf sich selbst feststelle.³¹ Auch die zweckmäßige Bewegung der Organe sei nur möglich, weil die Lebewesen diese wahrnehmen würden, also aufgrund einer Selbstwahrnehmung.³²

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Im 12. Jahrhundert beschreibt Adelard von Bath die Wahrnehmung als eine Bewegung des *spiritus* vom Gehirn durch die Nerven zu den Sinnesorganen, von dort zu dem betrachteten Körper und über die Sinnesorgane wieder zurück in den Körper.³³ Für die mechanistischen Ansätze der frühneuzeitlichen Naturforscher und Philosophen wird eine solche Auffassung leitend zur Analyse der Wahrnehmungsprozesse.

In der neuzeitlichen philosophischen Terminologie bezeichnet ›Wahrnehmung‹ (›Perzeption‹) nicht allein den Akt des Aufnehmens von Aspekten der Eigenschaften einer Struktur oder eines Ereignisses aus der Umwelt, sondern auch deren Weiterverarbeitung durch höhere geistige Vermögen. Zumindest die subjektive Leistung der Aufmerksamkeit (mhd. ›war‹) ist an der Wahrnehmung beteiligt und unterscheidet sie von einem bloßen Eindruck. Diese terminologische Bestimmung hat bereits antike Vorgänger, insofern die Wahrnehmung als intellektueller Akt³⁴ oder als aktive Tätigkeit der Seele³⁵ interpretiert wird. In der Neuzeit vertritt T. Campanella 1638 ausdrücklich die Meinung, jede Wahrnehmung sei mit einem Urteilsakt verbunden.³⁶ R. Descartes interpretiert die Wahrnehmung als Beziehung der Empfindung auf ein äußeres Objekt (›Des perceptions que nous rapportons aux objets qui sont hors de nous‹).³⁷ Die klare und distinkte Wahrnehmung steht bei Descartes in einem Zusammenhang mit der Wahrheit.³⁸ Auch für J. Locke besteht die Wahrnehmung wesentlich in einer Übertragung von Bewegungen: In der Wahrnehmung werden die Bewegungen der äußeren Gegenstände auf die Sinnesorgane übertragen und von den Nerven bis zum Gehirn weitergeleitet, in dem sie Empfindungen auslösen, die dann als Wahrnehmungen auf die Objekte bezogen werden.³⁹

Wahrnehmung bei Pflanzen?

Zu Kontroversen über die Natur der Wahrnehmung geben Beschreibungen der Blattbewegungen der ›Sinnpflanze‹ (*Mimosa pudica*) Anlass, die in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts erfolgen. Auf der traditionellen Vorstellung aufbauend, dass den Pflanzen nicht die Fähigkeit zur Wahrnehmung zukommt, gibt F. Bacon eine rein mechanische Erklärung dieser Bewegungen und spricht den Pflanzen – im Gegensatz zu den Tieren – explizit eine Sinnlichkeit (›sense‹) und freiwillige Bewegung (›voluntary motion‹) ab.⁴⁰ Andere Autoren, so z.B. T. Browne oder H. Power, sind dagegen durchaus der Meinung, dass die Reaktion der Sinnpflanze auf Reize eine Sinnlichkeit (›natural sensation‹) der Pflanzen beweise.⁴¹ Diese Kontroverse bestimmt das ganze 17. Jahrhundert und

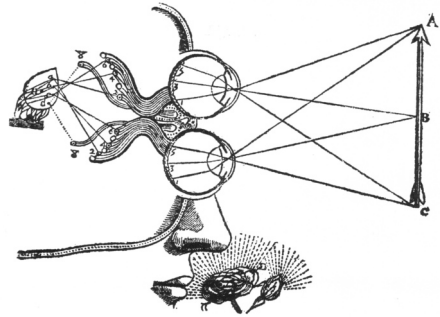


Abb. 565. Die optische und olfaktorische Wahrnehmung des Menschen, dargestellt als Rezeption äußerer Gegenstände nach physikalischen Gesetzen, vermittelt durch die Sinnesorgane und verarbeitet durch das Gehirn (aus Descartes, R. (1632). *Traité de l'Homme* (Œuvres XI (Paris 1986), 119-202: Fig. 35).

wird sowohl von biologischer⁴² als auch philosophischer⁴³ Seite geführt.

J. Locke neigt auf der einen Seite dazu, den Pflanzen jede Form von sinnlicher Wahrnehmung (›sensation‹) abzuspochen und ihre Bewegungen als einen rein mechanischen Vorgang anzusehen (›bare Mechanism‹).⁴⁴ Er vergleicht die Bewegungen der Pflanzen mit anorganischen Vorgängen wie dem Verkürzen eines Seils bei Feuchtigkeit.⁴⁵ Die Wahrnehmung kann nach Locke als eine Fähigkeit verstanden werden, die die Grenze zwischen Tieren und Pflanzen markiert (›Perception [...] puts the distinction betwixt the animal Kingdom, and the inferior parts of Nature‹).⁴⁶ Locke gibt auch einen Grund für das Fehlen des Wahrnehmungsvermögens bei Pflanzen (und manchen Tiere wie Muscheln) an: Sie benötigen diese nicht, weil sie nur bei einem Lebewesen sinnvoll sei, das auch zur Fortbewegung befähigt sei (›What good would Sight and Hearing do to a Creature, that cannot move it self to, or from the Objects, wherein at a distance it perceives Good or Evil?‹).⁴⁷

G.W. Leibniz ist auf der anderen Seite der Meinung, dass auch die Pflanzen eine Art der Wahrnehmung (›perception‹) und Begehrung (›appetition‹) besitzen (↑Bedürfnis).⁴⁸ Aus der Wahrnehmungsfähigkeit der Pflanzen (und Tiere) folgt aber für Leibniz noch nicht, dass sie auch denken können, weil dieses Reflexion (›reflexion‹) voraussetze. Er unterscheidet zwischen einem vorbewussten (›perception‹) und einem bewussten Wahrnehmen (›appercevoir‹).⁴⁹

Wahrnehmung als Leistung eines Subjekts

Zu einer erneuten Betonung der Subjektleistung im Akt der Wahrnehmung kommt es in der deutschen Philosophie am Ende des 18. Jahrhunderts. Für I.

Kant bildet die Sinnlichkeit neben dem Verstand eine der beiden Säulen der Erkenntnis. Über die Sinnlichkeit werde ein Gegenstand als Anschauung gegeben; zu einer Wahrnehmung werde diese, wenn sie mit Bewusstsein verbunden ist: »Das erste, was uns gegeben wird, ist Erscheinung, welche, wenn sie mit Bewußtsein verbunden ist, Wahrnehmung heißt.«⁵⁰ Durch ihre Assoziation mit Bewusstsein hat ›Wahrnehmung‹ bei Kant einen ausgeprägten reflexiven Aspekt. In seiner ›Logik‹ schreibt Kant: »Der erste Grad der Erkenntniß ist: sich etwas vorstellen; Der zweite: sich mit Bewußtsein etwas vorstellen oder wahrnehmen (*percipere*)«.⁵¹ Wahrnehmen (*Percipere*) und sogar mit anderen Wahrnehmungen vergleichen-Können, d.h. in Kantischer Terminologie *Kennen* (*noscere*), gesteht Kant an dieser Stelle auch den Tieren zu. Allein die Fähigkeit zum Kennen mit Bewusstsein (Erkennen), mit Verstand (Verstehen), mit Vernunft (Einsicht) und mit Vernunft *a priori* (Begreifen) spricht er ihnen ab (so dass er sich in Bezug auf die Bewusstseinsbeteiligung hier in einen Widerspruch verwickelt hat).

In F.W.J. Schellings Philosophie des Organischen spielt das Verhältnis von Organismus und Außenwelt (†Umwelt) eine zentrale Rolle. Nach Schelling besteht »das Wesen alles Organismus in der Erregbarkeit«⁵²; die »Erregung durch äußere Einflüsse« sei »die negative Bedingung des Lebens«⁵³. Im Laufe des Lebens eines Organismus konstatiert Schelling eine allmähliche Abnahme der Erregbarkeit, verbunden mit einer Zunahme an Tätigkeit. Es bestehe somit ein Wechselverhältnis zwischen Rezeptivität und Aktivität, Erregbarkeit und Tätigkeit. Durch das Absinken der Rezeptivität erlange der Organismus eine »immer größere Unabhängigkeit von den Einflüssen der äußeren Natur«⁵⁴. Diese zunehmende Unabhängigkeit reicht nach Schelling soweit, dass der Organismus damit sein Verhältnis zur Außenwelt unmöglich macht und sich schließlich die Grundlage seiner eigenen Existenz entzieht: »die Lebensthätigkeit ist die Ursache ihres eignen Erlöschens. Sie erlischt, sobald sie von der äußern Natur unabhängig, d.h. für äußere Reize unempfänglich zu werden anfängt, und so ist das Leben selbst nur die Brücke zum Tode«⁵⁵.

Für G.R. Treviranus ist 1802 auch der allgemeine biologische Begriff des Reizes durch eine Wechselwirkung von Organismus und Umwelt (»Aussenwelt«) bestimmt, und nicht durch eine einseitige Wirkung seitens der Umwelt. Er nennt Reize allgemein »Produkte einer Wechselwirkung der Reizbarkeit und der Aussenwelt«.⁵⁶

Auch im 19. Jahrhundert wird die Wahrnehmung meist nicht als einfache Abbildung eines äußeren

Gegenstandes, sondern als dessen objektivierende Verarbeitung verstanden.⁵⁷ B. Bolzano argumentiert 1837 in seiner ›Wissenschaftslehre‹, eine Wahrnehmung enthalte bereits ein Urteil. Von den Urteilen über Gegenstände seien die Wahrnehmungsurteile allein insofern unterschieden, als sie »das urteilende Wesen selbst zu ihrem Subjecte haben«: »Soll man von Jemand sagen, daß er die Rose, die vor ihm steht, *wahrgenommen* habe; so muß er das Urtheil: Ich sehe eine Rose, gefällt haben«.⁵⁸ Auch für Tiere gilt nach Bolzano die enge Verbindung von Wahrnehmungs- und Urteilsfähigkeit: »Daß jede Wahrnehmung ein Urtheil sey, gilt meines Erachtens so allgemein, daß wir selbst Thieren, sofern wir ihnen ein Wahrnehmungsvermögen beilegen, auch ein Vermögen zu urtheilen [...] zugestehen müssen«.⁵⁹ Nach J.H. Fichte geht die Wahrnehmung über das bloß passive Empfinden hinaus und liefert eine Umsetzung der Empfindungsinhalte in objektive Eigenschaften eines Realen; sie besteht also in einem Schluss auf die Außendinge.⁶⁰

Der Physiologe H. von Helmholtz argumentiert in den 1870er Jahren, es gebe keine unmittelbare Wahrnehmung eines Gegenstandes, sondern diese sei immer vermittelt über eine Nervenerregung; jede Wahrnehmung enthalte ein Denken (»Schlusstheorie der Wahrnehmung«).⁶¹ Die Wahrnehmungsinhalte bildeten daher kein einfaches Abbild der Außenwelt, sondern werden durch von Helmholtz vielmehr als »Zeichen« beschrieben, »deren besondere Art ganz von unserer Organisation abhängt«.⁶² Sie seien aber doch »Zeichen von Etwas« und lieferten damit zwar nicht direkt eine Abbildung eines Geschehens, sondern ein »Gesetz dieses Geschehens«, insofern die regelmäßigen Relationen zwischen Ereignissen der Welt repräsentiert würden.⁶³ In einem Handbuch formuliert von Helmholtz später: »die Sinnesempfindungen sind für unser Bewußtsein Zeichen, deren Bedeutung verstehen zu lernen unserem Verstande überlassen ist«.⁶⁴ Von Helmholtz hat nicht nur zur theoretischen Klärung des Wahrnehmungskonzepts beigetragen, er ist Mitte des 19. Jahrhunderts auch einer der Pioniere der Erforschung der Wahrnehmungsprozesse mittels sinnesphysiologischer Methoden.⁶⁵

»Spezifische Sinnesenergie«

Die physiologischen Mechanismen der Entstehung qualitativer Unterschiede der verschiedenen Sinnesmodalitäten (Sehen, Hören, Riechen, Schmecken, Tasten) werden seit Mitte des 18. Jahrhunderts diskutiert. Bereits C. Bonnet nimmt dabei 1764 an, dass die Besonderheit einer Sinnesart an der Spezifität der jeweiligen Nervenfasern hängt: »Chaque sens

renferme donc probablement des fibres spécifiquement différentes. Ce sont autant de petits sens particulier, qui ont leur manière propre d'agir.«⁶⁶ Als Ergebnis seiner nervenphysiologischen Experimente stellt auch C. Bell 1811 fest, dass die Sinnesqualität an die Art des gereizten Nerven gebunden ist: »an impression made on two different nerves of sense, though with the same instrument, will produce two distinct sensations«.⁶⁷ Zu einem prägnant formulierten Gesetz, dem Gesetz der »spezifischen Sinnesenergien«, fasst J. Müller diese Beobachtungen 1826 zusammen. Nach diesem Gesetz ist die Qualität der Sinnesempfindungen von der Art des beteiligten Sinnesorgans abhängig.⁶⁸ In seinem späteren »Handbuch der Physiologie« formuliert Müller zehn Thesen zur Spezifität der Nerven. Die fünfte These lautet: »Die Sinnesempfindung ist nicht die Leitung einer Qualität oder eines Zustandes der äusseren Körper zum Bewusstsein, sondern die Leitung einer Qualität, eines Zustandes eines Sinnesnerven zum Bewusstsein, veranlasst durch eine äussere Ursache, und diese Qualitäten sind in den verschiedenen Sinnesnerven verschieden, die Sinnesenergieen«.⁶⁹ Insofern die Wahrnehmungsinhalte in dieser Interpretation nicht direkt als Abdrücke der Umwelt, sondern als Ergebnisse einer organabhängigen physiologischen Verarbeitung (mit dem Ergebnis spezifischer »Sinnesenergieen«) gedeutet werden, gibt Müller damit sowohl eine Erklärung für die Täuschungsanfälligkeit der Wahrnehmung als auch ihre subjektive Erlebnisqualität. Müllers »Gesetz der spezifischen Sinnesenergieen« hat im Laufe des 19. Jahrhunderts viele Verfeinerungen und Abwandlungen erfahren; in seinen Grundzügen ist es aber bis in die Gegenwart gültig.⁷⁰ Eine Variante des Gesetzes bildet H. Lotzes Theorie der »Localzeichen« von 1852. Nach dieser Theorie erhält »jede Erregung vermöge des Punktes im Nervensystem, an welchem sie stattfindet, eine eigenthümliche Färbung«.⁷¹

Weber-Fechnersches Gesetz

Eines der wenigen allgemeinen Gesetze der Wahrnehmung besteht in dem Zusammenhang zwischen der Stärke eines Reizes und der Fähigkeit, Unterschiede zwischen zwei Reizen zu bemerken. E.H. Weber formuliert dazu 1834 das Gesetz, dass das Verhältnis der »Unterschiedsschwelle«, d.h. der wahrnehmbaren Differenz zwischen zwei Reizstärken zur absoluten Reizstärke eine Konstante ist: Je stärker ein Reiz ist, desto größer müsse der Unterschied sein, um eine Differenz verschiedener Reizintensitäten wahrzunehmen.⁷² G.T. Fechner verallgemeinert dieses Gesetz insofern, als er die Intensität einer Empfindung

als den Logarithmus des Quotienten von zwei miteinander verglichenen Reizstärken bestimmt. Wörtlich formuliert er: »Die Grösse der Empfindung (γ) steht im Verhältnisse nicht zu der absoluten Grösse des Reizes (β), sondern zu dem Logarithmus der Grösse des Reizes, wenn dieser auf seinen Schwellenwerth (b), d.i. diejenige Grösse als Einheit bezogen wird, bei welcher die Empfindung entsteht und verschwindet«; es gilt also für die Größe einer Empfindung: $\gamma = k \log \beta/b$. Den verhältnismäßigen Reizwert β/b bezeichnet Fechner als »Fundamentalwert des Reizes«.⁷³ Der Grad einer Empfindung bemisst sich demnach an einem relativen Maßstab; Unterschiede sind das, was Wahrnehmungen bestimmen. Bestätigt werden konnte dieses Gesetz für akustische und optische Reize mittlerer Stärke.

Wahrnehmung und Empfindung

Die Titel zur Bezeichnung der Verarbeitungsschritte in der Aufnahme eines Sinnesdatums aus der Umwelt werden nicht einheitlich verwendet. Im Vergleich einiger Autoren lässt sich sogar eine Umkehrung der Bedeutungen konstatieren. Für Leibniz etwa ist die Empfindung (»sentiment«) das höherstufige Erkenntnisvermögen, weil sie im Unterschied zur Perzeption (»perception«) mit Erinnerung verbunden sei.⁷⁴ Damit schließt er in gewisser Weise an T. Hobbes an, für den 1655 die Sinnlichkeit (»sensus«) ein Gedächtnis sowie eine Vergleichung und Beurteilung (»iudicatio«) von Erscheinungsbildern (»phantasmata«) voraussetzt.⁷⁵ Bei Leibniz kann sich das, was er »Perzeption« nennt, ohne Denken (»pensée«) und ohne Reflexion (»reflexion«) vollziehen⁷⁶; sie komme daher bei den Tieren ebenso wie bei den Pflanzen vor⁷⁷.

Im Laufe des 19. Jahrhunderts kehrt sich das Verhältnis zwischen »Empfindung« und »Wahrnehmung« insofern um, als nicht die Wahrnehmung, sondern die Empfindung als die erste Stufe des über Sinne vermittelten Umweltkontaktes des Organismus verstanden wird (etwa in Helmholtz' Schlusstheorie der Wahrnehmung; s.o.). Für den frühen Ethologen G.J. Romanes spielt bei Wahrnehmungen, nicht aber bei Empfindungen, eine vorhergegangene Erfahrung und eine Wiedererkennung eine Rolle: »Empfindung [»sensation«] schließt daher keine intellektuelle, vom Bewusstsein verschiedene Fähigkeit in sich, wogegen die Wahrnehmung [»perception«] das notwendige Vorkommen eines intellektuellen oder erkennenden Prozesses, wenn auch von der einfachsten Art, bedingt«.⁷⁸ Im psychologischen Zusammenhang hat sich an dieser begrifflichen Konstellation kaum etwas geändert: Von Psychologen werden (sensorische) *Empfindungen* als die erste Stufe der Verarbeitung ei-

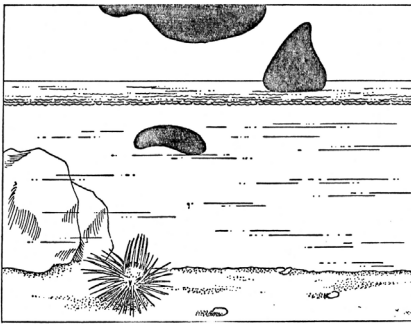
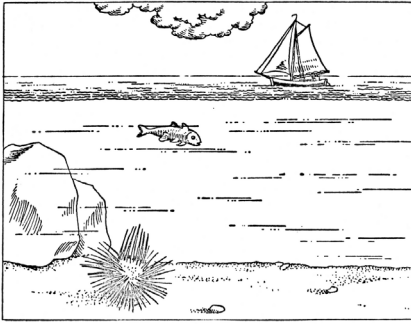


Abb. 566. Umgebung (oben) und Umwelt (unten) eines Seeigels (aus Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten (Hamburg 1956): 53).

nes Sinnesdatums verstanden. *Wahrnehmungen* bilden die zweite Stufe, die eine innere Repräsentation eines Gegenstandes, das sogenannte *Perzept*, enthalten. Die letzte Stufe, die *Klassifikation*, besteht in der Einordnung des Perzepts in bekannte Kategorien.⁷⁹

Wahrnehmung und »Umweltlehre«

Die Wahrnehmungsphysiologie des 20. Jahrhunderts ist nachhaltig durch die Arbeiten J. von Uexkülls geprägt.⁸⁰ Von Uexküll weist in seinen Arbeiten einerseits darauf hin, dass die Organismen verschiedener Arten in sehr unterschiedlichen sinnlichen Welten leben (ihren jeweiligen ↑»Umwelten«), dass aber andererseits die eingeschränkte Sinnlichkeit gerade die Sicherheit ihrer Reaktionen garantiert. Die selektive Wahrnehmung führt also zu einer Verengung der Welt zur Umwelt und ermöglicht damit erst das angemessene Verhalten in dieser Umwelt: »Die Ärmlichkeit der Umwelt bedingt aber gerade die Sicherheit des Handelns, und Sicherheit ist wichtiger als Reichtum.«⁸¹ Von Uexküll erläutert die Einschränkung der Wahrnehmungswelt besonders am Beispiel der Zecke, die selektiv nur auf Buttersäure reagiert, um an ihre Wirte zu gelangen.

Die Erkenntnis der sehr selektiven Reaktion von vielen Organismen auf spezifische Reize bildet außerdem die Grundlage für die Untersuchungen zur Wirksamkeit von innerartlichen Signalen wie dem roten Bauch des Stichlings oder dem roten Fleck am Schnabel der Silbermöwe (s.u.: »Angeborener Auslösemechanismus«).⁸²

Dass manchen Tieren trotz ihrer artspezifischen Wahrnehmungswelten aber auch ganz andere sinnliche Welten offenstehen als dem Menschen, belegen zahlreiche sinnesphysiologische Studien im 20. Jahrhundert. Zu den bekanntesten zählen der Nachweis durch K. von Frisch, dass Honigbienen auch ultraviolettes Licht und die Polarisation des Lichts wahrnehmen können⁸³ sowie der Nachweis der Echolotung von Fledermäusen durch D. Griffin und R. Galambos⁸⁴.

Biosemiotik

Um eine theoretische Klärung des Wahrnehmungsbegriffs bemüht sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts der Ansatz der Biosemiotik (↑Kommunikation). Im Rahmen dieses Ansatzes werden Wahrnehmungsvorgänge als Zeichenprozesse analysiert, die eine dreistellige Relation verkörpern: Eine Wahrnehmung ist immer eine Wahrnehmung von etwas durch etwas als etwas. In jeder Wahrnehmung liegt damit die Bezugnahme eines *Subjektes* auf ein *Objekt* unter Hervorbringung einer *Repräsentation*. Mit einem solchen Verständnis von Wahrnehmung ist ein Wahrnehmungsvorgang an ein physiologisches (z.B. neuronales) System gebunden, in dem die Repräsentation stattfindet. Akteur der Wahrnehmung ist damit nicht das Sinnesorgan allein, sondern das Sinnesorgan (z.B. das Auge) in Verbindung mit einem Verarbeitungssystem (Nervenzentrum). Außerdem liegt dieser Konzeption zufolge in einer Wahrnehmung im Unterschied zu einer ↑Empfindung der Bezug auf etwas vor, das von dem Wahrnehmenden (dem Subjekt oder Organismus) verschieden ist.

Biologischer Begriff?

Fraglich ist bis in die Gegenwart, ob »Wahrnehmung« überhaupt ein autochthoner Begriff der Biologie sein kann oder ob er nicht immer schon ein durch ein bewusstseinstheoretisches Modell der Erkenntnis informiertes Konzept ist, das eine Wissensregulation und Objektivierung beinhaltet. In diese Richtung argumentiert 1998 W. Flach. Er ist der Auffassung, die neurophysiologische Analyse des Wahrnehmungsgeschehens müsse in enger Korrelation mit einer epistemologischen Wahrnehmungs- und Kognitionsforschung stehen. Eine rein biologische Ana-

lyse könne nicht gelingen, weil »die Bestimmung der Wahrnehmung oder allgemein der Kognition alles andere als positive Bestimmung ist. Sie ist Bestimmung im Kontext der Geltungsreflexion. Gemäß diesem Kontext ist die Wahrnehmung wie die Kognition überhaupt als Wissen zu begreifen. Qua Wissen sind sie in den Status der Reflexivität gerückt. Wissen ist in diesem ebenso wissendes wie gewußtes, ebenso objektive wie subjektive, ebenso apodiktische wie kontingente Bestimmung, ebenso Eigenheitsbezug, wie Fremdbezug, wie die Vereinigung von Eigenheits- und Fremdbezug, Gemeinschaftsbezug.«⁸⁵ Mit dieser begrifflichen Klärung und Festlegung des Wahrnehmungsbegriffs auf ein Reflexionswissen ist allerdings noch nicht geklärt, welche biologischen Vorgänge bei Menschen und Tieren angemessen als ›Wahrnehmung‹ bezeichnet werden können. Die weite Verbreitung der in der Biologie entwickelten Alternativausdrücke wie ›Reiz‹ oder ›Auslösemechanismus‹ legt jedenfalls nahe, dass es Biologen sinnvoll erscheint, zur Bezeichnung der elementaren Perzeptionsprozesse von Lebewesen auf den in erkenntnistheoretische Bezüge eingebundenen und mit philosophischen Diskussionen beladenen Begriff der Wahrnehmung zu verzichten.

Sinnesorgan

Eine terminologische Bezeichnung für Sinnesorgane findet sich bereits in den Hippokratischen Schriften⁸⁶ und bei Aristoteles⁸⁷ (»αἰσθητήριον«). Die lateinische Bezeichnung *organa sensuum* hat sich in der Scholastik etabliert, so z.B. Mitte des 13. Jahrhunderts bei Bonaventura⁸⁸ und Thomas von Aquin⁸⁹; später verwendet sie auch A. Vesal in seiner Beschreibung der Anatomie des menschlichen Körpers von 1543⁹⁰. Die deutschen Wörter *Sinnorgan* (Tetens 1777; Selle 1777)⁹¹, *Sinnesorgan* (Herbst 1782)⁹² oder *Sinneswerkzeug* (Faber 1768: »Sinnes-Werkzeugen«)⁹³ sind seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts in Gebrauch. L. Oken definiert 1833: »Sinnorgane sind die äußeren Theile, welche empfinden, deren Grundlage mithin das Nervensystem ist.«⁹⁴

Nach der in der Antike dominierenden Auffassung verfügen Pflanzen über keine Sinneswahrnehmung und damit auch über keine Sinnesorgane. Diese Einschätzung beginnt sich jedoch zu ändern, seitdem genauere Untersuchungen über die gerichteten Bewegungen bei Pflanzen vorgenommen werden (↑Selbstbewegung). C. Darwin vergleicht die Wurzelspitze der Pflanzen, die sich in ihrem gerichteten Wachstum an der Schwerkraft orientiert, mit dem Gehirn eines niederen Tieres und ist der Ansicht, sie erhalte Ein-

drücke von den Sinnesorganen (»sense-organs«).⁹⁵ Dieser Vergleich trifft anfangs auf Widerspruch, später wird es in der Botanik aber durchaus üblich, von Sinnesorganen bei Pflanzen zu sprechen. So ist der Botaniker H. von Guttenberg 1917 der Auffassung, die für die Schwerkraft empfindlichen Zonen der Wurzelspitze könnten »mit Recht als Sinnesorgane im physiologischen Sinne bezeichnet werden.«⁹⁶

In dem so genannten »Nomenklaturstreit« der Sinnesphysiologie um die Wende zum 20. Jahrhundert schlugen T. Beer, A. Bethe und J. von Uexküll zur Vermeidung subjektiv-psychologischer Begriffe u.a. vor, auf den Terminus ›Sinnesorgan‹ ganz zu verzichten und stattdessen von *Rezeptoren* zu sprechen und außerdem den Ausdruck *Perzeption* durch *Rezeption des Reizes* zu ersetzen⁹⁷ – Vorschläge, die sich nicht haben durchsetzen können.

Reiz

Das im 18. Jahrhundert gebildete Wort ›Reiz‹ ist das Abstraktum zu dem Verb ›reizen‹ (mhd., ahd. ›reizen‹ »antreiben, locken, erregen«). Seit Mitte des 18. Jahrhunderts erscheint es im physiologischen Kontext (Anonymus 1752: »Man kan mit dem Reize der Nerve den Lauf des Blutes beschleunigen«⁹⁸). Zwar ist im 18. Jahrhundert die ästhetische Bedeutung des Wortes die geläufigere; es hat daneben aber zunehmend auch eine sinnesphysiologische Verwendung im Sinne der Erregung der Nerven durch eine über die Sinnesorgane vermittelte Wirkung eines äußeren Objekts (vgl. z.B. Kant 1798: »eine Empfänglichkeit für gewisse Objecte äußerer Sinnenempfindungen von der besonderen Art, daß sie bloß subjectiv sind und auf die Organe des Riechens und Schmeckens durch einen Reiz wirken«⁹⁹).

Der Reizbegriff enthält ein Modell der natürlichen Verursachung des Verhaltens von Organismen, das einerseits nicht den Bezug zu höheren geistigen Instanzen wie einer Seele oder einem Bewusstsein herstellt und andererseits die organischen Bewegungen von rein mechanischen Vorgängen abgrenzt.

Stimulus und Stimulation

Terminologisch ist die spezifisch organische Auslösung von Bewegungen mit dem Ausdruck *Stimulus* verbunden. Er findet sich bereits im klassischen Latein im Sinne von »Stachel (-stock zur Anspornung von Tieren)« und in der übertragenen Bedeutung »Ansporn, Anstachelung«.¹⁰⁰ Im physiologischen Kontext der Verdauung verwendet J. Fernel Mitte des 16. Jahrhunderts das Wort – bereits in engem Zusammenhang mit Ausdrücken für Prozesse der

Reizung (»Hac enim solent intestina ad fæcum deiectionem quasi adhibito stimulo acui & irritari, ipsæ autem fæces subflauo colore infici«¹⁰¹). Zu einem spezifischen Fachbegriff entwickelt er sich allerdings (ebenso wie das deutsche Wort »Reiz«) erst im 18. Jahrhundert. Für den Prozess der Terminologisierung sind die experimentellen Untersuchungen entscheidend, in denen sich spezifische Reaktionen nach bestimmten Reizungen an Versuchstieren zeigten.¹⁰²

Der von »stimulus« abgeleitete Terminus *Stimulation* wird anfangs allgemein im Sinne von »Anregung zu einer Aktivität« verwendet (Ranchin 1624: »Cela se fait par stimulation & mordication d'autant que la salure irrite la faculté expultrice«¹⁰³; Lovell 1661: »a continual stimulation to evacuate, caused, by a continual stimulation, of the expulsive faculty«¹⁰⁴; Cheyne 1724: »Stimulation on the Organs of Concoction«¹⁰⁵; Blackmore 1726: »Disorder and Disturbance in the Blood and Spirits, by too strong an Impulse and excessive Stimulation«¹⁰⁶). Erst Ende des 18. Jahrhunderts bedeutet er die Anregung eines Organs zu einer spezifischen Reaktion.¹⁰⁷

Die mechanistische Physiologie des 17. Jahrhunderts kommt noch weitgehend ohne einen auf das Organische beschränkten Reizbegriff aus. Es wird kein prinzipieller Unterschied darin gesehen, wie lebende und unbelebte Körper auf äußere Einflüsse reagieren.¹⁰⁸ Descartes schreibt äußeren Einwirkungen zwar eine wichtige Rolle für die physiologischen Prozesse zu,¹⁰⁹ er kommt aber in seiner Physiologie des menschlichen Körpers weitgehend ohne den Reizbegriff aus. Er spricht von »Wahrnehmungen« (»perceptions«) der Organe und sagt von den Nerven, sie seien durch die Objekte erregt (»excité«¹¹⁰) (vgl. auch seine Lehre von der Selbsterregung der Seele¹¹¹). Ein fester Terminus für das Bewegungsauslösende (z.B. »irritation« oder »stimulation«) findet sich bei Descartes aber nicht.

Glisson: Irritabilität

Wichtige Bedeutung für eine Theorie der Funktionen des Organismus gewinnt der Begriff des Reizes in der Irritabilitätsphysiologie des späten 17. und des 18. Jahrhunderts. Innerhalb dieser Theorien sind die Reize Auslöser der Veränderung von Organen und können durch den natürlichen Einfluss anderer Organe oder durch den menschlichen Experimentator bedingt sein. In einem im Wesentlichen naturphilosophischen und nicht auf Experimenten aufbauenden Entwurf ist es 1654 F. Glisson, der die Lehre der Irritabilität begründet. Die Wurzeln dieser Lehre lassen sich bis in die römische Antike zurückverfolgen: Galen erklärt die Abgabe verschiedener Flüssigkeiten

des Körpers aus der Irritabilität der Organe, d.h. ihrer Fähigkeit, störende Körper abzusondern.¹¹² Auch das Wort hat antike Wurzeln: Apuleius nennt die leichte Erregbarkeit oder das Gefühl des Zorns, das nach Platon im Herzen sitzt, »irritabilitas«¹¹³; es ist abgeleitet von dem verbreiteteren »irritatio« »Anregung, Stimulation«.

Glisson, auf den die neuzeitliche Verwendung zurückgeführt wird, gebraucht das Wort zunächst im Zusammenhang mit der Abgabe der Galle aus der Leber.¹¹⁴ Allgemein stellen für Glisson die beweglichen Fasern des Körpers keine selbsttätigen Organe dar, sondern sie bedürfen für ihre Bewegung einer Anregung von außen. Jede Faser verfüge daher über die Fähigkeit zur Wahrnehmung (»perceptio«) von Reizungen (»irritatio«; Glisson spricht in anderen Schriften auch von engl. »stimulate«).¹¹⁵ Die Fähigkeit zur Reizbarkeit nennt Glisson die *Irritabilität* (»irritabilitas«) der Faser.¹¹⁶ Die Fasern des Herzens z.B. werden nach Glisson durch einen Reiz, der vom Blut ausgeht, zur Kontraktion veranlasst. Jeder Reizungsvorgang zerfällt nach Glisson in drei Phasen: die Empfindung des Reizes durch die Faser (»perceptio«), das Anschreiben der Faser (»appetitus«) und schließlich die Bewegung (»motus«). In einer Abhandlung aus dem Jahr 1677 unterscheidet Glisson drei Arten der Reizung (»irritatio«): eine erste, die in der Natur der Faser liegt (»naturalis«), eine zweite, die durch Empfindung äußerer Einwirkungen entsteht (»sensitiva«) und eine dritte, die durch das willkürliche Begehren des Tiers reguliert wird (»ab appetitu animali regulata«).¹¹⁷ Nach erfolgreicher Anwendung auf die Faser bezieht Glisson das Prinzip der Irritabilität später auch auf andere Teile des Körpers wie Knochen, Fett und Blut.¹¹⁸

Aufgrund von empirischen Untersuchung untermauert G. Baglivi die Reizlehre zu Beginn des 18. Jahrhunderts. Er verwendet zwar nicht den Ausdruck »irritabilitas«, spricht aber von einem »stimulus«.¹¹⁹ Die wichtigste Rolle in der Physiologie und Pathologie Baglivis kommt den festen Teilen des Körpers zu (»Solidarpathologie«); die Rolle der Reize besteht im Wesentlichen darin, diese festen Teile in Bewegung zu setzen. Empirische und spekulative Elemente sind in der Analyse Baglivis eng miteinander verwoben.

A. von Haller: Irritabilität vs. Sensibilität

Erst A. von Haller stellt die Reizlehre seit den 1740er Jahren auf eine methodisch saubere empirische Grundlage. Reizbar sind für Haller solche Teile eines Körpers, die sich bei Berührung oder bei anderen äußeren Einwirkungen (durch Hitze oder Chemikalien) verkürzen. Die Reizbarkeit ist damit an die Mus-

keln gebunden und wird von der Empfindlichkeit, die eine seelische Vorstellung einschließt und über die Nerven vermittelt wird, unterschieden.¹²⁰ Jede Reizung ist nach Haller also mit der Kontraktion eines Muskels und damit einer Bewegung verbunden. Die Reizbarkeit sieht Haller als eine Eigenschaft der Muskeln selbst an; wie er experimentell zu belegen versucht, erfolgt sie unabhängig vom Gehirn und von den Nerven, die den Muskel versorgen.¹²¹ Zwischen der Reizbarkeit der Muskeln und der Empfindlichkeit der Nerven besteht bei Haller kein unmittelbarer Zusammenhang. Eine terminologische Verschränkung in der Beschreibung der beiden Phänomene besteht nur insofern, als auch Nerven nach Haller gereizt werden können (und der Reizleitung dienen), auch wenn sie selbst keine eigentliche Reizbarkeit im Sinne der Verkürzungsfähigkeit haben.¹²² Im Gegensatz zu dem klaren Kriterium der Verkürzungsfähigkeit für die Reizbarkeit hat die Empfindlichkeit der Nerven bei Haller keine klare operationale Grundlage (↑Empfindung).

Die Definitionen Hallers sind für die zweite Hälfte des 18. Jahrhunderts sehr einflussreich. Im Anschluss an Haller wird die Reizbarkeit als ein zentrales Kennzeichen des Lebens interpretiert. Einer von Hallers Schülern, J.G. Zimmermann, ist der Auffassung, in der Reizbarkeit vollziehe sich das Leben; wird sie aufgehoben, dann werde auch das Leben aufgehoben.¹²³

Reizbarkeit der Nerven, Organe oder Zellen

Im Gegensatz zu den Bestimmungen Hallers setzt es sich aber schon in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts durch, die Reizbarkeit als eine Eigenschaft nicht der Muskeln, sondern der Nerven zu verstehen (z.B. 1779 bei C.L. Hoffmann; vgl. Tab. 303).¹²⁴ Der Reizbegriff wird nicht wie bei Haller unmittelbar mit dem Phänomen der Bewegung in Verbindung gebracht, sondern diese gilt vielmehr als eine Folge der Reizung. Es kommt also insofern Bewegung in die Terminologie, als nicht allein den Muskeln, sondern auch (und in erster Linie) den Nerven eine Reizbarkeit zugeschrieben wird. J.A. Unzer sieht es als eine Eigenschaft jedes Nerven an, dass er gereizt werden kann. Die Reizung der Nerven könne dabei entweder durch psychische Vorstellungen oder durch physische Einwirkungen erfolgen.¹²⁵ Nicht nur eine Bewegung, auch eine Empfindung kann Folge einer Reizung sein, wie es ausdrücklich 1795 bei C.H. Pfaff heißt.¹²⁶ Pfaff stellt in klarer Weise die *Irritabilität* (Reizbarkeit) der Muskeln und Nerven der *Kontraktilität* (Verkürzungsfähigkeit) der Muskeln gegenüber.

Noch am Ende des 18. Jahrhunderts wird der Reizbegriff aber weiter ausgedehnt, weil nicht allein den Nerven (und Muskeln), sondern überhaupt jedem Organ Reizbarkeit zugeschrieben wird. Die Reizung von außen ist nach J.C. Reils Darstellung von 1796 eine Notwendigkeit für die Aktivität jedes Organs (vgl. Tab. 303). Jede äußere Erscheinung, die eine Veränderung in einem Organismus hervorrufen kann, bildet nach Reil einen Reiz. Die nächste Etappe in der Ausweitung des Reizbegriffs wird Mitte des 19. Jahrhunderts mit der Anerkennung der Reizbarkeit als zentrale Eigenschaft der Zellen erreicht. Besonders R. Virchow bemüht sich um die Erklärung aller Erscheinungen des Lebens und der Krankheiten auf der Ebene der Zellen und deren Erregung: »Jede Lebensthätigkeit setzt eine Erregung, wenn Sie wollen, eine Reizung, voraus. Daher erscheint uns die Erregbarkeit der einzelnen Theile als das Kriterium, wonach wir beurtheilen, ob der Theil lebe oder nicht lebe.«¹²⁷ Nicht allein über die Nervenleitung oder andere elektrobiologische Phänomene wird die Reizbarkeit damit definiert.

Terminologisches: Reizung, Empfindung, Erregung
Haller verwendet in seinen physiologischen Schriften die Ausdrücke ›irritabilitas‹ und ›sensibilitas‹. Übersetzt wird dies seit Anfang der 1750er Jahre mit **Reizbarkeit** (›Reizbarkeit‹) und ›Empfindlichkeit‹ (Anonymus 1753: ›die Reizbarkeit der muskulösen Fiber‹¹²⁸; Kästner 1754: ›die Muskeln sich, wegen ihrer Reizbarkeit zusammenziehen‹¹²⁹). Im medizinischen Kontext etabliert sich daneben am Ende des Jahrhunderts der Ausdruck **Erregbarkeit** (Ploucquet 1782: ›[Es] besitzt die Muskularfaser eines lebenden Thieres die eigene Kraft, sich auf einen gegebenen Reiz merklich zu verkürzen, oder zusammenzuziehen, welche Eigenschaft die Reizbarkeit, Erregbarkeit, Irritabilität genannt wird‹¹³⁰). Der Ausdruck steht Ende des 18. Jahrhunderts besonders im Kontext der ›Erregungstheorie‹ von Krankheiten, die von dem schottischen Arzt J. Brown 1780 formuliert (›Brownianismus‹) und aufgrund ihrer Einfachheit sehr populär wird: Krankheiten beruhen demnach auf einer zu geringen oder zu starken Erregbarkeit eines Menschen. Brown verwendet in seinen lateinischen Schriften den Ausdruck ›incitabilitas‹¹³¹, in der englischen Übersetzung von 1788 ›Excitability‹¹³²; dieser wird 1795 ins Deutsche als ›Erregbarkeit‹¹³³ oder ›Reizfähigkeit‹¹³⁴ übersetzt; im Französischen erscheint er 1802 als ›excitabilité‹¹³⁵.

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird es aufgrund der hallerschen Begriffsbestimmungen möglich, auch den Pflanzen eine Reizbarkeit zuzu-

1. Reizbarkeit als Kontraktibilität der Muskeln

»Denjenigen Teil des menschlichen Körpers, welcher durch ein Berühren von außen kürzer wird, nenne ich reizbar« (von Haller 1752, 14).

2. Reizbarkeit als Eigenschaft der Nerven

»Das Reizen ist [...] nichts anderes, als das Würcken (actio) in einen empfindlichen Theil« (Hoffmann 1779, 72).

»[Wir wollen] alles das unter dem gemeinschaftlichen Namen eines Reizes zusammenfassen, was durch seine Einwirkung auf empfindliche Theile oder reizbare Theile Empfindungen oder Zuckungen erregt« (Pfaff 1795, 300).

3. Reizbarkeit als nervenunabhängige Eigenschaft aller Organe

»Die tierischen Organe müssen, wenn sie wirken sollen, durch eine äußere Ursache zur Tätigkeit bestimmt werden. Die äußere Ursache, die durch ihren Einfluß die eigentümliche Tätigkeit des Organs erregt, wird ein Reiz (stimulus, irritamentum); die Tätigkeit des Reizes und die Reaktion des Organs eine Reizung; die passiven Veränderungen, die die Reize in den Organen bewirken, Eindrücke (impressiones) genannt. Diese Eigenschaft tierischer Organe, daß sie sich durch eine äußere Ursache bestimmen lassen, ihren gegenwärtigen Zustand durch sich selbst zu verändern, heißt Reizbarkeit. Reizbar ist ein Teil, der gereizt werden kann; der Empfänglichkeit für Reiz besitzt und durch Reize sich bestimmen läßt, sich in die ihm eigentümliche Tätigkeit zu versetzen« (Reil 1796; Leipzig 1910: 46).

»Nicht allein die äusseren Lebensreize, welche das Leben unterhalten, veranlassen zu organischen Wirkungen. Alles, was die materielle Zusammensetzung und das Gleichgewicht der Vertheilung imponderabler Materien in den organischen Theilen stört, kann auch die Action der Organismen und Organe verändern. Diese Veränderung nennt man Reaction, wenn sie lebhaft ist; die Einwirkung, welche die Reaction von Seiten des Organismus hervorbringt, nennt man Reizung, Irritation, und die verändernde Ursache Reiz, Irritamentum. Die Reaction gegen einen Reiz ist immer eine Lebenserscheinung, eine Aeusserung einer organischen Eigenschaft des Organismus (Müller 1833/37, 54).

4. Reizbarkeit als Eigenschaft lebender Zellen

»Die Reizbarkeit ist [...] eine Eigenschaft und demnach ein Kriterium jeder lebenden Zelle und jedes lebenden Zellenderivates, nicht bloß einzelner bevorzugter oder höher organisirter Theile, wie etwa der Nerven, der Muskeln oder des Eies. Diese Eigenschaft äussert sich dadurch, dass das lebende Element (die vitale Einheit) durch Einwirkungen, welche ihm von aussen d.h. entweder von anderen Elementen oder Theilen desselben Organismus, oder von ganz fremden Körpern her zukommen, zu gewissen Thätigkeiten (Actionen, Reactionen) bestimmt werden kann« (Virchow 1858, 7).

5. Reize als Auslöser energiegeladener Mechanismen

»Reizbarkeit ist überhaupt die Eigenschaft eines Körpers, durch Einwirkung einer Ursache zur Entwicklung einer mechanischen oder chemischen Bewegung veranlaßt zu werden, deren Richtung, Kraft, Grösse, Form und Dauer nicht einfach den einwirkenden Ursachen entspricht« (Lotze 1842, Leipzig 1885: 166).

»[Die] Besonderheit der lebenden Gewebe, unabhängig von der Natur des Reizes stets in derselben Art zu reagieren [...] erklärt sich dadurch, daß in den Organen ein zur Tätigkeit bereiter, aber gehemmter Mechanismus durch den physikalischen oder chemischen Einfluß, welchen wir Reiz nennen, freigegeben, ausgelöst wird« (DuBois-Reymond 1886, 24).

»Unter Reiz verstehe ich jede äussere Veränderung, die auf lebende Substanz so einzuwirken vermag, dass diese selbst mit einer Veränderung im Ablaufe ihrer Lebensvorgänge reagiert« (Mangold 1923, 265).

6. Reize als auslösende Ursachen organspezifischer Aktivitäten

»Wenn ein Umwelteinfluß eine biologische Reaktion auslöst, so nennen wir ihn einen ›Reiz‹, die primäre biologische Antwort ›Erregung‹ und die Fähigkeit zu dieser Antwort der Zelle ›Erregbarkeit‹ « (Reichel & Bleichert 1962, 3).

»Reiz«: »die auslösende Ursache für die Entfaltung und Abänderung der Eigenaktivität eines Organs« (Möller 1975, 70; in Anlehnung an Rothschild 1959/63, 295).

Tab. 303. Phasen in der Entwicklung der Begriffe ›Reiz‹ und ›Reizbarkeit‹ (Einteilung in Anlehnung an Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit“ und „Reiz“).

schreiben.¹³⁶ Die Kontroverse ist damit auf die Frage verschoben, ob den Pflanzen auch eine Empfindungsfähigkeit (Sensibilität; ↑Empfindung) und ein ↑Bewusstsein zukomme.

Im 19. und 20. Jahrhundert werden die Ausdrücke ›Reizbarkeit‹ und ›Erregbarkeit‹ häufig synonym verwendet. Tendenziell wird die Reizbarkeit eher auf die Fähigkeit des Empfangens von Reizen bezogen, die Erregbarkeit dagegen auf die Fähigkeit zur Reaktion auf Reize. H.D. Henatsch schlägt dagegen 1962

vor, ›Erregbarkeit‹ als Oberbegriff zu ›Irritabilität‹ (Reizaufnahmefähigkeit) und ›Exzitabilität‹ (Fähigkeit zur Reizbeantwortung) zu verwenden.¹³⁷ Nach einem anderen Vorschlag, der sich an der Wortverwendung in der Mitte des 20. Jahrhunderts orientiert, soll ›Reizbarkeit‹ allgemein »die Fähigkeit biologischer Strukturen zu Reaktionen gegenüber Außeninflüssen« bezeichnen, ›Erregbarkeit‹ dagegen »die spezielle Fähigkeit zur Erregung im elektrophysiologischen Sinn.«¹³⁸ ›Reizbarkeit‹ ist danach also der

allgemeinere Begriff, der auf Prozesse der Auslösung von biologischen Aktivitäten bezogen ist, ohne an ein bestimmtes biologisches Substrat, wie z.B. Nerven, gebunden zu sein. Oder, wie H.-J. Möller 1975 definiert: »Reizbarkeit =_{def.} Eigenschaft lebender Systeme, auf physikochemische Einwirkungen biologisch zu reagieren«. ¹³⁹ Im Sinne dieser Reaktion sind Reize als alle äußeren Einflüsse zu bestimmen, die eine biologische Reaktion auslösen. »Reiz« ist also ein Konzept, das immer auf eine spezifische biologische Reaktion bezogen ist.

Reize als spezifisch biologische Phänomene

Die experimentellen Untersuchungen der Erregungs- und Bewegungserscheinungen an Organismen tragen im 18. Jahrhundert zur Konzipierung eines spezifisch biologischen Reizbegriffs bei. Für D. Hartley ist es 1749 das Kennzeichen biologischer Reaktionen auf Reize, dass sie von der Geschichte der vorhergehenden Reizungen abhängen. ¹⁴⁰ R. Whytt versucht 1751 den starren Dualismus von vernünftigem Willen und mechanischer Bewegung als Ursache von Verhalten zu überwinden, indem er als eine dritte Kategorie die »Bewegung durch einen Stimulus« einführt. ¹⁴¹ Diese sei durch die Bedürfnisse des Körpers, d.h. sein Streben nach Selbsterhaltung, bestimmt. Weil die Reaktion des Organismus auf äußere Reize nicht wie in einem leblosen Körper immer gleich erfolgt, sondern von seinen internen Bedingungen abhängt, sind die stimulusgeleiteten Bewegungen damit einerseits von den rein mechanischen Bewegungen unterschieden. Andererseits sind sie durch ihre physiologische Bezogenheit auf die Erfordernisse des Körpers auch von den freien Willenshandlungen abgehoben. Whytt bemerkt auch, dass einige Verhaltensweisen, wie z.B. der Speichelfluss, sowohl durch Sinneswahrnehmungen als auch durch Vorstellungen ausgelöst werden können. Beide Formen der Auslösung, die physisch-sinnliche und die psychisch-mentale, fasst Whytt als *stimulus* zusammen. Er entwickelt damit ein rein funktionales Stimuluskonzept, das nicht die Art der Verursachung, sondern allein die besonderen Effekte auf den Organismus zu seiner Grundlage hat. ¹⁴² Die Behauptung der Äquivalenz von sinnlichen und mentalen Mechanismen der Auslösung von organischen Bewegungen wird später v.a. durch die Versuche an dekapierten Tieren unterstützt. Solche Versuche werden am Ende des 18. Jahrhunderts u.a. von J.A. Unzer ¹⁴³ durchgeführt und zeigen, dass viele stereotype Bewegungsabläufe auch von Tieren ohne Kopf – und das heißt ohne Beteiligung der im Gehirn lokalisierten Seele oder des Geistes – nach Reizungen ausgeführt werden (↑Verhalten/Reflex).

Die Interpretation dieser Ergebnisse lautet, dass auch die mentalen Vorstellungen nicht anders wirken als die physischen Reizungen des Experimentators. Im Hinblick auf die Auslösung der Bewegungen gelten die Seele und die physische Manipulation damit als funktional äquivalent. ¹⁴⁴

Von einfachen Reizen zu Reiz-Reaktions-Ketten

Durch die Analysen Whytts und Unzers wird der Reizbegriff aus seinem Kontext der Laboruntersuchungen, in der er bei Haller steht, gelöst und auf jede, auch natürliche Formen der Bewegungsauslösung übertragen. Eine weitere Einbindung in die Untersuchung des natürlichen Verhaltens von Organismen erhält er, indem komplexere Verhaltensabläufe über den Begriff des Reizes beschrieben und erklärt werden. Das Resultat einer Reaktion wird dabei als Reiz für die nachfolgende Reaktion postuliert, so dass das Verhalten insgesamt als *Reiz-Reaktions-Kette* interpretiert werden kann. Vorläufer der in diese Richtung laufenden Entwicklung ist Ende des 18. Jahrhunderts E. Darwin, der in seiner »Zoonomia« (1794-96) von einer Assoziation einzelner Reiz-Reaktions-Schemata ausgeht. Darwin spricht von »Verkettungen der thierischen Bewegungen«, die durch »wiederholte successive Reizungen« hervorgebracht werden. ¹⁴⁵ Ein Reiz (»stimulus«) kann dabei nicht allein durch ein äußeres Ereignis, sondern auch durch eine innere Vorstellung gegeben sein.

Eine scharfe Entgegensetzung des durch natürliche Triebe bedingten und durch äußere Reize ausgelösten Verhaltens der Tiere und dem (zumindest auch) durch Vernunft bestimmten Handeln des Menschen nimmt I. Kant vor. Die Willkür im Verhalten der Tiere ist nach Kant durch einen »sinnlichen Antrieb« oder »stimulus« bestimmbar; sie steht damit im Gegensatz zu den durch Freiheit bestimmten Handlungen des Willens, in denen die Vernunft selbst praktisch werde. ¹⁴⁶

Im 19. Jahrhundert spielt der Reizbegriff nicht nur für die Erklärung einfacher und komplexer Verhaltensweisen eine wichtige Rolle, er ist vielmehr auch in Analysen der Auslösung anderer organischer Phänomene gebräuchlich. So kommt für J. Müller den äußeren Reizen eine Funktion in der Auslösung der ontogenetischen ↑*Entwicklung* zu. Die »ruhende Lebenskraft« im Keim bedürfe zu ihrem Fortbestehen zwar keiner äußeren Reize, »wohl aber das entwickelte und sich äussernde Leben«. ¹⁴⁷ Unter »Lebensreizen« versteht Müller allgemein lebensnotwendige äußere Ereignisse der Umwelt eines Organismus, die er sich als »äusseren Impuls für den Gang des Räderwerks der ganzen Maschine« vorstellt. ¹⁴⁸ Die

Reizwirkung bildet nach Müller aber nicht einen einfachen von außen nach innen führenden Reiz-Reaktions-Zusammenhang, sondern die Reize stünden (bei Tieren) vielmehr auch im Kontext einer inneren Verursachung: »die thierischen Bewegungen erfolgen nicht bloss durch Wirkungen des Reizes auf reizbare Theile, sondern aus innern Bestimmungen von nicht beweglichen Theilen, den Nerven, auf bewegliche«. ¹⁴⁹

Reizbarkeit des Zytoplasmas

Mit der Etablierung der Zellenlehre als übergreifender biologischer Theorie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden auch die physiologischen Reizerscheinungen auf zytologischer Ebene untersucht. Mit der Feststellung der Reizbarkeit des Zytoplasmas wird die Reizbarkeit zu einer universellen Eigenschaft des Lebendigen erklärt. Älteren Positionen, wie etwa die Lamarcks, die den Pflanzen eine Reizbarkeit absprechen, wird mit dem Hinweis begegnet, dass auch Pflanzen aus Zellen zusammengesetzt und allein insofern bereits reizbar seien. Der Pflanzenphysiologe W. Pfeffer bezeichnet die Reizbarkeit 1893 ausdrücklich als »eine fundamentale Eigenschaft aller lebendigen Substanz« ¹⁵⁰, so dass »die Reizbarkeit überhaupt nicht von dem Begriffe des Lebens zu trennen« sei. ¹⁵¹ In den vielen im 20. Jahrhundert gegebenen Lebensdefinitionen, die eine Liste von Merkmalen des Lebendigen liefern, taucht die Reizbarkeit als eine der am häufigsten genannten Eigenschaften der Lebewesen auf (↑Leben: Tab. 164).

Einteilung der Reize

Einen Versuch der Einteilung der Reize unternimmt J. Massart 1902. Er gliedert die nicht-nervösen Reize (v.a. für die Pflanzenphysiologie) zunächst in »innere Reize«, die durch das Alter oder die Form (Einfluss der Spitze, Polarität, Krümmung) bedingt sein können, und in »äußere Reize«. Letztere umfassen mechanische Reize (Schwere, Flüssigkeitsstrom, Kompression, Berührung, Erschütterung, Zug), physikalische Reize (Licht, Dunkelheit, Wärme, Kälte, Herzsche Wellen (Langwellen), Elektrizität, Osmotischer Druck) und chemische Reize (Sauerstoff, pH-Wert, Narcotica, Wasser). ¹⁵²

Der Reizbegriff in der Verhaltensforschung

Der Reizbegriff dient im 18. und 19. Jahrhundert dazu, schwer operationalisierbare Begriffe wie den der Seele aus dem biologischen Begriffsapparat herauszuhalten. Festgehalten wird mit dem Reizbegriff aber an einem Modell der Verhaltensauslösung, das

nicht einfach eine mechanische Wirkung postuliert, sondern dem einzelnen Organismus eine entscheidende Rolle im Prozess der Initiation eines Verhaltens zuschreibt. Die organismuseigenen Selektions- und Verarbeitungsmechanismen bedingen es, dass allein spezifische Umweltereignisse als Reize wirksam werden. Die Analyse der Verhaltensauslösung hat damit nicht nur die Umweltsituation in Rechnung zu stellen, sondern auch den situativen Zustand des Organismus. Allein von Seiten des Organismus kann definiert werden, was als reaktionswirksamer Reiz gilt und was nicht. Dabei kann auch eine Modifikation der Wirksamkeit eines Reizes durch ↑*Lernen* erfolgen, wie seit Beginn des 20. Jahrhunderts besonders von Seiten des Behaviorismus betont wird. ¹⁵³

Deutlich hervorgehoben wird die Rolle der artspezifischen Ausstattung eines Organismus in der Konstitution eines Reizes in der Umweltlehre J. von Uexkülls. Ein Reiz besteht demnach nicht einfach in einem physikalischen Ereignis in der Umgebung eines Organismus. Vielmehr wird jeder Organismus als empfänglich allein für bestimmte Ereignisse konzipiert; er hat seine eigene »Merkwelt«, wie es von Uexküll formuliert (s.u.; ↑Umwelt). Ob etwas ein Reiz sei, zeige sich daher erst an der Reaktion eines Organismus. Damit ist nicht jede Einwirkung der Umwelt, die bei dem Organismus eine Veränderung hervorruft, schon ein Reiz (und auch nicht jede experimentelle »Reizung«), sondern nur eine solche, die – unter normalen Umständen – eine bestimmte, funktional zu erfassende Wirkung auf den Organismus hat. Oder, wie es R. Semon 1911 definiert: »Unter Reizen verstehen wir gewisse, von bestimmten Erfolgen begleitete Einwirkungen auf lebende Organismen. Damit ist bereits ausgedrückt, daß wir den Einwirkungen auf die Organismen nur dann Reizcharakter zuschreiben, wenn sie von ganz bestimmten Erfolgen begleitet sind. Der Erfolg charakterisiert den Reiz als solchen«. ¹⁵⁴ Ein Reiz stellt mehr als einen physikalischen Messwert dar: »Daher ist eine Kennzeichnung des Reizes nur in Berücksichtigung des Reizerfolges möglich. [...] Das Wesen des Reizes liegt nicht in ihm selbst, sondern in seiner Wirkung« (Schaxel 1922). ¹⁵⁵ Ein Reiz kann im Anschluss daran als das in der Umwelt liegende Komplement zum Verhalten eines Organismus verstanden werden: Kein Reiz ohne Verhalten.

Im Rahmen der seit Ende des 19. Jahrhunderts sich konstituierenden Verhaltensforschung (↑Ethologie; Verhalten) wird zwar immer wieder versucht, den Reizbegriff durch die Rede von *inneren Reizen* von einem umweltbezogenen auf ein umfassenderes Konzept auszuweiten, so dass jedes Verhalten als Re-

aktion auf einen Reiz gedeutet werden kann. Die nie ganz abgelegte Umweltreferenz in der Vorstellung eines Reizes führt aber letztlich doch zu seiner Ablösung durch andere Konzepte. Für K. Lorenz, einen der Gründungsväter der Vergleichenden Verhaltensforschung, ist es rückblickend seine Kenntnis von der *Spontaneität* der Auslösung von Verhaltensweisen auch unabhängig von Umweltreizen und das Insistieren von W. Craig, dass es Unsinn sei, von einer Reaktion auf Reize zu sprechen, die der Organismus aus der Umwelt nicht empfangen habe, die ihn auf Abstand zum Reizbegriff gehen lässt.¹⁵⁶ Lorenz akzeptiert daher lediglich einen unspezifischen, funktional durch die Wirkung eines Prozesses definierten Begriff des Reizes. Reize seien, so Lorenz 1978, »so ziemlich alle Einflüsse, die beim organischen System eine beobachtbare Antwort hervorrufen«.¹⁵⁷

In der Ethologie bildet ein Reiz aber nur einen Weg unter anderen für die Auslösung eines Verhaltens. Als entscheidende Größe für den Beginn eines Verhaltens gilt die intrinsische Motivation; unter Umständen kann ein Verhalten daher auch ohne äußere Reize initiiert werden (z.B. im Appetenzverhalten; ↑Bedürfnis). Reize werden daher in erster Linie als modifizierende Faktoren der Motivation gewertet.

Reize als Indizien und Symbole

Biosemiotisch bemerkenswert ist das Phänomen des Reizes, weil der verhaltensauslösende Reiz in vielen Fällen funktional nicht unmittelbar in Beziehung zu dem ausgelösten Verhalten steht. Ein Reiz hat daher semiotisch nicht selten den Status eines Indizes (Indexes) oder eines (konventionellen) Symbols. Dies ist in allen Fällen gegeben, in denen nicht derjenige Aspekt eines Gegenstandes als Reiz fungiert, der für den Organismus funktional ist: Aasgeruch kann für Aasfresser ein Lockmittel sein, auch wenn sie nicht den Geruch selbst konsumieren; die im Herbst verkürzte Tageslänge wirkt als Auslöser für den Vogelzug, auch wenn es nicht die kurze Tageslänge selbst ist, die die Vögel meiden.

Analog zu der auf Konventionen beruhenden Zeichenverwendung des Menschen kann es auch im Bereich der Natur zu einer arbiträren Verbindung von Zeichenaspekt und Funktionsaspekt kommen. In diesen Fällen sind die Reize bloße Symbole (↑Kommunikation). So stellen die artspezifischen Rachenzeichnungen von Jungvögeln, die für ihre Eltern einen Auslöser zum Füttern darstellen, komplexe Reize dar, die in keiner einfachen kausalen Relation zu dem Verhalten selbst stehen. Und die Farben von Blüten können futtersuchende Bienen anlocken, auch wenn die Farbe nicht das von ihnen konsumierte Gut ist.

Bei Reizen, die den Status eines Indizes haben (wie der Aasgeruch für Aasfresser), liegt eine Selektion nur auf Seiten des Reizempfängers vor; bei Reizen, die als (arbiträre) Symbole verstanden werden können (wie die Blütenfärbung für Bienen), besteht dagegen eine Selektion sowohl auf Seiten des Senders wie des Empfängers des Reizes.

Angeborener Auslösemechanismus (AAM)

Als zwischen Reiz und Reaktion vermittelnde Einrichtung der Organismen wird von den Vätern der modernen Ethologie, K. Lorenz und N. Tinbergen, der »Angeborene Auslösemechanismus« (AAM) postuliert. Die Grundlagen dieses Konzeptes werden in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts von J. von Uexküll gelegt.¹⁵⁸ Im Anschluss an erkenntnistheoretische Darstellungen Kants geht von Uexküll von einer Schematisierung der Wahrnehmung auch bei Tieren aus. Als ein *Schema* bezeichnet er allgemein ein Mittel, das dazu dient, »eine große Menge von Einzelercheinungen als eine gleichartige Einheit zu erkennen«¹⁵⁹. »Eine mit Hilfe eines Schemas geordnete Empfindungsgruppe ist ein Gegenstand«¹⁶⁰. Von Uexküll bedient sich schon hier eines semiotischen Vokabulars und sieht in einem Schema eine besondere Kombination »räumlicher Zeichen«¹⁶¹. Die Umwelt schließt nach von Uexküll alles das ein, was der Organismus *bemerkt*, – er spricht daher von der rezeptorischen *Merkwelt*, der er komplementär die effektorische *Wirkungswelt* oder *Wirkwelt* gegenüberstellt (↑Umwelt).¹⁶² Ein besonderes, die Wahrnehmung leitendes Schema nennt von Uexküll allgemein *Merkbild*, und er unterscheidet dabei ein *Suchbild* und ein *Suchton*.¹⁶³

Lorenz prägt 1935 zunächst den Ausdruck *angeborenes auslösendes Schema*¹⁶⁴, um die Auslösbarkeit eines Verhaltens durch eine verhältnismäßig einfache Reizkombination zu bezeichnen, wie er sie auch bei höheren Organismen findet. Er definiert ein »auslösendes Schema« allgemein als »[d]as einer auslösenden Reizkombination entsprechende rezeptorische Korrelat, also die Bereitschaft, spezifisch auf eine bestimmte Schlüsselkombination anzusprechen und durch sie eine bestimmte Handlungskette in Gang setzen zu lassen«.¹⁶⁵ Für Lorenz bildet nicht das ganze Objekt das Schema, sondern nur einzelne seiner Aspekte. Das gleiche Objekt kann daher in verschiedene Schemata einbezogen sein und damit verschiedene Verhaltensweisen auslösen. Auch Aspekte des Verhaltens können in Lorenz' Konzeption zu einem Schema eines anderen Organismus werden, so dass die Möglichkeit einer Sequenz von Verhaltensab-

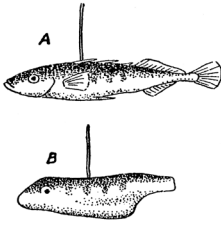


Abb. 567. Wirksamkeit von spezifischen Auslösern bei Stichlingen. Zwei Modelle eines weiblichen Stichlings: Oben ein Modell, das viele Merkmale des Fisches außer dem geschwollenen Abdomen aufweist; unten ein Modell, das dem Fisch wenig ähnelt, aber einen geschwollenen Bauch hat. Das untere Modell erweist sich als der effektivere Reiz für die Auslösung des Werbeverhaltens des Stichlingmännchens (aus Tinbergen, N. (1942). *An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibliotheca Biotheoretica* 1, 39-98: 68).

läufen zwischen zwei Organismen gegeben ist: Das Verhalten des einen wirkt in der Schematisierung des anderen jeweils als Auslöser. Insgesamt ist das Konzept der Auslösung für Lorenz' Verhaltenstheorie Mitte der 1930er Jahre von großer Bedeutung, weil es in seine mechanistischen Vorstellungen des Verhaltens und insbesondere in die Reflexkettentheorie integriert werden kann (↑Ethologie).¹⁶⁶

Tinbergen macht aus Lorenz' Begriff, der ein »rezeptorisches Korrelat« bezeichnet, ein Konzept, das einen internen Mechanismus des Organismus ausgliedert. Er bezeichnet diesen zunächst im Englischen als »Innate Releasing Mechanism (IRM)« und übersetzt dies später ins Deutsche als »angeborener auslösender Mechanismus«. Lorenz zieht dies als »angeborener Auslösemechanismus« zusammen¹⁶⁸; diese Bezeichnung verbreitet sich dann auch durch

die deutsche Übersetzung von Tinbergens Lehrbuch der Ethologie.¹⁶⁹ In der Konzeption von Tinbergen und Lorenz besteht der Angeborene Auslösemechanismus im Wesentlichen in einer Selektionseinrichtung, die aus einer komplexen Umweltsituation einige wenige für die Auslösung eines Verhaltens relevanten »Schlüsselreize« (s.u.) herausfiltert. Dieser »Mechanismus« kann in vielfältiger Weise in einem Organismus verkörpert sein. Er liegt nicht als strukturell geschlossene Einheit vor, sondern ist über alle Organe verteilt, die an der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizverarbeitung beteiligt sind. Oft erfolgt schon auf der Ebene der Sinnesorgane nicht nur eine Auswahl einer bestimmten Reizmodalität und -qualität (z.B. Licht eines bestimmten Wellenlängenbereichs), sondern auch eine Analyse und Verarbeitung der aufgenommenen Reize. Von den angeborenen, d.h. ohne vorherige individuelle Erfahrung wirksamen Auslösemechanismen können die durch Lernen erworbenen Auslösemechanismen (EAM) unterschieden werden, wie Lorenz schon 1935 bemerkt.¹⁷⁰

W. Schleidt schlägt 1962 vor, den Auslösemechanismus nicht als einfachen Reiz-Reaktions-Mechanismus zu verstehen, sondern als ein komplexes »System«, für das einige oder alle der folgenden Merkmale charakteristisch seien: »a) Selektivität für bestimmte Reize, b) Integration verschiedener Reize, c) Verknüpfung zwischen Reiz und Reaktion, d) Abhängigkeit von Stimmungen und e) Ankoppelung von Lernmechanismen.«¹⁷¹ In Form von Blockschaltbildern gibt Schleidt einen Überblick über die verschiedenen Möglichkeiten der Verschränkung von angeborenen und erlernten Komponenten in einem Auslösemechanismus.

Die Rede von Auslösemechanismen ist angelehnt an den älteren Begriff der *Auslösung*.¹⁷² Das Wort wird zunächst – seit dem 17. Jahrhundert – in der Bedeutung »Loslösung, Befreiung« verwendet. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts entwickelt sich der Ausdruck zu einem naturwissenschaftlichen Fachterminus, der die Einleitung eines Naturprozesses durch einen äußeren Anstoß bezeichnet.¹⁷³ Der Begriff wird unspezifisch verwendet und sowohl auf anorganische als auch organische Prozesse bezogen: Die Anregung eines chemischen Gemisches zu einer Reaktion durch eine Wärmezufuhr gilt ebenso als ein Phänomen der Auslösung wie der Beginn einer willkürlichen oder unwillkürlichen Bewegung als Reaktion auf eine Reizung.¹⁷⁴ Gerade solche Autoren, die sich um eine physiologische Fundierung der Analyse des Verhaltens von Organismen bemühen, verwenden den Ausdruck anfangs, so z.B. H. Lotze 1842 (»Auslösung der Tätigkeit«¹⁷⁵). Im reizphysiologischen Kontext

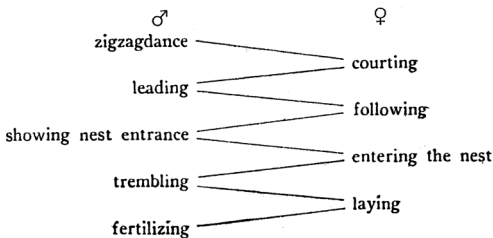


Abb. 568. Kette von Verhaltensweisen eines Männchens (links) und Weibchens (rechts) des Stichlings während des Prozesses der Fortpflanzung. Das Verhalten eines Partners dient jeweils als Auslöser für das nächste Verhalten eines Tiers (aus Tinbergen, N. (1942). *An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibliotheca Biotheoretica* 1, 39-98: 54).

verwendet E. Du Bois-Reymond das Verb ›auslösen‹ 1848.¹⁷⁶ Das Substantiv erscheint in diesem Zusammenhang wenig später (Meissner 1857: »zur Auslösung einer weit kräftigeren Muskelcontraction durch einen inducirten Strom veranlasst«¹⁷⁷). Das Hervorrufen einer charakteristischen Bewegung in einem Organismus nach einer Auslösung führt J.R. Mayer 1876 auf die Beteiligung eines *Auslösungsapparates* zurück.¹⁷⁸ Die Reize, die organische Bewegungen verursachen, nennt G. Jaeger 1878 »auslösende Momente für den Kraftwechsel«.¹⁷⁹ Ihre Wirkung beruht nach Jaeger auf einer »plötzlichen Störung des chemischen oder physikalischen Gleichgewichts im Protoplasma«.¹⁸⁰ Das Charakteristische von Vorgängen der Auslösung wird (dem Reizbegriff) folgend; vgl. Tab. 303) darin gesehen, dass eine äußere Ursache den *Anlass* für die Aktivierung einer Reaktion bildet – diese Reaktion ist aber organspezifisch und nicht durch die Art des Reizes determiniert. A. Mittasch spricht 1939 im Anschluss an Mayer von *Auslösungskausalität*.¹⁸¹

In den 1890er Jahren wird der Begriff der Auslösung von Tierphysiologen als wichtiges Konzept exponiert, das eine mechanistische Erklärung von Verhaltensweisen ermöglicht.¹⁸² Auch in der Pflanzenphysiologie etabliert sich der Begriff in der Untersuchung der pflanzlichen Bewegungen. W. Pfeffer will 1893 »das mystische Gewand« der Rede von Reizen »mit der Rückführung auf den klaren mechanischen Begriff der Auslösung« nehmen.¹⁸³ Reize sind für Pfeffer eine besondere Form von Auslösungen; die Auslösung sei der weitere Begriff, weil es auch im anorganischen Bereich Auslösungsvorgänge gebe, z.B. die von W. Ostwald als solche beschriebenen chemischen Katalysen.¹⁸⁴ Ostwald unterscheidet allerdings später die Katalysen von den Auslösungen, insofern letztere nicht allein Beschleunigungen eines Prozesses (also eben Katalysen) darstellen, sondern in der Ermöglichung einer anderen Reaktion in räumlicher Nähe bestehen.¹⁸⁵

Auf neurophysiologischer Ebene wird eine Auslösung als eine *Exzitation* bezeichnet. Das Wort ›excitatio‹ findet sich bereits im klassischen Latein, allerdings in anderer Bedeutung, nämlich im Sinne von »Lebendigkeit, Kraft«¹⁸⁶ oder »Ermunterung«¹⁸⁷. Auch im mittelalterlichen Latein hat das Wort noch nicht seine spezielle physiologische Bedeutung gewonnen.¹⁸⁸ Erst im frühen 15. Jahrhundert wird es im Sinne von »Anregung, in Bewegung Setzen« verwendet¹⁸⁹, ist aber insgesamt wenig verbreitet. D.R. Boullier beschreibt den Prozess der Wahrnehmung 1737 als das Wirken eines Anstoßes (›choc‹) von außen, der zur Auslösung von Bewegungen führe, die

wiederum die Erregung einer Vorstellung bewirkten (›excitent la Sensation‹).¹⁹⁰ Die Wahrnehmungsinhalte versteht Boullier also mechanistisch als Resultante von Bewegungen, die durch einen Anstoß von außen ausgelöst wurden (›les Sensations ne sont qu’une suite rapide de pensées ou perceptions confuses qui répondent à de petits mouvements très réguliers que le choc des objets extérieurs excite dans les organes‹).¹⁹¹ 1764 verwendet auch C. de Bonnet den Ausdruck in der Verbform, um damit die Anregung des Verhaltens eines Organismus durch äußere Reize zu bezeichnen (›Une perception présente à la Mémoire ne diffère point essentiellement de celle que l’objet excite‹).¹⁹²

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts etabliert sich der Ausdruck ›Exzitation‹ als physiologischer Terminus. Lamarck spricht im Rahmen seiner physiologischen Theorie der Bewegung von einer *Exzitation der Muskelbewegung* (›excitation du mouvement musculaire‹¹⁹³) und identifiziert darin eine *erregende Ursache* (›cause excitatrice des actions‹¹⁹⁴).

Schlüsselreiz

Bereits in seiner Erläuterung des Angeborenen Auslösenden Schemas aus dem Jahr 1935 spricht K. Lorenz von der »Schlüsselkombination« von Reizen, die diesem Schema zugrunde liege.¹⁹⁵ Kurz darauf führt er den Begriff des »Schlüsselreizes« ein und bezieht ihn auf Signale, die zwischen verschiedenen Organismen in der innerartlichen Kommunikation ausgetauscht werden. »Organe und Instinkthandlungen« sind es, die als Schlüsselreize zur Auslösung von Verhaltensweisen anderer Organismen dienen können.¹⁹⁶ Später wird das Konzept des Schlüsselreizes auf andere Reizkombinationen ausgeweitet; es

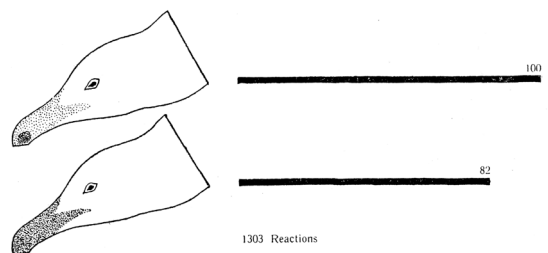


Abb. 569. Ergebnisse der Pickreaktion von Küken der Silbermöwe auf zwei Typen künstlicher Schnäbel: oben ein dem natürlichen Schnabel ähnliches Modell, unten ein Modell mit rotem Schnabel (aus Tinbergen, N. & Perdeck, C. (1950). On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick. *Behaviour* 3, 1-39.)

schließt dann auch solche ein, die nicht nur in der innerartigen Kommunikation, sondern z.B. auch für die Ernährung von Bedeutung sind. Tinbergen spricht allgemein von dem Auslöser und der »Summe seiner Schlüsselreize«.¹⁹⁷

Parallel zu Lorenz' Begriffsprägung führt E.S. Russell 1943 das etwa gleichbedeutende Konzept des *Signalreizes* (»sign stimulus«) ein.¹⁹⁸ Im Deutschen erscheint der Ausdruck »Signalreiz« im neurophysiologischen Kontext bereits seit den 1880er Jahren (Wundt 1880: »ausgelöst durch Signalreize, welche auf centripetalen Bahnen [...] dem Centrum [...] zugeleitet werden«).¹⁹⁹

Weil die Auslöser von Verhalten einige Eigenschaften haben, die in der Schlüssel-Schloss-Metapher nicht zum Ausdruck kommen – die Auslösbarkeit eines Verhaltens kann z.B. durch einen Überreiz oder durch die Kombination mehrerer Reize gegenüber der natürlichen Situation gesteigert werden – wird dafür plädiert, den Terminus *Signalreiz* oder *Kennreiz* vorzuziehen.²⁰⁰

Orientierung

Das seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts geläufige Wort »Orientierung« (franz., engl. »orientation«) bezieht sich anfangs auf die Platzierung und Ausrichtung einer Kirche nach Osten (zum Orient). Es wird im 19. Jahrhundert darüber hinaus in verschiedenen anderen Kontexten verwendet, z.B. in der Kartografie und Marine. Wichtig für die Ausweitung der Bedeutung des Begriffs ist I. Kants Schrift »Was heißt sich im Denken orientieren?« von 1786.

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Verb in der übertragenen Bedeutung der räumlichen Verortung des eigenen Körpers in einem umfassenden Bezugssystem gebraucht (Nugent 1781: »S'orienter, [...] to consider where one is«²⁰¹; Anonymus 1791: »S'orienter, [...] Sich orientiren, untersuchen, wo Morgen und Abend sey, sich so stellen, daß man eine der vier Weltgegenden, besonders Morgen, gerade vor sich habe, um zu wissen, wo man sich befinde, und was man für einen Weg zu nehmen habe. Im Feldmessen heißt S'orienter, nach gewissen ins Auge fallenden Örtern sein Augenmerk nehmen, und sich darnach richten«²⁰²; Anonymus 1803: »Der Vf. konnte sich fürs erste auf dem großen Raum nur orientieren, nichts durch Zeichnung aufbewahren«²⁰³; Goethe 1822: »Mich doch zu orientieren, forscht' ich nach der langen und hochaufgewachsenen Pappelallee, die gestern so auffallend gewesen war«²⁰⁴).

In der Physiologie wird der Begriff seit den 1820er Jahren von Bedeutung, anfangs meist in der Form

»Orientation«. C.T. Tourtual verwendet diesen Ausdruck 1827 und bezeichnet damit das kognitive Vermögen der Verarbeitung von Sinneseindrücken zwecks Verortung des eigenen Körpers in einem jeweiligen (räumlichen) Bezugssystem. Für diese Verortung spielen nach Tourtual auch die eigenen Bewegungen eine wichtige Rolle: »Orientation ist es, durch welche der ganze menschliche Körper zum Seh- und Tastorgane wird, und der Muskelsinn, so fern er im Dienste der Raumsinne tätig ist, wird orientirender Sinn«.²⁰⁵

Seit Ende des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort in einem spezifisch biologischen Sinn, indem es die Fähigkeit zur gezielten Bewegung von wandernden Tieren (v.a. Vögeln) zwischen ihren verschiedenen Aufenthaltsorten (z.B. dem Brutgebiet und Winterquartier) bezeichnet (Viguiet 1882: »sens de l'orientation«).²⁰⁶ Auch auf Insekten und ihr Vermögen, das Nest oder den Bau wiederzufinden, wird der Ausdruck seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts bezogen (z.B. in den berühmten Experimenten Tinbergens mit Grabwespen; ↑Lernen: Abb. 281).²⁰⁷

Nachweise

- 1 Heister, L. (1753). *Medicinische, Chirurgische und Anatomische Wahrnehmungen*; Muzel, F.H.L. (1754). *Medicinische und Chirurgische Wahrnehmungen*.
- 2 Türk, W.C.C. von (1811). *Die sinnlichen Wahrnehmungen, als Grundlage des Unterrichts in der Muttersprache. Ein Handbuch für Mütter und Lehrer*; Völckers, C.P.J. (1835). *Die Wahrnehmung des Räumlichen durch den Gesichtssinn*.
- 3 Aberle, A. (1868). *Die Täuschungen in der Wahrnehmung der Entfernung der Tonquelle*; Listing, J.B. (1869). *Über eine neue Art stereoskopischer Wahrnehmung*; Helmholtz, H. von (1879). *Die Thatsachen in der Wahrnehmung*; Preyer, W. (ca. 1881). *Über die Grenzen der sinnlichen Wahrnehmung*.
- 4 Stein, K.H. von (1877). *Ueber Wahrnehmung*; Rehmke, J. (1880). *Die Welt als Wahrnehmung und Begriff. Eine Erkenntnistheorie*; Uphues, G.K. (1888). *Wahrnehmung und Empfindung. Untersuchung zur empirischen Psychologie*; Schwarz, H. (1892). *Das Wahrnehmungsproblem vom Standpunkte des Physikers, des Physiologen und des Philosophen. Beiträge zur Erkenntnistheorie und empirischen Psychologie*.
- 5 Platon, *Theaitetos* 182d-e; vgl. Busche, H. (2004). *Wahrnehmung. Hist. Wb. Philos.* 12, 190-197: 192.
- 6 Empedokles (Diels/Kranz) 31 B110; Anaxagoras (Diels/Kranz) 59 A117.
- 7 Alkmaion (Diels/Kranz) 24 B1a.
- 8 Vgl. Platon, *Menon* 76c; Theophrast, *De sensu* 7.

- 9 Aristoteles, *De an.* 413bff.; *De gen. anim.* 736a.
- 10 Aristoteles, *De an.* 424a17-24; 425b23f.; *De memoria* 450a30.
- 11 Aristoteles, *Analytica posteriora* 99b36; vgl. Detel, W. (1993). Erläuterungen zu Aristoteles' *Analytica posteriora*. In: Aristoteles, *Werke in deutscher Übersetzung*, Bd. 3, Teil II, 1: 234f.
- 12 Aristoteles, *De an.* (Übers. W. Theiler, Bearb. H. Seidl, Hamburg 1995): 413b; vgl. *De gen. anim.* 736a, b.
- 13 Aristoteles, *De an.* 414af.; vgl. 410b22; 413a32-b2; *De part. anim.* 653b22f.
- 14 Aristoteles, *De an.* 424a33-b3.
- 15 Ingensiep, H.W. (2001). *Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart*: 52.
- 16 Aristoteles, *De an.* 414b4-6; vgl. 413b21-24; 434a2f.
- 17 Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 114; Zierlein, S. (2010). Anatomische und physiologische Merkmale in Aristoteles' theoretischer und praktischer Bestimmung von ‚Lebewesen‘. In: Föllinger, S. (Hg.). *Was ist ‚Leben‘? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben*, 137-160: 139f.
- 18 Aristoteles, *De an.* 413b; vgl. *Hist. anim.* 489a.
- 19 Aristoteles, *De an.* 414b.
- 20 Cesalpino, A. (1593). *Quaestiones medicinales*: 226 (q. xiii); vgl. Temkin, O. (1964). The classical roots of Glisson's doctrine of irritation. *Bull. Hist. Med.* 38, 297-328: 318.
- 21 Aristoteles, *De an.* 415a.
- 22 Aristoteles, *De an.* 435b.
- 23 Aristoteles, *De an.* 434b23-26; 435b19-21.
- 24 Dierauer (1977): 116.
- 25 Aristoteles, *De an.* 427a22; *De gen. anim.* 731a35ff.
- 26 Aristoteles, *De an.* 427b.
- 27 Hilt, A. (2005). *Ousia, Psyche, Nous*. Aristoteles' Philosophie der Lebendigkeit: 35.
- 28 Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1118a18-22; vgl. *De an.* 418a20-22; 425a24-27; 428b19-22; vgl. Dierauer (1977): 120.
- 29 Aristoteles, *Ethica Nicomachea* 1147b4f.
- 30 Diogenes Laertius, *Vitae philosophorum* VII, 1, 45.
- 31 Hierokles, [Ethische Elementarlehre (Papyrus 9780)] (hg. v. H. von Arnim, Berlin 1906) 6, 1-6; vgl. Dierauer (1977): 206.
- 32 Hierokles, [Ethische Elementarlehre]: 1, 51-2, 3.
- 33 Adelard von Bath, *Quaestiones naturales* (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters, Bd. 32, 1, Münster 1934): 30 (Frage 23); vgl. Wilhelm von Conches, *Dragmaticon* 282ff. (6. Buch).
- 34 Aristoteles, *De an.* 426b; Plutarch, *Symposion* V, 1; *De sollertia animalium* 3, 5.
- 35 Plotin, *Enneaden* IV, 4, 13; Augustinus, *De musica* VI, 9.
- 36 Campanella, T. (1638). *Universalis philosophiae*: I, 5, 1; vgl. Telesius, B. (1586). *De rerum natura iuxta propria principia libri IX*: 275ff. (VII).
- 37 Descartes, R. (1649). *Les passions de l'ame* (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 346 (I, 23).
- 38 Descartes, R. (1641). *Meditationes de prima philosophia* (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 35.
- 39 Locke, J. (1689/1700). *An Essay Concerning Human Understanding* (Oxford 1979): 136 (II, 8, §12).
- 40 Bacon, F. (1627). *Sylva sylvarum* (Works, vol. II, London 1887): 529f.
- 41 Vgl. Webster, C. (1966). The recognition of plant sensitivity by English botanists in the seventeenth century. *Isis* 57, 5-23.
- 42 Vgl. Ray, J. (1686-1704). *Historia plantarum*, 3 Bde.: I, 2.
- 43 Vgl. Locke (1689/1700): 143ff. (II, ix).
- 44 a.a.O.: 147f. (II, ix, §11).
- 45 ebd.
- 46 ebd.
- 47 a.a.O.: 148 (II, ix, §13).
- 48 Leibniz, G.W. (1704). *Nouveaus essais sur l'entendement humain* (2 Bde., Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 166 (II, 9).
- 49 a.a.O.: 154.
- 50 Kant, I. (1781). *Kritik der reinen Vernunft*: A119f.
- 51 Kant, I. (1800). *Logik*. Ein Handbuch zu Vorlesungen (Jäsche) (AA, Bd. IX, 1-150): 64.
- 52 Schelling, F.W.J. (1799). *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen* (AA, Bd. I, 7): 171.
- 53 a.a.O.: 126.
- 54 a.a.O.: 304.
- 55 a.a.O.: 132; vgl. Rang, B. (1988). Schellings Theorie des Lebens. *Z. phil. Forsch.* 42, 169-197: 179f..
- 56 Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*, Bd. I: 63.
- 57 Vgl. Lotze, H. (1874). *System der Philosophie*, Bd. 1. *Logik*: 15.
- 58 Bolzano, B. (1837). *Wissenschaftslehre*, Bd. 1: 160.
- 59 a.a.O.: 161.
- 60 Fichte, J.H. (1864). *Psychologie*, Bd. I: 374; 377.
- 61 Vgl. Helmholtz, H. von (1879). *Die Thatsachen in der Wahrnehmung*: 36.
- 62 a.a.O.: 13 (auch in *Philosophische Vorträge und Aufsätze*, hg. v. H. Hörz & S. Wollgast, Berlin 1971, 247-282): 256.
- 63 ebd.
- 64 Helmholtz, H. von (1855-67/96). *Handbuch der physiologischen Optik*: 947.
- 65 Vgl. Helmholtz, H. von (1863). *Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik*; vgl. Hoorn, W. van (1972). *As Images Unwind. Ancient and Modern Theories of Visual Perception*.
- 66 Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 150.
- 67 Bell, C. (1811). *Idea of a New Anatomy of the Brain* (*J. Anat. Physiol.* 3, 1869, 153-166): 156.
- 68 Müller, J. (1826). *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere*: 44ff.
- 69 Müller, J. (1840). *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 2: 254.
- 70 Vgl. Florey, E. (1995). *Sinnesenergie, spezifische. Hist. Wb. Philos.* 9, 882-886.

- 71 Lotze, H. (1852). *Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele*: 331.
- 72 Weber, E.H. (1834). De pulsu, resorptione, auditu et tactu. *Annotationes anatomicae et physiologicae*.
- 73 Fechner, G.T. (1860). *Elemente der Psychophysik*, Bd. 2: 13.
- 74 Leibniz, G.W. (1714). *Les principes de la philosophie ou la monadologie* (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 446.
- 75 Hobbes, T. (1655). *Elementorum philosophiae sectio prima de corpore*: 226 (IV, 25, 5).
- 76 Leibniz, G.W. (1704). *Nouveaux essais sur l'entendement humain*, 2 Bde (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 154.
- 77 a.a.O., 166.
- 78 Romanes, G.J. (1883). *Mental Evolution in Animals*: 125 (dt. *Die Geistige Entwicklung im Tierreich*, Leipzig 1885): 131.
- 79 Vgl. z.B. Zimbardo, P.G. (1971/88). *Psychology and Life*, Berlin 1992): 137.
- 80 Vgl. Dyer, F.C. & Brockmann, H.J. (1996). *Biology of the Umwelt*. In: Houck, L.D. & Drickamer, L.C. (eds.). *Foundations of Animal Behavior*, 529-538.
- 81 Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen* (Hamburg 1956): 29.
- 82 Pelkewijk, J.J. ter & Tinbergen, N. (1937). Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. *Z. Tierpsychol.* 1, 193-200; Tinbergen, N. & Perdeck, C. (1950). On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick. *Behaviour* 3, 1-39.
- 83 Frisch, K. von (1914). *Der Farbensinn und Formensinn der Bienen*; ders. (1949). *Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen*. *Experientia* 5, 142-148.
- 84 Griffin, D.R. & Galambos, R. (1941). The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats. *J. Exper. Zool.* 86, 481-506; Griffin, D.R., Webster, F.A. & Michael, C.R. (1960). The echolocation of flying insects by bats. *Anim. Behav.* 8, 141-154.
- 85 Flach, W. (1998). Zur Frage der Begründetheit des gnoseologischen Anspruches der biologischen Wahrnehmungslehre. In: Beaufort, J. & Prechtel, P. (Hg.). *Rationalität und Prärrationalität*. *Festschrift für Alfred Schöpf*, 47-61: 59.
- 86 Hippokrates, *peri diaites* 4, 86.
- 87 Aristoteles, *De an.* 421b32 und *passim*.
- 88 Bonaventura (1253-57). *Breviloquium*: pars 4, cap. 6.
- 89 Thomas von Aquin (1254-56). In *II. Sententiarum*: 8.1.5.ra 4; ders., In *Aristotelis libros De anima II et III*: II, 24; Nr. 556; III, 1, Nr. 574; ders., In *Aristotelis libros Metaphysicorum*: IV, 14, Nr. 696; ders., In *Aristotelis librum De sensu et sensato*: III, 33; V, 66.
- 90 Vesal, A. (1543). *De humani corporis fabrica*: 605 (Lib. VII).
- 91 Tetens, J.N. (1777). *Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwicklung*, 2 Bde.: I, 769; Selle, C.G. (1777). *Einleitung in das Studium der Natur- und Arzneywissenschaft*: 129; Kant, I. (1795). *Brief an Samuel Thomas Soemmerring vom 10.8.1795* (AA, Bd. XII, 30-35): 33.
- 92 Herbst, J.F. (1782). *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse*: 191; Ilg, J.G. (1812). *Grundlinien der Zergliederungskunde des Menschen-Körpers*, Bd. 2. *Äußere Sinnesorgane und Eingeweide*; Carus, C.G. (1818). *Lehrbuch der Zootomie*: 16.
- 93 Faber, M.J.E. (1768). *Vom Schläfe*. *Göttingische gelehrte Beyträge*, 274-311: 303; Formey, J.H.S. (1769). *Entwurf aller Wissenschaften*, Bd. 5 (übers. v. F.I. Bierling): 124; Schütz, C.G. (1776). *Lehrbuch zur Bildung des Verstandes und des Geschmacks*, Bd. 1: 10; Carus (1818): 55.
- 94 Oken, L. (1833). *Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände*, Bd. 4: 89.
- 95 Darwin, C. (1880). *The Power of Movement in Plants*: 573.
- 96 Guttenberg, H. von (1917). *Die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich*. In: Hinneberg, P. (Hg.). *Die Kultur der Gegenwart*, 3. Teil, 4. Abt., 3. Bd. *Physiologie und Ökologie*, 153-279: 156; vgl. auch Haberlandt, G. (1901). *Sinnesorgane im Pflanzenreich*; ders. (1905). *Über den Begriff „Sinnesorgan“ in der Tier- und Pflanzenphysiologie*. *Biol. Centralbl.* 25, 446-451.
- 97 Beer, T., Bethe, A. & Uexküll, J. von (1899). *Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems*. *Biol. Centralbl.* 19, 517-521.
- 98 Anonymus (1752). *Göttingen. Göttingische Zeitungen von gelehrten Sachen 1752* (108. St.), 1069-1072: 1071.
- 99 Kant, I. (1798). *Anthropologie in pragmatischer Hinsicht* (AA, Bd. VII, 117-333): 160; vgl. 172.
- 100 Vgl. z.B. Plinius, *Naturalis historia* 8, 181.
- 101 Fernel, J. (1542). *Universa medicina* (Paris 1567): 19 (lib. I, cap. 7).
- 102 Vgl. Rudolph, G. (1964). *Hallers Lehre von der Irritabilität und Sensibilität*. In: Rothschild, K.E. (Hg.). *Von Boerhaave bis Berger*, 14-35: 14; Möller, H.-J. (1975). *Die Begriffe „Reizbarkeit“ und „Reiz“*: 6.
- 103 Ranchin, F. (1624). *Oeuvres pharmaceutiques* (Rouen 1637): 135.
- 104 Lovell, R. (1661). *Panzoologicomineralogia or a Compleat History of Animals and Minerals*: 384.
- 105 Cheyne, G. (1724). *An Essay of Health and Long Life*: 48; vgl. 104; ders. (1733). *The English Malady, or, A Treatise of Nervous Diseases of All Kinds*: 186 (II, §2).
- 106 Blackmore, R. (1726). *Discourses on the Gout, a Rheumatism, and the King's Evil*: 87.
- 107 Cullen, W. (1785). *Institutions of Medicine* (3. ed.): 73.
- 108 Vgl. Danziger, K. (1983). *Origins of the schema of stimulated motion*. *Hist. Sci.* 21, 183-210: 186.
- 109 Vgl. Jaynes, J. (1973). *The problem of animate motion in the seventeenth century*. In: Henle, M., Jaynes, J. & Sullivan, J.J. (eds.). *Historical Conceptions of Psychology*, 166-179.
- 110 Descartes, R. (1649). *Les passions de l'ame* (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 372.
- 111 a.a.O.: 440.
- 112 Galen, *De naturalibus facultatibus* III, 12; vgl. Tem-

kin, O. (1964). The classical roots of Glisson's doctrine of irritation. *Bull. Hist. Med.* 38, 297-328: 308ff.

113 Apuleius, *De dogmate Platonis* I, 18.

114 Glisson, F. (1654). *De anatomia hepatis*: 221; 481.

115 Glisson, F. (1677). *Tractatus de ventriculo et intestinis*: 168ff.

116 Glisson, F. (1672). *Tractatus de natura substantiae energeticae seu de vita naturae*: 400.

117 Glisson (1677): 147 (VII, 1); vgl. Singer, A. (1937). Der Begriff der Irritabilität bei Glisson und Haller: 12.

118 Vgl. Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit“ und „Reiz“: 11.

119 Baglivi, G. (1701). *Specimen de fibra motrice*: Kap. 11; vgl. Möller (1975): 11.

120 Haller, A. von (Hg.) (1739). *Hermanni Boerhaave Praelectiones academicae in proprias institutiones rei medicae*, Bd. 1; ders. (1747). *Primae lineae physiologiae*; ders. (1752). *De partibus corporis humani sensibilibus et irritabilibus* (dt. Von den empfindlichen und reizbaren Teilen des menschlichen Körpers; Leipzig 1922).

121 Haller (1752; dt. 1922): 53.

122 Vgl. Möller (1975): 19f.

123 Zimmermann, J.G. (1751). *Dissertatio physiologica de irritabilitate*: 70; vgl. auch Girtanner, C. (1790). *Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée*. *Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts* 37, 139-154.

124 Nachweise für Tab. 303: Haller (1752; dt. 1922): 14; Hoffmann, C.L. (1779). Von der Empfindlichkeit und Reizbarkeit der Theile: 72; Pfaff, C.H. (1795). Über thierische Electricität und Reizbarkeit: 300; Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 46; Müller, J. (1833/37). *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1: 54; Virchow, R. (1858). Reizung und Reizbarkeit. *Arch. patholog. Anat.* 14, 1-65: 7; Lotze, H. (1842). *Leben. Lebenskraft* (Kleine Schriften, Bd. 1, Leipzig 1885, 139-220): 166; Du Bois-Reymond, E. (1886). Über die Lebenskraft, Anmerkungen (in: *Reden*, Bd. 1, Leipzig 1912, 1-26): 24; Mangold, E. (1923). Reiz und Erregung. Reizleitung und Erregungsleitung. *Ergebnisse der Physiologie* 21, 361-399: 365; Reichel, H. & Bleichert, A. (1959/62). *Leitfaden der Physiologie des Menschen*: 3; Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit“ und „Reiz“: 70; in Anlehnung an Rothschild, K.E. (1959/63). *Theorie des Organismus*: 295.

125 Unzer, J.A. (1771). Erste Gründe einer Physiologie der eigentlichen thierischen Natur thierischer Körper.

126 Pfaff, C.H. (1795). Über thierische Electricität und Reizbarkeit: 26; vgl. Rothschild, K.E. (1958). Vom Spiritus animalis zum Nervenaktionsstrom (in: *Physiologie im Werden*, Stuttgart 1969, 111-138): 128; Möller (1975): 26.

127 Virchow, R. (1858). *Die Cellularpathologie*: 258.

128 Anonymus (1753). Göttingen. Göttingische Anzeigen von gelehrten Sachen 2 (107. St.), 961-962: 962; vgl. auch Müller, G.A. (1753). Betrachtungen über die Art und Weise der Mitwürkung derer Nerven zu denen mußkulosen Zusammenziehungen: 60.

129 Kästner, A.G. (1754). [Zusatz]. In: ders. (Hg.). *Julius Bernhards von Rohr Physikalische Bibliothek*, 496-498: 498; Hirzel, H.C. (Übers.) (1761). *Herrn Albrechts*

von Haller Vertheidigung gegen die Einwürfe welche Herr Anton von Haen wider die Lehre von der Reizbarkeit und Empfindlichkeit der Theile des menschlichen Leibes, vortragen; Krausen, C.C. (Übers.) (1767). *Versuch über die Empfindlichkeit und Reizbarkeit der thierischen Theile*, von W. von Doeveren.

130 Ploucquet, W.G. (1782). Skizze der Lehre von der menschlichen Natur: 124f. (Nr. 473); auch Dufour, J.F. (1786). *Versuch über die Verrichtungen und Krankheiten des menschlichen Verstandes* (dt. Übers. von *Essai sur les opérations de l'entendement humain et sur les maladies, qui les dérangent*, Amsterdam 1770): 21.

131 Brown, J. (1780). *Elementa medicinae*: 5 (Nr. XIV).

132 Brown, J. (1788). *The Elements of Medicine*, 2 vols.: I, 4 (Nr. XIV).

133 Weikard, (Übers.) (1795). *Johann Browns Grundsätze der Arzneylehre*: §14; *Hufeland's Journal der practischen Heilkunde* (1795): 452; *Allg. Literatur-Zeitung* (1795): 75; Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft. *Arch. Physiol.* 1, 8-162: 82.

134 Hufeland, C.W. von (1795). *Ideen über Pathogenie und Einfluss der Lebenskraft auf Entstehung und Form der Krankheiten*: 50; 78.

135 Delaméthérie, J.C. (1802). *Des causes de l'irritabilité et de l'excitabilité des végétaux*. *J. phys. chim. hist. nat. arts* 56, 281; 355.

136 Vgl. Gmelin, J.F. (1768). *Irritabilitatem vegetabilium*; Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature* (dt. *Betrachtung über die Natur*, 2 Bde. Wien 1803-04): II, 190f.; Conte del Covolo, G. (1764). *Discorso della irritabilità d'alcuni fiori nuovamente scoperta*.

137 Henatsch, H.D. (1962). *Allgemeine Elektrophysiologie der erregbaren Strukturen*. In: Rosemann, H.-U. (Hg.). *Landois-Rosemann. Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 2, 547-628: 547.

138 Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit“ und „Reiz“: 87.

139 a.a.O.: 92.

140 Hartley, D. (1749). *Observations on Man, his Frame, his Duty and his Expectations*.

141 Whytt, R. (1751). *On the Vital and other Involuntary Motions of Animals*.

142 Vgl. Danziger, K. (1983). *Origins of the schema of stimulated motion*. *Hist. Sci.* 21, 183-210: 190.

143 Unzer, J.A. (1771). *Erste Gründe einer Physiologie der eigentlichen thierischen Natur thierischer Körper*.

144 Vgl. auch Reil, J.C. (1796). *Von der Lebenskraft* (Leipzig 1910): 33.

145 Darwin, E. (1794-96). *Zoonomia, or, The Laws of Organic Life*, 3 parts (dt. *Zoonomie oder Gesetze des organischen Lebens*, Hannover 1795-99): I, 346.

146 Kant, I. (1797/98). *Metaphysik der Sitten* (AA, Bd. VI, 203-493): 213.

147 Müller, J. (1833/38). *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1: 29.

148 a.a.O.: 30.

149 a.a.O.: 41.

150 Pfeffer, W. (1893). *Die Reizbarkeit der Pflanzen*. *Verh. Ges. Deutsch. Naturf. Ärzte*, 68-96: 70.

- 151** Wagner, A. (1909). Geschichte des Lamarckismus: 42.
- 152** Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reize. *Biol. Centralbl.* 22, 9-23; 41-52; 65-79: 16-23.
- 153** Watson, J.B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. *Psychol. Rev.* 20, 158-177.
- 154** Semon, R. (1904/11). Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens: 2.
- 155** Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 143.
- 156** Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 108.
- 157** a.a.O.: 139.
- 158** Vgl. Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 231.
- 159** Uexküll, J. von (1907). Die Umriss einer kommenden Weltanschauung (in: Bausteine einer biologischen Weltanschauung, München 1913, 123-154): 147.
- 160** a.a.O.: 148.
- 161** a.a.O.: 147.
- 162** Uexküll, J. von (1912). Die Merkwelten der Tiere. *Deutsche Revue* 1912, 1-7: 4; ders. (1913). Tierwelt oder Tierseele; ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 178; 197; ders. (1909/21): 45.
- 163** Uexküll, J. von (1933). Das Führhundproblem. *Zeitschrift für angewandte Psychologie* 45, 46-53: 50; ders. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten (Hamburg 1956): 83.
- 164** Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 119.
- 165** a.a.O., 268.
- 166** Vgl. Kalikov, T.J. (1975). History of Konrad Lorenz's ethological theory, 1927-1939. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 6, 331-341.
- 167** Tinbergen, N. (1942). An objectivistic study of the innate behavior of animals. *Bibl. Biotheor. Ser. D* 1, 37-98.
- 168** Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1984, 114-200): 156.
- 169** Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens 1952/72): 36.
- 170** Lorenz (1935): 117; vgl. Schleidt, W. (1962). Die historische Entwicklung der Begriffe »Angeborenes auslösendes Schema« und »Angeborener Auslösemechanismus« in der Ethologie. *Z. Tierpsychol.* 19, 697-722: 702; ders. (1980). Mechanismus, auslösender. *Hist. Wb. Philos.* 5, 959-961.
- 171** Schleidt (1962): 716.
- 172** Vgl. Mittasch, A. (1955). Auslösung. *Arch. Begriffsgesch.* 1, 117-119.
- 173** Vgl. Lotze, H. (1856). *Mikrokosmos*, Bd. 1: 96.
- 174** Mayer, J.R. (1876). Die Toricellische Leere und über Auslösung: 9ff.
- 175** Lotze, H. (1842). *Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften*: 338.
- 176** Du Bois-Reymond, E. (1848-49). Untersuchungen über thierische Electricität, 2 Bde.: I, 281; II, 600.
- 177** Meissner, G. (1857). Bericht über die Fortschritte der Physiologie im Jahre 1856. In: Henle, J. & Meissner, G. (Hg.). Bericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie: 376.
- 178** Mayer (1876): 13.
- 179** Jaeger, G. (1878). Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, II. Abth. Physiologie: 102.
- 180** ebd.
- 181** Mittasch, A. (1939). Auslösungskausalität, ein vergessenes Kapitel Robert Mayers? *Umschau* 43, 1114; ders. (1951). Auslösungs-ABC. *Z. philos. Forsch.* 6, 54-70.
- 182** Verworn, M. (1895). *Allgemeine Physiologie*: 352; vgl. Driesch, H. (1904). *Naturbegriffe und Naturteile*: 186.
- 183** Pfeffer, W. (1893). Die Reizbarkeit der Pflanzen. *Verh. Ges. Naturf. Ärzte* 65, 68-96: 76.
- 184** Vgl. Ostwald, W. (1885/93). Lehrbuch der allgemeinen Chemie, Bd. 2: 515.
- 185** Ostwald, W. (1894). Chemische Theorie der Willensfreiheit. *Ber. Verh. Königl. Sächs. Ges. Wiss. Math.-Physik. Cl.* 46, 334-343: 338f.
- 186** Plinius, *Naturalis historia* 37, 203.
- 187** Arnobius Africanus, *Adversus nationes* 7, 32.
- 188** Vgl. Thomas von Aquin (1254-56). In II. *Sententiarum*: 11, 2, 3, ag. 4; Anselm von Canterbury, *Proslogion* (*Opera omnia*, Rom 1938-61, I, 89-122): 97.
- 189** Vgl. OED (1989).
- 190** Boullier, D.R. (1728/37). *Essai philosophique sur l'âme des bêtes* (Paris 1985): 359.
- 191** a.a.O.: 373.
- 192** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature*: I, 98; vgl. ders. (1760). *Essai analytique sur les facultés de l'ame*: 366; 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: 185.
- 193** Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, VIII.
- 194** a.a.O.: XIV.
- 195** Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 268.
- 196** a.a.O.: 269.
- 197** Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens 1952/72): 52.
- 198** Russell, E.S. (1943). Perceptual and sensory signs in instinctive behaviour. *Proc. Linn. Soc. London* 154, 195-216.
- 199** Wundt, W. (1873/80). Grundzüge der physiologischen Psychologie, Bd. 1: 354; vgl. 355; Fechner, G.T. (1882). *Revision der Hauptpunkte der Psychophysik*: 265.
- 200** Schleidt, W. (1962). Die historische Entwicklung der Begriffe »Angeborenes auslösendes Schema« und »Angeborener Auslösemechanismus« in der Ethologie. *Z. Tierpsychol.* 19, 697-722: 702.
- 201** Nugent, T. (1781). *The New Pocket Dictionary of the*

- French and English Languages, vol. 1: 185.
- 202** Schwan, C.F. (Hg.) (1791). Nouveau dictionnaire de la langue françoise et allemande, Bd. 3: 522.
- 203** Anonymus (1803). [Rez. Denon, V. et al. (1802). Voyage dans la basse et la haute Egypte]. Allg. Lit.-Zeitung 321-328: 327.
- 204** Goethe, J.W. von (1822). Campagne in Frankreich (HA, Bd. 10, 188-363): 238 (22. Sept. 1792).
- 205** Tourtual, C.T. (1827). Die Sinne des Menschen in den wechselseitigen Beziehungen ihres physischen und organischen Lebens: 243.
- 206** Viguiet, C. (1882). Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. Rev. Philos. 14, 1-36; Anonymus (1883). The modified instincts of a blind cat. Amer. Nat. 17, 220-222: 222.
- 207** 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; Frisch, K. von (1949). Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia 5, 142-148; vgl. Fraenkel, G.S. & Gunn, D.L. (1940). The Orientation of Animals; Dyer, F.C. (1994). Spatial cognition and navigation in insects. In: Real, L.A. (ed.). Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology, 66-98.

Literatur

- Schleidt, W. (1962). Die historische Entwicklung der Begriffe »Angeborenes auslösendes Schema« und »Angeborener Auslösemechanismus« in der Ethologie. Z. Tierpsychol. 19, 697-722.
- Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit“ und „Reiz“: Konstanz und Wandel ihres Bedeutungsgehalts sowie die Probleme ihrer exakten Definition.
- Danziger, K. (1983). Origins of the schema of stimulated motion. Hist. Sci. 21, 183-210.
- Borsche, T. (1991). Der Reiz – Schwierigkeiten einer neuzeitlichen Bestimmung der lebendigen Natur. Allg. Z. Philos. 16, 1-26.

Wechselseitigkeit

Das Wort ›Wechselseitigkeit‹ wird seit dem 18. Jahrhundert verwendet. Es erscheint zuerst als Übersetzung des älteren, bereits im 17. Jahrhundert im biologischen Kontext verwendeten Ausdrucks ›Reziprozität.

Reziprozität und Wechselseitigkeit

Das lateinische Wort ›reciprocus‹ »auf dem selben Wege zurückkehrend, wechselseitig« bezeichnet anfangs eine Hin- und Herbewegung eines Körpers, z.B. des Wassers in den Gezeiten. Später wird es auf soziale Verhältnisse übertragen und meint hier eine Gegenseitigkeit, Austausch oder Handel. Seit Ende des 17. Jahrhunderts erscheint es auch im biologischen Zusammenhang. So verwendet G.W. Wedel 1680 das Substantiv **Reziprozität** für das Verhältnis von Lebensgeistern (»spiritus«) und Körperteilen (»reciprocatio & quidam quasi circulus«) sowie von Herz und Arterien (»perpetua est reciprocatio & communio cordis cum arteriis«).² Im Hinblick auf das Fließen von Blut oder Lebensgeistern bezieht sich die Rede von Reziprozität auch noch auf die alte Bedeutung einer »Umkehrung« im Sinne eines wiederholten Durchfließens der Blut- bzw. Nervenbahnen.³ Der Ausdruck wird aber auch eindeutig auf abstrakte wechselseitige Beziehungen bezogen, etwa auf das Verhältnis von Körper und Seele (Norris 1698: »The Union between Soul and Body [...] is only a Mutual Reciprocation of Action and Passion between Soul and Body«). Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts schwingt aber vielfach noch die Bedeutung einer Hin- und Herbewegung eines fließenden Substrats mit (Shaw 1734: »all Vegetables and Animal Substances, &t. naturally change and become Compost, and at length Mould; whence there is a continual Reciprocation between the Animal and Vegetable Kingdoms: which thus continually pass into one another, by the Mediation of the Atmosphere, Heat, and other natural Agents«⁵; Berkeley 1744: »though the leaves are supposed to perform principally the office of lungs, breathing our excrementitious vapours and drawing in alimentary; yet it seems probable, that the reciprocal actions of repulsion and attraction, are performed all over the surface of vegetables, as well as animals.

Die Wechselseitigkeit ist das Verhältnis der Bezogenheit von Teilen eines Systems aufeinander; sie kann in einer gegenseitigen Beeinflussung (Interaktion) oder einer gegenseitigen Abhängigkeit (Interdependenz) (durch wechselseitige Herstellung oder Erhaltung) bestehen.

Sympathie (Hippokrates um 400 v. Chr.) 738
 Reziprozität (Wedel 1680) 738
 Wechselseitigkeit (Schütz 1770) 738
 Wechselwirkung (Snell 1792) 746
 Wechselbestimmung (Schelling 1799) 754
 Wechselbedingung (Fichte 1801-02) 750
 Wechselbildung (Burdach 1806) 753
 Interdependenz (Burnett 1830) 752
 Wechselbedingtheit (Fechner 1848) 751
 Wechselabhängigkeit (Fechner 1851) 752
 Interdetermination (Davidson 1867) 754
 Wechselerhaltung (Natorp 1902) 754

In which reciprocation, Hippocrates supposeth the manner of nature's acting, for the nourishment and health of animal bodies, chiefly to consist«⁶; franz. Übers. 1745: »réciprocité, selon Hippocrate«⁷).

Als Übersetzung des Wortes ›reciprocité‹ bei C. de Bonnet⁸ gebraucht C.G. Schütz 1770 den Ausdruck ›Wechselseitigkeit‹ (»einer gewissen Wechselseitigkeit der Wirkung unter den Fibern«⁹). Im 18. Jahrhundert erscheint dieses Substantiv noch bei einigen wenigen anderen Autoren (1790 bei E. Platner: »Die Sympathie ist nicht unter allen Theilen vollkommen wechselseitig [...]; d.h. ein Theil, der den andern zur Mitleidenheit zieht, leidet ein andermal, wenn jener gereizt wird, nicht eben so leicht und nicht eben so stark mit. Z.B. Reize der Magen- oder Darmnerven bringen leichter und öfter Veränderungen in den Augen hervor, als Reize der Augen Veränderungen in dem Magen oder in den Gedärmen. [...] Die vollkommenste Wechselseitigkeit der Sympathie ist unter den größern Eingeweiden, und dann unter den willkürlichen Muskeln; vornehmlich denen, welche mittelbare, oder unmittelbare Nervenverbindungen haben, wie z. B. die Muskeln des Angesichts«).¹⁰ Nach I. Kants einflussreicher Beschreibung des Verhältnisses der Teile in einem Organismus als einer wechselseitigen Abhängigkeit (s.u.) erscheint der Ausdruck zu Beginn des 19. Jahrhunderts häufiger. So findet er sich 1810-11 bei G.W.F. Hegel.¹¹

Antike: Sympathie

In den medizinischen Texten des hippokratischen Korpus wird eine Wechselseitigkeit von den Teilen eines Körpers beschrieben, insofern das Leiden eines Teils sich auf alle anderen auswirkt. Es liegt also eine wechselseitige Beeinflussung der Körperteile vor: Die Krankheit eines Teils bleibt nicht ohne Einfluss auf die anderen. Beschrieben wird dies als eine umfassende Relation der **Sympathie** oder des **Mitleidens** (»συμπάθεια«) zwischen den Teilen.¹² In der Medizin ist nach Hippokrates alles zusammen das Eine und das Eine enthält alles (»καὶ ὅτι ἅπαν ἐστὶν ἐν

αὐτῇ ἐν, καὶ ὅτι ἐν πάντα»).¹³ Oder, anders gesagt, nichts in einem Körper sei Anfang, sondern alles zugleich Anfang und Ziel (»πάντα ὁμοίως ἀρχὴ καὶ παντα τελευτή«) (↑Kreislauf).¹⁴ Ein physiologisches Wechselverhältnis der Organe wird an verschiedenen Stellen des hippokratischen Textkorpus erwähnt. Eingebunden ist es besonders in die Auffassung von Krankheiten als Disharmonien der Körpersäfte: Die Störung des Säftegleichgewichts eines Organs zieht die Erkrankung eines anderen Organs nach sich. In der pseudo-hippokratischen Schrift »De alimento« heißt es: »Zusammenfließen eines, Zusammenatmen eines, alles in Sympathie [πάντα συμπαθέα]; alles gemäß Ganzgliedrigkeit [οὐλομελῆν πάντα]«. ¹⁵ Durch Zusammenfließen, Zusammenatmen, Zusammenleiden werden hier die Lebensfunktionen also auf die Gemeinsamkeit der Organe zurückgeführt. Alles steht in »gegenseitigem Wirkungszusammenhang«, so dass alle Teile zu Gliedern werden, die nur im Ganzen Bestand haben und nur im Ganzen ihre Funktion ausüben können.¹⁶

Der antike Sympathiebegriff ist allerdings weit davon entfernt, ein spezifisch biologisches Prinzip zu bezeichnen. Er stellt vielmehr ein umfassendes Korrespondenzprinzip dar, das nicht nur der Einheit einzelner Körper zugrundeliegt, sondern auch die Entsprechung von Himmel und Erde, von Mikro- und Makrokosmos auf den Begriff bringen soll. Besonders im Rahmen der Philosophie der mittleren Stoa, bei Poseidonios am Beginn des ersten vorchristlichen Jahrhunderts, wird die Sympathie zur »weltdurchdringenden Allkraft, zur Erklärung der Welträtsel, die auf einen verborgenen Zusammenhang aller Dinge wiesen« (Reinhardt 1953).¹⁷

Frühe Darstellungen der Wechselseitigkeit der Beziehungen zwischen den Teilen eines organisierten Körpers finden sich am ausdrücklichsten nicht in Bezug auf Organismen formuliert, sondern in Bezug auf soziale Einheiten (↑Organismus). Die Ursprünge der Vorstellung der Gesellschaft als lebenden Organismus lassen sich bis in das vorsokratische Griechenland zurückverfolgen (und auch die ersten schriftlichen Quellen anderer Kulturkreise enthalten entsprechende Passagen¹⁸). Am bekanntesten ist die Fabel des Menenius Agrippa, die von der Niederschlagung eines Plebejeraufstandes in Rom berichtet. Die Fabel kann in das ausgehende 5. Jahrhundert datiert werden¹⁹, besonders einflussreich wird sie aber in der Überlieferung durch Livius²⁰. Nach Livius soll Menenius Agrippa die auf den Heiligen Berg ausgewanderten Plebejer dadurch zur Rückkehr in die Stadt veranlasst haben, dass er ihre Stellung im Staatswesen mit denen der Hände im menschlichen Körper

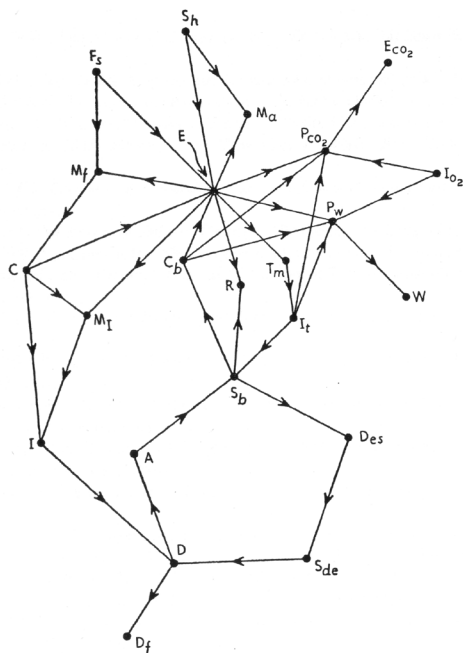


Abb. 570. Grafisches Modell für die wechselseitige Abhängigkeit biologischer Prozesse am Beispiel der Ernährung eines Einzellers: *F_s* (links oben): Stimulierung bei Wahrnehmung der Nahrung, *M_f*: Körperbewegungen, *C*: Kontakt mit dem Nahrungsobjekt, *I*: Ingestion (Nahrungsaufnahme), *D*: Digestion (Verdauung), *D_f*: Defäkation, *A*: Absorption der Nahrung, *S_b*: Synthese von Baustoffen, *I_t*: innerer Transport von Stoffen, *P_w*: Produktion von Abfallstoffen, *W*: Abgabe der Abfallstoffe, *C_b*: Produktion von Energie, *E*: Freisetzung von Energie, *S_h*: Stimulierung durch bedrohliche Reize. Es lassen sich mehrere geschlossene Kreisläufe, d.h. Wechselwirkungen zwischen den Prozessen identifizieren, z.B. *CIDASbCbEMfC*. Ein anderer Kreislauf beschreibt allein den Stoffwechsel: Verdauung (*D*), Absorption (*A*), Stoffsynthese (*S_b*), Synthese der Verdauungsenzyme (*Des*), Sekretion dieser Enzyme (*S_de*) und Verdauung (*D*) (aus Rashevsky, N. (1954). *Topology and life: in search of general mathematical principles in biology and sociology*. *Bull. Math. Biophys.* 16, 317-348: 326).

verglich: Sie würden nicht nur Arbeit verrichten und von den anderen Teilen des Staates nicht profitieren, sondern ihre eigene Erhaltung hänge von der über die anderen Organe vermittelten Rückwirkung ihrer Arbeit auf sie selbst ab. Der Senat werde im gleichen Maße nicht nur von den Plebejern versorgt, sondern Sorge sich umgekehrt auch für das Wohl der Plebejer, wie der Magen im Körper nicht nur von der Arbeit der Hände ernährt werde, sondern zu ihrer Versorgung mit Nährstoffen beitrage: »Da sei dann klar geworden, daß auch der Bauch eifrig seinen Dienst tue und daß er nicht mehr ernährt werde als daß er

ernähre, indem er das Blut, von dem wir leben und stark sind, gleichmäßig auf die Adern verteilt, in alle Teile des Körpers zurückströmen lasse, nachdem es durch die Verdauung der Nahrung seine Kraft erhalten habe.«²¹ Hier liegt die Beschreibung des organischen Körpers als Einheit der Wechselwirkung schon vollständig vor. Die Gliedmaßen und die inneren Organe verhalten sich zueinander wechselseitig wie Mittel und Zweck, das eine dient dem anderen.

Weniger ausführlich, aber der Botschaft nach ähnlich, beschreiben auch Platon²² und Aristoteles²³ das Staatswesen als lebendigen Körper. Der Vergleich wird zu einem beliebten Topos antiker Literatur und findet sich u.a. bei Cicero, Seneca und Marc Aurel.²⁴ 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 obern und untern Zähne« (Marc Aurel)²⁵.

Platon vergleicht neben dem Staat auch eine gelungene Rede mit einem Lebewesen, insofern jene wie dieses »eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [ἄλληλοις] und gegen das Ganze [ὅλῳ] in einem schicklichen Verhältnis [πρέποντα] gearbeitet sind.«²⁶

Eine eigene Terminologie bildet sich in der Antike für das logische Verhältnis der wechselseitigen Bedingung heraus. Eine solche Relation der Wechselseitigkeit wird im Verhältnis der Tugenden zueinander angenommen. Platon schreibt den einzelnen Tugenden eine jeweilige Funktion zu und stellt sie in ein Verhältnis zueinander wie die einzelnen Teile des Gesichts (Augen, Ohren, Nase, Mund).²⁷ Bei Platon können die Tugenden noch unabhängig voneinander vorliegen (z.B. Tapferkeit ohne Gerechtigkeit oder Gerechtigkeit ohne Weisheit), später wird hier aber ein wechselseitiges Implikationsverhältnis gesehen. Für dieses führt Chrysipp die Bezeichnung *Wechselsefolge* (»ἀντακολουθία«) ein, die später allgemein übernommen wird.²⁸

Aristoteles

In der aristotelischen »Physik« und »Metaphysik« findet sich ein expliziter Ausdruck für eine *wechselseitige Ursache* (»ἄλληλων αἰτία«): »Es kommt auch wechselseitige Verursachung bei einigen Dingen vor, z.B. körperliche Anstrengung als Ursache guter Verfassung und (umgekehrt) diese als Ursache der Anstrengung.«²⁹ Eine Asymmetrie liegt nach Aristoteles aber darin, dass das eine als Ziel (die gute Verfas-

sung), das andere aber als Ausgangspunkt und Mittel (die Anstrengung) vorliege. Auf das Verhältnis der Organe eines Lebewesens zueinander bezieht Aristoteles diesen Ausdruck nicht.

Ein Lebewesen beschreibt Aristoteles zwar als einen gegliederten organischen Körper und bestimmt die Körperteile funktional durch ihre Leistung im Rahmen des Ganzen (†Organismus) – eine eigentliche Lehre der Wechselseitigkeit zwischen den Organen findet sich bei ihm aber nicht. Paradigma eines Organs bleibt für Aristoteles die menschliche Hand im Sinne eines Werkzeugs; die inneren Organe eines Tier- und Menschenkörpers bezeichnet er kaum als †Organ«. Daher ist es auch nicht das Verhältnis der Organe untereinander, sondern allein das Verhältnis zwischen Körper und Seele, das er als »Sympathie« bezeichnet.³⁰ Das Körper-Seele-Verhältnis nennt Aristoteles ausdrücklich »wechselseitig« (»ἄλληλοισ«) und versteht es als Ursache aller Empfindungen.³¹ Auf die Wechselwirkung der Organe bezieht Aristoteles jedoch nicht den Ausdruck *Synergie*, den er in anderem Kontext durchaus zur Bezeichnung von Kooperationsphänomenen verwendet³². Die für Aristoteles nur marginale Stellung des Sympathiebegriffs in seiner Physiologie wird auch daran deutlich, dass er in einer Diskussion des Begriffs an erster Stelle das Phänomen des ansteckenden Gähnens diskutiert³³, also alles andere als eine physiologisch zentrale Erscheinung. Insofern Aristoteles in physiologisch zentraler Bedeutung die Sympathie allein im Verhältnis von Körper und Seele, nicht dagegen in der Beschreibung des Verhältnisses der Organe untereinander diskutiert, ist auch die organische Teleologie bei Aristoteles nicht relational bestimmt, sondern bezeichnet vielmehr ein intrinsisches Potenzial: Die †Zweckmäßigkeit oder Zielgerichtetheit eines Prozesses liegt nicht in der Relation dieses Prozesses zu anderen, mit denen er ein organisiertes Ganzes bildet, sondern sie liegt in diesem Prozess selbst, insofern das Ziel in ihm vorhanden ist, so wie das Erwachsenenstadium in einem sich entwickelnden Organismus vorhanden ist, als Entelechie. Aristoteles wird allerdings nicht selten so interpretiert, dass sein Sympathiebegriff »gesetzmäßige Wirkungszusammenhänge in einem organischen Ganzen« bezeichne; es gehe um »die Art, wie die Teile des Organischen sich gegenseitig beeinflussen und aufeinander reagieren« (Burkert 1955).³⁴ Ausdrücklich findet sich dazu bei Aristoteles aber kaum etwas.

Es sind nur Andeutungen der wechselseitigen Bezogenheit der Teile in einem Organismus, die sich an verschiedenen Stellen der aristotelischen Schriften finden. So bezeichnet Aristoteles ein lebendes Wesen

als einen *Mikrokosmos*.³⁵ Die Bestimmung eines Lebewesens als Mikrokosmos, als kleine Ordnung, kann als Vorläufer eines holistischen Organismusbegriffs gelten, insofern die Ordnung eines dynamischen Systems gerade in der wechselseitigen Bezogenheit der Elemente besteht. Bei Aristoteles steht die Beschreibung eines Lebewesens als Mikrokosmos allerdings im Zusammenhang einer Analyse der Möglichkeit seiner Selbstbewegung und weniger seiner Einheit aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen. Als Hinweis auf die dezentrale Organisationsstruktur eines Lebewesens kann es außerdem gewertet werden, dass Aristoteles ein Lebewesen mit der Einrichtung einer »recht gut regierten Stadt« vergleicht, in der es keinen »Alleinherrscher« gebe, jeder Bürger also nicht durch eine zentrale Steuerung zu seinen Aktivitäten veranlasst werde (↑Organismus: Tab. 216).³⁶

Andererseits grenzt Aristoteles seine Auffassung von der Einheit des Lebewesens von einer älteren *Harmonietheorie* in »De anima« ausdrücklich ab.³⁷ Dieser Theorie zufolge besteht die Seele selbst in der Harmonie der Elemente des lebendigen Körpers. Aristoteles' zentrales Argument gegen die Harmonietheorie liegt in seinem Verständnis der Seele als eines Prinzips zur Initiierung von Bewegungen begründet – von einer Harmonie, also der bloßen geordneten Mischung und Zusammensetzung der Elemente könne aber keine Bewegung ausgelöst werden.³⁸ Nicht die Konfiguration, Harmonie oder Wechselwirkung der Teile, sondern erst die Seele als ein eigenes »Lebens-, Einheits- und Bewegungsprinzip« (Perler 1996) macht die Lebewesen also zu dem, was sie sind.

Galen

Im Gegensatz zu Aristoteles nennt der römische Arzt Galen im zweiten nachchristlichen Jahrhundert bevorzugt innere Teile des Körpers »Organ«, so z.B. Leber, Milz, Nieren, Magen, Harnblase – und auch die nicht in klar abgegrenzten Einheiten lokalisierten Teile wie Muskeln, Venen, Arterien und Nerven. Galen entwickelt insgesamt eine umfassende teleologische Perspektive auf die Teile des menschlichen Körpers, von denen er eine viel differenziertere Kenntnis hat als Aristoteles. Mit der genaueren Kenntnis von der Differenziertheit der inneren Organe kommt ihr Zusammenwirken, ihre wechselseitige Beziehung in den Blick. So spielt auch der Begriff der *Sympathie* zur Beschreibung des Verhältnisses der Organe zueinander in der Physiologie Galens eine wichtige Rolle.³⁹ Galen gilt überhaupt als derjenige, der »*Sympathie*« zu einem physiologischen Begriff macht.⁴⁰ Er stellt sich die Wechselseitigkeit der Organe über

die Nerven oder über die Blutbahn vermittelt vor. In einer Interpretation der pseudohippokratischen Stelle aus »De alimento« formuliert er: »Die Teile des Körpers stehen zueinander in *Sympathie*, d.h. sie stehen übereinstimmend alle im Dienst eines Ergon.«⁴¹

Auch bei diesen Ausführungen steht offensichtlich noch ein hierarchisches Modell im Hintergrund: Die Organe wirken auf ein über ihnen als Zweck stehendes *ergon*, demgegenüber sie Mittel sind. Aber stärker als Aristoteles betont Galen doch das Zusammenwirken der Organe; die Lebensfunktionen ergeben sich aus dem Zusammenwirken der Teile, nicht aus dem zentralistischen Prinzip der Seele (die Galen außerdem selbst auch als ein Säftegemisch versteht⁴²; ↑Intelligenz). Das galenische Lebewesenmodell bewegt sich damit weiter auf dem Weg zum neuzeitlichen Organismusbegriff mit seiner Betonung der durchgängigen Wechselseitigkeit der Teile.

Galens Auffassung von Lebewesen als organischen Körpern steht auch unter dem Einfluss stoischer Vorstellungen des Kosmos als Einheit. In den stoischen naturphilosophischen Entwürfen der ersten Jahrhunderte nach der Zeitenwende erscheint auch das Konzept der Wechselseitigkeit; es wird aber nicht als ein spezifisch organisches Prinzip verstanden. Vielmehr gilt der Kosmos insgesamt als eine Einheit der Wechselseitigkeit von Teilen, durchströmt von einem *Pneuma* (Sextus Empiricus 2. Jh.: »*συμπάσχει τὰ μέρη ἀλλήλοις*«).⁴³

Frühe Neuzeit

In Auseinandersetzung mit Aristoteles und nun auch in der Formulierung schon auf spätere Autoren (wie Kant) vorausweisend, beschreibt Marsilius von Padua 1324 den lebenden Körper 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.«⁴⁴ Marsilius bezieht dies sowohl auf den lebenden Körper als auch auf die Gesellschaft. Dass auch die Gesellschaft als ein organisiertes Ganzes zu sehen ist, ist für Marsilius von besonderer Bedeutung, weil so dem hierarchischen Gesellschaftsmodell der Kirche entgegengewirkt wird. Marsilius fordert auch von der Kirche, sich als ein Glied in die Organisation des Staates einzufügen und verwehrt ihr den Status einer Zentralinstanz, auf die die Gesellschaft insgesamt auszurichten sei.

Verbreitet ist es bis zum 16. Jahrhundert, das harmonische Miteinander der Teile in einem Körper lediglich als ein Modell für den Kosmos oder die menschliche Gesellschaft zu interpretieren; selten

bilden die Körper über diese Modellfunktion hinausgehend aus eigenem Recht Gegenstände der Untersuchung. So heißt es 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, sich gegenseitig fördern und untereinander in Mitleidenschaft stehen [»a se invicem trahunt aliquid seque mutuo iuvant et uno illorum aliquo patiente compatiuntur«], so hängen die Teile dieses großen Lebewesens, d.h. alle Weltkörper in ihrer Gesamtheit, untereinander zusammen und teilen einander ihr Wesen mit.«⁴⁵

Eine sowohl auf das Anorganische als auch auf das Organische bezogene Sympathie-Lehre entwickelt Paracelsus im 16. Jahrhundert. Danach stellt ein Vorgang im lebenden Körper kein isoliertes Geschehen dar, sondern ist mit allen anderen verknüpft. Statt einer einseitigen kausalen Abhängigkeit, der zufolge das eine das andere nach sich zieht, sieht Paracelsus den Körper als einen kleinen Kosmos, der in wechselseitig voneinander abhängenden und über Korrelationen oder Sympathien zu beschreibenden Vorgängen besteht.⁴⁶

Weite Verbreitung erlangt das Konzept der Wechselseitigkeit seit Mitte des 17. Jahrhunderts, weil es sich (im Gegensatz zum Begriff der Seele) gut in das mechanistische Modell eines Organismus integrieren ließ und eine zu Maschinen analoge Beschreibung von Lebewesen ermöglichte. Ebenso wie die Teile einer Maschine für ihr Funktionieren wechselseitig aufeinander angewiesen sind, sollen auch die Funktionen eines Organismus aus der Interaktion der Teile erklärt werden. Bereits R. Descartes, der entscheidende mechanistische Philosoph des 17. Jahrhunderts, argumentiert in dieser Weise: Er nimmt insofern eine Wechselseitigkeit zwischen den Teilen eines Organismus an (»la disposition de ses organes, qui se raportent [...] tous l'un à l'autre«), als sie gegenseitig voneinander abhängen und die Entfernung eines Teils alle anderen in Mitleidenschaft ziehen würde (vgl. Tab. 304).⁴⁷ Die Wechselseitigkeit zwischen den Teilen begründet also den Organismus als ↑Ganzheit.

Der Vergleich zu Maschinen steht auch bei K. Diby im Vordergrund, wenn er 1644 ein Lebewesen als eine Einheit des Zusammenwirkens ihrer Teile beschreibt. Die Wechselseitigkeit der Teile stellt Digby als wechselseitige Abhängigkeit dar; 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«).⁴⁸ Bei der Maschine, die nach Digby der Arbeitsweise eines Tierkörpers entspricht, würde 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«).⁴⁹

Als ein Argument für die planende Voraussicht Gottes erscheint der Gedanke der wechselseitigen Unterstützung (»mutual Assistance«) der Teile in dem Körper eines Lebewesens 1691 bei J. Ray.⁵⁰ In ihrem wechselseitigen Verhältnis zueinander wirken die Teile nach Ray im Sinne der Erhaltung des Ganzen.

Die Kategorie der Wechselseitigkeit wird im 17. Jahrhundert aber nicht nur auf die innere Ordnung von Lebewesen bezogen; sie dient einigen Autoren darüber hinaus der Bestimmung des Verhältnisses von allen Teilen der Welt zueinander. So heißt es 1665 bei B. de Spinoza, alle Körper müssten so konzipiert werden, dass sie von anderen umgeben seien und durch einander wechselseitig zum Existieren bestimmt werden (»ab invicem determinantur ad existendum«⁵¹).

18. Jh.: Definiens des Organismusbegriffs

In eine definitorische Stellung für organische Wesen rückt das Prinzip der Wechselseitigkeit mit den Begriffsbestimmungen für Lebewesen durch H. Boerhaave, den einflussreichsten Physiologen der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts. In seinem grundlegenden Lehrbuch zur Physiologie, den »Institutiones medicae« von 1708, stellt Boerhaave fest, dass alle Teile eines lebendigen Körpers auf eine solche Weise miteinander zusammenhängen, 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 cohærent, ut, circulo quasi, mutuas causæ vices & effectuum gerant«⁵²; 4. Aufl. 1727: »Verum omnia illa ita coherant inter se, [...] ut, quasi in orbem eundo, mutuas causæ & effectuum vices agant«⁵³). Für Boerhaave bestehen Pflanzen und Tiere übereinstimmend aus einem organischen Körper (»corpus Organicum«), den er als 1727 als gegliederte Einheit beschreibt, deren Teile Prozesse vollführen, die wechselseitig voneinander abhängen (»harum partium actiones ab invicem dependent«; vgl. Tab. 304).⁵⁴

»[Es besteht eine Analogie von Lebewesen und gelungener Rede, insofern diese wie jenes] eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [ὑπὸ ἀλλήλοις] und gegen das Ganze [ὑπὸ ὅλῳ] in einem schicklichen Verhältnis [ὑπὸ πρέποντα] gearbeitet sind« (Platon, Phaidros 264c).

»[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).

»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« (Ficino 1469, 242-244).

»[Le corps] est un, & en quelques façon indivisible, à raison de la disposition de ses organes, qui se rapportent 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 particulières, & qui doivent être toutes actuellement formées pour pouvoir jouer toutes ensemble« (Mallebranche 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).

»[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).

»Tout est moyen et fins dans mon corps« (Voltaire 1766, 52).

»[L]es fonctions [vitales] liées et enchainées reciproquement, demandent chacune pour leur marche naturelle le concours de toutes les autres. [...] il n'est dans le corps vivant, aucun effort particulier qui ne soit dû à l'influence de toutes les parties mobiles et sensibles« (Bordeu 1775, 805f.).

»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 extérieur« (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 es l'entretien de la vie« (Cuvier 1798, 5).

»Organismus ist ein bestehender Kreis von Wechselwirkungen« (Wagner 1803, 472).

»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).

»Jeder Organismus ist ein Kreis, in welchem die einzelnen Glieder sich wechselseitig bedingen, voraussetzen und erläutern« (Schiff 1858, 4).

»Les divers éléments vivants jouent [...] le rôle d'excitants les uns par rapport aux autres, et les manifestations fonctionnelles de l'organisme ne sont que l'expression de leurs relations harmoniques et réciproques« (Bernard 1865, 135).

»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 Teilen, allen anderen Geschehnissen abhängt« (von Bertalanffy 1937, 12).

Tab. 304. Wechselseitigkeit als basales Prinzip zur Bestimmung der Einheit von Organismen.

Auch in der Auffassung von Organismen durch G.W. Leibniz spielt – zumindest nach der Interpretation einiger Autoren⁵⁵ – das Prinzip der Wechselsei-

tigkeit eine gewisse Rolle. Leibniz konzipiert einen Organismus als ein komplexes Gefüge von Einheiten, die wiederum selbst organisiert sind. Im Unterschied

zu künstlichen Maschinen seien auch die kleinsten Teile des natürlichen Organismus wiederum gestaltete Maschinen.⁵⁶ Durch ihre geordnete Interaktion erklärt Leibniz die Funktionen und die Regulation des ganzen Organismus.

Unter ökologischem Vorzeichen versteht C. von Linné die Wechselseitigkeit biologischer Prozesse. In seiner ›Ökonomie der Natur‹ (1749) geht er von einer *wechselseitigen Verknüpfung* (›nexus inter se‹) im Verhältnis des Zusammenlebens verschiedenartiger Organismen aus.⁵⁷ Die Verhältnisse seien so geordnet, dass alle Naturkörper sich wechselseitig hilfreich die Hand zur Erhaltung der Art reichen (›omnia Naturalia ad cujuscunque speciei conservationem auxiliatrices sibi invicem porrigent manus‹).⁵⁸ Später bedient sich Linné des Bildes des Kreislaufs, um das Verhältnis der Arten zueinander zu beschreiben (›circulo enim haec volvuntur omnia‹).⁵⁹ Es ist denkbar, dass Linnés Bild von der wechselseitigen Beziehung zwischen den Organismen der Natur nicht unabhängig von seiner Praxis als Botaniker steht, die durch den Austausch und die Zirkulation von Pflanzenexemplaren zwischen verschiedenen Herbaren und Botanischen Gärten gekennzeichnet ist.⁶⁰

C. de Bonnet spricht im Anschluss an solche Vorstellungen 1764 von einer wechselseitigen Gemeinschaft, die alle irdischen Wesen miteinander verbindet; es sei eines um des anderen willen da: ›C'est ainsi que toutes les Pièces de la grande Machine de notre Monde, s'engrainant les unes dans les autres, opèrent par leurs jeux divers, ces effets merveilleux qui entretiennent la vie & le mouvement dans toutes les parties du système organique‹.⁶¹ Neben dieser Wechselseitigkeit auf globaler Ebene besteht nach Bonnet auch eine wechselseitige Abhängigkeit der Organe in einem Körper; die Veränderung des einen Organs wirke unmittelbar auf die anderen ein. Das wechselseitige Verhalten der festen Körper stelle insgesamt die Grundlage des irdischen Lebens dar (›L'Action réciproque des solides & des fluides, est le fondement de la Vie terrestre‹⁶²).

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird immer wieder das Bild des ↑Kreislaufs herangezogen, um die wechselseitige Abhängigkeit der Teile in einem Organismus zu beschreiben. Der Anatom P. Tarin schreibt 1754, die Lebewesen seien eine Art von Kreislauf, in dem jeder Teil zugleich als Anfang und Ende der Verkettung von Prozessen gesehen werden könne (vgl. Tab. 304). Das Bild des Kreislaufs bezieht sich hier also nicht auf das kreisförmige Fließen eines Stoffes (im Sinne des Blutkreislaufs), sondern auf die wechselseitige Abhängigkeit der organischen Prozesse.

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird von einigen Naturforschern und Philosophen auch herausgestrichen, dass das Verhältnis der Wechselseitigkeit der Teile der Konstitution von Organismen als ganzheitliche Einheiten zugrundeliegt. So ist D. Diderot 1769 der Auffassung, die Organe in einem Organismus würden durch ihre Wechselseitigkeit zu einer Einheit zusammengehalten (›une sympathie, une unité, une identité générale‹).⁶³ Auch Voltaire erkennt die durchgehende Wechselseitigkeit in der Relation der Teile eines organischen Körpers und formuliert es 1766 als ein Prinzip, dass alles in einem Körper Mittel und Ziel ist (›Tout est moyen et fins dans mon corps‹).⁶⁴

Kant: Konstitutionsprinzip für Organismen

Einen grundlegenden methodologischen Status für die Biologie schreibt I. Kant dem Prinzip der Wechselseitigkeit 1790 in seiner ›Kritik der Urteilskraft‹ zu. Das wechselseitige Verhältnis, das zwischen den Organen eines Organismus besteht, wird bei Kant zur zentralen Bestimmung des Organismusbegriffs: Vom Organismus, nach Kant einem ›Ding als Naturzweck‹, sagt er, ›daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind‹.⁶⁵ 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. Bohlius, in Königsberg zu Zeiten Kants sehr präsent: Anhand von Boerhaaves Lehrbuch der Physiologie unterrichteten zuerst Boretius und später Bohlius zwischen 1724 und 1785 Medizin in Königsberg (›Physiologiam ad Boerhaviū‹).⁶⁶ Aus der Physiologie seiner Zeit kann Kant also das Prinzip der Wechselseitigkeit übernehmen. Er integriert es in seine Theorie der Erkenntnis organisierter Systeme, in der die teleologische Beurteilung der Teile eine zentrale Rolle spielt (↑Zweckmäßigkeit): Als Einheit und Ganzheit können organisierte Systeme, insbesondere Organismen, nach Kant nur begriffen werden, indem ihren Teilen Zwecke zugeschrieben und sie damit auf die anderen Teile und das Ganze des Systems bezogen werden. Das philosophische Prinzip der Zweckmäßigkeit und das physiologische Konzept der Wechselseitigkeit verbindet Kant auf diese Weise und begründet durch ihre Verbindung die Konstitution von Organismen als den methodisch grundlegenden Gegenständen der Biologie. Die Wechselseitigkeit ist damit als ein grundlegendes Prinzip der Biologie etabliert. Ein Organismus ist biologisch dadurch bestimmt, dass seine Teile wechselseitig aufeinander wirken, wechselsei-

tig voneinander abhängen und durch ihre Wirkung aufeinander wechselseitig bestimmt werden.

Kants Philosophie des Organischen übt einen nachhaltigen Einfluss auf die nachfolgende Naturphilosophie aus. Viele Autoren verdanken ihre Formulierungen mehr oder weniger den Darstellungen Kants, durch welche ›Wechselseitigkeit‹ als ein basales biologisches Prinzip etabliert wird (vgl. Tab. 304).⁶⁷ Kants Position wird dabei vielfach erläutert, kritisiert und transformiert. Einige Aspekte werden besonders hervorgehoben, andere treten in den Hintergrund. J.G. Fichte betont 1797, dass nicht nur das Ganze in einer Organisation aus der Relation der Teile zueinander emergiert, sondern auch die Teile durch ihr Verhältnis zueinander erst zu dem werden, was sie sind. Die ontologische Wechselseitigkeit der Teile, ihre »Wechselbedingung«, findet auf epistemischer Ebene ihren Ausdruck in Form einer wechselseitigen Bestimmung oder »Wechselbestimmung« (s.u.). Die Bestimmung eines organischen Teils kann nach Fichte nicht in ihm selbst liegen, weil in einem organisierten »Naturprodukte jeder Theil, was er ist, nur in dieser Verbindung seyn kann, und ausser dieser Verbindung dies schlechthin nicht wäre; ja, ausser aller organischen Verbindung schlechthin nichts wäre, indem ohne die Wechselwirkung organischer sich gegenseitig im Gleichgewicht erhaltender Kräfte überhaupt keine bestehende Gestalt« vorliegen würde.⁶⁸ Sowohl die Gestalt des Ganzen als auch die Gestalt der Teile hänge also von der Wechselwirkung der Teile untereinander ab: »In dem organischen Körper erhält jeder Theil immerfort das Ganze, und wird, indem er es erhält, dadurch selbst erhalten.«⁶⁹

19. Jh.: Begriff der Physiologie und Ökologie

Der Begründer der physiologischen Gewebelehre, X. Bichat, bezeichnet die organische Wechselseitigkeit 1801 als einen »Consensus« und eine »Sympathie«, die zwischen allen Teilen des organischen Körpers bestehe. Es sei »in den lebenden Körpern alles so sehr miteinander verbunden und verkettet, dass kein Theil in seinen Verrichtungen gestört werden kann, ohne dass es nicht die andern so gleich empfinden.«⁷⁰

Für J.B. de Lamarck gehört 1809 die wechselseitige Abhängigkeit der Teile (»toutes les parties [...] dépendantes les unes des autres«) neben Individualität, Heterogenität der Teile, Ernährung, Wachstum und Tod zu den Grundcharakteristika lebender Körper.⁷¹ Die Wechselseitigkeit führt Lamarck auf eine gemeinsame Ursache (»une cause qui les anime et les fait agir«) zurück, die zur Folge habe, dass alle Teile ein gemeinsames Ziel (»une fin commune«) hätten. Die Einheit und Ganzheit eines organischen

Wechselwirkung (Interaktion): wechselseitige Beeinflussung

Beeinflussung (nicht Abhängigkeit) der Aktivität eines Teils für die Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Relevanz des Schwanzes eines Fuchses für sein linkes Auge und umgekehrt

Wechselbedingung (Interdependenz): wechselseitige Abhängigkeit

Abhängigkeit der Aktivität eines Teils von der Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Erhaltung der Lunge durch die Nährstoffversorgung über das Herz, Erhaltung des Herzens durch die Sauerstoffversorgung über die Lunge

Wechselbildung (Interproduktion): wechselseitige Herstellung

Erzeugung eines Teils durch die Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Entwicklungsprozesse in einem Organismus

Wechselerhaltung (Interkonservation): wechselseitige Erhaltung

Erhaltung eines Teils durch die Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Erhaltung der Organe in einem Organismus

Wechselbestimmung (Interdetermination): wechselseitige Bestimmung

begriffliche Bestimmung eines Teils über seine Wirkung auf andere und umgekehrt
Beispiel: Bestimmung des Herzens als Organ, das den Antrieb des Blutkreislaufs bewirkt, Bestimmung des Blutkreislaufs als Aktivität, welche die Arbeit der Organe des Körpers, u.a. des Herzens, aufrechterhält

Tab. 305. Grade der wechselseitigen Bezogenheit von Prozessen oder Teilen eines Systems auf einander.

Körpers ist für Lamarck auch darin begründet, dass die Teile in wechselseitiger Bezogenheit in einer Art chemischem Labor des Körpers gebildet werden: »la totalité des corps vivants peut être considérée comme formant un laboratoire immense et toujours actif, dans lequel tous les composés qui existent ont originairement puisé leur source.«⁷² Als organisierendes und stabilisierendes Prinzip nimmt Lamarck darüber hinaus eine Kraft an, von der die Harmonie der Bewegungen und Integrität der Körper (»intégrité de ces corps«) abhängt.

Auch auf den Sympathiebegriff wird in diesem Zusammenhang zurückgekommen. Ein lebendiger Körper bilde aufgrund der Sympathie der Organe eine holistische Einheit aus interdependenten Teilen (Barthez 1806: »la conservation de la vie est attachée aux sympathies des organes«⁷³). Besonders in der Medizin

hält sich der Sympathiebegriff bis weit ins 19. Jahrhundert als ein zentrales Hintergrundmodell für die Erklärung von Krankheiten; er bildet »bis um 1850 das theoretische Passepartout der Medizin« (Schott 1992)⁷⁴. Mit der zunehmenden Etablierung der mechanistischen Physiologie verschwindet das Konzept jedoch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts fast vollständig aus der medizinischen Terminologie (insbesondere unter dem Einfluss der Reflexlehre; Hyrtl 1880: »Wir wissen jetzt, dass die Sympathien oftmals nur Reflexerscheinungen sind«⁷⁵).

Auf ökologische Verhältnisse überträgt G.R. Treviranus die kantischen Bestimmungen der Wechselseitigkeit in organisierten Wesen der Natur. Er beschreibt den Kreislauf der Stoffe in der Natur (die Stoffaufnahme der Tiere in ihrer Ernährung, ihren Zerfall zu anorganischen Stoffen und deren Wiederaufnahme durch die Pflanzen) und schließt daraus: »Jedes der drey Naturreiche ist folglich Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen«.⁷⁶

Üblich wird es außerdem, nicht nur das Verhältnis von Organismen verschiedener Arten als ökologische Wechselseitigkeit zu analysieren, sondern auch die Relation eines einzelnen Organismus zu seiner Umwelt als Wechselwirkung zu beschreiben. So konstatiert G. Cuvier 1817 eine Wechselwirkung zwischen einem Organismus und der Gesamtheit der umgebenden Wesen⁷⁷ und É. Geoffroy St. Hilaire ist 1833 der Auffassung, es bestehe eine Wechselwirkung zwischen einem Organismus und seiner anorganischen Umwelt⁷⁸. Weiter ausgebaut werden diese Ansätze als Vorbereitung einer soziologischen Perspektive seit Ende der 1830er Jahre durch A. Comte (↑Umwelt). Der biologisch grundlegende Aspekt der Wechselseitigkeit bezieht sich aber nicht auf die Organismus-Umwelt-Relation, sondern auf die Konstitution des Organismus: Erst durch die Wechselseitigkeit seiner Prozesse erfolgt die Abgrenzung des Organismus von seiner Umwelt und damit die Bildung seiner Einheit.

Wechselseitigkeit und Autonomie

Die Wechselseitigkeit der Prozesse eines Organismus liegt auch der Beschreibung von Organismen als »autonome« Systeme zugrunde (↑Regulation/Autonomie). Diese Autonomie basiert auf der operationalen Geschlossenheit eines Organismus, d.h. der Reziprozität seiner funktionalen Prozesse, die seinen Körper bilden und seine Existenz ausmachen.

Die historisch relativ späte Anerkennung der Wechselseitigkeit als einer basalen Kategorie zur Erkenntnis des Organischen wird aus verschiedener Perspektive zu erklären versucht. J. Piaget stellt

1926 in seinen Untersuchungen zur ontogenetischen Entwicklung des kindlichen Weltbildes fest, dass ein Kind anfangs nicht über Kategorien verfügt, die einem Gegenstand eine für sich bestehende Dynamik zuschreiben. Diese Kategorien werden erst spät in der kindlichen Entwicklung ausgebildet und spielen eine wichtige Rolle in der Überwindung der kindlichen Egozentrik.⁷⁹ Auf eine ähnliche Weise erklärt N. Hartmann 1950 das Zurücktreten der dem Lebensbegriff zugrunde liegenden Kategorie der Wechselwirkung gegenüber den anderen naturerschließenden Kategorien daraus, dass in ihr ein Gegenstand in seinem eigenen abgeschlossenen und ganzen Sein gesetzt ist, der Mensch in seinem Erkennen aber »auf das eigene Ich als Bezugspunkt orientiert ist. Auf allen Gebieten gehen uns zunächst nicht die an sich bestehenden Seinsverhältnisse an, sondern nur das Verhältnis zu uns«.⁸⁰

Wechselwirkung

Der Ausdruck ›Wechselwirkung‹ ist seit Mitte des 18. Jahrhunderts in Gebrauch. Als einer der ersten verwendet ihn I. Kant in einer kosmologischen Schrift aus dem Jahr 1755. Bei Kant steht der Terminus als »Kategorie« an exponierter Stelle seiner Erkenntnistheorie; in Kants Philosophie des Organischen, die er 1790 in der ›Kritik der teleologischen Urteilkraft‹ formuliert, erscheint das Wort dagegen überhaupt nicht. Für Kant ist ›Wechselwirkung‹ also ein allgemeiner erkenntnistheoretischer Begriff, kein Konzept einer speziellen Naturwissenschaft. In der unmittelbaren Nachfolge Kants wird der Begriff der ›Wechselseitigkeit‹, der in Kants Philosophie der Biologie (als einer besonderen Naturwissenschaft) eine zentrale Rolle spielt, auch als ›Wechselwirkung‹ interpretiert, so dass der Ausdruck seit Beginn des 19. Jahrhunderts eine wichtige Funktion in vielen biotheoretischen Überlegungen übernimmt.

Kant: ›Wechselwirkung‹ als »Kategorie«

Kant führt den Ausdruck in seiner ›Allgemeinen Naturgeschichte und Theorie des Himmels‹ von 1755 ein.⁸¹ Er verwendet ihn in diesem Werk im rein mechanischen Sinne und bezeichnet damit die Vereinigung von Wirkung und Gegenwirkung zweier Körper aufeinander, ganz im Sinne von I. Newtons Prinzip der *actio* und *reactio*. In der Entstehung des Sonnensystems ist es nach Kant die Wechselwirkung von Körpern, bzw. ihr Bestreben, die Wechselwirkung zu minimieren, die dazu führt, dass die Planeten sich auf einer Kreisbewegung um die Sonne als Zentralkörper drehen.⁸²

In der ›Kritik der reinen Vernunft‹ hebt Kant den Begriff in den Rang einer Kategorie. Er nimmt damit die Position eines erkenntnismöglichenden Prinzips ein und ist damit Teil einer allgemeinen Metaphysik. Insofern stellt er keinen Differenzbegriff dar, mit Hilfe dessen eine Wissenschaft von anderen unterschieden werden könnte. In Kants Tafel der Kategorien ist die »Wechselwirkung zwischen dem Handelnden und Leidenden« die dritte Kategorie der Relation, die *Gemeinschaft*.⁸³ Im Schematismuskapitel der zweiten Auflage der ersten Kritik heißt es: »Das Schema der Gemeinschaft (Wechselwirkung), oder der wechselseitigen Causalität der Substanzen in Ansehung ihrer Accidenzen, ist das Zugleichsein der Bestimmungen der Einen mit denen der Anderen nach einer allgemeinen Regel.«⁸⁴ Die der dritten Kategorie der Relation korrespondierende dritte Analogie der Erfahrung formuliert: »Alle Substanzen, sofern sie im Raume als zugleich wahrgenommen werden können, sind in durchgängiger Wechselwirkung.«⁸⁵ Als Kategorie ist die Wechselwirkung bei Kant ein erkenntnismöglichender Begriff. Er liegt damit jeder möglichen Naturerkenntnis zugrunde und erscheint folgerichtig auch in den ›Metaphysischen Anfangsgründen der Naturwissenschaft‹ (1786): »Aus der allgemeinen Metaphysik muß der Satz entlehnt werden, daß alle äußere Wirkung in der Welt Wechselwirkung sei.«⁸⁶ Kant erläutert diesen Satz durch Bewegungsverhältnisse, nämlich die stets zweiseitige Annäherung von zwei Körpern.

Biologische Verwendung in Nachfolge Kants

Im Sinne dieses universalen Prinzips der Naturerkenntnis kann die Wechselwirkung kein spezifischer Begriff sein, der das Besondere biologischer Phänomene zum Ausdruck bringt. Kant hat sein biophilosophisches Konzept der Wechselseitigkeit terminologisch klar von seiner Kategorie der Wechselwirkung unterschieden (auch wenn das bis in die Gegenwart kaum bemerkt wird⁸⁷). In der unmittelbaren Nachfolge Kants wird aber das von Kant als Spezifizierung der biologischen Erkenntnis formulierte Konzept der Wechselseitigkeit als ›Wechselwirkung‹ bezeichnet. In dieser veränderten Bedeutung wird der Begriff der Wechselwirkung zu einem wichtigen biologischen Grundbegriff.

Der erste, der Kants Begriff der Wechselseitigkeit von 1790 als ›Wechselwirkung‹ übersetzt, ist F.W.D. Snell in seiner Erläuterung von Kants Kritik der Urteilskraft von 1792: »Die Theile erhalten sich wechselweise. [...] Jedes Glied des thierischen Körpers ist in einer solchen Verbindung mit den andern Gliedern, daß seine Funktionen auf den ganzen Körper Einfluß

haben. [...] Diese organische Wechselwirkung findet sich nicht bei Wasser, Steinen, Erdarten: bei dem Verluste einiger Theile bleiben die andern, was sie sind.«⁸⁸ Snell denkt die Wechselwirkung hier bereits als eine wechselseitige Abhängigkeit (s.u.: Wechselbedingung).

Bis zur Jahrhundertwende ist es eine ganze Reihe weiterer Autoren, die ›Wechselwirkung‹ in einen spezifisch biologischen Kontext setzen. So schreibt J. Ith 1794, Blutkreislauf und Respiration stünden »in einer unmittelbaren Wechselwirkung und üben einen gegenseitigen Einfluss auf einander aus.«⁸⁹ L.H. von Jakob ist 1795 der Auffassung, ein organischer Körper sei ein »thierischer Körper«, wenn seine Teile nicht nur zu den im Körper selbst liegenden inneren Zwecken, d.h. zur Selbst- und Arterhaltung, sondern auch für ein »fühlendes, erkennendes und begehrendes Wesen« eingerichtet seien, und zwar in der Weise, dass die Wirkungen »mit den Veränderungen der für sie eingerichteten Organe in harmonischer Beziehung und Wechselwirkung stehen.«⁹⁰ Bei dem Kantianer C.C.E. Schmid heißt es 1798: »Das Thier und die Pflanze haben beyde das Merkmal der Organisation d.i. einer sich selbst erhaltenden Wechselwirkung ihrer Theile mit einander gemein.«⁹¹ Und weiter: »Jedes organische Wesen, jedes Thier besteht aus mehreren Theilorganen, welche zusammen ein organisches Ganzes ausmachen, dessen Theile in durchgängiger Wechselwirkung zu einander stehen. Soll unsre Erklärung irgend eines organischen Phänomens z.B. einer Krankheit vollständig werden, so müssen wir diesen durchgängigen organischen Zusammenhang aller Theile dabey vor Augen haben; wir dürfen nicht etwa bloß auf einen Theil, etwa auf ein untergeordnetes organisches System z.B. das Nervensystem, oder das System der Blutgefäße, der Lymphgefäße ec. unsre Aufmerksamkeit beschränken und aus diesem einzigen Standpunkt das ganze Phänomen beurtheilen und herleiten.«⁹²

Der Begriff der Wechselwirkung schwankt in seiner Bedeutung zwischen einem allgemeinen für alle Kausalität in der Natur geltenden Sinn und einer spezifisch biologischen Kausalität der Interdependenz zwischen den Teilen eines Organismus. Die erste Bedeutung zeigt sich auch bei Schmid, wenn er formuliert, es stehe »jedes organische Ganze wieder mit allen übrigen Theilen des Universum in Wechselwirkung.«⁹³ Diese Bedeutung steht 1807 auch bei E. Meiners im Mittelpunkt: »Alles individuelle Seyn, mithin auch das organische Leben, ist Resultat einer dynamischen Wechselwirkung, und diese setzt in der Substanz Receptivität und incitirende Kraft (d.h. die Fähigkeit, gereizt werden zu können und selbst wie-

der zu reitzen) voraus.«⁹⁴ Andererseits zielt Goethes Formulierung: »Physiologie: Wechselwirkung der organischen Teile«⁹⁵ eher auf einen spezifisch biologisch-physiologischen Wechselwirkungsbegriff.

›Wechselwirkung‹ bei Schelling

In Anlehnung an die Philosophie Kants heißt es bei F.W.J. Schelling 1797: »Jedes organische Produkt trägt den Grund seines Daseyns in sich selbst, denn es ist von sich selbst Ursach' und Wirkung'. Kein einzelnes Theil könnte entstehen als in diesem Ganzen, und dieses Ganze besteht nur in der Wechselwirkung der Theile.«⁹⁶ Neben dieser Anwendung auf die Beziehung der Teile eines Organismus zueinander bezieht Schelling den Begriff der Wechselwirkung auch auf das Verhältnis vom Organismus zu seiner Umwelt. Er ist der Auffassung, »nur durch [...] freye Zurückwirkung der Organe wird der von außen angebrachte Stimulus Reiz und Eindruck, es herrscht hier die völligste Wechselwirkung, nur durch Reiz von außen wird das Thier zur Hervorbringung von Bewegungen bestimmt, und umgekehrt, nur durch diese Fähigkeit, Bewegungen in sich hervorzubringen, wird der äußere Eindruck zum Reiz.«⁹⁷

Darüber hinaus versteht Schelling den Begriff aber auch als allgemeine naturwissenschaftliche Kategorie. So urteilt er 1798: »Nun ist aber jede Wirkung in der Natur Wechselwirkung.«⁹⁸ Eine Kausalität ohne Wechselwirkung ist für Schelling undenkbar: »Es ist überhaupt kein Kausalitätsverhältnis konstruierbar ohne Wechselwirkung, denn es ist keine Beziehung der Wirkung auf die Ursache möglich, d.h. die oben geforderte Entgegensetzung ist unmöglich, wenn nicht die Substanzen als Substrate des Verhältnisses durcheinander fixiert werden.«⁹⁹ Insbesondere chemische Prozesse sind nach Schelling immer Wechselwirkungen: »Kein chemischer Prozeß ist etwas anderes, als eine Wechselwirkung der Grundkräfte zweyer Körper.«¹⁰⁰

Biologische Bedeutung im 19. Jh.

In den naturphilosophischen Abhandlungen der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck ›Wechselwirkung‹ häufig in einer spezifisch biologischen Bedeutung. K.F. Burdach schreibt 1806, in einem Organismus seien »die einzelnen Tätigkeiten wechselseitig Subject und Object«, so dass zwischen ihnen eine »Wechselwirkung« bestehe.¹⁰¹

Geradezu eine Identifikation von Lebendigkeit und Wechselwirkung findet sich 1818 bei C.G. Carus. Wir sollten nach Carus »fest im Auge behalten, daß das 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.«¹⁰² Allerdings verfügt Carus über einen sehr allgemeinen Begriff von ›Leben‹; dieser wird eher über die Vorstellung der Wechselwirkung bestimmt als über die traditionelle Bindung an einzelne Naturgegenstände, die über spezifische Vermögen wie Stoffwechsel und Fortpflanzung ausgewiesen sind: »Sterne und Monde, Sonnen und Erden, Atmosphäre und Erdkörper, Wasser und festes Land, Boden und Pflanzen, Pflanzen und Thiere, alles lebt in und durch einander, wechselseitig zusammenwirkend; und keins von allem wäre ohne das Uebrige lebendig, ja existirte überhaupt ohne dieses gar nicht. [...] Alles ist lebendig, so lange es in jenem Kreise allgemeiner Wechselwirkung der Natur selbstkräftig eingreift, allein nichts ist lebendig, sobald es aus jenem Kreise völlig heraustritt.«¹⁰³ Carus ist der Auffassung, dass »jeder Körper lebendig zu nennen ist, in wie fern er mit einem andern in Wechselwirkung tritt«¹⁰⁴, so dass »die ganze Natur nur ein großes Lebendiges sey«¹⁰⁵.

Besondere Verbreitung gewinnt die Vorstellung des Organismus als Mikrokosmos in der Frühen Neuzeit, so bei Paracelsus, der den Ausdruck viel verwendet.

In der romantischen Naturphilosophie ist es auch verbreitet, einen einzelnen Organismus nicht nur als Symbol, sondern ebenso als Modell der Welt im Ganzen zu sehen, also als einen Mikrokosmos in Analogie zum Makrokosmos. L. Oken schreibt 1833, ein Organismus enthalte »die ganze Welt in sich« und stelle eine »Welt im kleinen« dar, insofern er bestehe durch die »wechselseitige Einwirkung aller Elemente in einem individuellen Körper.«¹⁰⁶

Schopenhauers Kritik

Eine vehemente Kritik an Kants allgemeiner Kategorie der Wechselwirkung äußert A. Schopenhauer in seinem Hauptwerk ›Die Welt als Wille und Vorstellung‹ (1819-44/58). Schopenhauers »Kritik der Kantischen Philosophie« fußt auf seiner Ablehnung der Vorstellung einer Simultaneität von Wirkung und Gegenwirkung. Er versteht die Wechselwirkung als eine *Wirkung*, die zwischen zwei Ereignissen (oder Zuständen von Körpern) vorliegt und sich gleichzeitig in den beiden möglichen Richtungen zwischen ihnen vollzieht. Sie steht damit nicht mehr gleichrangig neben der Kategorie der Kausalität und Dependenz wie bei Kant, sondern stellt eine besondere Form der Kausalität dar, nämlich eben die Gleichzeitigkeit von zwei Wirkungen zwischen zwei Körpern (oder zwischen zwei Zuständen eines Körpers). Weil

nach Schopenhauer in jeder Wirkung eine zeitliche Sukzession vorliegt, vollzieht sich auch die Wechselwirkung in einer zeitlichen Abfolge. Die Wechselwirkung wird zu einem Doppelkausalverhältnis. Mit diesem Verständnis der Wechselwirkung wird allerdings der kantische Begriff, der ein »Zugleichsein« von zwei Bestimmungen behauptet, unmöglich. Denn als zwei reziproke Wirkungen mit zeitlicher Erstreckung gedacht, kann zwischen zwei Ereignissen keine gleichzeitige Wechselwirkung stattfinden: Das eine Ereignis muss, wenn es die Ursache des anderen sein soll, ihm zeitlich vorausgehen. Schopenhauer schließt daher, »daß es gar keine Wechselwirkung im eigentlichen Sinne gibt«. ¹⁰⁷ Und weiter: »Auch behaupte ich schlechthin, daß der Begriff *Wechselwirkung* durch kein einziges Beispiel zu belegen ist. Alles, was man dafür ausgeben möchte, ist entweder ein ruhender Zustand, auf den der Begriff der Kausalität, welcher nur bei Veränderungen Bedeutung hat, gar keine Anwendung findet, oder es ist eine abwechselnde Sukzession gleichnamiger, sich bedingender Zustände, zu deren Erklärung die einfache Kausalität vollkommen ausreicht.« ¹⁰⁸

Als paradigmatisches Beispiel für das Vorliegen einer Wechselwirkung in dem letzteren Sinne einer »abwechselnden Sukzession« dient Schopenhauer eine Theorie Alexander von Humboldts über die Bildung von Wüsten: Es »stehn Mangel an Regen und Pflanzenlosigkeit der Wüste in Wechselwirkung: es regnet nicht, weil die erhitzte Sandfläche mehr Wärme ausstrahlt; die Wüste wird nicht zur Steppe oder Grasflur, weil es nicht regnet.« ¹⁰⁹ Schopenhauer interpretiert diese Verhältnisse nicht mit dem »Ungedanken« der Wechselwirkung, sondern mit dem eines »Kreislaufs der Ursachen und Wirkungen.« ¹¹⁰

In Schopenhauers Interpretation der kantischen Kategorie der Wechselwirkung als eine kausale Wechselseitigkeit verschwindet die Kategorie der Wechselwirkung also vollständig. Nicht wenige Autoren verteidigen aber die Wechselwirkung als Kategorie vor ihrer Auflösung in eine als zeitliche Erstreckung gedachte kausale Wechselseitigkeit. Eine solche Verteidigung formuliert N. Hartmann 1950. Hartmann argumentiert im Anschluss an Kant, in der Wechselwirkung liege gerade keine kausale Dependenz oder Interdependenz vor, sondern eine nichtkausale Gleichzeitigkeit von Momenten. ¹¹¹ Andererseits ist aber auch Hartmann der Ansicht, die Wechselwirkung und die anderen von ihm genannten Determinationsformen betreffen allein die »Anordnung der Ursachenmomente« und stellen lediglich eine »Überformung« der allen Prozessen zugrunde liegenden Kausalität dar. ¹¹²

Die biologische Wechselseitigkeit sollte jedenfalls nicht mit Kants Kategorie der Wechselwirkung identifiziert werden. Biologische Wechselseitigkeit stellt im Sinne Schopenhauers ein zirkuläres Muster der Verknüpfung von kausalen Beziehungen dar, ein Kreislauf von zeitlich nacheinander ablaufenden Ursache-Wirkungs-Relationen. Wechselwirkung im Sinne einer synchronen gegenseitigen Beeinflussung von physikalischen Größen ist dagegen ein Merkmal der vier physikalischen Grundkräfte.

Wechselwirkung im Sozialen

In seiner »Metaphysik der Sitten« (1797/98) überträgt I. Kant den Gedanken der Wechselseitigkeit von Beziehungen innerhalb eines räumlich begrenzten natürlichen Systems auch auf soziale Systeme. Er diskutiert die Wechselseitigkeit hier als Rechtsverhältnisse, z.B. im Zusammenhang des persönlichen Rechts in der Wechselseitigkeit der Personen im Zusammenleben in einer Hausgemeinschaft: »das Verhältniß in diesem Zustande ist das der Gemeinschaft freier Wesen, die durch den wechselseitigen Einfluß (der Person des einen auf das andere) nach dem Princip der äußeren Freiheit (Causalität) eine Gesellschaft von Gliedern eines Ganzen (in Gemeinschaft stehender Personen) ausmachen.« ¹¹³ Die Ganzheit der Gesellschaft ergibt sich also aus der Wechselseitigkeit der Verhältnisse der Personen.

Die Übertragung des Begriffs der Wechselwirkung auf die sozialen Verhältnisse wird in unmittelbarem Anschluss an Kant insbesondere von F. Schleiermacher bestärkt. Schleiermacher hält 1799 die Wechselwirkung für die zentrale Kategorie der Sozialwissenschaften, denn in ihr sei die Form und der Zweck der Geselligkeit enthalten und sie mache »das ganze Wesen der Gesellschaft aus.« ¹¹⁴ Schleiermacher betrachtet die »Gesellschaft als ein Ganzes« ¹¹⁵ und formuliert als ihr formales Gesetz: »Alles soll Wechselwirkung seyn.« ¹¹⁶ Ein Schauspiel am Theater, eine Vorlesung oder auch ein Tanzball sind für Schleiermacher im strengen Sinne keine gesellschaftlichen Veranstaltungen, weil nicht alle Teilnehmer auf alle anderen einwirken. Es fehle die »Form der durchgängigen Wechselwirkung.« ¹¹⁷

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts ist es mit G. Simmel einer der Begründer der Soziologie, der eine Gesellschaft als eine durch Wechselwirkung erzeugte Ganzheit und Einheit betrachtet: »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.« ¹¹⁸ 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.«¹¹⁹ Simmel sieht 1911 in der »Wechselwirkung« »das Wesen des Lebendigen und des Geistes überhaupt.«¹²⁰ »Wechselwirkung« wird bei Simmel zu einem fundierenden Begriff, der es ermöglicht, den Elementen übergeordnete Einheiten auszugliedern. Simmel macht damit die »Wechselwirkung zum Einheitsprinzip« (Christian 1978)¹²¹ – und zwar sowohl für soziale als auch für organische Systeme.

Auch von den späteren Begründern des systemtheoretischen Ansatzes in der Soziologie wird die Wechselwirkung als eine grundlegende Eigenschaft von Gesellschaften verstanden. So heißt es 1951 bei T. Parsons: »The most general and fundamental property of a system is the interdependence of parts or variables.«¹²² Im Anschluss daran findet sich die Rede von einer Interdependenz nicht selten in Analysen des soziologischen Systembegriffs, z.B. 1959 bei A.W. Gouldner¹²³ und 1968 bei P.M. Blau¹²⁴.

Wechselbedingung

Der Ausdruck »Wechselbedingung« wird von J.G. Fichte im Rahmen seiner idealistischen Philosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts verwendet.¹²⁵ Fichte schließt dabei an I. Kant an, der seinen Begriff des »Naturzwecks«, d.h. des Organismus, 1790 damit erläutert, dass in ihm die Teile so aufeinander bezogen seien, »daß die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselseitig abhängt.«¹²⁶ Auch F. von Schiller schließt an Kant an, wenn er sich 1795 ein Gefüge von Teilen vorstellt, in dem die »Teile einander zugleich notwendig bedingen, und durch einander bedingt werden.«¹²⁷ Von den unmittelbaren Rezipienten Kants ist es ebenso G.W.F. Hegel, der eine wechselseitige Bedingung für die Organsysteme in einem Organismus diagnostiziert (er nennt das Verdauungs-, Kreislauf-, Nerven- und Respirationssystem): »Die höhere Einheit ist überhaupt die, daß die Tätigkeit des einen Systems durch die des anderen bedingt ist.«¹²⁸ Und an anderem Ort heißt es bei Hegel: »Zunächst stellt die Wechselwirkung sich dar als eine gegenseitige Kausalität von vorausgesetzten, sich bedingenden Substanzen; jede ist gegen die andere zugleich aktive und zugleich passive Substanz.«¹²⁹ In B. Laubeners »Handbuch der Tierheilkunde« von 1803 heißt es: »Erregung, Assimilation, Reproduction, das sind die drey in einander greifende

Prozesse in der thierischen Natur, die einander wechselseitig bedingen und bestimmen.«¹³⁰

Von einer Wechselwirkung ist eine Wechselbedingung darin unterschieden, dass sie nicht nur die gegenseitige Wirkung von zwei Entitäten aufeinander, sondern auch deren gegenseitige Ermöglichung oder Abhängigkeit bezeichnet. In einer Wechselbedingung hängen also mehrere Dinge in ihrem Sein oder So-Sein voneinander ab. Die Dinge wirken in diesem Verhältnis nicht nur aufeinander, sondern sie würden aufhören, die Dinge zu sein, als die sie bestimmt sind, wenn das Verhältnis nicht bestünde. Im Gegensatz zur Wechselwirkung ist die Wechselbedingung streng genommen ein nicht graduierbares Konzept: Es ist eine Frage des Alles oder Nichts, ob etwas von etwas anderem abhängt oder nicht.

Der paradigmatische Fall der Wechselbedingung ist das Verhältnis der Organe in einem Organismus zueinander: Jedes Organ hängt in seiner Existenz von der Wechselwirkung mit den anderen Organen ab. Im Anschluss an das Standardbeispiel für Funktionalanalysen (↑Funktion) lässt sich die Wechselbedingung als Zirkularität eines geschlossenen Funktionskreises (Wimsatt 1972: »closed functional loop«¹³¹; ↑Kreislauf) erläutern: Das Herz der Wirbeltiere treibt den Blutkreislauf an; der Blutkreislauf sichert die Versorgung der Körperteile mit Nährstoffen und ihre Entsorgung von Abfallstoffen; die Versorgung mit Nährstoffen und Entsorgung von Abfallstoffen sichert die Festigkeit des Knochengerüsts; die Festigkeit des Knochengerüsts (insbesondere der Rippen) schützt das Herz vor äußeren Störeinflüssen und trägt damit zur Gewährleistung seiner Aktivität bei. Verkürzt besteht der Kreislauf also darin, dass das Herz durch seine Aktivität seine (zukünftige) Aktivität sichert oder, anders gesagt, dass die Funktion der Aktivität des Herzens seine eigene (zukünftige) Aktivität ist. Es liegt eine Rückwirkung des Herzens auf sich selbst vor, insofern es den Blutkreislauf antreibt. Der ganze Komplex lässt sich mit R. Kaspar als *funktionale Kausalität* bezeichnen: »jene Form ursächlicher Beziehungen, bei der die Wirkung einer Ursache auf diese selbst wieder als Ursache zurückwirkt.«¹³²

Neben der Physiologie ist es besonders die Theorie der Ökologie, in der das Konzept der Wechselbedingung verbreitet ist: Üblich ist es seit Mitte des 19. Jahrhunderts, die Beziehung der Glieder eines ökologischen Systems als ein Bedingungsverhältnis zu sehen. Besonders bekannt und richtungsweisend für die spätere Ökologie ist die Formulierung des Meeresbiologen K. Möbius von 1877, die Organismen einer ↑Biozönose würden sich »gegenseitig bedingen.«¹³³

Den grundsätzlichen Ansatz, die gegenseitige Bedingung von Entitäten nicht nur in der räumlichen Einheit eines Organismus, sondern auch in räumlich zerstreuten Gegenständen verwirklicht zu sehen, verfolgt zwanzig Jahre vor Möbius schon W. Roscher in seiner Analyse der Volkswirtschaft. Nach Roscher gleichen die Vorgänge in einer Volkswirtschaft insofern denen in einem Organismus, als sie nicht in lineare Ursache-Wirkungs-Ketten zerlegt werden können, sondern »einander wechselseitig bedingen«.¹³⁴ Für den Organismus sieht Roscher eine gegenseitige Bedingung der Respirationsbewegungen und der Aktivitäten des Rückenmarks, die beide nicht ohne die andere möglich seien. Es drehe sich hier »die Erklärung im Kreise herum«. Im Gegensatz dazu lassen sich die mechanischen Verhältnisse einer Maschine nach Roscher als eine lineare Ursache-Wirkungs-Verkettung beschreiben: Der Wind treibe z.B. eine Windmühle an, ohne dass die Windmühle auf den Wind zurückwirken würde. Die Bedingungsverhältnisse seien hier also einseitig.

An Roschers Beispiel der Windmühlen lässt sich der Unterschied zwischen Wechselbedingung und Wechselwirkung illustrieren: Wind und Windmühle stehen zwar im Verhältnis der Wechselwirkung zueinander, weil der Wind einerseits die Windmühle antreibt, diese aber umgekehrt auch einen, wenn auch geringen, Einfluss auf den Wind ausübt – eine Wechselbedingung ist dies aber nicht, weil der Wind in seiner Existenz nicht durch die Windmühle bedingt ist. In ähnlicher Hinsicht stehen die Pflanzen und die Atmosphäre der Erde in Wechselwirkung zueinander: Die Pflanzen werden für ihren Stoffwechsel nicht nur von der Atmosphäre beeinflusst, sie wirken auch auf diese zurück, so haben sie z.B. in einem jahrmillionenlangen Prozess den Sauerstoffanteil der Atmosphäre erheblich vergrößert. Eine Wechselbedingung besteht hier aber wiederum nicht, denn die Identitätsbedingungen der Atmosphäre hängen nicht an der Existenz und dem kausalen Einfluss der Pflanzen auf sie: Die Atmosphäre wäre auch dann Atmosphäre, wenn die Pflanzen nicht auf sie eingewirkt hätten. Die Atmosphäre wird nicht durch ihren Bezug auf Pflanzen identifiziert.

Für einige Umweltgrößen lässt sich aber andererseits durchaus ein Verhältnis der Wechselbedingung formulieren: Der hohe Sauerstoffgehalt der Atmosphäre hängt z.B. tatsächlich von der Anwesenheit der Pflanzen ab. Es ist also die Spezifikation des Gegenstandes, die darüber entscheidet, ob eine Wechselwirkung zu einer Wechselbedingung wird oder nicht. Die Atmosphäre hängt zwar nicht als solche, aber doch als Atmosphäre mit einem bestimmten

Sauerstoffgehalt von der Anwesenheit der Pflanzen ab, so wie diese umgekehrt von einem bestimmten Sauerstoffgehalt abhängen, an den sie sich im Laufe der Zeit angepasst haben.

Die in einer Wechselbedingung beschriebene gegenseitige Abhängigkeit von Gliedern eines Ganzen, d.h. das zirkuläre Muster von kausalen Prozessen, ist allerdings kein Charakteristikum biologischer Vorgänge. Auch außerhalb der Biologie gibt es viele Fälle von Wechselbedingungen dieser Art, z.B. der Prozesse, die zusammen den Wasserkreislauf ausmachen (↑Kreislauf): Niederschlag, Verdunstung und Kondensation stehen offensichtlich in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit.

Wechselbedingtheit

Zur Bezeichnung des organischen »Wechselgeschehens« (Hassenstein 1949)¹³⁵ sind neben »Wechselwirkung« und »Wechselbedingung« auch noch andere Wörter in Gebrauch. Eng verbunden mit »Wechselbedingung« ist der Ausdruck *Wechselbedingtheit*. Er erscheint seit Beginn des 19. Jahrhunderts, anfangs allerdings noch nicht im biologischen Zusammenhang (von Selpert 1805: »Die Form der Rechtsforderung sowohl als die des Vertrags ist Wechselbedingtheit der Forderung und Anerkennung«¹³⁶; Schleiermacher ca. 1834: »Wechselbedingtheit des Seins und Denkens«¹³⁷; Freund 1835: »Sprache ist ein Bezeichnungssystem; was wäre aber ein System ohne Wechselbedingtheit?«¹³⁸; 1837: »eine Kette durch Wechselbedingtheit mit einander verknüpfter und deshalb erklärlicher Ursachen und Wirkungen«¹³⁹).

Der erste, der den Ausdruck in biologischer Bedeutung verwendet, ist offenbar G.T. Fechner seit Ende der 1840er Jahre. Fechner beschreibt insbesondere das Verhältnis von Körper und Seele als »Wechselbedingtheit« (1848: »Wechselbedingtheit von Geist und Leib«¹⁴⁰; vgl. auch Baumann 1908: »Gesetz der Wechselbedingtheit von Körper und Geist«¹⁴¹). Bei Fechner dient das Wort also nicht primär der Bezeichnung des Verhältnisses der Komponenten eines Organismus.

Auf dieses Verhältnis, d.h. die gegenseitige kausale Bedingung der Einzelprozesse in einem Organismus, bezieht N. Hartmann 1950 den Ausdruck.¹⁴² Hartmann erläutert mit ihm aber den Begriff der Wechselwirkung und unterscheidet in diesem Zusammenhang somit nicht zwischen dem kausalen Verhältnis der Wirkung und dem ontologischen Verhältnis der Bedingung.

In einem etwas anderen Sinne spricht R. Hönigswald um 1940 von der »Wechselbedingtheit von Bestand und Leistung« in einem Organismus.¹⁴³ Hönigswald

nigswald bezieht diese Wechselseitigkeit nicht auf das Verhältnis zwischen den Teilen eines Organismus, sondern auf die Situation eines einzelnen Teils in einem Organismus oder auch auf den Organismus als Ganzen. Eine Wechselbedingung von Bestand und Leistung betrifft aber darüber hinaus die Selbstbezüglichkeit vieler Prozesse, z.B. auch solche der chemischen Autokatalyse.

Wechselabhängigkeit

Außerbiologisch erscheint auch das Wort ›Wechselabhängigkeit‹ seit Anfang des 19. Jahrhunderts, und zwar primär im politischen Zusammenhang (Müller 1810: »daß der Fürst eine persönliche Wechselabhängigkeit empfände und erlebte«¹⁴⁴), in ökonomischer Bedeutung (Müller 1816: »da das Verzehren und Erzeugen in einer Wechselabhängigkeit stehe«¹⁴⁵) oder in sehr allgemeiner Verwendung (Ennemoser 1819: »leiblich entzieht sich das Thier nur scheinbar durch seine Bewegung der allgemeinen Wechselabhängigkeit«¹⁴⁶).

Auch für diesen Ausdruck ist es wohl G.T. Fechner, der ihn zuerst im biologischen Zusammenhang gebraucht, und zwar wiederum für das Verhältnis von Körper und Geist. 1851 ist Fechner der Ansicht, das Verhältnis von Körper und Geist sei so zu fassen, dass »das Leibliche oder Körperliche« und »das Geistige, Psychische« »beide sich in steter Wechselabhängigkeit ändern«.¹⁴⁷ 1860 spricht er davon, es gebe »eine simultane oder Wechselabhängigkeit zwischen körperlichen und geistigen Bewegungen«.¹⁴⁸ Und 1861 konstatiert er eine »Wechselabhängigkeit« zwischen der Stärke der Aufmerksamkeit und der Stärke der sinnlichen Affektion bei der sinnlichen Wahrnehmung.¹⁴⁹

Als eine »Wechselwirkung« bezeichnet H. Lotze bereits 1852 das Verhältnis von Körper und Geist. Lotze ist außerdem der Auffassung, es liege »in der Wechselwirkung zwischen Leib und Seele kein grösseres Räthsel [...] als in irgend einem anderen Beispiele der Causalität«.¹⁵⁰ Leib und Seele werden hiermit also als koordiniert auf einer kausalen Ebene vorgestellt.

Im 20. Jahrhundert verwendet u.a. R. Riedl 1975 den Ausdruck ›Wechselabhängigkeit‹.¹⁵¹ Er bezieht ihn aber nicht auf das Verhältnis der organischen Teile zueinander, sondern auf die Relation zwischen den »Mechanismen« der Evolution, also u.a. zwischen Mutation und Selektion. Diese Wechselabhängigkeit der Evolutionsfaktoren, die fort von dem Bild einer linearen hin zu dem einer funktionalen Kausalität führen soll, steht am Anfang der von Riedl vertretenen »Systemtheorie der Evolution« (↑Evolution).

Von Riedl übernimmt F. Wuketits das Wort; er gebraucht es aber in anderer Bedeutung, indem er es auf das Verhältnis von Organismus und Umwelt bezieht.¹⁵²

Interdependenz

Zur Bezeichnung der wechselseitigen Abhängigkeit der Glieder in einem organischen Ganzen ist im Englischen knapp entweder von der *wechselseitigen Abhängigkeit* (»mutual dependence«) oder der **Interdependenz** (»interdependence« oder »interdependency«) die Rede. Eingeführt wird der letztere Ausdruck wohl durch S.T. Coleridge 1817 (»a nation of which the Government is an organic part with perfect interdependence of interests«¹⁵³; 1818 bei Coleridge in Bezug auf die Zoologie: »vital interdependence of its parts«¹⁵⁴; Anonymus 1825: »It [i.e. the phrenological doctrine] degrades the immaterial mind [...] unto a base subserviency to matter, not merely to a state of interdependence with organization«¹⁵⁵).

Seit den 1830er Jahren wird das Wort auch auf Organismen bezogen (Burnett 1830: »mutual interdependence of the various internal and external organs«¹⁵⁶; F.C. 1835: »the strict interdependence of the various organisms«¹⁵⁷; Huntington 1839: »true organic unity; the interdependency and mutual necessity of the parts to each other«¹⁵⁸; Green 1840: »the bond of interdependence in all the parts and actions of a living body, in their constitution to one organic whole«¹⁵⁹).

W. Whewell schreibt im Anschluss an Kant Mitte des 19. Jahrhunderts von den Lebensfunktionen eines Organismus, sie würden wechselseitig voneinander abhängen (»[they] mutually depend on each other«¹⁶⁰). Die Interdependenz wird entweder auf die Teile in einem Organismus bezogen, so etwa 1840 von J.C. Hare (»organic unity of the human body [...] the interdependence of all its parts, each upon all, and all upon each«¹⁶¹) oder 1848 von R.J. Wilberforce (»interdependency of structure, which unites the different portions of an organic agent into a co-ordinate whole«¹⁶²). Es wird damit auch die Interaktion verschiedener Organismen bezeichnet, so z.B. 1880 durch S.A. Forbes, der die ganze organische Welt als eine lebende Einheit (»living unit«) beschreibt, zwischen deren Teilen eine »Interdependenz« bestehe.¹⁶³ Die Rede von der Interdependenz zwischen Organismen verschiedener Arten verbreitet sich am Ende des 19. Jahrhunderts: G.J. Mivart spricht 1889 von wechselseitigen Beziehungen und Abhängigkeiten zwischen verschiedenen Ordnungen von Geschöpfen (»interrelations and interdependencies which exist between the various orders of creatures inhabiting

this planet¹⁶⁴), und R. Pound behauptet 1893, es bestehe eine wechselseitige Unterstützung zwischen Parasit und Wirt (»mutual assistance or inter-dependence of parasite and host«)¹⁶⁵.

Für H. Spencer sind es die Konzepte der Wechselseitigkeit und Arbeitsteilung, die Gesellschaft und Organismus zu jeweils spezifischen Gegenständen machen (↑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.«¹⁶⁶

In der englischsprachigen Systemtheorie der Mitte des 20. Jahrhunderts ist sowohl von einer »Interdependenz« (»interdependence«) als auch einer »Interdetermination« (»interdetermination«) die Rede.¹⁶⁷ E. Laszlo bezieht beide nur nicht allein auf organische Systeme, sondern auch auf kosmische Phänomene im Allgemeinen: »each particular determines every other.«¹⁶⁸

Den Begriff der Interdependenz verwendet 1975 auch R. Riedl. Er sieht sie durch den Umstand gekennzeichnet, »daß Merkmale oder Begriffe (Ereignisse) nur aufgrund ihrer steten Verknüpfung mit bestimmten weiteren und gleichrangigen Merkmalen oder Begriffen in ihrer Bedeutung und Geltung bestimmt werden.«¹⁶⁹ Treffender für diese Definition wäre allerdings der Ausdruck »Wechselbestimmung« oder »Interdetermination« (s.u.). Denn eine wechselseitige Abhängigkeit, d.h. eine Interdependenz, besteht z.B. auch zwischen der Umlaufbahn des Uranus und des Pluto um die Sonne, ohne dass deshalb eine wechselseitige Bestimmung der Gegenstände vorgenommen würde.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck »Interdependenz« als Schlagwort einer »neuen Philosophie«, in der die wechselseitige Abhängigkeit allen Seins betont wird.¹⁷⁰ In besonderer Verbindung steht das Konzept der Wechselseitigkeit hier mit der Wissenschaft und der Weltanschauung der ↑Ökologie, die das Zusammensein der Organismen einer Region und der Erde insgesamt als eine wechselseitige Abhängigkeit beschreiben (in das auch der Mensch integriert ist). Häufig ist diese Sicht mit normativem Gehalt und einem Appell zu ökologisch nachhaltigem Handeln verknüpft. So wird bereits 1933 von dem amerikanischen Landwirtschaftspolitiker H. Wallace eine *Erklärung der Interdependenz* (»declaration of interdependence«) gefordert, die der amerikanischen Erklärung der Independenz von 1776 zu entsprechen habe.¹⁷¹ Bei Wallace ist diese Erklärung auf das Miteinander in der Ökonomie und Politik verschiedener Staaten bezogen. W.P. Taylor bezieht diese Erklärung aber 1935 auch auf die Ökologie und vertritt

die Auffassung, eine Erklärung der Interdependenz von Pflanzen, Tieren und deren Umwelt könne die Präambel der ökologischen Verfassung bilden (»the preamble of the ecological constitution«).¹⁷²

Wechselbildung

Eine besondere Form der Wechselbedingung stellt die wechselseitige Bildung oder Herstellung der Komponenten eines Systems dar. Der Ausdruck »Wechselbildung« kann dafür verwendet werden, er erscheint aber insgesamt selten.

K.F. Burdach führt dieses Wort 1806 im Kontext einer Diskussion der organischen »Reproduction« ein, d.h. der beständigen Wiedererzeugung der Organe in einem Organismus (↑Fortpflanzung). Allgemein stellt Burdach fest: »Das organische Bestehen ist Reproduction«. Die »Konsistenz« und »Figur der Organe werde unter dem Einfluss der anderen Organe neu gebildet (Burdach spricht hier auch von einer »Wechselbestimmung«; s.u.). Die Bildung organischer Einheiten sei daher insgesamt »Wechselbildung«: »jedes Product ist selbst wieder productiv, d.h. ein Grund neuer Productionen.«¹⁷³

Nach Burdach verwenden nur wenige Autoren den Ausdruck; er ist eher in der Mineralogie und Chemie als in der Biologie verbreitet (Anonymus 1811: »je mehr wir in die höchste Bedeutung der Chemie eingehen, je mehr wir erkennen, daß eine unendliche Metamorphose der Stoffe und ihrer Wechselbildungen statt finde, welche von Glied zu Glied in einer unendlichen Kette alle Körper umschlingt«¹⁷⁴). Im sozialen Kontext erscheint er u.a. bei K.C.F. Krause in seiner 1843 posthum erschienen allgemeinen »Lebenlehre« zur Beschreibung der Vereinigung von Menschen in einer Gesellschaft (»nach dem Gesetze der organischen Wechselbildung und Vereinigung freiwillig unter sich verbunden sind«¹⁷⁵). Bis in die Gegenwart ist der Gebrauch im sozialen Zusammenhang verbreiteter als im biologischen (Henrich 1993: »das subjektive Leben von Menschen und [...] die Wechselbildung ihrer subjektiven Leben«¹⁷⁶).

Ein Alternativausdruck zu »Wechselbildung« lautet *Wechselerzeugung*. Dieses Wort ist vereinzelt bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts in Gebrauch, z.B. im medizinischen Kontext (Röschlaub 1798: »successive Wechselerzeugung von inzitirenden Schädlichkeiten«¹⁷⁷; Loeben 1814: »die unendliche Wechselwirkung und Wechselerzeugung der Werke untereinander in den Entstehungen, Berührungen und Verhältnissen ihrer Urheber«¹⁷⁸; von Lavergne-Peguilhen 1838: »Es findet [...] eine Wechselerzeugung zwischen Staat und Seele statt«¹⁷⁹). Im biologischen Kontext wird

der Ausdruck ›Wechselerzeugung‹ seit den 1850er Jahren v.a. im Sinne von ↑»Generationswechsel« verwendet (Anonymus 1852: »Generationswechsel (Wechselerzeugung, alternative Generation)«¹⁸⁰; Anonymus 1854¹⁸¹ als Übersetzung des englischen »alternate generation«¹⁸²). Zu einem biologischen oder biophilosophischen Terminus entwickelt sich aber auch dieses Wort nicht.

Einen wichtigen theoretischen Referenzpunkt für alle Lehren der organischen »Wechselbildung« stellt Kants Philosophie der ›Kritik der teleologischen Urteilkraft‹ (1790) dar. Dort argumentiert Kant, für die Beurteilung von etwas als »Naturzweck« sei es erforderlich, »daß die Theile desselben einander insgesamt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen«.¹⁸³ Im Gegensatz zu einem vom Menschen hergestellten Kunstobjekt sei in einem solchen »Producte der Natur« jeder Teil »als ein die andern Theile (folglich jeder den andern wechselseitig) hervorbringendes Organ« zu denken, so dass das Ganze ein »organisirtes und sich selbst organisirendes Wesen« genannt werden könne.¹⁸⁴

Ein chemisches Modell eines Systems der Wechselbildung entwirft S. Kauffman 1995 als ein hypothetisches Netzwerk autokatalytischer Reaktionen, bei denen jedes Produkt einer Reaktion gleichzeitig als Katalysator einer anderen Reaktion des Systems fungiert (↑Selbstorganisation: Abb. 461).¹⁸⁵ In realen biologischen Verhältnissen ist es allerdings meist nicht ein einzelnes Element, das ein einzelnes anderes Element hervorbringt, sondern jedes Teil wird vielmehr unter dem Einfluss vieler anderer Teile oder des gesamten Systems gebildet.

Wechselerhaltung

In einer zu Lebzeiten nicht veröffentlichten Rezension von H. Cohens ›Logik der reinen Erkenntnis‹ verwendet P. Natorp 1902 den Ausdruck ›Wechselerhaltung‹, um damit die abstrakte Bestimmung der Kontinuität als »wechselseitige Erhaltung der Doppelrichtung der Sonderung und Vereinigung« zu erläutern.¹⁸⁶ Das Verhältnis der Wechselerhaltung besteht demnach zwischen Sonderung und Vereinigung, insofern beide, in einer Kontinuität verbunden, jeweils integrierende Bestandteile des anderen sind.

In biologischer Bedeutung wird der Ausdruck bisher nicht verwendet. Das mit dem Wort bezeichnete Phänomen wird aber vielfach umschrieben, u.a. bereits 1790 bei Kant, der formuliert: Es »sind die Blätter zwar Producte des Baums, erhalten aber diesen doch auch gegenseitig«.¹⁸⁷ In dieser Beschrei-

bung bezieht sich die wechselseitige Erhaltung auf das Verhältnis eines Ganzen zu seinen Teilen. Kant bezieht den Ausdruck daneben auf das Verhältnis zwischen verschiedenen Organismen. So schreibt er, beim Pfropfen eines Astes von einem Baum auf einen anderen liege eine wechselseitige Erhaltung dieser »Geschöpfe« vor, weil »die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselseitig abhängt«.¹⁸⁸ Sinnvoll ist es im biologischen Kontext außerdem und in erster Linie, das Verhältnis zwischen den Teilen eines Ganzen (wie der Organe eines Organismus oder der Organismen eines Ökosystems) als eine ›Wechselerhaltung‹ zu verstehen.

Wechselbestimmung

Den Ausdruck ›Wechselbestimmung‹ führt F.W.J. Schelling 1799 ein. Schelling sieht sowohl die Verhältnisse zwischen den Teilen in einem Organismus als auch die Beziehung eines Organismus zu seiner Umwelt durch Wechselbestimmungen gekennzeichnet; er spricht allgemein von der »Wechselbestimmung der organischen und anorganischen Natur«.¹⁸⁹

Im Gegensatz zu ›Wechselwirkung‹ und ›Wechselbedingung‹ bezeichnet ›Wechselbestimmung‹ nicht ein kausales Verhältnis, das als Veränderung von Größen unter ihrem wechselseitigen Einfluss auf einander beschrieben werden kann, sondern eine logische oder epistemische Beziehung, die darin besteht, dass Gegenstände nur in wechselseitigem Bezug auf einander bestimmt werden können; die Referenz zu dem jeweils anderen Gegenstand bildet dabei eine der Identitätsbedingungen jedes einzelnen Gegenstandes.

Interdetermination

Zumeist als Übersetzung deutscher Ausdrücke erscheint das Wort **Interdetermination** seit Mitte des 19. Jahrhunderts im Englischen (in spezieller Bedeutung im Mesmerismus: Herfner 1844: »antithetic interdetermination of positive and negative«¹⁹⁰; zu Schelling: Davidson 1867: »the perfect inter-determination of receptivity and activity«¹⁹¹; in Übersetzung eines Ausdrucks von J.F. Fries: Nichols 1890: »play in ›mental inter-determination««¹⁹²; A.C. Armstrong 1893: »organic inter-determination«¹⁹³ als Übersetzung für im Original: Falckenberg 1892: »organischer Wechselbestimmung«¹⁹⁴; in Wiedergabe der Position Kants und Hegels: Fuller 1945: »the interdependence and interdetermination of the total structure and the component organs of a living body«¹⁹⁵; in der soziologischen Systemtheorie: Laszlo 1963: »interdetermination«¹⁹⁶).

Aristoteles: Funktionale Gegenstandsbestimmung

In der Biologie ist die Wechselbestimmung von Organen eines Organismus seit der Antike gängige Praxis. Sie findet ihren Ausdruck besonders in der Bestimmung von Organen durch ihre ↑Funktion, d.h. durch diejenige Wirkung, die für das System relevant ist, von dem das betreffende Organ selbst ein Teil ist (Rosen 1972: »in biology the relevant ›structures‹ are always defined in *functional* terms«¹⁹⁷). Durch diese Praxis der Gegenstandsbestimmung wird besonderes Gewicht auf die Aktivitäten eines Organs gelegt, die, vermittelt über die anderen Organe, eine Fortsetzung dieser Aktivität ermöglichen. Beschrieben wird damit insgesamt ein System der wechselseitigen Wirkung und Abhängigkeit von Organen.

Die entscheidende Einsicht, dass es funktionale oder teleologische Bestimmungen sind, auf denen die biologischen Begriffe basieren, lässt sich bis auf Aristoteles zurückverfolgen. Verschiedentlich weist Aristoteles darauf hin, dass die Zweckursache in seiner Ursachenlehre eine ausgezeichnete Stellung hat. Deutlich ist z.B. folgender Satz aus ›De partibus animalium‹: »Als ranghöchste erscheint die sogenannte Zweckursache, da sie den Begriff hergibt, der für künstliche wie für natürliche Dinge in gleicher Weise den Ausschlag gibt«.¹⁹⁸ Aristoteles erläutert dies durch die Begriffe ›Gesundheit‹ und ›Haus‹: Das Handeln eines Arztes, der einen Kranken heilt, und das Handeln eines Zimmermanns, der ein Haus baut, sind auf das durch diese Begriffe Bezeichnete ausgerichtet. Die Begriffe bestimmen aber erst den letzten im Handeln angestrebten Zustand. Auf den Begriff gebracht werden die Tätigkeiten des Heilens und des Hausbauens also nicht durch ihre Voraussetzungen oder ihre gegenwärtige Struktur, sondern durch ihr zukünftiges Ergebnis, auf das sie abzielen. Kurz: es ist der Zweck, der »den Begriff hergibt«. In diesem Sinne heißt es an anderer Stelle 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«.¹⁹⁹ Es ist die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Eine steinerne Hand verdient es für Aristoteles daher auch nicht, im eigentlichen Sinne ›Hand‹ genannt zu werden.²⁰⁰ 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«.²⁰¹ Der funktionalen oder teleologischen Betrachtung kommt bei Aristoteles also die epistemische Aufgabe der Bestimmung oder Identifikation von Teilen eines funktionalen Systems zu (Cartwright 1986: »Teleological factors are explanatory for Aristotle, just because they are part of the correct identification of the explanandum«²⁰²).

Die Wechselseitigkeit der Bestimmungen von Organen eines Lebewesens ist in der aristotelischen Philosophie des Organischen aber nur implizit enthalten. Sie ergibt sich allein daraus, dass Aristoteles Organe über ihre Funktionen definiert, diese Funktionen aber durch ihre Vereinigung in einem Organismus wechselseitig voneinander abhängen.

Kant: Ganzheit als wechselseitige Bestimmung

Kant verwendet das Konzept der wechselseitigen Bestimmung an verschiedenen Stellen seiner theoretischen Philosophie. So spricht er in der ›Kritik der reinen Vernunft‹ zur Erläuterung seiner Kategorie der Gemeinschaft (Wechselwirkung) wiederholt von der wechselseitigen Bestimmung der Substanzen: »Nun ist aber das Verhältnis der Substanzen, in welchem die eine Bestimmungen enthält wovon der Grund in der anderen enthalten ist, das Verhältnis des Einflusses; und, wenn wechselseitig dieses den Grund der Bestimmungen in dem anderen enthält, das Verhältnis der Gemeinschaft oder Wechselwirkung«.²⁰³ Auch den Begriff der Ganzheit erläutert Kant durch das Verhältnis der wechselseitigen Bestimmung der Teile.²⁰⁴

Kant macht allerdings in späteren Schriften nicht immer an den Stellen Gebrauch von den so definierten Begriffen, an denen man es erwarten könnte: In der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ z.B. spielt die Vorstellung einer wechselseitigen Bestimmung der Teile eines Organismus kaum eine Rolle. In anderen Schriften verweist Kant aber durchaus auf die Unterschiede zwischen einer einseitigen und einer wechselseitigen Bestimmung, so heißt es in seinen ›Vorlesungen über Metaphysik‹ um 1780: »Die Verbindung [zweier Teile] kann zweifach seyn, einseitig oder wechselseitig. Einseitig ist sie, wenn das Zweite vom Ersten abhängt, aber nicht das Erste vom Zweiten. Wechselseitig ist sie, wenn eins das andere determinirt. Die Substanzen machen aber nicht ein Ganzes durch einseitige, sondern durch wechselweise Verbindungen und Wirkungen aus«.²⁰⁵

Unmittelbare Nachfolger Kants

In Fichtes ›Grundlegung der gesamten Wissenschaftslehre‹ (1794) erlangt der Begriff der Wechselbestimmung eine exponierte Stellung in der gegenseitigen Bestimmung der Glieder im Verhältnis der Entgegensetzung von Ich und Nicht-Ich – und führt damit aus dem engeren Rahmen einer Grundlegung der Biologie hinaus.²⁰⁶ Aber auch bei Fichte steht die Vorstellung der nicht isolierten, sondern wechselseitigen Bestimmung von Gegenständen später im Zusammenhang seiner Naturphilosophie. So sieht er 1797 das Wesen der organisierten Materie – im Gegensatz zur rohen – darin, »daß in ihr kein Theil angetroffen werde, der in sich selbst den Grund seiner Bestimmung habe«.²⁰⁷ 1801 formuliert Fichte: In einem »organischen Systeme« hingen die »Glieder nicht bloß durch Consequenz, sondern durch Wechselbestimmung zusammen«.²⁰⁸ Eine »Wechselbestimmung aller Theile des Organismus«, die »immer thätig« ist, konstatiert ein Jahr später J.J. Dömling.²⁰⁹ Ebenso spricht J.F. Herbart 1828 in seiner Erläuterung von Kants Philosophie des Organischen knapp von der »Wechselbestimmung der Theile in einem Ganzen«.²¹⁰

Haldane 1884: biologischer Holismus

Eine genauere Analyse erfährt das Konzept der Wechselbestimmung in den holistischen Lebenstheorien, wie sie seit Ende des 19. Jahrhunderts formuliert werden. Der Biologe J.S. Haldane spricht 1884 von der Relation der *reziproken Bestimmung* (›reciprocal determination‹), die zwischen den Teilen eines organischen Ganzen bestehen.²¹¹ Die Teile verlieren durch diese Bestimmung ihre Unabhängigkeit vom Ganzen und können allein in diesem bestehen. Im Gegensatz zu einer kausalen Wechselseitigkeit, wie sie z.B. zwischen den Planeten eines Sonnensystems besteht, folgt aus dem Verhältnis der reziproken Bestimmung, wie es Haldane entwirft, eine Bestimmbarkeit jedes Teils allein durch den Bezug zu den anderen. Den Unterschied zwischen physikalischen Wechselwirkungen und biologischen Wechselbestimmungen macht Haldane daran fest, dass es im physikalischen Begriff allein um die gegenseitige Wirkung von für sich bestimmten Körpern geht, der biologische Begriff aber darüber hinaus die wesentlichen Eigenschaften, d.h. die Identitätsbedingungen, von Gegenständen betrifft, die nur durch den Bezug aufeinander definiert sind: »They are determined, not only as regards their reciprocal action on one another, but also as regards what is inherent in the parts themselves of a system whose parts reciprocally determine one another«.²¹² Während bei der physika-

lischen Wechselwirkung also eine Bestimmung der interagierenden Teile und ihrer Eigenschaften auch unabhängig von ihrem Bezug zu den anderen Teilen möglich ist, ist dies bei der biologischen Wechselbestimmung gerade nicht der Fall. Hier sind die Eigenschaften der Teile nicht allein Eigenschaften von ihnen, sondern gleichzeitig Manifestationen des Einflusses der anderen, wie Haldane ausführt.²¹³ In dieser reziproken Determination der Teile eines Ganzen drückt sich auch die Autonomie der Lebewesen aus. Die Veränderungen der Teile der Lebewesen sind nicht primär durch die Einwirkung äußerer Gegenständen zu interpretieren, sondern erfolgen unter dem Einfluss der anderen Teile, mit denen sie zusammen ein Ganzes bilden: »since the parts are what they are, only as taking part in the whole, there can clearly be nothing foreign to them in their determination. In this apparent determination they are only manifesting what they are in themselves«.²¹⁴ Haldane bezieht dies auch auf die Veränderung der Organismen in der Evolution. Die Evolution dürfe nicht als ein Prozess gedeutet werden, in dem der Organismus ein Abbild der Umwelt darstelle – so wie dies etwa von Spencer entworfen werde –, sondern auch die Veränderung des Organismus als Ganzer folge im Wesentlichen *organismusinternen* Determinationen.²¹⁵ In späteren Schriften betont Haldane immer wieder die Ganzheitlichkeit des Organismus und die sich daraus ergebende Unmöglichkeit, einen Teil des Ganzen in Isolation von den anderen zu bestimmen.²¹⁶

Biophilosophie des 20. Jh.

Mitte des 20. Jahrhunderts erscheint das Konzept der Wechselbestimmung bei H. Jonas in seiner Analyse des Systembegriffs: »Das Zusammen der Teile [in einem System] ist nicht neutrales Beieinander, sondern gegenseitiges Bestimmen, und wiederum ein solches Bestimmen, daß das Zusammen eben dadurch erhalten bleibt«.²¹⁷

Ausführlicher befasst sich M. Beckner mit den Identitätsbedingungen von Teilen in einem organisierten und funktional beurteilten System. In seinem Versuch zu klären, was unter einer biologischen Funktion zu verstehen ist, macht er deutlich, dass die Rede von Funktionen bei nicht-organisierten Gegenständen nicht angemessen sei, weil diese nicht über Teile verfügen, die ihre Bestimmung erst in Relation zu den anderen Teilen, mit denen sie gemeinsam die Organisation bilden, erhalten. In Beckners Beispiel: Es kann nicht davon gesprochen werden, dass es eine Funktion der Erde sei, auf ihrem Weg durch den Kosmos mit Meteoriten zusammenzustoßen, denn der Begriff ›Erde‹ sei eben nicht durch diesen Prozess

definiert (»the term ›the earth‹ is not defined (even in part) by reference to the activity of meteorite interception«²¹⁸). Allgemeiner stellt Beckner fest, die Teile physikalisch bestimmter Körper würden nicht über ihre Beiträge zu dem System, von dem sie ein Teil sind, identifiziert (»we do not [...] identify the parts of the solar system, or any of its activities, in terms of the contribution they make to activities of the whole solar system«²¹⁹). Trotzdem können wechselseitige Wirkungen in solchen Systemen vorliegen.

Im Sonnensystem z.B. verändert die wechselseitige Massenanziehung der Planeten ihre Umlaufbahnen. Die Gravitation von Neptun verursacht Abweichungen in der Umlaufbahn von Uranus. Wäre Neptun nicht vorhanden, hätte das Sonnensystem andere Eigenschaften, z.B. würde die Umlaufbahn von Uranus anders erfolgen. Dennoch gilt es nicht als eine Funktion von Neptun – und der Planet ist nicht über seine Wirkung definiert –, Abweichungen in der Umlaufbahn von Uranus hervorzurufen.²²⁰ Denn es gehört nicht zu den Identitätsbedingungen des Systems, dass der Umlauf von Uranus genau den tatsächlichen Weg nimmt. Die genaue Umlaufbahn eines Planeten gehört nicht zum Begriff des Sonnensystems. Sie ist vielmehr eine bloße Zufälligkeit, eine akzidentelle Eigenschaft. Das System würde nicht zerstört werden (d.h. es würde nicht aufhören, ein Sonnensystem zu sein), wenn die Bahn des Uranus aufgrund der Entfernung von Neptun geändert würde.

Im Falle eines Organismus würde das System aber zerstört werden und seine Identität verlieren, wenn eines seiner Organe, z.B. das Herz, entfernt werden würde. Als Ausdruck dieser Verhältnisse erfolgt im Fall des biologischen Systems eine Identifizierung eines Teils durch Bestimmung des Einflusses auf andere Systemteile und damit durch Angabe seines Beitrags für das System. Begründet werden kann die epistemische Konzipierung eines organischen Teils über seinen Bezug zu den anderen Teilen also gerade damit, dass seine Entfernung aus dem System für die anderen Teile und das System insgesamt massive Konsequenzen hätte. Die Entfernung des Herzens aus einem Organismus zieht z.B. nicht nur eine quantitative Änderung im Zustand der anderen Organe nach sich, wie dies im Beispiel der veränderten Umlaufbahn eines Planeten bei der vorgestellten Entfernung eines anderen aus dem System der Fall wäre. Ein Sonnensystem ohne Neptun hätte andere Eigenschaften, aber es wäre weiterhin ein Sonnensystem; ein Wirbeltier ohne Herz dagegen würde auch seine anderen Organe verlieren und wäre damit kein lebensfähiger Organismus mehr.

Analog zu Beckner argumentiert bereits A. Stöhr 1909, dass die Wechselwirkung, wie sie in der kosmischen Interaktion von Körpern vorliegt, nicht ausreiche, diesen Körpern eine Zweckmäßigkeit zuzuschreiben. Hinzukommen muss für Stöhr, dass zwei für einander gegenseitig zweckmäßige Körper ohne den jeweils anderen nicht *existieren* können.²²¹

In einem durch Wechselbestimmung der Teile beschriebenen System bedingen die Teile sich nicht nur gegenseitig, sie werden auch durch den Bezug auf die anderen Teile und den Beitrag des Teils zum Funktionieren des gesamten Systems erst bestimmt. Ein Herz etwa ist nicht nur durch die Aktivität der anderen Organe des Körpers bedingt, es ist auch definiert durch seine Leistung, die es im Ganzen des Körpers vollbringt. Die Beschreibung eines Systems als Einheit von Teilen durch deren wechselseitigen Bezug ist charakteristisch für die Biologie. Ein biologisches (funktional beurteiltes) System ist also nicht allein dadurch bestimmt, dass jeder Teil des Systems einen Einfluss auf jeden anderen ausübt (Wechselwirkung) und die Teile in ihrer Existenz wechselseitig voneinander abhängen (Wechselbedingung), weil sie einander wechselseitig hervorbringen (Wechselbildung) und erhalten (Wechselhaltung), sondern gleichfalls dadurch, dass jeder Teil nur dadurch identifiziert wird (also dadurch bestimmt ist), dass er eine spezifische (auf ihn selbst zurückwirkende) Wirkung auf die anderen Teile ausübt (Wechselbestimmung).

Ontologie und Epistemik

Die wechselseitige Abhängigkeit zwischen den Teilen eines Systems betrifft eine ontologische Ebene; die wechselseitige Bestimmung dieser Teile dagegen eine epistemische Ebene. Es ist damit primär eine epistemische Frage, d.h. eine Frage der Beschreibung, ob die zwischen den Teilen eines Systems bestehende wechselseitige Abhängigkeit ihren epistemischen Ausdruck in der Bestimmung der Teile durch ihren wechselseitigen Bezug findet. Die Perspektivierung von Gegenständen als wechselseitig bestimmte Teile in einem übergeordneten Ganzen ist eine für die Biologie charakteristische Sicht. Auch in der Physik oder Psychologie können Gegenstände als Elemente in einem System interpretiert werden, aber ihre Bestimmung erfolgt (in der Regel) nicht ausgehend von ihrer Beziehung zu den anderen Elementen des Systems: Die Sonne als Element eines Sonnensystems würde auch als Sonne bestimmt werden, wenn sie nicht von Planeten umkreist würde; die Erde bliebe Erde, auch wenn es die anderen Planeten nicht geben würde. Physikalisch wird ein Gegenstand in der Regel aufgrund seiner inhärenten Eigenschaften indivi-

duiert, biologisch aber aufgrund seiner relationalen Momente.

Besonders deutlich wird dieser Unterschied bei Systemen, die zwar keine biologischen Organismen sind, aber doch Gefüge aus wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen. Ein solches System ist der Wasserkreislauf auf der Erde. Die kausalen Glieder des Wasserkreislaufs – Verdunstung, Kondensation und Niederschlag – stehen in einem interdependenten Verhältnis zueinander; der Wasserkreislauf fügt sich damit dem Muster der zirkulären Organisation eines kausalen Prozesses aufgrund der wechselseitigen Hervorbringung der Glieder. Der Regen kann daher im Hinblick auf die Erzeugung des Oberflächenwassers auf der Erde funktional beurteilt werden – und er könnte auch über diese Funktion bestimmt werden. So wie das Schlagen des Herzens erst die Aktivität der Muskeln ermöglicht, ohne die wiederum keine Nahrungsaufnahme stattfinden würde, die schließlich wieder das Herz am Laufen hält, ebenso ermöglicht erst der Regen die Bildung von Gewässern, die wiederum Voraussetzung für die Verdunstung sind, ohne die keine Wolken und damit kein Regen sich bilden könnten.

Unterschieden ist der Regen in dieser Hinsicht von anderen Prozessen, die nicht in ein System kausaler Interdependenzen integriert sind, z.B. von der Sonneneinstrahlung auf die Erde. Auch wenn sie isoliert betrachtet einander ähneln: Im einen Fall ist es Wasser, im anderen sind es Photonen, die vom Himmel fallen; so sind Regen und Sonneneinstrahlung doch vom Muster des Gesamtprozesses aus beurteilt sehr verschieden: Während der Regen vermittelt über die anderen Glieder des Wasserkreislaufs auf sich selbst zurückwirkt, sind die Sonnenstrahlen, die auf die Erde eintreffen, in keiner Weise wirksam im Hinblick auf die Ermöglichung zukünftiger Sonnenstrahlen. Im Gegensatz zum linearen Prozess der Sonneneinstrahlung kann der Regen daher als Organ in einem übergeordneten System angesehen werden: Er bildet eine Etappe im Prozess des wiederholten Umlaufs des Wassers zwischen Himmel und Erde.

Dennoch werden die Teilprozesse des Wasserkreislaufs nicht im Hinblick auf ihre Ermöglichung der anderen Teilprozesse bestimmt, und der Wasserkreislauf insgesamt wird nicht als ein funktional zu beurteilender Organismus mit Organen betrachtet. Es liegt hier also eine wechselseitige Abhängigkeit der Teile vor, die ihren Ausdruck nicht in einer wechselseitigen Bestimmung findet. Erklärt werden kann dies mit der globalen, nur schwer überschaubaren Dimension des Wasserkreislaufs und der lebensweltlichen Erfahrung seiner Komponenten als isolierte Phänomene.

Von den funktional bestimmten Elementen eines Organismus sind die Glieder des Wasserkreislaufs dadurch unterschieden, dass sie unabhängig vom Gesamtprozess identifiziert werden können. 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. Denn anders als die funktionalen Teilprozesse eines Organismus erscheinen die Elemente des Wasserkreislaufs zunächst als isolierte Phänomene: als Regen, See und Wolken. Wegen ihrer isolierten Erscheinung werden sie auch isoliert identifiziert, gleichsam rein morphologisch oder: rein physikalisch. Dass die Wirkung eines 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. Die fehlende organische Perspektive auf den Regen hat ihren Grund also offenbar darin, dass der Regen auch dann als Regen angesehen werden 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 als isolierter Prozess, nicht als funktionales Element in einem Prozessgefüge identifiziert. Hierin unterscheidet er sich von den Elementen der Kreisläufe, die an Organismen beobachtet werden können und die sie als funktional geschlossene Systeme ausmachen. Die Rückwirkung der Aktivität eines Herzens auf sich selbst ist aufgrund der beschränkten räumlichen Ausmaße eines Organismus und seiner scharf umrissenen morphologischen Gestalt unmittelbar einleuchtend. In manchen Fällen scheinen es also kontingente lebensweltliche Gründe zu sein, die verhindern, dass die kausale Wechselwirkung und Wechselabhängigkeit zwischen den Teilen eines Systems ihren Ausdruck in einer epistemischen Wechselbestimmung finden²²² (↑Ganzheit).

Nachweise

- 1 Wedel, G.W. (1680). *Physiologia medica*: 51 (II, 5, 9).
- 2 a.a.O.: 59 (II, 6, 5).
- 3 Vgl. Chevreau, U. (1697). *Chevraena*: 68.
- 4 Norris, J. (1698). *Practical Discourses upon Several Divine Subjects*, vol. 4: 91.
- 5 Shaw, P. (1734). *Chemical Lectures*, Publicly Read at London, in the Years 1731, and 1732; and since at Scarborough, in 1733: 73 (IV, Axioms and canons, Nr. 5).
- 6 Berkeley, G. (1744). *Philosophical Reflections and Inquiries Concerning the Virtues of Tar-Water*: 17 (Nr. 33).

- 7 Berkeley, G. (1745). *Recherches sur les vertus de l'eau de goudron*: 28.
- 8 Bonnet, C. de (1760). *Essai analytique sur les facultés de l'âme*: 55 (Kap. 8, Nr. 87).
- 9 Bonnet, C. de (1770). *Analytischer Versuch über die Seelenkräfte*, Bd. 1 (Übers. C.G. Schütz): 59.
- 10 Platner, E. (1790). *Neue Anthropologie für Aerzte und Weltweise*, Bd. 1: 599 (§1322); außerbiologisch: Anonymus (1767). *Sammlung der hamburgischen Gesetze und Verfassungen*, Bd. 4, 2. Abth. Rechte der Personen: 56.
- 11 Hegel, G.W.F. (1810-11). *Logik für die Mittelklasse* (Werke, Bd. 4, Nürnberger und Heidelberger Schriften 1808-1817, Frankfurt/M. 1986, 162-203): 189; ders. (1821/31). *Vorlesungen über die Philosophie der Religion* (Werke, Bd. 16-17, Frankfurt/M. 1986): II, 133.
- 12 Hippokrates, *Von den Orten im Menschen* (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 276-349): 277; vgl. ders., *Von den Krankheiten der Frauen* (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VIII, 10-407): 95; vgl. Burkert, W. (1955). Zum altgriechischen Mitleidsbegriff; Schott, H. (1992). *Sympathie als Metapher in der Medizingeschichte*. *Würzburger medizinhistorische Mitteilungen* 10, 107-127; Richter, J. (1996). *Die Theorie der Sympathie*.
- 13 Hippokrates, *Von den Krankheiten*, 1. Buch (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 140-205): 140.
- 14 Hippokrates, *Von den Orten im Menschen* (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 276-349): 276.
- 15 Pseudohippokrates, *De alimento* (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. IX): 106 (Nr. 23); dt. Übers.: *Über die Nahrung* (hg. v. K. Deichgräber, Mainz 1973): 37; vgl. *Die Nahrung*, in: Hippokrates, *Sämtliche Werke*, Bd. 1, hg. v. R. Fuchs, München 1895, 276-285: 279 (xxiii).
- 16 Deichgräber, K. (1973). *Kommentar zu Pseudohippokrates, Über die Nahrung*: 38f.; vgl. auch Neuburger, M. (1906). *Geschichte der Medizin*, Bd. 1: 205.
- 17 Reinhardt, K. (1953). Poseidonios. In: *Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswissenschaft*, Bd. 22, 1, 558-826: 649; vgl. ders. (1926). *Kosmos und Sympathie*.
- 18 Vgl. Hale, D.C. (1973). *Analogy of the body politic*. In: Wiener, P.P. (ed.). *Dictionary of the History of Ideas*, vol. I, 67-70: 68.
- 19 Nestle, W. (1927). *Die Fabel des Menenius Agrippa* (Griechische Studien. Untersuchungen zur Religion, Dichtung und Philosophie der Griechen, Stuttgart 1948, 502-516): 507.
- 20 Livius, *Ab urbe condita* II, 32.
- 21 Livius, *Ab urbe condita* (dt. *Römische Geschichte*, Bd. 1, hg. v. H.J. Hillen, München 1987): 235; vgl. auch Guldin, R. (2000). *Körpermetaphern. Zum Verhältnis von Politik und Medizin*: 102f.
- 22 Platon, *Politeia* 462c, d; 464b.
- 23 Aristoteles, *Politica* 1253a.
- 24 Vgl. Nestle (1927): 510ff.
- 25 Marc Aurel, *Ad se ipsum* (dt. *Wege zu sich selbst*, hg. v. W. Theiler, Zürich 1951): 41 (II, 1).
- 26 Platon, *Phaidros* 264c.
- 27 Platon, *Protagoras* 329c ff.
- 28 *Stoicorum veterum fragmenta*, Bd. III, 72 (Nr. 295); vgl. Diogenes Laertius, *Vitae philosophorum* VII, 125.
- 29 Aristoteles, *Physica* (übers. v. H.G. Zekl, Hamburg 1995) 195a9; vgl. *Metaphysica* 1013b9.
- 30 Aristoteles, *Physiognomica* 805a6; 808b11ff.; *Analytica priora* 70b16.
- 31 Aristoteles, *Physiognomica* 805a10.
- 32 Aristoteles, *De gen. anim.* 753a18; vgl. *Problemata physica* 876b15; 880b23.
- 33 Aristoteles, *Problemata physica* 886a; 887a (7, 2; 6); vgl. Richter, J. (1996). *Die Theorie der Sympathie*: 120.
- 34 Burkert, W. (1955). *Zum altgriechischen Mitleidsbegriff*: 65.
- 35 Aristoteles, *Physica* 252b.
- 36 Aristoteles, *De motu animalium* 703a-b.
- 37 Perler, D. (1996). *War Aristoteles ein Funktionalist? Z. philos. Forsch.* 50, 341-363: 354.
- 38 Aristoteles, *De an.* 407b34-408a1.
- 39 Galen, *De usu partium corporis humani* (Œuvres anatomiques, physiologiques et médicales, 2 Bde. ed. C. Dar-emberg, Paris 1854-1856): I, 128 [Opera Omnia (Leipzig 1821-33): VIII, 340; IV, 104]; vgl. Siegel, R.E. (1968). *Galen's System of Physiology and Medicine*: 360-370; Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*: 137f.
- 40 Siegel (1968): 361.
- 41 Galen, *De usu partium corporis humani* (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 8, Leipzig 1824): 30; dt. Übers. Richter (1996): 146.
- 42 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.
- 43 Sextus Empiricus, *Adversus mathematicos* IX, 70 (Stoicorum Veterum Fragmenta, Bd. 2: 302 (1013); vgl. 473; 475; 534).
- 44 Marsilius von Padua (1324). *Defensor pacis* (dt. *Der Verteidiger des Friedens*, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29.
- 45 Ficino, M. (1469). *De amore* (dt. *Über die Liebe oder Platons Gastmahl*, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r).
- 46 Paracelsus (1570). *Paramirum*: 105; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 77.
- 47 Descartes, R. (1649). *Les passions de l'âme* (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 351 (I, 30).
- 48 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.
- 49 Digby (1644): 208.
- 50 Ray, J. (1691). *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*: 157.
- 51 Spinoza, B. (1665). [Brief an Heinrich Oldenburg vom 20. November 1665] (Opera, Bd. 4, hg. C. Gebhardt, Heidelberg 1925): 173 (32. Brief).
- 52 Boerhaave, H. (1708). *Institutiones medicae*: 11 (Nr.

- 35); ebenso 2. Aufl. 1710.
- 53** Boerhaave, H. (1708/27). *Institutiones medicae* (4. Aufl.): 15 (Nr. 47); vgl. Duchesneau, F. (1982). *La physiologie des lumières. Empirisme, modèles et théorie*: 111.
- 54** Boerhaave, H. (1727). *Historia plantarum*: 3 (Prooemium).
- 55** Echelard-Dumas, M. (1976). Der Begriff des Organismus bei Leibniz: „biologische Tatsache“ und Fundierung. *Studia Leibnitiana* 8, 160-186: 167; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität: 145.
- 56** Leibniz, G.W. (1704). Brief an Lady Masham von Anfang Mai 1704 (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887): 340; ders., Schreiben an Clarke, §115-116 (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Hildesheim 1965): 417f.
- 57** Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (in: *Ammonitates academicae*, Bd. 2, 3. Aufl (1787), 2-58): 2f. (§1).
- 58** ebd.
- 59** Linné, C. von (1760). *Politia naturae* (in: *Om Undran för Naturen och Andra Latinska Skrifter*, hg. v. K. Hagberg, Stockholm 1962, 61-109): 62 (§1).
- 60** Vgl. Müller-Wille, S. (1999). *Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78)*: 311ff.
- 61** Bonnet, C. de (1764-65). *Contemplation de la nature*, 3 Bde. (Euvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 288.
- 62** a.a.O.: I, 46.
- 63** Diderot, D. (1769). *Le rêve de d'Alembert* (Euvres complètes, Bd. 17, Paris, 1987, 87-209): 122.
- 64** Voltaire (1766). *Le philosophe ignorant* (Complete Works, vol. 62, Oxford 1987, 25-105): 52 (Nr. XIX).
- 65** Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 373.
- 66** Oberhausen, M. & Pozzo, R. (Hg.) (1999). *Vorlesungsverzeichnisse der Universität Königsberg (1720-1804)*, 2 Bde.: II, 503; 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.; Kuhlenbäumer, M. (1968). *Boerhaave und seine deutschen Schüler unter Berücksichtigung von Berlin, Greifswald, Königsberg und Würzburg*. Med. Diss. Münster: 77f.; Löw, R. (1980). *Philosophie des Lebendigen*: 87.
- 67** *Nachweise für Tab. 304: Platon, Phaidros 264c; Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis* (dt. *Der Verteidiger des Friedens*, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29 (I, 1, §3); Ficino, M. (1469). *De amore* (dt. *Über die Liebe oder Platons Gastmahl*, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r); Descartes, R. (1649). *Les passions de l'ame* (Euvres 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); Bordeu, T. (1751). *Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action* (Euvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 187; Tarin, P. (1754). *Dissection*. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). *Encyclopédie*, Bd. 4, 1046-1047: 1046; Voltaire (1766). *Le philosophe ignorant* (Complete Works, Bd. 62, Oxford 1987, 25-105): 52 (Nr. XIX); Bordeu, T. (1775). *Recherches sur les maladies chroniques* (in: *Euvres complètes*, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 805f.; 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); Lucae, S.C. (1816). *Entwurf eines Systems der medicinischen Anthropologie*: 1; Schiff, J.M. (1858-59). *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 1: 4; Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*: 135; Bertalanffy, L. von (1937). *Das Gefüge des Lebens*: 12.
- 68** Fichte, J.G. (1796-97). *Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre*, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 19.
- 69** ebd.
- 70** 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 I, Abth. 1, Leipzig 1802): 23.
- 71** Lamarck, J.B. de (1809). *Philosophie zoologique*, 2 Bde.: I, 380.
- 72** a.a.O.: I, 91.
- 73** Barthez, P.J. (1778/1806). *Nouveaux éléments de la science de l'homme*, Bd. 2: 5.
- 74** Schott (1992): 119.
- 75** Hyrtl, J. (1880). *Onomatologia anatomica. Geschichte und Kritik der anatomischen Sprache der Gegenwart*: 517; vgl. Schott (1992): 120.
- 76** Treviranus, G.R. (1802). *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*, Bd. 1: 66.
- 77** Cuvier, G. (1817). *Le règne animal*, 4 Bde.: I, 6.
- 78** Geoffroy St. Hilaire, É. (1833). *Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales*: 68f.
- 79** Piaget, J. (1926). *La représentation du monde chez l'enfant* (dt. *Das Weltbild des Kindes*, München 1988): 187.
- 80** Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 441.
- 81** Vgl. Christian, P. (1978). *Einheit und Zwiespalt. Zum hegelianisierenden Denken in der Philosophie und Soziologie Georg Simmels*: 110-133; Müller, G.H. (1994). *Wechselwirkung in the life and other sciences: a word, new claims and a concept around 1800 ... and much later*. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). *Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840*, 1-14; Köchy, K. (2004). *Das Konzept der Wechselwirkung bei Kant*. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). *Kant Reader*, 78-106; Ziche, P. (2004). *Wechselwirkung*. *Hist. Wb. Philos.* 12, 334-341.
- 82** Kant, I. (1755). *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels* (AA, Bd. I, 215-368): 266; 283; 292; 323; 331; 364.
- 83** Kant, I. (1781/87). *Kritik der reinen Vernunft* (AA, Bd. III): B106.
- 84** a.a.O.: B183f.

- 85 a.a.O.: B256.
- 86 Kant, I. (1786). *Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft* (AA, Bd. IV, 465-565): 544.
- 87 Vgl. Müller (1994); Köchy (2004).
- 88 Snell, F.W.D. (1792). *Darstellung und Erläuterung der Kantischen Critik der aesthetischen Urtheilskraft*, Bd. 2: 48f.
- 89 Ith, J. (1794). *Versuch einer Anthropologie oder Philosophie des Menschen*, Bd. 1: 244 (Nr. 59).
- 90 Jakob, L.H. von (1795). *Grundriß der Erfahrungs-Seelelehre*: 61f. (§95).
- 91 Schmid, C.C.E. (1798-1801). *Physiologie philosophisch bearbeitet*, 3 Bde.: I, 57f.
- 92 a.a.O.: 187f.
- 93 a.a.O.: 214.
- 94 Meiners, E. (1807). *Vom Leben der Erde*: 86 (Nr. 43).
- 95 Goethe, J.W. von [Fragment]. In: Beutler, E. (Hg.) (1949). *Gedenkausgabe der Werke, Briefe und Gespräche*, Bd. 17, *Naturwissenschaftliche Schriften*, 2. Teil, *Aphorismen und Fragmente*, 687-781: 720.
- 96 Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (AA, Bd. I, 5): 94.
- 97 Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur*: lvi.
- 98 Schelling, F.W.J. (1798). *Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus* (AA, Bd. I, 6): 99.
- 99 Schelling, F.W.J. (1800). *System des transzendentalen Idealismus* (Hamburg 1992): 144.
- 100 Schelling, F.W.J. (1797). *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (AA, Bd. I, 5): 288.
- 101 Burdach, K.F. (1806). *Beiträge zur nähern Kenntniß des Gehirns*, Bd. 1: 31 (§51).
- 102 Carus, C.G. (1818). *Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens*. *Deutsches Archiv für die Physiologie* 4, 47-60: 50.
- 103 a.a.O.: 50f.
- 104 a.a.O.: 52.
- 105 a.a.O.: 53.
- 106 Oken, L. (1833). *Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände*, Bd. 4: 199.
- 107 Schopenhauer, A. (1819-44/58). *Die Welt als Wille und Vorstellung* (Sämtliche Werke, Bd. I-II, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): I, 618.
- 108 a.a.O.: 620.
- 109 a.a.O.: 621.
- 110 a.a.O.: 623.
- 111 Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 420ff.
- 112 a.a.O.: 692.
- 113 Kant, I. (1797/98). *Metaphysik der Sitten* (AA, Bd. VI, 203-493): 276.
- 114 Schleiermacher, F. (1799). *Versuch einer Theorie des geselligen Betragens* (Kritische Gesamtausgabe, I. Abt., Bd. 2. *Schriften aus der Berliner Zeit 1796-1799*, hg. v. G. Meckenstock, Berlin 1984, 163-184): 170.
- 115 a.a.O.: 171.
- 116 a.a.O.: 170.
- 117 a.a.O.: 169.
- 118 Simmel, G. (1906/12). *Die Religion* (Gesamtausgabe, Bd. 10, hg. v. M. Behr, V. Krech & G. Schmidt, Frankfurt/M. 1995, 39-118): 78.
- 119 Simmel, G. (1908). *Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung* (Gesamtausgabe, Bd. 11, hg. v. O. Rammstedt, Frankfurt/M. 1992): 18; vgl. ders. (1917). *Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft* (Gesamtausgabe, Bd. 16, hg. v. G. Fitzi & O. Rammstedt, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 70.
- 120 Simmel, G. (1911). *Philosophische Kultur*: 200.
- 121 Christian, P. (1978). *Einheit und Zwiespalt. Zum hegelianisierenden Denken in der Philosophie und Soziologie Georg Simmels*: 132.
- 122 Parsons, T. (1951). *The Social System*: 107.
- 123 Gouldner, A.W. (1959). *Reciprocity and autonomy in functional theory* (in: *For Sociology*, London 1973, 190-225): 203.
- 124 Blau, P.M. (1968). *Theories of organizations*. In: Sills, D.L. (ed.). *International Encyclopedia of the Social Sciences*, vol. 11, 297-305: 299.
- 125 Fichte, J.G. (1801-02). *Darstellung der Wissenschaftslehre aus den Jahren 1801/02* (AA, Bd. II, 6, 105-324): 322.
- 126 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urteilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 371.
- 127 Schiller, F. von (1795). *Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen* (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. J. Perfahl, München 1968, 311-408): 359 (16. Brief).
- 128 Hegel, G.W.F. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 461.
- 129 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). *Wissenschaft der Logik* (Werke, Bd. 5 & 6, Frankfurt/M. 1986): II, 238.
- 130 Laubener, B. (1803). *Theoretisch-praktisches Handbuch der Thierheilkunde*, Bd. 1: 57.
- 131 Wimsatt, W. (1972). *Teleology and the logical structure of function statements*. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 3, 1-80: 43.
- 132 Kaspar, R. (1977). *Der Typus – Idee und Realität*. *Acta Biotheor.* 26, 181-195: 182.
- 133 Möbius, K. (1877). *Die Auster und die Austernwirtschaft* (in: Leps, G. (Hg.) (1986). *Zum Biozönose-Begriff. Kapitel aus „Die Auster und die Austernwirtschaft“*): 76.
- 134 Roscher, W. (1854/57). *System der Volkswirtschaft*, Bd. 1. *Die Grundlagen der Nationalökonomie. Ein Hand- und Lesebuch*: 21; vgl. Rau, K.H. (1826). *Lehrbuch der politischen Oekonomie*, Bd. 1. *Die Volkswirtschaftslehre*: 78.
- 135 Hassenstein, B. (1949). *Über den Funktionsbegriff des Biologen*. *Stud. Gen.* 2, 21-28: 23.
- 136 Selpert, H.G. von (1805). *Ideen über die philosophische Begründung des Staates*: 84.
- 137 Schleiermacher, F. (1835). *Entwurf eines Systems der Sittenlehre. Aus Schleiermachers handschriftlichem Nachlasse herausgegeben von Alex. Schweizer*: 431.
- 138 Freund (1835). [Rez. Pott, A.F. (1833). *Etymologische Forschungen auf dem Gebiete der indo-germanischen Sprachen*]. *Neue Jahrbücher für Philologie und Paedagogik* 13, 1-65: 20.
- 139 Pott, A.F. (1837). [Rez. *Allgemeine Sprachkunde*

(Forts.]. Allgemeine Literaturzeitung 1837 (1), 497-504: 503.

140 Fechner, G.T. (1848). Nanna oder Über das Seelenleben der Pflanzen: 155; vgl. ders. (1861). Über die Seelenfrage: 210; ders. (1864). Ueber die physikalische und philosophische Atomenlehre: 116.

141 Baumann, J. (1908). Der Wissenschaftsbegriff: 198.

142 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 547; vgl. 428; auch Baumanns, P. (1965). Das Problem der Organischen Zweckmäßigkeit: 104.

143 Hönigswald, R. (ca. 1940). Die Grundlagen der allgemeinen Methodenlehre, II. Teil (Bonn 1970): 14; vgl. Wolandt, G. (1971). Hönigswalds Theorie des Organischen. In: ders., Idealismus und Faktizität, 33-75; Breil, R. (1997). Hönigswalds Organismusbegriff und der Systembegriff in der modernen Biologie. In: Schmied-Kowarzik, W. (Hg.). Erkenntnis – Monas – Sprache. Internationales Richard-Hönigswald-Symposium Kassel 1995, 211-224.

144 Müller, A.H. (1810). Ueber König Friedrich II und die Natur, Würde und Bestimmung der preussischen Monarchie: 184.

145 Müller, A.H. (1816). Versuche einer neuen Theorie des Geldes: 76.

146 Ennemoser, J. (1819). Der Magnetismus nach der allseitigen Beziehung seines Wesens, seiner Erscheinungen, Anwendung und Enträthselung: 315.

147 Fechner, G.T. (1851). Zend-Avesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits, 2 Bde.: II, 313.

148 Fechner, G.T. (1860). Elemente der Psychophysik, Bd. 2: 393.

149 Fechner, G.T. (1861). Ueber einige Verhältnisse des binocularen Sehens. Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der königlich sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig 5, 337-564: 397; vgl. ders. (1877). In Sachen der Psychophysik: 66.

150 Lotze, H. (1852). Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele: 71.

151 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 288.

152 Wuketits, F.M. (1985). Die systemtheoretische Innovation der Evolutionslehre. In: Ott, J.A., Wagner, G.P. & Wuketits, F.M. (Hg.). Evolution, Ordnung und Erkenntnis, 69-81: 78.

153 Coleridge, S.T. (1817). A Lay Sermon Addressed to the Higher and Middle Classes on the Existing Distresses and Discontents: 33.

154 Coleridge, S.T. (1818). The Friend. A Series of Essays, vol. 3: 179.

155 Anonymus (1825). Is there reason to believe that the doctrines of phrenology are founded in truth? Philomatic Journal 3, 98-144: 129.

156 Burnett, G.T. (1830). Illustrations of the Quadrupe-da. The Quarterly Journal of Science, Literature and Art 28, 336-353: 338.

157 F.C. (1835). [Rez. Bischoff, T.L.W. (1834). Beiträge zur Lehre von der Eyhülle des menschlichen Fötus]. The Dublin Journal of Medical and Chemical Science 7, 473-479: 473.

158 Huntington, J. (1839). The Allston exhibition. The

Knickerbocker, New York Monthly Magazine 14, 163-174: 165.

159 Green, J.H. (1840). Vital Dynamics. The Hunterian Oration before the Royal College of Surgeons: 83f.; vgl. 41; 59; 65; 126.

160 Whewell, W. (1840/47). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: I, 574.

161 Hare, J.C. (1840). The Victory of Faith and Other Sermons: 265.

162 Wilberforce, R.J. (1848). The Doctrine of the Incarnation of our Lord Jesus Christ: 52f.

163 Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 3f.

164 Mivart, G.J. (1889). On Truth: 493.

165 Pound, R. (1893). Symbiosis and mutualism. Amer. Nat. 27, 509-520: 509.

166 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). Organismus-analogie 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). Organ, Organismus, Politischer Körper. In: Brunner, O., Conze, W. & Koselleck, R. (Hg.). Geschichtliche Grundbegriffe, Bd. 4, 519-560.

167 Laszlo, E. (1963). Essential Society. An Ontological Reconstruction: 100; vgl. ders. (1972). Introduction to Systems Philosophy. Toward a New Paradigm of Contemporary Thought (New York 1973): 246.

168 Laszlo (1963): 100.

169 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 222.

170 Bahm, A.J. (1967). Organicism: the philosophy of interdependence. Int. Philos. Quart. 7, 251-284.

171 Wallace, H.A. (1933). Declaration of interdependence (Radioansprache vom 13. Mai 1933; gedruckt in: Democracy Reborn, New York 1944: 43).

172 Taylor, W.P. (1935). What is ecology and what good is it? Ecology 17, 333-346: 335; Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 320.

173 Burdach, K.F. (1806). Beyträge zur nähern Kenntniß des Gehirns, Bd. I: 36 (§62).

174 Anonymus (1811). Einiges über G.C. Beireis. Asklepieion. Allgemeines medicinisch-chirurgisches Wochenblatt 1 (Nr. 49-50), 769-783; 801-812: 781.

175 Krause, K.C.F. (1843). Die reine d.i. allgemeine Lebenlehre und Philosophie der Geschichte zu Begründung der Lebenkunstwissenschaft (hg. v. H.K. von Leonhardi): 327.

176 Henrich, D. (1993). Nach dem Ende der Teilung. Über Identität und Intellektualität in Deutschland: 84.

177 Röschlaub, A. (1798). Untersuchungen über Pathogenie oder Einleitung in die medizinische Theorie, Bd. 2: 304.

178 Loeben, O.H. (1814). Deutsche Worte über die An-

- sichten der Frau v. Stael: 216.
- 179** Lavergne-Peguillen, M. von (1838). Grundzüge der Gesellschaftswissenschaft, Bd. 1: 91.
- 180** Anonymus (1852). Einiges über Parasiten im Allgemeinen, und *Coenurus cerebri* und *Trichina spiralis* im Besonderen. Centralzeitung für die gesammte veterinaermedizin und ihre Hilfswissenschaften 2 (Nr. 5-10), 35-37; 43-45; 52; 59-60; 68; 75-77: 45.
- 181** Anonymus (1854) (Übers.). Grundzüge der Zoologie, Bd 1. Allgemeine Zoologie: 120 (Nr. 337).
- 182** Agassiz, L. & Gould, A.A. (1851). Principles of Zoology, vol. 1: 159 (Nr. 337).
- 183** Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373.
- 184** a.a.O.: 374.
- 185** Kauffman, S.A. (1995). "What is life?": was Schrödinger right? In: Murphy, M.P. & O'Neill, L.A.J. (eds.). What is Life. The Next Fifty Years, 83-114; ders. (1995). At Home in the Universe: 65.
- 186** Natorp, P. [1902]. Zu Cohens Logik (in: Holzhey, H. (Hg.) (1986). Cohen und Natorp. Der Marburger Neukantianismus in Quellen, Bd. 2. Zeugnisse kritischer Lektüre, Briefe der Marburger, Dokumente zur Philosophiepolitik der Schule, 6-35): 24; vgl. 32; vgl. Cohen, H. (1902). Logik der reinen Erkenntnis: 77.
- 187** Kant (1790/93): 372.
- 188** a.a.O.: 371.
- 189** Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 71.
- 190** Herfner, I. (1844). Mesmerism (second article). The Dublin University Magazine 23, 286-301: 297.
- 191** Davidson, T. (1867). Schelling's Introduction to the Outlines of a System of Natural Philosophy (translation). The Journal of Speculative Philosophy 1, 193-220: 209.
- 192** Nichols, H. (1890). The psychology of time. The American Journal of Psychology 3, 453-502: 470.
- 193** Falckenberg, R. (1886/92). Geschichte der neueren Philosophie von Nikolaus von Kues bis zur Gegenwart (engl. History of Modern Philosophy from Nicolas of Cusa to the Present Time, übers. v. A.C. Armstrong, 2. Aufl., New York 1893, Reprint 2004): 476; (3. Aufl. New York 1897): 583 (XV, 4).
- 194** Falckenberg, R. (1886/92). Geschichte der neueren Philosophie von Nikolaus von Kues bis zur Gegenwart: 463.
- 195** Fuller, B.A.G. (1938/45). A History of Philosophy, vol. 2: 371.
- 196** Laszlo, E. (1963). Essential Society. An Ontological Reconstruction: 100; vgl. ders. (1972). Introduction to Systems Philosophy. Toward a New Paradigm of Contemporary Thought: 246f.
- 197** Rosen, R. (1972). Some systems theoretical problems in biology. In: Laszlo, E. (ed.). The Relevance of General Systems Theory. Papers Presented to Ludwig von Bertalanffy on his Seventieth Birthday, 43-66: 63.
- 198** Aristoteles, De part. anim. 639b.
- 199** Aristoteles, Politica 1253a.
- 200** ebd.
- 201** Aristoteles, Meteorologica 390a.
- 202** Cartwright, N. (1986). Two kinds of teleological explanation. In: Donagan, A., Perovich, A.N. Jr. & Wedin, M.V. (eds). Human Nature and Natural Knowledge, 201-210: 203.
- 203** Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B257f.; vgl. B111.
- 204** a.a.O.: B261.
- 205** Kant, I. (ca. 1780). Vorlesungen über Metaphysik (L1) (Pölitz) (AA, Bd. XXVIII, 1, 193-350): 195f.
- 206** Fichte, J.G. (1794). Grundlage der gesammten Wissenschaftslehre (AA, Werkebd. I, 2, 173-451): 290.
- 207** Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 19.
- 208** Fichte, J.G. (1801). Sonnenklarer Bericht an das größere Publikum über das eigentliche Wesen der neuesten Philosophie: 140.
- 209** Dömling, J.J. (1802). Kritik der vorzüglichsten Vorstellungsarten über Organisation und Lebensprincip: 34.
- 210** Herbart, J.F. (1828). Allgemeine Metaphysik nebst Anfängen der philosophischen Naturlehre. Erster historisch-kritischer Theil (Sämtliche Werke, Bd. 7, hg. v. K. Kehrbach & O. Flügel 1892, Aalen 1964, 1-346): 178.
- 211** Haldane, J.S. (1884). Life and mechanism. Mind 9, 27-47: 35.
- 212** ebd.
- 213** a.a.O.: 37.
- 214** a.a.O.: 38.
- 215** a.a.O.: 46f.
- 216** Haldane, J.S. (1913). Mechanism, Life and Personality (London 1921): 78f.; ders. (1931). The Philosophical Basis of Biology (dt. Die philosophischen Grundlagen der Biologie, Berlin 1932): 6f.
- 217** Jonas, H. (1957). Bemerkungen zum Systembegriff und seiner Anwendung auf Lebendiges (zit. n.: Harmonie, Gleichgewicht und Werden, in: ders., Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 109-125): 114.
- 218** Beckner, M. (1969). Function and teleology. J. Hist. Biol. 2, 151-164: 159.
- 219** a.a.O.: 160.
- 220** Vgl. Enç, B. (1979). Function attributions and functional explanation. Philos. Sci. 46, 343-365: 362.
- 221** Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 328f.
- 222** Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 410ff.

Literatur

- Müller, G.H. (1994). Wechselwirkung in the life and other sciences: a word, new claims and a concept around 1800 ... and much later. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 1-14.
- Köchy, K. (2004). Das Konzept der Wechselwirkung bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 78-106.

Zelle

Der Ausdruck ›Zelle‹ in der Biologie geht auf R. Hooke zurück, der die von dicken Wänden eingefassten mikroskopisch kleinen Bausteine des Flaschenkorks 1665 mit dem lateinischen Wort ›cellula‹ (abgeleitet von lat. ›cella‹ »Vorratskammer eines Wohnhauses, kleiner Raum«; bei Hooke: »little Boxes«) benennt.¹ Als Vorbild für die Namensgebung dient Hooke wohl die Bauweise von eng nebeneinanderliegenden Klosterzellen. Hooke hält die von ihm beschriebenen Zellen allerdings keineswegs für die universalen strukturellen und physiologischen Einheiten der Lebewesen, als die sie später erkannt werden. Er sieht in ihnen vielmehr »Poren«, die Teile eines Systems von Kanälen und Röhren sind, das er analog zum Gefäßsystem der Tiere als Medium zur Leitung von flüssigen Nahrungsstoffen versteht. Das basale Konstruktionselement der Pflanzen bildet für Hooke – wie zu seiner Zeit üblich – die Faser.²

Ursprung in mikroskopischen Untersuchungen

Die systematische mikroskopische Untersuchung der höheren Pflanzen offenbart bereits vor der Einführung der Zellenlehre ihren Aufbau aus gleichförmig gestalteten Grundbausteinen. Auf vielen anatomischen Abbildungen des 17. Jahrhunderts ist der zelluläre Aufbau der pflanzlichen Gewebe dargestellt (↑Gewebe: Abb. 200). Die Pioniere der Pflanzenanatomie, N. Grew und M. Malpighi, verwenden am Ende des 17. Jahrhunderts allerdings meist andere Bezeichnungen. Bei Grew erscheint der Ausdruck ›Zelle‹ an nur einer Stelle seiner umfangreichen Pflanzenanatomie³; meist gebraucht er andere Ausdrücke wie ›vessels‹, ›vesicles‹, ›bubbles‹, ›bladders‹ oder ›pores‹. Besonders detaillierte Zeichnungen gibt Malpighi, der auch einen Terminus für die Zellen vorschlägt (›utriculi seu sacculi‹).⁴ Weil Malpighi diese Strukturen nicht in allen Pflanzenteilen finden kann, bilden sie aber auch für ihn nicht ein allgemeines Bauelement der Pflanzen.

Alternative Bezeichnungen

Die Bezeichnung ›Zelle‹ für den anatomischen Grundbaustein der Organismen setzt sich erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts allgemein durch, nachdem eine verbesserte mikroskopische Technik auch den zellulären Aufbau der Tiere nachweist. Vor

Zelle (Raspail 1827) 764
 Nukleus (Brown 1833) 772
 Sarkode (Dujardin 1835) 770
 Vakuole (Dujardin 1835) 772
 Zellkern (Schleiden 1837) 772
 Nukleolus (Valentin 1839) 773
 Zellen-Teilung (Grisebach 1839; Schleiden 1839) 776
 Protoplasma (Purkinje 1840) 770
 Zellteilung (Braun 1847) 776
 Membran (Pringsheim 1854) 771
 Zytoplasma (Braun 1855) 771
 Zytologie (Peaslee 1857) 778
 Karyokinese (Schleicher 1878) 777
 Chromatin (Flemming 1880) 775
 Protoplast (Hanstein 1880) 770
 Mitose (Flemming 1882) 777
 Karyoplasma (Flemming 1882) 771
 Nukleoplasma (Strasburger 1882) 771
 Plastiden (Schimper 1882) 774
 Anaphase (Strasburger 1884) 778
 Chloroplasten (Strasburger 1884) 773
 Metaphase (Strasburger 1884) 778
 Prophase (Strasburger 1884) 778
 Centrosoma (Boveri 1888) 778
 Chromosomen (Waldeyer 1888) 775
 Organellen (Haeckel 1894) 772
 Telophase (Heidenhain 1894) 778
 Centriole (Boveri 1895) 778
 Diakinese (Häcker 1897) 778
 Mitochondrien (Benda 1898) 773
 Chromatid (McClung 1900) 776
 Diplotän (Winiwarter 1900) 778
 Leptotän (Winiwarter 1900) 778
 Pachytän (Winiwarter 1900) 778
 Liposomen (Albrecht 1903) 774
 Meiose (Farmer & Moore 1905) 778
 Geschlechtschromosomen (Wilson 1906) 776
 Allosomen (Montgomery 1906) 776
 Autosomen (Montgomery 1906) 776
 Zygotän (Grégoire 1907) 778
 Chiasma (Janssens 1909) 776
 heterogametisch (Wilson 1910) 776
 homogametisch (Wilson 1910) 776
 Polyploidie (Strasburger 1910) 776
 Crossing-over (Morgan & Cattell 1912) 776
 Interphase (Lundegårdh 1912) 778
 Golgi-Apparat (Ramón y Cajal 1914) 775
 Karyotyp (Delaunay 1923) 776
 Centromer (Darlington 1936) 776
 Nukleoid (Piekarski 1937) 773
 Endoplasmisches Retikulum (Meglitsch 1947) 774
 Prokaryon (Dougherty 1957) 773
 Eukaryon (Dougherty 1957) 773
 Ribosomen (Anonymus 1958) 774
 Einheitsmembran (Robertson 1959) 771
 Segregationsverzerrung
 (Sandler, Hiraizumi & Sandler 1959) 778
 Polysomen (Warner, Rich & Hall 1962) 774

Die Zelle ist die elementare Struktur- und Funktionseinheit aller Lebewesen. Bei den Bakterien und Einzellern stellt sie den Körper des ganzen Organismus dar; bei den mehrzelligen Algen, Pflanzen, Pilzen und Tieren ist sie der morphologische und physiologische Baustein.

Verbreitung des Ausdrucks ›Zelle‹ werden gleichberechtigt andere Ausdrücke, wie z.B. ›vesiculi‹ und ›globuli‹ oder ›Körnchen‹ und ›Körperchen‹, verwendet. J.E. Purkinje lehnt noch in den 1840er Jahren den Terminus ›Zelle‹ ab, weil dieser einen leeren Innenraum nahelege; er zieht daher das Wort ›Körnchen‹ vor.⁵ A.F.J.C. Mayer bezeichnet 1827 die von ihm hypothetisch angenommenen elementaren Einheiten aller Lebewesen als *Biosphären* oder »Lebenskügelchen«: »die Urwesen alles Lebendigen, die elementarischen Atome, *Molécules*, aus welchen alle andere organischen Wesen zusammengesetzt sind«.⁶

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist der Ausdruck ›Zelle‹ mehrdeutig, weil nach der älteren Terminologie des 18. Jahrhunderts nicht nur mikroskopisch sichtbare Strukturen, sondern auch makroskopisch sichtbare kammerartige Gebilde der Gewebe als ›Zellen‹ bezeichnet werden, nämlich bei Tieren die Teile des so genannten ›Zellgewebes‹ (»tela cellulosa«), d.h. des lockeren Bindegewebes (↑Gewebe). Auch in der Botanik findet der Begriff des Zellgewebes lange vor der Etablierung der eigentlichen Zellenlehre bereits in engerer Bedeutung Verwendung (Link 1807: »Zellgewebe (contextus cellulosus tela cellulosa)«.⁷

Als Vorläufer der Lehre von den Zellen können alle Theorien angesehen werden, die eine Zusammensetzung des Organismus aus einer Vielzahl von lebendigen Elementen annehmen. Zu diesen Theorien gehört die seit Ende des 17. Jahrhunderts entwickelte Vorstellung von Fasern als Struktur- und Funktionselemente aller Lebewesen (↑Gewebe) sowie die weitgehend spekulativen Entwürfe zur Zusammensetzung der lebenden Körper aus »organischen Molekülen«, die u.a. G.W. Leibniz und G.L.L. Buffon entwickeln.⁸ A. von Haller und später E. Darwin gehen in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts davon aus, dass der Tierkörper aus Elementarfibrillen zusammengesetzt ist. Nach der zu Beginn des 19. Jahrhunderts herrschenden Auffassung stellt die lebendige Substanz aber eine Art Schleim dar, der im Körper zu verschiedenen Strukturen erstarrt.

Ende des 18. Jh.: Von der Faser zur Zelle

Ende des 18. Jahrhunderts gewinnt die Einsicht von der besonderen Bedeutung der Zellen an Boden; die bis dahin dominante, etwa von H. Boerhaave und A. von Haller vertretene Meinung, der zufolge Fasern die Baueinheit der Organismen sind, treten dabei zunehmend in den Hintergrund. Als expliziten Gegenentwurf zu Hallers Lehre von der Faser als dem Grundbaustein der Tiere (↑Gewebe) nimmt K.F. Wolff eine Parallele zwischen dem Gewebe von Pflanzen und Tieren an und beschreibt ihren Aufbau

aus kleinen Bläschen (»vesiculi« und »globuli«), die er gelegentlich auch ›Zellen‹ nennt.⁹ Die von Wolff beschriebenen tierischen Zellen bilden aber Teile des ›Zellgewebes«, d.h. des lockeren Bindegewebes; seine These von den einheitlichen Grundbausteinen von Tieren und Pflanzen ist also im Wesentlichen spekulativ.

Der Arzt J.F. Ackermann sieht 1797 die »ersten Elemente des Organismus in einem zelligen Schleimgewebe und nicht in der Faser«¹⁰; die Zellen gelten ihm als »erste Anfänge des organischen Baues«¹¹. Er beruft sich als Mitstreiter für diese Auffassung auf den Paduer Physiologen S. Gallini. Diese Zellentheorie behauptet allerdings noch nicht die funktionale Geschlossenheit der Zelle und konzipiert sie v.a. als morphologische Grundeinheit des Organismus. J.W. von Goethe betrachtet dagegen 1807 – wohl im Anschluss an Leibniz und Buffon, aber ohne selbst darüber empirisch gearbeitet zu haben – ein Lebewesen als eine »Versammlung von lebendigen selbständigen Wesen«¹²; er ist der Ansicht, dass gerade die Differenzierung dieser in sich organisierten Teile des Organismus dessen Vollkommenheit ausmacht.

Ende des 18. Jahrhunderts nimmt auch F. Fontana an, dass alle tierischen Gewebe aus einheitlichen Bausteinen bestehen – er beschreibt ihre Form als *gedrehte Zylinder* (»cylindres tortueux primitifs«).¹³ Die Annahme von Grundbausteinen für den Aufbau der tierischen Gewebe folgt bis ins 19. Jahrhundert weniger aus empirischen Beobachtungen als aus der theoretischen Überzeugung, dass es kleinste anatomisch-physiologische Einheiten (physiologische Atome) gibt. Dies gilt auch noch für H. Milne-Edwards' Darstellung aus den frühen 1820er Jahren, nach der die kleinsten Untereinheiten aller Gewebe eine einheitliche Größe aufweisen.¹⁴ Eine genaue Beobachtung von tierischen Zellen wird erst aufgrund der verbesserten Technik der Mikroskope, v.a. der Einführung achromatischer Linsen, seit den späten 1820er Jahren möglich.

Oken: Infusorien als »Bestandthiere«

Im Rahmen seiner spekulativen Naturphilosophie entwirft L. Oken 1805 die Vorstellung der Zusammensetzung der höheren Organismen aus einer Vielzahl von elementaren Lebenseinheiten, die er mit den kleinsten ihm bekannten Lebewesen identifiziert, den »Infusorien« (↑Einzeller)¹⁵: »Wenn alles Fleisch zerfällt in Infusorien, so [...] müssen alle höheren Thiere aus diesen, als ihren Bestandthieren bestehen«.¹⁶ Diese »Bestandthiere« seien die »Urthiere« der höheren Organismen; die »Verbindung der Urthiere im Fleische« sei nicht zu denken als eine »mechanische

Aneinanderklebung eines Thierchens an das andere«, sondern als »eine wahre Durchdringung, Verwachsung, ein Einswerden aller dieser Thierchen, die von nun an kein eigenes Leben führen, sondern alle, in Dienste des höhern Organismus befangen, zu einer und derselben gemeinschaftlichen Function hinarbeiten, oder diese Function durch ihr Identischwerden selbst sind [...], die Individualitäten aller bilden nun nur Eine Individualität.«¹⁷ Nach Oken besteht die »organische Grundmasse« nicht nur aus Infusorien, die höheren Organismen hätten sich auch aus dieser »entwickelt«: »Die Organismen sind eine Synthesis von Infusorien«¹⁸, wie er 1810 formuliert. Die Infusorien bilden für Oken in struktureller Hinsicht also als Bausteine der höheren Lebewesen. Die Zusammenfügung der Infusorien zu einem komplexen Organismus erfolgt nach Oken nicht einfach durch Aggregation, sondern schließt die funktionale Differenzierung (»Verflechtung«) ein.¹⁹

In einem auf der Naturphilosophie Okens aufbauenden Ansatz und im Gegensatz zur traditionellen anatomischen Definition der Zelle vertritt D.G. Kieser 1818 ausgehend von seinen Untersuchungen an Pflanzenzellen die Auffassung, »daß jede Zelle ein vollkommener organisirter und individualisirter Körper ist«; er begründet damit eine physiologische Perspektive auf die Zelle als Organisationseinheit der Pflanzen.²⁰

Frühe Zellenlehren der 1820er Jahre

Die physiologische Perspektive auf die Zellen wird durch die Arbeiten H. Dutrochets vertieft. Er hat zwar allein die Ganglienzellen im Gehirn von Schnecken gesehen und ist damit überhaupt der erste Mensch, der Zellen in tierischen Geweben beobachten kann, – aber trotz dieser spärlichen Daten beurteilt er die Zellen als Grundeinheiten des Stoffwechsels und der Organisation bei Pflanzen und Tieren. Zur Kennzeichnung des selektiven Ein- und Austritts von Stoffen in die Zelle prägt Dutrochet 1828 die Ausdrücke *Endosmose* und *Exosmose*.²¹ Die Verschiedenheit der Gewebe beruht nach Dutrochet auf der Unterschiedlichkeit der Stoffe in ihren Zellen, aus denen sie sich zusammensetzen. Die Zelle sieht Dutrochet 1824 ausdrücklich als grundlegendes Element der Organisation (»la pièce fondamentale de l'organisation; tout, en effet, dérive évidemment de la cellule«²²). Dutrochet erkennt auch, dass die Zunahme der Anzahl der Zellen der entscheidende Faktor für das Wachstum der Pflanzen ist; er diskutiert daher die Frage, ob die neuen Zellen außerhalb der vorhandenen oder in ihrem Innern entstehen.²³ Dutrochet entwickelt ein Verfahren zur Isolierung pflanzlicher Zellen – wie bereits

vor ihm 1812 J.J.P. Moldenhawer²⁴. Angesichts der schmalen Basis an empirischen Beobachtungen, aus denen Dutrochet seine weitreichende Zellentheorie entwickelt, ist diese weitgehend als Spekulation anzusehen; es ist also kaum mehr als ein Zufall, dass sein Grundgedanke von der Übereinstimmung im Feinbau der Pflanzen und Tiere später empirisch bestätigt wird.²⁵

Eine empirisch besser gestützte Lehre von der Zelle als Grundeinheit des Lebens findet sich in den (in Deutschland) lange Zeit wenig beachteten Schriften F.-V. Raspails aus den späten 1820er Jahren. Raspail postuliert die Zelle als die grundlegende Struktureinheit, aus deren Variation sich die Mannigfaltigkeit der organischen Formen ergibt: »Donnez-moi une cellule dans le sein de laquelle puissent s'élaborer à l'infini, et s'infiltrer à mon gré d'autres cellules, et je vous rendrai toutes les formes du monde organisé«²⁶. Auf Raspail wird auch die später durch Virchow bekannt gewordene Formel *omnis cellula e cellula* zurückgeführt (↑Urzeugung) – allerdings findet sie sich nicht an den wiederholt angegebenen Orten.²⁷

Eine anatomisch und physiologisch fundierte Theorie der Zellen entwickelt auch der Botaniker F.J.F. Meyen 1830. Für ihn bilden die Zellen die dritte Kategorie der »Elementarorgane« von Pflanzen, die neben Spiralröhren und (Milchsaft-)Gefäßen steht. Meyen definiert: »Eine Pflanzenzelle ist ein von der vegetabilischen Membran vollkommen umschlossener Raum. Synonym dafür sind: Bläschen, cellulae, bullae, utriculi, vesiculae, sacculi, vasa etc.«²⁸ Die Zellen treten nach Meyen entweder einzeln auf (bei Algen und Pilzen) oder in »Massen« (bei den »höher organisirten Pflanzen«). Physiologisch kennzeichnet Meyen die Zelle als »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.«²⁹ Einige Jahre später kennzeichnet Meyen die Zellen als das einzige »Elementar-Organ« der Pflanzen und charakterisiert sie über ihre »Selbstständigkeit«.³⁰ Wie viele Botaniker in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts versteht aber auch Meyen nicht allein die später so bezeichneten Strukturen als »Zellen«, sondern auch andere größere, im Mikroskop als Bläschen erscheinende Baueinheiten des Pflanzenkörpers.

Schwann und Schleiden: »Entdecker der Zellen«

Als die eigentliche »Entdecker« der Zellen galten lange die beiden Berliner Biologen T. Schwann und M.J. Schleiden. Sie beschreiben seit Ende der 1830er Jahre die Bedeutung der Zellen als basale anatomi-

sche und physiologische Einheit der Lebewesen.³¹ Eine genaue mikroskopische Untersuchung der Zellen erfolgt aber auch schon vor den Arbeiten der beiden deutschen Forscher.³²

Für Schwann (1839) bilden die Zellen die »Elementarteile der Organismen«³³, die ein »selbständiges Leben«³⁴ führen. Wie er im Vorwort seiner »Mikroskopischen Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachstum der Thiere und Pflanzen« formuliert, ist es das Ziel seiner Studien, »den innigsten Zusammenhang beider Reiche der organischen Natur aus der Gleichheit der Entwicklungsgesetze der Elementarteile der Thiere und Pflanzen nachzuweisen«.³⁵ Später heißt es, es gehe um den Nachweis der »Übereinstimmung der Elementarteile der Tiere mit den Pflanzenzellen«; es liege ein »gemeinsames Bildungsprinzip allen Elementarteilen der Tiere und Pflanzen zugrunde«.³⁶ Schwann hat vermutlich wesentliche Anregungen seiner Arbeit durch Raspail bezogen (allerdings ohne ihn zu zitieren).³⁷ Nach seinen eigenen späteren Erinnerungen waren es die Anregungen durch die Zellenlehre des Botanikers Schleiden, die für Schwann den entscheidenden Impuls abgaben (»Eines Tages speiste ich mit Schleiden. Da machte mich dieser berühmte Botaniker auf die Rolle aufmerksam, die der Kern bei der Entwicklung der Pflanzenzellen spielt. Ich erinnerte mich sofort, ein ähnliches Gebilde in den Zellen der Chorda gesehen zu haben«).³⁸ Es bleibt aber trotz dieser Anregungen Schwanns Verdienst, die Zellenlehre zu einer grundlegenden und universalen Theorie auszubauen, die nicht nur einen beschreibenden, sondern einen umfassenden erklärenden Anspruch hat. Der Wissenschaftshistoriker O. Parnes bemerkt 2008: »Tatsächlich hat niemand vor Schwann je behauptet, dass alle tierischen Gewebe aus Zellen aufgebaut sind und erst recht nicht, dass diese Zellen derselben Art seien wie jene der Pflanzen. Umgekehrt haben praktisch alle Forscher nach Schwann (mindestens jedoch nach 1850) und bis heute die Zelltheorie als gültige und unbestreitbare Tatsache anerkannt.«³⁹ Im Falle von Schwanns Zellenlehre könne daher das in der Wissenschaftsgeschichte traditioneller Prägung so beliebte »Narrativ einer einzigartigen Entdeckung« zu Recht angewendet werden.⁴⁰

Für Schwanns Ansatz ist es kennzeichnend, die Prozesse der Zellbildung ausgehend von anorganischen Vorgängen, insbesondere der Kristallisation, zu konzipieren.⁴¹ Nach seiner Theorie der freien Zellbildung entstehen neue Zellen ausgehend von einer Bildungssubstanz zwischen den Zellen, analog zur Entstehung anorganischer Kristalle, aus einer Mutterlage.

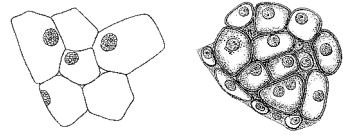


Abb. 571. Zellulärer Aufbau der Organismen. Links Zellen des Parenchymgewebes einer Zwiebel, rechts Zellen des Kiemenknorpels einer Froschlarve (aus Schwann, T. (1839). *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachstum der Thiere und Pflanzen* (Leipzig 1910): Tafel I; III).

Schwann argumentiert, dass die Leistungen, die die Organismen vom Bereich des Anorganischen unterscheiden und sie zu besonderen Naturgegenständen machen, – die Vermögen zur Selbsterhaltung, das Wachstum, der Stoffwechsel und die Fortpflanzung – auch schon der einzelnen Zelle zukämen. Die Selbständigkeit von Zellen im Sinne der Fähigkeit zu den genannten Leistungen beobachtet Schwann bei den Eizellen von Tieren und den Sporen niederer Pflanzen. Weil diese Zellen zu besagten Leistungen befähigt seien, sie sich aber in nichts gegenüber den anderen Zellen auszeichneten, müsse geschlossen werden, dass alle Zellen des Organismus über eine Selbständigkeit verfügten. Der Organismus wird damit als aus einfacheren Organismen zusammengesetzt gedacht, aus *Elementarorganismen*, wie es später (seit E. von Brückes Wortprägung von 1862; ↑Organismus) heißt. Trotz der Wechselwirkung untereinander seien die Zellen unabhängig voneinander lebensfähig, so dass das Leben eines Organismus allein als Wirkung des kollektiven Lebens seiner Zellen interpretiert wird: »Der Grund der Ernährung und des Wachstums liegt nicht in dem Organismus als Ganzem, sondern in den einzelnen Elementarteilen, den Zellen«.⁴² Weil auch die Stoffe der organischen Natur sich nicht von denen der anorganischen unterschieden, liege das Charakteristische eines Organismus allein in der Anordnung seiner Teile (↑Organisation).

Zu den elementaren Trägern des Lebens werden die Zellen nach Schwann aufgrund ihrer Systemleistungen wie Selbsterhaltung, Wachstum, Stoffwechsel und Fortpflanzung (durch Teilung). Zu diesen Leistungen kann die Zelle nur insofern in der Lage sein, als sie als funktional organisiert gedacht wird. Teile der Zellen müssen geordnet ineinander wirken, damit die komplexen Eigenschaften, die sie zu einer Zelle machen, vorliegen. Schwann betont die Untersuchung dieser Selbstorganisation ausdrücklich als Aufgabe zukünftiger Wissenschaft: Von den Bestandteilen der Zellen, die er sich als Kristalle vorstellte, fordert er, dass sie sich »nach gewissen Sätzen zu-

sammenfügen müssen, so daß sie ein einem Organismus ähnliches, systematisches Ganzes bilden«. ⁴³ Die Zellen sind nach Schwann also das im Kleinen, was der ganze Organismus im Großen ist: eine funktionale Einheit von interdependenten Prozessen. Schwann versteht die Zellen demnach einerseits als Analoga des Organismus: als dynamische und ganzheitliche Systeme, nicht bloß als strukturelle Einheiten. Andererseits bilden die Zellen für Schwann aber auch die entscheidende Determinations- und Analyseebene, auf der die komplexen Lebensfunktionen des ganzen Organismus eine physiologische Erklärung erfahren. Besonders deutlich wird dies daran, dass Schwann in einer Korrektur seiner Notizbücher vom Januar 1838 an einer Stelle das Wort »Zellen« ausstreicht und durch »Kräfte« ersetzt. ⁴⁴ Die Zellen werden von Schwann also als die selbst systemisch organisierten kausalen Determinationsfaktoren der Lebensfunktionen verstanden.

Für den Botaniker M.J. Schleiden bildet die Zelle den elementaren Baustein aller Pflanzen; er bezeichnet sie 1838 als »eigenthümlichen kleinen Organismus« ⁴⁵ und später als »den einfachsten Organismus im Allgemeinen«. ⁴⁶ In die gleiche Richtung wie Schwannweisend stellt er fest: »Jede nur etwas höher ausgebildete Pflanze ist [...] ein Aggregat von völlig individualisirten, in sich abgeschlossenen Einzelwesen, eben den Zellen selbst«. ⁴⁷

Zellulärer Aufbau als Definiens des Lebendigen

Der zelluläre Aufbau der Organismen erhält für viele Biologen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine so zentrale Bedeutung, dass das Vorhandensein von Zellen geradezu für die Definition des Lebensbegriffs herangezogen wird. So behauptet 1856 der Mediziner R. Virchow, ein leidenschaftlicher Anhänger Schwanns, die Lebensprozesse würden sich allein dadurch von den Bewegungen des Unorganischen abheben, dass sie zur »Zellenbildung« führen. ⁴⁸ »Das Leben ist die Thätigkeit der Zelle, seine Besonderheit ist die Besonderheit der Zelle«, formuliert Virchow 1858. ⁴⁹ In seiner im gleichen Jahr erscheinenden »Cellularpathologie« bemüht sich Virchow um die Rückführung aller Krankheiten auf Defekte auf Zellebene. Die Zellen bilden für Virchow die morphologischen und physiologischen Einheiten des Organismus; der Organismus ist für ihn nichts als eine Zusammensetzung von strukturell und funktional differenzierten Zellen (»Zellenstaat«). ⁵⁰ Bei Virchow heißt es, »dass die Zelle wirklich das letzte eigentliche Form-Element aller lebendigen Erscheinung sei und dass wir die eigentliche Action nicht über die Zelle hinaus verlegen dürfen«; die »eigentliche Ac-

tion« gehe vielmehr von den Zellen aus. ⁵¹ Die Zellen werden von Virchow dabei ebenso wie von Schwann nicht nur als Komponenten der Lebewesen, sondern selbst als lebendig aufgefasst: »Alles Leben ist an die Zelle gebunden und die Zelle ist nicht bloß das Gefäß des Lebens, sie ist selbst der lebende Theil«; Leben sei daher nicht lediglich in einem der Teile, sondern »es ist in allen Theilen, soweit sie zelligen Ursprungs sind«. ⁵² Aufgrund der Zellenlehre kann nach Virchow zwischen »Einzel-Individuen« und »Sammel-Individuen« (d.h. allen mehrzelligen Organismen) unterschieden werden. ⁵³ Die Beobachtung, dass Zellen nicht spontan entstehen, sondern nur aus anderen Zellen hervorgehen, formt Virchow 1855 zu dem Diktum: »Omnis cellula a cellula« (↑Urzeugung). ⁵⁴

Viele Autoren der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts sehen in den Zellen das entscheidende strukturelle Spezifikum der Lebewesen. Bei G. von Hayek heißt es 1877 kurz und bündig: »Belebte Naturkörper bestehen aus Zellen, leblose aber nicht«. ⁵⁵ Die Zellen gelten dabei nicht nur als Bauelemente der Organismen, sondern mehr noch als funktionale Einheiten, in denen die grundlegenden Lebensphänomene bereits vorhanden sind und aus deren Interaktion die Lebensleistungen des ganzen Organismus hervorgehen (Müller-Wille 2010: »builders, rather than building blocks« ⁵⁶). Als besonders fruchtbar erweist sich die Zellenlehre für Untersuchungen der ↑Befruchtung und ↑Regeneration, also der Wiederherstellung von Körperteilen nach ihrer Zerstörung. Die Zelltheorie liefert einen einfachen Ansatz zur Erklärung dieser Phänomene. Zur Erklärung der Vererbungsprozesse wird die Zelllehre allerdings nicht vor den 1880er Jahren herangezogen – also mit erheblicher »historischer Verspätung« (Duchesneau 2007). ⁵⁷

Ende des 19. Jh.: Subzelluläre Grundeinheiten

Weil Zellen von Schwann und anderen als organisierte Systeme verstanden werden, ist die Zelltheorie wohl unterschieden von reduktionistischen Theorien des Lebens, die dieses gebunden sehen an das Vorhandensein einer besonderen Substanz. Derartige Theorien werden Mitte des 19. Jahrhunderts von nicht wenigen Autoren vertreten, z.B. von T.H. Huxley, der der Auffassung ist, dass die »physikalische Grundlage des Lebens« nicht in der Zelle, sondern in einem seiner Teile, nämlich dem Protoplasma (s.u.) liege. Die »wesentliche Identität« des Protoplasmas in allen Lebewesen macht nach Huxley das Leben zu einem einheitlichen Phänomen. ⁵⁸

Ende des 19. Jahrhunderts entstehen eine ganze Reihe von Versuchen, das Leben aus dem Vorliegen

subzellulärer Körpereinheiten als den Lebensträgern zu erklären. Diese erhalten sehr unterschiedliche Namen: *physiologische Einheiten* (H. Spencer), *Keimchen* (»gemmules«; C. Darwin), *Plastidulen* (E. Haeckel), *Micellen*, (K.W. von Nägeli), *Bioblasten* (R. Altmann), *Biophoren* (A. Weismann), u.a.⁵⁹ Dem mechanistischen und von den Fortschritten der Chemie geprägten Zeitgeist entsprechend werden diese Einheiten von einigen Autoren als chemische Körper oder Moleküle verstanden.

Andere konzipieren die letzten Bausteine der Lebewesen aber nicht einfach als chemische Stoffe, sondern selbst als organisierte Systeme. So wie die Zellen werden sie als kleine Organismen gedacht, zusammengesetzt aus verschiedenartigen chemischen Molekülen zu »Molekülgruppen«, wie es A. Weismann nennt. Weismann sieht 1892 an seinen »Biophoren« schon die »Grundkräfte des Lebens« verwirklicht: »Assimilation und Stoffwechsel, Wachstum und Vermehrung durch Theilung.«⁶⁰ Im Anschluss an E. von Brücke und H. de Vries hält er fest, dass das Protoplasma, aus dem die Biophoren bestehen, »organisirt« und »überhaupt kein chemischer, sondern ein morphologischer Begriff« sei.⁶¹

Ablehnung durch den »Organizismus«

Radikale Ablehnung erfährt die Zellentheorie, die den (makroskopischen) Organismus als das Resultat und als bloßes Epiphänomen der Zusammenwirkung von (mikroskopischen) Zellorganismen interpretiert, durch die am Ende des 19. Jahrhunderts sich formierende Schule des (makroskopischen) Organizismus. Als Pionier dieser Richtung gilt E. Montgomery, der selbst empirische Untersuchungen an Zellen und am Protoplasma durchführt, dabei aber zu der Einschätzung gelangt, dass als funktionale Einheit des Lebens allein der Organismus als Ganzer gelten könne. Er argumentiert zunächst forschungspragmatisch unter Hinweis auf den heuristischen Wert, vom Organismus als Einheit auszugehen. Weil die vitalen Eigenschaften eines Organismus wechselseitig voneinander abhängen, sei es ein unergiebiges Aufwands, jede einzeln zu untersuchen (»we cannot proceed very far in our research without becoming aware that all vital properties are mutually interdependent, so that it would be an unprofitable effort to try to gain a separate understanding of any single one of them«).⁶² Nach Montgomerys Theorie des Organismus stellen dessen Teile integrale Bestandteile des Ganzen dar, die nicht als unabhängige Einheiten zu verstehen sind, sondern nur in ihrer Interaktion die Lebensleistungen hervorbringen: »The distinct morphological divisions of higher animals are, indeed, integrant, not

constituent, parts. They are specialised and segregated from a pre-existing whole, and are in no way discrete and independent units joined together in the composition of a complex totality. [...] The whole is here in all reality antecedent to its parts. The organism is prior to its tissue, the tissues prior to their supposed elements. The centralised organism is not, as universally assumed, a multiple of ultimate units, but is, on the contrary, itself one single individuality. It is resolvable neither into morphological nor into physiological elements, but remains from first to last one indivisible chemical integral, a monadic molecule of such stupendous vastness and complexity, yet whithal so potent in the exact maintenance of its specific individuality, that our imagination faints in the effort of picture it.«⁶³

Auch von anderer Seite wird in den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts ein zytologischer Reduktionismus bekämpft und darauf hingewiesen, dass die Zellen allein einen Teil eines ganzen Organismus ausmachen. Die Annahme, »dass die Zelle die Pflanze und nicht umgekehrt die Pflanze Zellen bilde«, sei ein Fehler, wie A. de Bary 1879 schreibt.⁶⁴ Die Organisation der Lebewesen sei die Ursache, nicht die Wirkung der Bildung der Zellen, heißt es 1893 bei C.O. Whitman.⁶⁵ Und F.R. Lillie formuliert 1906 in gleicher Stoßrichtung, der Organismus sei das Primäre, nicht die Zelle: »The organism is primary, not secondary, it is an individual, not by virtue of the coöperation of countless lesser individualities, but an individual that produces these lesser individualities on which its full expression depends. The persistence of organization is a primary law of embryonic development.«⁶⁶ Die physiologische Einheit (»physiological unity«) des Organismus entstehe nicht als Ergebnis einer sekundären Anpassung von unabhängigen Teilen, sondern die Vererbung des Organismus vollziehe sich durch die Weitergabe einer organisierten Einheit.⁶⁷

Diese Stellungnahmen sind Ausdruck eines holistischen Verständnisses des Organismus, das sich zu Beginn des 20. Jahrhunderts konsolidiert und seinen Ausdruck u.a. in H. Drieschs Experimenten zur ↑Entwicklung und in der biologischen Systemtheorie findet. Einer der Begründer der Systemtheorie, L. von Bertalanffy, konstatiert 1934, »daß die summative Betrachtungsweise der Zellentheorie nicht ausreichend ist. In physiologischer Hinsicht ist das Gesamtleben des Vielzellers nicht als Summe einzelner Zelleistungen zu verstehen; vielmehr sind die Zellen [...] zu einer Einheit höherer Stufe zusammengeslossen.«⁶⁸

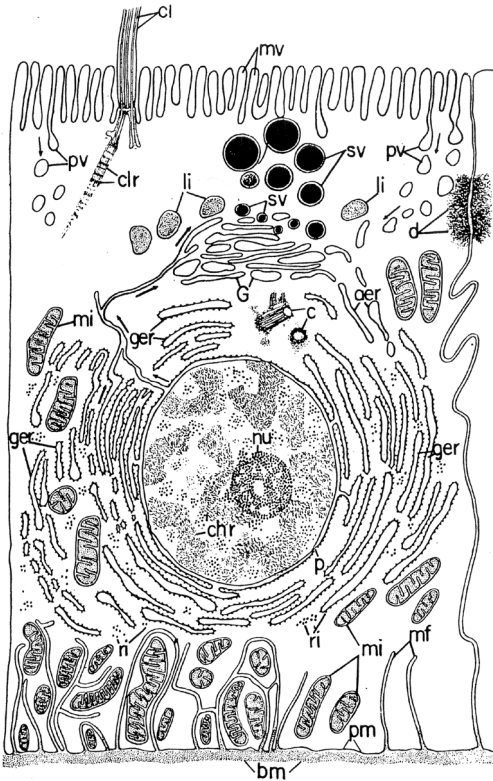


Abb. 572. Schema einer Tierzelle nach den Ergebnissen elektronenmikroskopischer Untersuchungen. nu Nukleolus, chr Chromosomen, p Pore in der Kernmembran, ger raues endoplasmatisches Retikulum (»ergastoplasmische Zisternen«), aer glattes endoplasmatisches Retikulum, ri Ribosomen, mi Mitochondrien, d Desmosomen, li Liposomen, mv Mikrovilli, pv Vakuolen der Pinozytose, c Centrosomen, clr Wurzel einer Zilie, cl Zilie, G Golgi-Apparat, SV Vakuolen (aus Hollande, A. (1966). *La cellule*. In: Grassé, P.-P. et al. (eds.). *Biologie générale*, 1-88: 3).

Zentrale biologische Theorie

Mit der Theorie der Zelle als elementarer Organisationseinheit muss aber nicht die These verbunden sein, dass alle Lebensphänomene sich bereits auf Zellebene zeigen; es ist mit der Zellenlehre durchaus vereinbar, dass bei vielzelligen Organismen manche Funktionen erst durch die Interaktion der Zellen auf der Ebene des ganzen Organismus entstehen. Trotz der holistischen Kritik etabliert sich die Lehre von den Zellen im 19. Jahrhundert daher als eine der zentralen biologischen Theorien. E. Haeckel fasst 1904 zusammen: »Seit der Mitte des 19. Jahrhunderts gilt die Zellentheorie allgemein und mit Recht als eine der wichtigsten biologischen Theorien; jede anatomische und histologische, physiologische und

ontogenetische Arbeit muß sich auf den Begriff der Zelle, als des »Elementar-Organismus«, stützen.«⁶⁹ Der Physiologe C. Bernard bezeichnet die Zelle der Organismen 1874 als *lebendiges Atom* (»La physiologie générale ramène [...] tous les phénomènes aux propriétés de l'élément organique, de l'atome vital, de la cellule organisée«⁷⁰). (J. Fabre verwendet den Ausdruck bereits 1863, allerdings nicht in Bezug auf Zellen, sondern einen morphologisch und physiologisch nicht näher charakterisierten elementaren Baustein von Organismen, der von den Bauelementen der anorganischen Körper unterschieden sei⁷¹).

Protoplasma

Der Ausdruck »Protoplasma« (griech. »das Zuerstgeschaffene«) für den äußerlich einheitlichen Stoff in den Zellen geht auf J.E. Purkinje⁷² und – wohl unabhängig davon – H. von Mohl zurück.⁷³ Purkinje verwendet den Ausdruck 1840 nur beiläufig und nicht in terminologischer Weise; er bezieht ihn auch noch nicht auf die Bestandteile aller Zellen, sondern beschränkt ihn auf den »allerersten Bildungszustand« junger, embryonaler Zellen. Von Mohls Vorschlag von 1846 ist dagegen grundsätzlicher Natur: Er will mit dieser Benennung auf die »physiologische Function« hinweisen, die seiner Meinung nach dieser »Substanz« zukommt, denn er ist der Ansicht, dass »ihre Organisation der Prozess ist, welcher die Entstehung der neuen Zelle einleitet«⁷⁴. Wird das Protoplasma als physiologische Einheit betrachtet, kann es als **Protoplast** bezeichnet werden, wie dies J. Hanstein 1880 vorschlägt.⁷⁵ P. Dujardin verwendet bereits 1835 in einem ähnlichen Sinne den Ausdruck **Sarkode** (»sarcodé«).⁷⁶ (Das Wort »protoplastus« erscheint im Sinne einer »zuerst gebildeten« Urform bereits in der Spätantike, so im 3. Jahrhundert bei Novatianus.⁷⁷ Viel zitiert ist auch die Verwendung bei Benantius Fortunatus um 600 auf Griechisch in der Bedeutung von »Urding, Urwesen, der erste Mensch«.⁷⁸)

Zunächst wird der Ausdruck »Protoplasma« allein von Botanikern verwendet. F. Cohn postuliert aber 1850 aufgrund des gleichen optischen, chemischen und physikalischen Verhaltens der beiden Substanzen, »dass das Protoplasma der Botaniker und die contractile Substanz und Sarkode der Zoologen, wo nicht identisch, so doch in hohem Grade analoge Bildungen sein müssen«.⁷⁹ Aufgrund der fehlenden Beweglichkeit der Pflanzenzellen ist Cohn der Auffassung, das Protoplasma sei in der Pflanzenzelle »gebunden« und werde erst bei den Tieren »frei«: Die »Energie der organischen Lebensthätigkeiten« sei »bei den

Pflanzen noch durch eine starre, trägere Membran herabgestimmt und gefesselt, bei den Thieren nicht«⁸⁰. Nachhaltig auf die Zellen der Tiere angewandt wird der Ausdruck aber erst nach den Arbeiten von M. Schultze Anfang der 1860er Jahre. Schultze definiert allgemein: »Eine Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma, in dessen Inneren ein Kern liegt«.⁸¹ Im Anschluss an Schultze wird das Protoplasma als die Substanz verstanden, die die physikalische Basis des Lebens darstellt. Allerdings wird das Protoplasma anfangs nicht immer mit dem Inhalt einer Zelle identifiziert. P. Uhle und E. Wagner bezeichnen »Protoplasmen« in den 1860er Jahren als Einheiten, die »neben den eigentlichen Zellen« vorkommen und beschreiben sie genauer als »Körper, welche aus einem Kern und einer denselben rings umgebenden, zähflüssigen oder schleimartigen, hellen oder granulirten, peripherisch bisweilen verdichteten, aber membranlosen Substanz bestehen«.⁸²

Der Terminus *Zytoplasma* wird meist auf A. Kölliker zurückgeführt, der ihn 1863 verwendet (»Cytoplasma«).⁸³ A. Braun gebraucht das Wort für das Plasma in einer Zelle aber bereits 1855 (»cellula per divisionem cytoplasmatis simultaneam gregaria nata«⁸⁴; engl. Übers. 1857: »simultaneous division of the cytoplasm«⁸⁵). Anfangs bezieht sich der Ausdruck auf den gesamten Inhalt einer Zelle; später wird die Bedeutung unter dem Einfluss von Mohls eingeschränkt auf das Protoplasma unter Ausschluss der größeren Organellen, d.h. des Zellkerns, der Plastiden und Mitochondrien. Zur Unterscheidung vom Zytoplasma wird das Plasma des Kerns *Karyoplasma* (Flemming 1882)⁸⁶ oder *Nucleoplasma* (Strasburger 1882)⁸⁷ genannt.

Membran

Gebildet aus griech. *μεμβράνα* und spätlat. »membrana« (»innere) Haut« geht die Etymologie dieses Wortes wohl auf die Funktion des Zusammenhaltens der Teile eines Körpers (lat. »membrum« »Körperglied«) durch eine Haut zurück. Das Wort wird zunächst im anatomisch-medizinischen Kontext verwendet (im Englischen zuerst um 1425 in der Übersetzung der »Chirurgia magna« Guy de Chauliacs, die im Original 1363 fertiggestellt wird).⁸⁸ Seit Anfang des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck auf die Grenzschicht einer Zelle bezogen. K. Sprengel spricht 1802 von »zarten Häuten«, die die Zellen der Pflanzen begrenzen (»Unter Zellgewebe verstehen wir eine Sammlung mit einander verbundener, von zarten Häuten geschlossener Behälter«).⁸⁹ C.F. Mirbel verwendet ebenfalls 1802 die Formulierungen

membranöses Gewebe (»tissu membraneux«⁹⁰) und *pflanzliche Membran* (»membrane végétale«⁹¹).

Mitte des 19. Jahrhunderts besteht über die chemische Natur der Membran noch keine Klarheit; M.P. Harting stellt als Ergebnis seiner »mikrochemischen Untersuchungen« 1846 fest, Membranen von Pflanzenzellen bestünden aus Zellulose (»Die Membran, welche die Wandungen der jungen Zellen bildet, ist durchaus oder dem größten Theile nach aus Cellulose zusammengesetzt. Protein findet sich darin nicht«⁹²). Auch strukturell wird die Membran noch nicht scharf von der Zellwand unterschieden: H. von Mohl bemerkt 1851, dass »die Zellmembran nicht homogen ist, sondern aus mehreren über einander liegenden, die Zellhöhlung concentrisch umgebenden Schichten besteht«.⁹³

Die verbesserte mikroskopische Technik ermöglicht in den 1850er Jahren eine genauere Analyse dieser Membran. N. Pringsheim⁹⁴ und W. Hofmeister⁹⁵ identifizieren Mitte des Jahrhunderts eine »Hautschicht« des Protoplasmas. Pringsheim spricht auch von der »Membran« einer Pflanzenzelle⁹⁶ und vertritt die These einer »Entstehung der Zellwand durch unmittlere Umbildung der Hautschicht«⁹⁷. W. Pfeffer verwendet 1877 den Ausdruck »Plasmamembran«.⁹⁸

Im Deutschen wird noch bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts die Zellwand der Pflanzen auch als »Membran« bezeichnet (Küster 1935: »Die tierische Zelle ist nackt, die Zellen der Pflanzen haben eine Membran«⁹⁹) – im Englischen vollzieht sich die terminologische Differenzierung zur Bezeichnung dieser beiden Strukturen dagegen schon vorher¹⁰⁰.

Dass die Zellmembranen aus fettartigen Substanzen bestehen, wird aufgrund des Transports von fettlöslichen Stoffen durch Membranen bereits Ende des 19. Jahrhunderts angenommen.¹⁰¹ Versuche mit roten Blutkörperchen, welche Daten zur Permeabilität, Oberflächenspannung und elektrischen Leitfähigkeit liefern, erlauben J.F. Danielli und H. Davson 1935 die Formulierung des bis heute gültigen Modells der Membranen als Lipiddoppelschichten, die von Proteinen umhüllt sind (vgl. Abb. 573).¹⁰² Aufgrund von elektronenmikroskopischen Untersuchungen und Röntgen-Diffraktionsmustern bestätigt J.D. Robertson 1959 dieses Modell und erweitert es zu einer Theorie der *Einheitsmembran* (»unit membrane«).¹⁰³ Eine biologische Membran besteht demnach aus einer bimolekularen Schicht von Phosphorlipiden, deren nicht-polare Enden nach innen gerichtet sind und senkrecht zur Ebene der Membran stehen; die polaren Enden der Lipide bilden die äußere Oberfläche der Membran und sind von einer Schicht Proteinen bedeckt. Dieses statische Modell weicht in

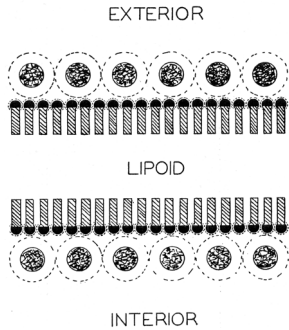


Abb. 573. Doppelschichtmodell der Membran einer Zelle (aus Danielli, J.F. & Davson, H. (1935). *A contribution to the theory of permeability of thin films. J. cell. comp. Physiol.* 5, 495-508: 498).

den 1960er Jahren einem dynamischen Modell der Membran, dem *Flüssigmosaik-Modell* (»fluid mosaic-model«).¹⁰⁴

Organellen

Analog zu den Organen des Körpers eines Organismus werden die strukturell abgegrenzten Körperchen in einer Zelle mit dem Diminutiv »Organellen« bezeichnet. Der Ausdruck wird offenbar von E. Haeckel 1894 eingeführt.¹⁰⁵ K. Möbius nennt die Körper in der Zelle bereits 1884 »organula«.¹⁰⁶ A. Frey-Wysling schlägt 1978 vor, nur energieverbrauchende Strukturen als »Organellen« zu bezeichnen (»The organelle is a cytoplasmic structure with functional energy consumption«).¹⁰⁷ Diese Definition hat sich aber nicht durchgesetzt.

Vakuole

Benannt wird die bei vielen Einzellern mikroskopisch auffällige Struktur der Vakuole 1835 von P. Dujardin (abgeleitet von lat. »vacuus« »leer«).¹⁰⁸ Zuerst beschrieben wird eine kontraktile Vakuole bei einem Einzeller durch L. Joblot im Jahr 1718.¹⁰⁹

Zellkern

Der Ausdruck *Nukleus* (»nucleus«) für den Zellkern geht auf R. Brown zurück, der ihn 1831 in einer Rede einführt.¹¹⁰ In der deutschen Übersetzung der Arbeit Browns wird »nucleus« mit *Kern* wiedergegeben.¹¹¹ M.J. Schleiden verwendet seit 1837 regelmäßig die Bezeichnung »Zellenkern«.¹¹² Bereits vor der Namensgebung durch Brown ist der Zellkern auf verschiedenen wissenschaftlichen Zeichnungen

abgebildet und in Beschreibungen erwähnt, so 1801 von J.H.F. Autenrieth¹¹³ und 1823 in einer Abbildung einer Präparation Hunters durch F. Bauer¹¹⁴.

Nach der Meinung Schleidens stellt ein »Zellkern« eine sich bildende neue Zelle dar, solange sie sich noch in ihrer Mutterzelle befindet; er nennt den Zellkern deshalb *Zytoblast* (»Cytoblastus«; »Zellbildner«).¹¹⁵ Als erster beschreibt C.G. Ehrenberg die Teilung des Zellkerns 1838.¹¹⁶ R. Virchow vermutet in seiner »Cellularpathologie« von 1858, dem Kern komme eine wichtige Rolle innerhalb der Zelle zu, und er ist der Auffassung, seine Funktion liege in der »Erhaltung und Vermehrung des Elementes als eines lebendigen Theiles«.¹¹⁷ Noch deutlicher äußert E. Haeckel 1866 diese Vermutung zum Zellkern als Medium für die Weitergabe der vererbaren Eigenschaften.¹¹⁸ Hintergrund dieser Vermutung sind Studien über das Wachstum und die Regeneration von Zellen (v.a. Nervenzellen), die ergaben, dass nur solche Zellfragmente, die einen Zellkern enthalten, zu Wachstum und Regeneration befähigt sind.¹¹⁹ Allerdings betrachtet Haeckel den Kern selbst als »Differenzierungs-Product des Plasma«, so dass die beiden Funktionen der Vererbung und der Anpassung zumindest materiell nicht streng getrennt erscheinen, auch wenn Haeckel versucht, Plasma und Kern als »verschiedene Organe gleichen Ranges« einander zu koordinieren. E. Strasburger, der noch in der ersten Auflage seines Werkes über »Zellbildung und Zellheilung« (1875) der Auffassung ist, dass sich der Kern bei der Befruchtung der Eizellen von Pflanzen auflöse, stellt in der dritten Auflage (1880) heraus, dass es keine freie Kernbildung gebe, sondern Zellkerne immer nur durch die Teilung anderer Kerne entstehen.¹²⁰ Ein weiteres Argument für den Zellkern als Träger der Erbeigenschaften – das u.a. A. Weismann 1892 anführt¹²¹ – ist die Tatsache, dass der Kern in Ei- und Samenzellen etwa die gleiche Größe hat und der weibliche und männliche Beitrag zur Vererbung bekanntlich ähnlich groß ist. H. de Vries bringt die Rolle von Zellkern und Zytoplasma 1889 auf die Formel: »Die Ueberlieferung ist die Funktion der Kerne, die Entwicklung ist Aufgabe des Cytoplasma«.¹²²

Die Vorgänge bei der Kernteilung werden Anfang der 1880er Jahre detailliert aufgeklärt, u.a. von Strasburger¹²³ und Flemming^{124, 125} Flemming und Strasburger kleiden ihre Ergebnisse 1880 in die Formel *Omnis nucleus e nucleo*¹²⁶, die zwei Jahre zuvor bereits von H. von Ihering verwendet wird¹²⁷ (↑Urzeugung). Nach O. Hertwigs Hypothese von 1885 ist es die Weitergabe der organisierten Substanz im Zellkern von Ei- und Spermazelle, die für die Vererbung verantwortlich ist.¹²⁸ Den experimentellen Nachweis

dieser Hypothese führt T. Boveri 1889, indem er bei Seeigeln die Kerne von Eizellen entfernt, in die entkernten Eier Samenzellen einer anderen Seeigelart einfügt und feststellt, dass die sich daraus entwickelnden Seeigel den Individuen ähneln, von denen die Samenzellen stammen.¹²⁹

Eine besondere Struktur innerhalb des Kerns stellt der **Nukleolus** (»kleine Kern«) dar. Zweifelhafte ist es, ob der Nukleolus bereits Ende des 18. Jahrhunderts von F. Fontana gezeichnet wird.¹³⁰ Eine eindeutige Beschreibung liefert jedenfalls R. Wagner 1835; er beobachtet sie im Säugetierei und spricht von dem »Keimfleck« oder »macula germinativa«.¹³¹ Im folgenden Jahr beschreibt auch G. Valentin die Struktur¹³²; auf Valentin gehen die Bezeichnungen »Kernkörperchen« und »Nucleolus« zurück (1839: »Zellen mit Nucleus und Nucleolus«)¹³³. Auch ins Englische wird die Bezeichnung 1839 übernommen (Barry 1839: »each nucleus presents a nucleolus«¹³⁴). Das Wort »Nucleolus« wird zwar auch zuvor häufig verwendet; in dem spezifischen terminologischen Sinn als Bezeichnung für das »Kernkörperchen« erscheint er aber erst Ende der 1830er Jahre. Schleiden ist 1842 der (irrtümlichen) Auffassung, die »Körperchen« des Kerns bildeten den Ausgangspunkt für die Erzeugung einer neuen Zelle.¹³⁵

Eine zum Zellkern funktional äquivalente Struktur bei Bakterien und Viren bezeichnet G. Piekarski 1937 als **Nukleoid** (»nucleoid«).¹³⁶ In Anlehnung an die Unterscheidung von Prokaryoten und Eukaryoten (↑Taxonomie) führt E.C. Dougherty 1957 die Bezeichnungen **Prokaryon** für den Zellkern der Bakterien und Blaualgen sowie **Eukaryon** für denjenigen der Eukaryoten ein.¹³⁷

Mitochondrien

Von »Mitochondria« spricht erstmals C. Benda 1898.¹³⁸ Das Wort ist gebildet aus griech. »μίτρος« »Faden« und »χόνδρος« »körnig«. Detailliert beschrieben sind die Mitochondrien bereits 1890 bei R. Altmann, der sie **Bioplasten** nennt und mit Bakterien vergleicht.¹³⁹ Altmann vermutet auch schon, dass die Mitochondrien mit dem Zellstoffwechsel, insbesondere mit der Atmung (↑Ernährung/Atmung) in Verbindung stehen. In Pflanzenzellen weist F. Mewes 1904 Mitochondrien nach.¹⁴⁰ Die genaue Identifikation und Isolierung der Mitochondrien ist allerdings bis zur Entwicklung der Zentrifugation zur Trennung von Zellbestandteilen in die 1940er Jahre ein Problem.¹⁴¹

Unter anderem aufgrund ihrer Entstehung aus ihresgleichen werden die Mitochondrien – ebenso wie die Chloroplasten (s.u.) – seit Beginn des 20.

Jahrhunderts von einigen Autoren als ursprüngliche Symbionten betrachtet (↑Symbiose/Endosymbiose). Vielfach wird bereits Altmanns Diktum *omne granulum e granulo* (1886) (↑Urzeugung)¹⁴² auch auf die Mitochondrien bezogen; Altmanns »Granula« werden von ihm aber als körnige Grundstruktur des Zytoplasmas und auch des Zellkerns verstanden (»geformte Fermente« oder »organisierte Krystalle«¹⁴³)¹⁴⁴. Explizit als Endosymbionten betrachtet P. Portier 1918 die Mitochondrien.¹⁴⁵ Seine Behauptung, er könne Mitochondrien außerhalb von Zellen kultivieren, kann aber nicht bestätigt werden und macht daher seine gesamte Forschung (und damit die frühe Symbiogenesetheorie; ↑Symbiose) fragwürdig. Auf ebenso schwacher experimenteller Grundlage stehen die weitreichenden Thesen J.E. Wallins, der die Bakterien 1924 explizit als symbiotische Bakterien bezeichnet (»Mitochondria are, in reality, bacterial organisms, symbiotically combined with the tissues of higher organisms«).¹⁴⁶ Aufgrund ihrer Verbundenheit mit experimentell nicht gestützten Thesen (wie der zellfreien Kultivierbarkeit von Mitochondrien), ist die These des symbiotischen Ursprungs der Mitochondrien lange Zeit sehr umstritten.¹⁴⁷

Später werden die Mitochondrien als »Kraftwerke der Zellen« bezeichnet (Haas 1955).¹⁴⁸ H. Krebs gelingt es 1937, die chemischen Prozesse beim Stoffwechsel, der in den Mitochondrien stattfindet, den *Zitronensäurezyklus*, aufzuklären.¹⁴⁹ Die Zuordnung des Zitronensäurezyklus zu den Mitochondrien gelingt jedoch erst 1949.¹⁵⁰ Die Feinstruktur der Mitochondrien wird 1953 mittels des Elektronenmikroskops dargestellt.¹⁵¹

Chloroplasten

A.F.W. Schimper prägt 1883 zunächst den Ausdruck *Chloroplastid*¹⁵², der dann im folgenden Jahr von E. Strasburger zu »Chloroplast« verkürzt wird¹⁵³. Der Name ist abgeleitet von der Färbung der Körperchen durch ihre Pigmente, die sich leicht extrahieren lassen und die P.-J. Pelletier und J.B. Caventou 1817 *Chlorophyll* (»chlorophylle«¹⁵⁴) nennen (↑Ernährung).¹⁵⁵ Eine genaue Beschreibung der Chloroplasten gibt F.J.F. Meyen schon 1837.¹⁵⁶ Sie werden danach meist als *Chlorophyllkörner* oder *-körper* bezeichnet.

Als erster, der die Teilung der Chloroplasten beobachtet, gilt C. Naegeli im Jahr 1846.¹⁵⁷ Auch die Chloroplasten der Keimpflanzen sind nach seinen Beobachtungen bereits im Samen vorhanden. Nägeli beobachtet das Phänomen der Teilung zuerst bei Algen; L. Kny weist 1871 »die Vermehrung der Chlorophyll-Körner durch Zweitheilung« auch bei Blü-

tenpflanzen nach und postuliert »das allgemeine Vorkommen dieses Prozesses im Pflanzenreich«^{158, 159}

Bis in die 1860er Jahre bleibt die Funktion der Kohlenstoffassimilation der Chloroplasten umstritten. Selbst die assimilierende Funktion der Blätter insgesamt zweifelt M.J. Schleiden noch 1846 an.¹⁶⁰ Den Nachweis der Assimilation von Kohlenstoff durch die Chloroplasten führt J. Sachs 1862. Er belegt durch seine Versuche, »dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern ein Product des lebendigen Chlorophylls ist [...] und durch die assimilierende Thätigkeit des Letzteren entsteht«.¹⁶¹ 1865 bezeichnet Sachs die Chloroplasten als »das Assimilationsorgan der Pflanze«.¹⁶² Dass die Assimilation eine weitgehend autonome Leistung der Chloroplasten ist, zeigt T.W. Engelmann 1881. Bei verschiedenen Algen stellt er fest, es könne »auch das Protoplasma mit den Chlorophylleinschlüssen ausgeflossen, ersteres selbst ganz zerstört sein, ohne dass die O-Abscheidung aufhört«.¹⁶³

Zu Beginn der 1880er Jahre wird durch verschiedene Forscher, nämlich durch F. Schmitz' Untersuchungen an Algen sowie A. Meyers und Schimpers Untersuchungen an Blütenpflanzen, unabhängig voneinander die generationenübergreifende Weitergabe der Chloroplasten von der Mutter- auf die Tochterpflanzen belegt.¹⁶⁴ Übereinstimmend erkennen Schmitz, Meyer und Schimper die selbständige Teilungsfähigkeit der Chloroplasten – in Schimpers Worten sei zu erkennen, dass die Chloroplasten »nicht durch Neubildung aus dem Zellplasma, sondern durch Theilung aus einander entstehen«¹⁶⁵ –, und die Botaniker schreiben den Chloroplasten daher eine relative Autonomie gegenüber dem Protoplasma und ein eigenständiges »Leben« zu. Für den Fall, dass die Chloroplasten auch nicht in der Eizelle neu gebildet werden, merkt Schimper an, es würde dann »ihre Beziehung zu dem sie enthaltenden Organismus einigermassen an eine Symbiose erinnern. Möglicherweise verdanken die grünen Pflanzen wirklich einer Vereinigung eines farblosen Organismus mit einem von Chlorophyll gleichmässig tingirten ihren Ursprung«.¹⁶⁶ Im Anschluss an eine angebliche Beobachtung J. Reinkes, nach der Chloroplasten auch in abgestorbenen Pflanzenzellen sich weiter teilen¹⁶⁷ und somit in der Lage seien, »unter Umständen selbständig zu leben«¹⁶⁸, schließt Schimper, die Chloroplasten verhielten sich, »ebenso wie die Zellkerne, mehr wie selbständige Organismen als wie die Theile eines Ganzen; sie gehen aus einer Generation in die andere über, ohne je ihre Selbständigkeit aufzugeben«¹⁶⁹. Den Nachweis, dass es auch in den Embryosäcken und Eizellen zu keiner Neubildung von

Chloroplasten kommt, sondern diese tatsächlich stets von der Mutterpflanze übernommen werden, liefert Schimper 1885.¹⁷⁰ Auf Schimper geht damit eine frühe Formulierung der *Endosymbiontenhypothese* zurück (↑Symbiose/Endosymbiose).

Plastiden

Die Plastiden sind die Organellen in einer Pflanzenzelle, die von einer doppelten Membran umhüllt sind, außer dem Zellkern und den Mitochondrien, manchmal werden aber auch die Mitochondrien dazu gerechnet. Das Wort geht auf E. Haeckel zurück, der darunter ursprünglich einfach einen Körper aus Protoplasma versteht.¹⁷¹ Haeckel teilt die Plastiden oder »Bildnerinnen«, wie er sie auch nennt, in die Gruppe der *Cytoden*, die Plasmaklumpen ohne Kern, und in die *Zellen*, die Plasmaklumpen mit Kern. Die heutige Bedeutung als Überbegriff für Chloro-, Leuko- und Chromoplasten geht auf A.F.W. Schimper (1882) zurück.¹⁷²

Ribosomen

Die nur elektronenmikroskopisch sichtbaren Körperchen der Zellen, die sich an Nukleinsäuren binden und Polypeptide (Proteine) synthetisieren, werden seit einem Symposium von 1958 »Ribosomen« genannt (engl. »ribosomes« für: »ribonucleoprotein particles of the microsome fraction«).¹⁷³

Ketten von Ribosomen, die durch einen messengerRNA-Strang zusammengehalten werden und an denen die Translation erfolgt, werden seit 1962 *Polyribosomen* oder kurz *Polysomen* genannt (Warner, Rich & Hall 1962: »polysome«: »a cluster of ribosomal particles«).¹⁷⁴

Liposomen

Besondere Organellen, die der Speicherung von Fetten dienen, bezeichnet E. Albrecht 1903 als »Liposomen«¹⁷⁵ (engl. Bell 1910: »liposomes«¹⁷⁶).

Endoplasmatisches Retikulum

Die Struktur eines Netzwerks innerhalb einer Zelle wird zytologisch bereits im 19. Jahrhundert beschrieben. Sie wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts »zytoplasmisches«, »endoplasmisches« oder »endoplasmatisches Retikulum« genannt (engl. Porter et al. 1945: »lace-like reticulum«¹⁷⁷ oder »cytoplasmic reticulum«¹⁷⁸; Meglitsch 1947 und Porter & Thompson 1948: »endoplasmic reticulum«¹⁷⁹; Marinos 1962: »endoplasmatic reticulum«¹⁸⁰).

Golgi-Apparat

Nach dem italienischen Zytologen C. Golgi, der diese Struktur 1898 zuerst beschreibt, nennt S. Ramón y Cajal sie ab 1904 *Golgi-Netz* (»red de Golgi«), später *endozellulärer Apparat von Golgi* (»aparato endocelular de Golgi«) und schließlich 1914 *Golgi-Apparat* (»aparato de Golgi«).¹⁸¹ Es handelt sich dabei um eine sekretorisch aktive Zellorganelle.

Chromosomen

Das Wort geht auf W. Waldeyer zurück, der es 1888 einführt.¹⁸² Es ersetzt die ältere Rede von »bâtonnets«, »Fäden«, »Schleifen« oder »chromatischen Substanzen«. Waldeyers Bezeichnung verweist auf die besondere Färbbarkeit dieser Fäden im Zellkern und schließt an den Ausdruck **Chromatin** an, den W. Flemming 1880 für die »tingirbare Substanz des Kerns« einführt (»diejenige Substanz im Zellkern, welche bei den als Kerntinctionen bekannten Behandlungen mit Farbstoffen die Farbe aufnimmt«).¹⁸³ Diese »Substanz« ist nach den Beobachtungen Flemmings die meiste Zeit »durch den ganzen ruhenden Kern vertheilt« und sammle sich lediglich bei der »Kerntheilung« in den »Fadenfiguren« an.¹⁸⁴ Die nicht färbbaren Substanzen des Zellkerns nennt Flemming im Unterschied dazu »Achromatin«.

Eine erste Beschreibung der Chromosomen gibt C. Nägeli 1842¹⁸⁵; auch die ersten Abbildungen von Chromosomen finden sich in den 1840er Jahren¹⁸⁶ (vgl. Abb. 574). Die erste detaillierte Beschreibung der Chromosomen stammt von E. Russow aus dem Jahr 1872. Er untersucht die Zellen von Moosen und anderen Kryptogamen und bezeichnet die Chromosomen als »längliche Körnchen oder kurze Stäbchen«, die sich zu »Körnchen- oder Stäbchenplatten« zusammenfinden.¹⁸⁷ Parallele Beobachtungen an Zellen von Tieren (Plathelminthen) führt ein Jahr später A. Schneider durch und identifiziert die Chromosomen als »dünne Fäden« und »dicke Stränge«, die sich bei der Zellteilung in einer Ebene anordnen (vgl. Abb. 575).¹⁸⁸

W. Roux postuliert bereits 1883 die Chromosomen als die Träger der Erbeigenschaften.¹⁸⁹ E. Strasburger¹⁹⁰ und L. Guignard¹⁹¹ weisen nach, dass die Anzahl der Chromosomen meist konstant für eine Art ist. C. Rabl stellt im Anschluss daran 1885 die These der *Chromosomen-Individualität* auf, d.h. ihrer körperlichen Kontinuität auch während der Phasen ihrer Unsichtbarkeit in der Periode zwischen zwei Zellteilungen (Interphase).¹⁹² Auch T. Boveri betrachtet die »chrom. Segmente oder Elementen«, d.h. die Chromosomen, 1887 als »Individuen« oder »elemen-



Abb. 574. Die historisch erste Abbildung der Chromosomen: Die »Mutterzellen« mit »Cytoblasten« und »transitorischen Cytoblasten« in Zellen von Pflanzen der Gattung *Tradescantia*. Die Abbildung d kann als eine Zelle im Metaphasestadium der Mitose mit zweimal sechs Chromosomen interpretiert werden (aus Nägeli, C. (1842). Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen: Tab. II, Abb. 28).

tarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen«; er ist der Ansicht, »die chromatischen Elemente bewahren auch in dem sog. ruhenden Kern trotz aller scheinbaren Verschmelzung ihre Selbständigkeit«. Boveri schließt dies daraus, dass die chromatischen Elemente nach Ende der Ruhephase des Kerns in gleicher Zahl und Lagerung zueinander wieder erscheinen.¹⁹³

Boveri formuliert 1892 auch die Hypothese, dass die Chromosomen in allen Zellen, die aus der befruchteten Eizelle durch normale Teilung hervorgegangen sind, aus zwei Hälften bestehen, von denen eine Hälfte von der Mutter und die andere vom Vater stammt.¹⁹⁴ Der experimentelle Nachweis der entscheidenden Beteiligung der Chromosomen an der Vererbung gelingt Boveri allerdings erst später durch seine Untersuchungen an Seeigeln¹⁹⁵ und parallel dazu W.S. Sutton in seinen Studien an Heuschrecken¹⁹⁶. Boveri kann zeigen, dass die Zahl und Struktur der Chromosomen beim Vererbungsgang erhalten bleibt; er schreibt ihnen daher Kontinuität über die Generationen hinweg und das Bestehen einer »morphologischen und physiologischen Verschiedenwertigkeit« zu.¹⁹⁷ Durch die experimentelle Veränderung der Chromosomen gelingt es Boveri, den unterschiedlichen Beitrag der Chromosomen zur Vererbung, wie er von Roux angenommen wurde, zu belegen. Die »Verschiedenwertigkeit der Chromosomen als Erbtäger« ist damit begründet. Weil sich die Verteilung der Chromosomen bei den Zellteilungen genau so verhält, wie es von den Erbfaktoren nach Mendels Gesetzen erwartet wird, vermutet Sutton 1902, dass die Paarung der (homologen) Chromosomen der beiden Elternteile während der Reduktionsteilung die materielle Basis der mendelschen Gesetze darstellt (»may constitute the physical bases of the Mendelian laws of heredity«).¹⁹⁸ Umstritten ist allerdings, ob die geläufige Rede von der »Chromosomentheorie von Sutton und Boveri« gerechtfertigt ist.¹⁹⁹

Der während der Meiose erfolgende Vorgang des Bruchs und der Neuverbindung der Chromati-

den wird 1892 von J. Rückert beschrieben. Rückert deutet diese Prozesse im Sinne einer »Selbstbefruchtung« oder »Amphimixis der Chromosomen«: »Die bei der Reifung der Geschlechtszellen eintretende Verklebung vorher getrennter Chromosomen bezweckt einen Substanztausch derselben«. ²⁰⁰ Rückert übernimmt dafür die von Boveri in einem Gespräch vorgeschlagene Bezeichnung *Konjugation der Chromosomen*. ²⁰¹ Eine detaillierte Beschreibung des Vorgangs gibt F.A. Janssens 1909; er betont dabei die Möglichkeit eines Austauschs von Segmenten an Punkten der Berührung der Chromosomen und bezeichnet die kreuzweise Verbindungsstelle der gepaarten homologen Chromosomen als *Chiasma*. ²⁰²

Für die Chromosomen, die sich bei den beiden Geschlechtern einer Art von Organismen unterscheiden, führt E.B. Wilson 1906 den Ausdruck *Geschlechtschromosomen* (»sex-chromosomes« oder »gonochromosomes«) ein. ²⁰³ Diese Chromosomen sind nach Wilson die Träger der männlichen und weiblichen Eigenschaften (»the bearer of the male and female qualities«). ²⁰⁴ T.H. Montgomery bezeichnet die Geschlechtschromosomen 1906 als *Allosomen*, die bei beiden Geschlechtern gleichen Chromosomen dagegen als *Autosomen*. ²⁰⁵

Die Bezeichnung *Chromatid* für die beiden längsgestreckten Untereinheiten eines Chromosoms wird von C.E. McClung im Jahr 1900 geprägt. ²⁰⁶

Seit 1910 gelingt es der Arbeitsgruppe um T.H. Morgan an Untersuchungen von *Drosophila* aus der Kopplung der \uparrow Gene (d.h. verschiedener Abschnitte auf den Chromosomen, die verschiedene Merkmale des Organismus bedingen), der Paarung homologer Chromosomen und dem *Kopplungsbruch* mit anschließender kreuzweisen Neuverbindung der Chromosomen (*crossing over* ²⁰⁷), also dem Austausch von Chromosomenstücken, detaillierte Vorstellungen u.a. über die lineare Anordnung der Gene auf den Chromosomen zu entwickeln. ²⁰⁸ Unter der einfachen Annahme, dass die Häufigkeit des Kopplungsbruchs zwischen zwei Genorten proportional zu ihrer Entfernung auf den Chromosomen ist, gelingt es den Schülern von Morgan – allen voran A.H. Sturtevant – detaillierte Karten von der Reihe der Gene auf den Chromosomen zu erstellen (\uparrow Gen: Abb. 184). ²⁰⁹ Die auf diese Weise gewonnen Genkarten erwiesen sich als erstaunlich genau, wie sich an ihrer späteren Überprüfung mittels zytologischer Kartierungen an Riesenchromosomen zeigt. ²¹⁰ Die Vermehrung der Chromosomen, die vor der Teilung einer Zelle stattfindet, heißt seit K. Mathers Wortprägung von 1948 *Replikation* (\uparrow Gen). ²¹¹

Die für Organismen einer Art typische Anzahl, Größe und Form der Chromosomen (wie sie in der Metaphase der Mitose sichtbar sind) wird von L.N. Delaunay 1923 ihr *Karyotyp* genannt (auf Russisch ²¹²; auf Englisch: Sorokin 1929 ²¹³).

Die Organismen der allermeisten Arten weisen einen doppelten Chromosomensatz auf, einen von der Mutter, einen vom Vater, sie sind also – nach der Terminologie Strasburgers – *diploid* (\uparrow Befruchtung) oder *Diplonten* (\uparrow Lebensgeschichte). Zellen und Organismen mit einem einfachen Chromosomensatz werden dagegen *haploid* genannt. Der Zustand der Vervielfältigung des Chromosomensatzes wird von Strasburger 1910 *Polyloidie* genannt. ²¹⁴ Winkler führt dazu 1916 das Adjektiv *polyloid* (und die Unterformen *triploid*, *tetraploid* etc.) ein. ²¹⁵ Die Entstehung der Polyloidie wird als eine Form der \uparrow Mutation verstanden.

Bei der durch besondere Chromosomen erfolgenden Geschlechtsbestimmung bezeichnet Wilson 1910 die Individuen desjenigen Geschlechts, die zwei unterschiedliche Chromosomen enthalten (bei den Säugetieren die Männchen mit dem X- und Y-Chromosomen) als Angehörige des *heterogametischen* Geschlechts (»heterogametic sex«), die Individuen des anderen Geschlechts (bei den Säugetieren die Weibchen mit zwei X-Chromosomen) dagegen als *homogametisch* (»homogametic«). ²¹⁶

Die Stelle eines Chromosoms, an der bei der Kernteilung eine Einschnürung erfolgt und die Spindelfasern ansetzen, bezeichnet C.D. Darlington 1936 als *Centromer*. ²¹⁷ Zur Unterscheidung einzelner Chromosomen ist die Lage des Centromers von Bedeutung. Vor der Verwendung des Ausdrucks in der heutigen Bedeutung gebraucht W. Waldeyer das Wort bereits für einen Abschnitt der Spermatozoiden. ²¹⁸

Zellteilung

Der Terminus »Zellteilung« erscheint Ende der 1830er Jahre nachdem der Prozess mikroskopisch beobachtet sowie in Wort und Bild beschrieben wird. In der Form »Zelltheilung« benutzen ihn 1839 zwei Autoren unter Bezug auf die mikroskopischen Beobachtungen H. von Mohls (Schleiden 1839: »Mohlschen Zelltheilung« ²¹⁹; Grisebach 1839: »Entwicklung durch Zelltheilung Mohl's, der aber die Bildung der Scheidewände genauer gesehen hat« ²²⁰). In der Erstbeschreibung einer Armleuchteralgenart (*Chara Kokeilii*) führt A. Braun 1847 die Kurzform *Zellteilung* ein (»Zelltheilung«). ²²¹

Verschiedene Theorien zur »Zellbildung« werden bis zur Mitte des Jahrhunderts vorgeschlagen.

Schwann versucht den Prozess analog zu Kristallisationsprozessen zu verstehen (s.o.); Schleiden hält den Zellkern für eine sich bildende neue Zelle, die sich noch in ihrer Mutterzelle befindet (und nennt den Zellkern deshalb »Cytoblastus«; »Zellbildner«²²²; s.o.). Nach Nägeli erfolgt die Zellbildung dagegen ausgehend von dem organischen Stoff in der Zelle selbst (das »Eingeschlossene« als »das Ursprüngliche, das Wesentliche und das Bedingende«) unter nur geringem Einfluss des Zellkerns und der Membran.²²³ F. Unger beobachtet schon 1842, dass neue Zellen durch Teilung am Vegetationspunkt einer Pflanze entstehen. Er beschreibt dies als eine »Verdoppelung der Zellen durch Querscheidewände nach erfolgter Erweiterung des Zellraumes.«²²⁴ Die erste Monografie zur Zellteilung legt E. Strasburger im Jahr 1875 vor (»Ueber Zellbildung und Zelltheilung«).²²⁵

Bei Einzellern wird die Teilung von Zellen bereits im 18. Jahrhundert beschrieben und auch abgebildet – u.a. von A. Trembley, L. Spallanzani und O.F. Müller (↑Fortpflanzung)²²⁶ –, ihre universale Bedeutung für Wachstum und Fortpflanzung der Organismen wird aber erst im 19. Jahrhundert geklärt. Die Furchung des Eies wird von J.-L. Prevost und J.-B.A. Dumas 1824 bei Amphibien beschrieben – sie erkennen die Blastomeren allerdings nicht als Zellen.²²⁷ Eine Vierteilung von Zellen, die der später genauer beschriebenen Meiose entspricht (s.u.), beobachtet A. Brongniart 1827 zuerst bei der Pollenmutterzelle von Pflanzen einer Lianenart (*Cobaea scandens*).²²⁸ Eine Vierteilung von Zellen beschreibt auch C.F.-A. Morren 1830, und zwar bei einer Alge (*Crucigenia quadrata*).²²⁹ Die erste detaillierte Beschreibung der Zweiteilung der Zellen von vielzelligen Pflanzen, nämlich bei der fädigen Alge *Conserva aurea*, stammt von B.C. Dumortier aus dem Jahr 1832.²³⁰ Dumortier stellt fest, dass es allein die jeweilige Spitzenzelle ist, die sich teilt und damit die Verlängerung des Algenfadens bewirkt. Erwiesen ist damit die Entstehung der Zellen durch Teilung und nicht durch die Bildung aus subzellulären Einheiten, wie dies Anfang des Jahrhunderts u.a. von K. Sprengel, L.C. Treviranus und D.G. Kieser postuliert wird.²³¹ Die Dumortiers Studien ähnelnden, wenig später erfolgenden Untersuchungen H. von Mohls über die »Vermehrung der Zellen durch Theilung«, die er an Algen der gleichen Gattung durchführt, werden v.a. in Deutschland bekannt.²³² Als erste Beschreibung der Zellteilung bei Tieren gilt R. Remaks Untersuchung der Teilung der roten Blutzellen beim Embryo in den frühen 1840er Jahren.²³³

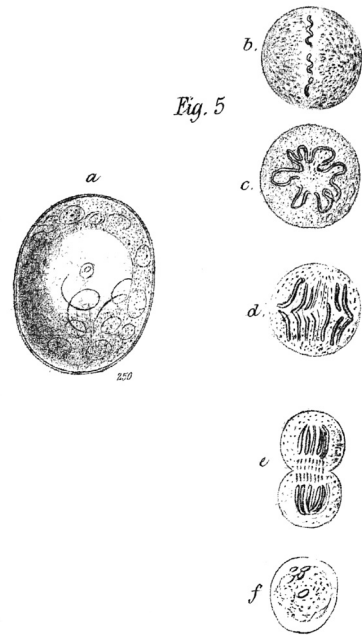


Abb. 575. Frühe detaillierte Darstellung der Chromosomen und ihrer Anordnung bei der Zellteilung; Färbung der Zellbestandteile mittels Essigsäure (aus Schneider, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilk. 14, 69-140: Taf. V, 5a-f).

Mitose

Den Ausdruck »Mitose« für die Zellteilung höherer Organismen prägt 1882 W. Flemming²³⁴ (abgeleitet von griech. »μίτος« »Schnur, Faden« als Bezeichnung für die dabei sichtbar werdenden Chromosomen).

Dass die Kerne nicht spontan aus dem Protoplasma entstehen, wie dies vorher angenommen wurde, zeigen die Beobachtungen der Kernteilung bei einem Tier durch A. Schneider, O. Bütschli und H. Fol²³⁵ und bei einer Pflanze durch E. Strasburger²³⁶. Der Prozess der Kernteilung wird von Peremeschko²³⁷ und W. Schleicher beschrieben und von letzterem 1878 als *Karyokinese* bezeichnet²³⁸, Flemming erkennt aber als erster, dass die fädigen Kernbestandteile (die später »Chromosomen« genannt werden) in Längsrichtung gespalten werden und die beiden Produkte auf je eine der Tochterzellen übergehen. In einem theoretischen Aufsatz knüpft W. Roux 1883, ausgehend von der Annahme, dass die Chromosomen die Träger der Erbeigenschaften enthalten, an die Tatsache der Längsteilung der Chromosomen die Überlegung, dass damit jeder Tochterkern das gleiche Erbmaterial erhält.²³⁹ Enthalten ist darin bereits die (richtige) Annahme, die Erbräger befänden sich

in linearer Anordnung auf den Chromosomen und die Tochterzellen enthielten die gleiche Quantität und Qualität an Erbmaterial. (Am Ende seines Aufsatzes relativiert Roux allerdings seine Hypothese und erwägt eine Teilung mit qualitativ unterschiedlichen Produkten, die für die Zelldifferenzierung verantwortlich gemacht werden.²⁴⁰)

Die charakteristischen Stadien der Mitose, die schon Flemming unterscheidet²⁴¹, bekommen von Strasburger 1884 die Namen **Prophase**, **Metaphase** und **Anaphase**²⁴². Die letzte Phase der Teilung, in der der Interphasekern wiederhergestellt wird, nennt M. Heidenhain 1894 **Telophase**.²⁴³ Das Ruhestadium des Zellkerns zwischen zwei Phasen der Teilung heißt seit H. Lundegårdh (1912) **Interphase** (»das Stadium zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen«).²⁴⁴

Eine besondere Struktur der Zelle, die bei der Mitose eine wichtige Rolle spielt, ist das **Centrosom**, eine in der Interphase sichtbare Zytoplasmaregion neben dem Kern, in der sich die **Centriole** befindet. Diese ist ein Organell, das zur Selbstteilung in der Lage ist und eine Aktivität bei der Ausbildung des Spindelapparates zur Trennung der Chromosomen während der Zellteilung entwickelt. Die Bezeichnungen »Centrosom« (»Centrosoma«²⁴⁵) und »Centriole«²⁴⁶ stammen von T. Boveri (1888; 1895).

Meiose

Der Ausdruck ist abgeleitet von dem griechischen Wort $\mu\epsilon\acute{\iota}\omega\nu\varsigma$ »verkleinern«. Der Begriff wird 1905 von J.B. Farmer und J.E.S. Moore zur Bezeichnung der Verringerung der Anzahl von Chromosomen bei der Reifung der Gameten eingeführt (von ihnen »Maiosis« geschrieben): »We propose to apply the terms Maiosis or Maiotic phase to cover the whole series of nuclear changes included in the two divisions that were designated as Heterotype and Homotype by Flemming«.²⁴⁷ Die heutige Form »Meiosis« geht auf M. Koernicke (1905) zurück.²⁴⁸ Die Autoren gründen ihre Darstellung des Phänomens auf eine Untersuchung der Verhältnisse bei sehr verschiedenen Organismen. Die Begriffsprägung steht am Ende einer Debatte über Art und Umfang der »Reduktionsteilung«²⁴⁹ bei der Reifung der Gameten.²⁵⁰ Auf die Notwendigkeit einer solchen Teilung zur Vermeidung einer ständigen Zunahme der Erbträger von Generation zu Generation macht bereits F. Galton 1876 aufmerksam.²⁵¹ A. Weismann argumentiert später in ähnlicher Richtung mit dem Hinweis, dass sich ohne Reduktionsteilung mit jedem Schritt der Kernverschmelzung die Zahl der Chromosomen verdoppeln würde. E. Strasburger spricht 1884 von

verschiedenen »Theilungsschritten« und erläutert: »Diese Theilungsschritte führen zur Reduction der im Keimkern bereits in doppelter Quantität vorhandenen, im Laufe der Ontogenie eventuell noch vermehrten Substanz des Keimfadens«.²⁵² Eine genaue Beschreibung der Meiose in ihren verschiedenen Phasen gibt O. Hertwig 1890.²⁵³ H. von Winiwarter gibt den Stadien der Meiose 1900 die Namen **Leptotän** (»noyau leptotène«), **Pachytän** (»noyau pachytène«) und **Diplotän** (»noyau diplotène«).²⁵⁴ Bereits 1897 bezeichnet V. Häcker das letzte Stadium, in dem die Chromosomen sich kontrahieren und der Spindelapparat sich aufbaut, als **Diakinese**.²⁵⁵ Das Stadium der Paarung der homologen Chromosomen wird später von V. Grégoire **Zygotän** (»noyau zygotène«) genannt.²⁵⁶

Den Prozess der **Segregationsverzerrung**, der auf der ungleichen Verteilung der homologen Chromosomen auf die während der Meiose entstehenden Zellen beruht, bezeichnen L. Sandler und E. Novitski 1957 als *meiotische Verschiebung* (»meiotic drive«).²⁵⁷ Die zumeist verwendete deutsche Bezeichnung »Segregationsverzerrung«²⁵⁸ ist eine direkte Übersetzung aus dem Englischen (Sandler, Hiraizumi & Sandler 1959: »segregation distortion«²⁵⁹). In einigen Fällen können »egoistische« genetische Elemente, die sich auf nur einem der homologen Chromosomen befinden, für den Prozess verantwortlich gemacht werden. Evolutionär relevant ist der Prozess, weil er zu einer Verschiebung von Genfrequenzen führt.

Zytologie

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird die Untersuchung der Zellen »Zytologie« genannt (anfangs meist in der Schreibweise »Cytologie«, abgeleitet von lat. »cytus« »Zelle«, griech. $\kappa\acute{\upsilon}\tau\omicron\varsigma$ »Höhlung«). Der Ausdruck erscheint zuerst im Englischen (Peaslee 1857: »The description of the cells (and their development and function), from which the tissues are originally formed, constitutes the department of histology termed Cytology«²⁶⁰; dt. Übers. 1858: »Cytologie«²⁶¹). Im Französischen taucht der Ausdruck in J.B. Carnoys Vorwort zu der 1884 gegründeten Zeitschrift »La cellule« auf (»cytologie«: »la morphologie, l'anatomie, la physiologie et la biochimie de la cellule, soit animale, soit végétale«²⁶²). Schon in M.J. Schleidens grundlegendem Werk der Botanik von 1842-43 nimmt die »Lehre von der Pflanzenzelle« eine fundamentale Stellung ein, insofern sie neben die »Botanische Stofflehre«, die »Morphologie« und die »Organologie« gestellt wird und damit ein grundlegendes Feld der Botanik markiert.²⁶³

Nachweise

- 1 Hooke, R. (1665). *Micrographia, or Some Physiological Description of Minute Bodies Made by Magnifying Glasses*: 112f.; vgl. Matzke, E.B. (1943). The concept of cells held by Hooke and Grew. *Science* 98, 13-14.
- 2 Vgl. Grmek, M.D. (1970). La notion de fibre vivante chez les médecins de l'école iatrophysique. *Clio Medica* 5, 297-318.
- 3 Grew, N. (1682). *The Anatomy of Plants*: 64 (II, 3, 4).
- 4 Malpighi, M. (1675). *Anatome plantarum (Opera omnia, Bd. 1, London 1686): Taf. 5.*
- 5 Vgl. Studnička, F.K. (1932). Aus der Vorgeschichte der Zellentheorie. *Anat. Anz.* 73, 390-416: 390; 414.
- 6 Mayer, A.F.I.C. (1827). *Supplemente zur Lehre vom Kreislaufe*, Heft 1: 50f.; vgl. Jourdan, A. (1834). *Dictionnaire raisonné, étymologique, synonymique et polyglotte*, Bd. 1: 163.
- 7 Link, H.F. (1807). *Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen*: 11.
- 8 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; Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 239; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: II, 63.*
- 9 Wolff, K.F. (1759). *Theoria generationis*.
- 10 Ackermann, J.F. (1797). *Versuch einer physischen Darstellung der Lebenskräfte organisirter Körper (Jena 1805): XXI.*
- 11 a.a.O.: 13; vgl. auch Lorry, A.-C. (1785). *Übersicht der vornehmsten Veränderungen und Verwandlungen der Krankheiten (hg. v. J.N. Hallé): 237.*
- 12 Goethe, J.W. von (1807). *Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 8.*
- 13 Fontana, F. (1781). *Traité sur le venin de la vipère.*
- 14 Milne-Edwards, H. (1827). *Mémoire sur la structure élémentaire des principaux tissus organiques des animaux; vgl. Studnička, F.K. (1932).*
- 15 Oken, L. (1810). *Lehrbuch der Naturphilosophie*, 3 Bde.: II, 26f.; vgl. ders. (1810/31): 154 (§955); ders. (1805). *Die Zeugung.*
- 16 Oken (1805): 22.
- 17 a.a.O.: 22f.
- 18 Oken (1810): 28.
- 19 Vgl. Klein, M. (1936). *Histoire des origines de la théorie cellulaire*: 19f.
- 20 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.
- 21 Dutrochet, H.R.J. (1828). *Nouvelles recherches sur l'endosmose et l'exosmose, suivies de l'application expérimentales de ces actions physiques à la solution du problème de l'irritabilité végétale.*
- 22 Dutrochet, H.R.J. (1824). *Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux, et sur leur motilité*: 204f.; vgl. Kubbinga, H.H. (1990). *Les origines de la théorie cellulaire: les «molécules organiques» de Buffon. Centaurus* 33, 175-213: 201.
- 23 Dutrochet, H.R.J. (1837). *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, 2 Bde.: I, 143.
- 24 Moldenhawer, J.J.P. (1812). *Beiträge zur Anatomie der Pflanzen.*
- 25 Vgl. Studnička, F.K. (1932). *Aus der Vorgeschichte der Zellentheorie. Anat. Anz.* 73, 390-416: 392; Schiller, J. (1980). *Physiology and Classification*: 138f.
- 26 Raspail, F.-V. (1827). *Recherches chimiques et physiologiques destinées à expliquer non seulement la structure et le développement de la feuille, du tronc, ainsi que des organes qui n'en sont qu'une transformation, mais encore la structure et le développement des tissus animaux. Mém. Soc. d'hist. nat. Paris* 3, 17-88; 209-313: 306.
- 27 Raspail, F.-V. (1825). *Développement de la fécule. Ann. Sci. Nat.* 6, 224-239; 384-427; ders. (1827): 86; vgl. Pearse, A.G.E. (1989). *Credit where it's due. Nature* 337, 300; Harris (1999): 33; Rigatelli, L.T. (1997). *François-Vincent Raspail*: 32; vgl. aber Sander, K. (1989). *Theodor Schwann und die „Theorie der Organismen“*. *Zur Begründung der Zellenlehre vor 150 Jahren. Biologie in unserer Zeit* 19 (6), 181-188: 187.
- 28 Meyen, F.J.F. (1830). *Phytotomie*: 47; vgl. Müller-Strahl, G. (2004). *Der biologische Zellbegriff. Verwendung und Bedeutung in Theorien organischer Materie. Arch. Begriffsgesch.* 46, 109-136: 114.
- 29 Meyen (1830): 212 (§230).
- 30 Meyen, F.J.F. (1837). *Neues System der Pflanzen-Physiologie, Bd. 1*: 8.
- 31 Vgl. Studnička, F.K. (1933). *Matthias Jacob Schleiden und die Zellentheorie von Theodor Schwann. Anat. Anz.* 76, 80-95; Karling, J.G. (1939). *Schleiden's contribution to the cell theory. Amer. Nat.* 73, 517-537.
- 32 Vgl. Conklin, E.G. (1939). *Predecessors of Schleiden and Schwann. Amer. Nat.* 73, 538-564; ders. (1940). *Cell and protoplasm concepts: historical account. In: Moulton, F.R. (ed.). The Cell and Protoplasm*, 6-19; Duchesneau, F. (1987). *Genèse de la théorie cellulaire; Harris, H. (1999). The Birth of the Cell*: 23ff.; Müller-Strahl (2004).
- 33 Schwann, T. (1839). *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachstum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): 183.*
- 34 a.a.O.: 189.
- 35 a.a.O.: IIIf. [Vorrede in der Originalausgabe].
- 36 a.a.O.: 159.
- 37 Vgl. Sander, K. (1989). *Theodor Schwann und die „Theorie der Organismen“*. *Zur Begründung der Zellenlehre vor 150 Jahren. Biologie in unserer Zeit* 19 (6), 181-188: 188.
- 38 Schwann, T. [1879]. [Erinnerung]. *In: Manifestation en l'honneur de M. le Professeur Th. Schwann. Liège, 23 Juin 1878. Liber memorialis. Düsseldorf 1879: 51; dt. Übers. in Bosch, F. (1910). *Aus der Geschichte der Zellenlehre. Festschrift zum hundertjährigen Geburtstag (7. Dezember 1910) ihres Begründers Theodor Schwann*: 17; vgl. Parnes, O. (2008). *Vom Prinzip zum Begriff: Theodor Schwann und die Entdeckung der Zelle (1835-1838). In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwis-**

senschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 27-51: 46.

39 Parnes (2008): 29.

40 ebd.

41 Vgl. Müller-Strahl (2004): 120f.

42 Schwann (1839): 190.

43 a.a.O.: 211.

44 Vgl. Parnes (2008): 47.

45 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 5, 137-176: 138; vgl. ders. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.

46 Schleiden (1842-43/49): I, 62.

47 Schleiden (1838): 137.

48 Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 9, 3-55: 12.

49 Virchow, R. (1858). Über die mechanische Auffassung des Lebens (Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 1-33): 10.

50 Vgl. Reynolds, A. (2007). The theory of the cell state and the question of cell autonomy in nineteenth and early twentieth-century biology. Science in Context 20, 203-223.

51 Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre: 3.

52 Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 35-76): 54.

53 a.a.O.: 73.

54 Virchow, R. (1855). Cellular-Pathologie. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 8, 3-39: 23.

55 Hayek, G. von (1877-93). Handbuch der Zoologie, 3 Bde.: I, 1.

56 Müller-Wille, S. (2010). Cell theory, specificity, and reproduction, 1837-1870. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 41, 225-231: 231.

57 Duchesneau, F. (2007). The delayed linkage of heredity with the cell theory. In: Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (eds.). Heredity Produced. At the Crossroad of Biology, Politics, and Culture, 1500-1870, 293-314: 310f.; vgl. Churchill, F.B. (1987). From heredity theory to *Vererbung*. The transmission problem, 1850-1915. Isis 78, 337-364: 338; Coleman, W. (1965). Cell, nucleus, and inheritance. An historical study. Proc. Amer. Philos. Soc. 109, 124-158.

58 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, 308f.

59 Vgl. a.a.O.: II, 316-354.

60 Weismann, A. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 53.

61 a.a.O.: 51.

62 Montgomery, E. (1880). The unity of the organic individual. Mind 5, 318-336; 465-489: 324.

63 a.a.O.: 326.

64 Bary, A. de (1879). [Rez. Prantl, K., Lehrbuch der Botanik für mittlere und höhere Lehranstalten]. Bot. Zeitung 37, 221-223: 222; vgl. auch Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1932): 282.

65 Whitman, C.O. (1893). The inadequacy of the cell-the-

ory of development. J. Morphol. 8, 639-658: 649.

66 Lillie, F.R. (1906). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. J. exper. Zool. 3, 153-267: 252.

67 a.a.O.: 251.

68 Bertalanffy, L. von (1934). Wandlungen des biologischen Denkens. Neue Jahrbücher für Wissenschaft und Jugendbildung 10, 339-366: 351.

69 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 174.

70 Bernard, C. (1874). Phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. Revue scientifique 14, 289-295: 289; vgl. Canguilhem, G. (1952/92). La connaissance de la vie: 87.

71 Fabre, J. (1863). Cours de philosophie ou nouvelle exposition des principes de cette science, Bd. 1: 400.

72 Purkinje, J.E. (1840). Über die Analogie in den Struktur-Elementen des tierischen und pflanzlichen Organismus. Uebers. Arbeiten Veränd. Schles. Ges. Vaterl. Cult. 1839, 81-82: 82.

73 Vgl. Möbius, M. (1934). Über die Herkunft der Wörter Cambium und Protoplasma. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 154-161; Weber, F. (1936). Das Wort Protoplasma. Protoplasma 26, 109-112; Studnička, F.K. (1937). Noch einiges über das Wort Protoplasma. Protoplasma 27, 619-625.

74 Mohl, H. von (1846). Ueber die Saftbewegung im Innern der Zellen. Botan. Zeitung 4, 73-78; 89-94: 75.

75 Hanstein, J. (1880). Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas (= Bot. Abh. Morphol. Physiol. 4, Heft 3): 9.

76 Dujardin, P. (1835). Recherches sur les organismes inférieurs. Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 2, 4, 343-377: 368.

77 Novatianus (3. Jh.). De trinitate (Clavis Patrum Latino-rum 71): cap. 14.

78 Vgl. DF 2 (1942).

79 Cohn F. (1850). Nachträge zur Naturgeschichte des *Protococcus phivialis* Kützing. Nov. Acta Leop.-Carol., 607-764: 664.

80 a.a.O.: 665.

81 Schultze, M. (1861). Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1-27: 11; vgl. ders. (1863). Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.

82 Uhle, P. & Wagner, E. (1862/65). Handbuch der allgemeinen Pathologie: 337.

83 Kölliker, A. (1863). Handbuch der Gewebelehre des Menschen: 14.

84 Braun, A. (1855). Algarum unicellularium genera nova et minus cognita: 15.

85 Braun, A. (1857). New and less known Genera of Unicellular Algae. Quarterly Journal of Microscopical Science 5, 143-149: 146.

86 Flemming, W. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zellheilung: 372.

87 Strasburger, E. (1882). Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. Mikroskop. Anat. 21, 476-590: 479.

88 Guy de Chauliac [1363]. Chirurgia magna (engl. Grande Chirurgie, Manuscript, ca. 1425, New York Acad. Med.): f. 316 (nach OED).

89 Sprengel, K. (1802/17). Anleitung zur Kenntnis der Ge-

wächse, Bd. 1: 19.

90 Brisseau-Mirbel, C.F. (1802). *Traité d'anatomie et de physiologie végétales*, Bd. 1: 54; vgl. ders. (1808). *Exposition et défense de ma théorie de l'organisation végétale*: 130.

91 Brisseau-Mirbel (1808): 28; 70; 71.

92 Harting, M.P. (1846). *Mikrochemische onderzoekingen over den aard en de ontwikkeling van den plantaardigen celwand* (dt. *Mikroskopische Untersuchungen über die Natur und Entwicklung der Wandungen der vegetabilischen Zellen*. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 1 (Nr. 6) (1847), 81-85: 81).

93 Mohl, H. von (1851). *Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle*: 19.

94 Pringsheim, N. (1854). *Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle*, 1. Abth. *Grundlinien einer Theorie der Pflanzenzelle*: 2.

95 Hofmeister, W. (1867). *Die Lehre von der Pflanzenzelle*: 3.

96 Pringsheim (1854): 2; ders. (1855). *Über die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsactes*: 11.

97 Pringsheim (1855): 11.

98 Pfeffer, W. (1877). *Osmotische Untersuchungen*. *Studien zur Zellmechanik*: 123.

99 Küster, E. (1935). *Die Pflanzenzelle*: 423; ebenso 2. Aufl. 1951: 527.

100 Vgl. Seifriz, W. (1929). *The structure of protoplasm*. *Biol. Rev.* 4, 76-102; Robertson, J.D. (1959). *The ultrastructure of cell membranes and their derivatives*. In: Crook, E.M. (ed.). *The Structure and Function of Subcellular Components* (= *Biochem. Soc. Symp.* 16), 3-43; Harwood, J.L. & Walton, T.J. (eds.) (1988). *Plant Membranes. Structure, Assembly and Function*.

101 Overton, C.E. (1895). *Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle*. *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges.* Zürich 40, 159-201.

102 Danielli, J.F. & Davson, H. (1935). *A contribution to the theory of permeability of thin films*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 5, 495-508.

103 Robertson (1959): 33.

104 Lenard, J. & Singer, S.J. (1966). *Protein conformation in cell membrane preparations as studied by optical rotatory dispersion and circular dichroism*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 56, 1828-1835; vgl. Korn, E.D. (1966). *Structure of biological membranes*. *Science* 153, 1491-1498; Gennis, R.B. (1989). *Biomembranes. Molecular Structure and Function*: 6ff.

105 Haeckel, E. (1894). *Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen*, Bd. 1: 196; 233; 240; 241; vgl. ders. (1904). *Die Lebenswunder*: 180; Doflein, F. (1901). *Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt*: 2.

106 Möbius, K. (1884). *Das Sterben der einzelligen und der vielzelligen Tiere, vergleichend betrachtet*. *Biol. Centralbl.* 4, 389-392: 392.

107 Frey-Wyssling, A. (1978). *Concerning the concept "Organelle"*. *Experientia* 34, 547; vgl. ders. (1978). *Zur Definition des Organell-Begriffes*. *Gegenbaurs morpholo-*

gisches Jahrbuch 124, 455-457.

108 Dujardin, P. (1835). *Recherches sur les organismes inférieurs*. *Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 2*, 4, 343-377: 368.

109 Joblot, L. (1718). *Descriptions et usages de plusieurs nouveaux microscopes*.

110 Brown, R. (1833). *On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadaceae*. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 16, 685-745: 710; vgl. Lindley, J. (1832). *An Introduction to Botany*: 130.

111 Brown, R. (1834). *Vermischte botanische Schriften*: V; 156.

112 Schleiden, M.J. (1837). *Beiträge zur Kenntniss der Ceratophylleen* *Linnaea*. Ein Journal für die Botanik in ihrem ganzen Umfange 11, 512-542: 527; 528; ders. (1837). *Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryo's bei den Phanerogamen*: 53; ders. (1838). *Beiträge zur Phytogenesis*. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 5, 137-176: 139; vgl. auch Hofmeister, W. (1831). *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen* (Moose, Farn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen: 131.

113 Autenrieth, J.H.F. (1801-02). *Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie*, 3 Bde.: I, 11.

114 Vgl. Skinner, H.A. (1949/61). *The Origin of Medical Terms*: 294.

115 Schleiden (1838): 139; ders. (1842). *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*, 1. Theil: 192.

116 Ehrenberg, C.G. (1838). *Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen – ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur*.

117 Virchow, R. (1866). *Die Cellularpathologie*: 9f.

118 Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde: I, 288.

119 Vgl. Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). *A Century of DNA*: 32.

120 Strasburger, E. (1875/80). *Zellbildung und Zelltheilung*.

121 Weismann, A. (1892). *Das Keimplasma*.

122 Vries, H. de (1889). *Intracellulare Pangenesis*: 194.

123 Strasburger, E. (1882). *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung*. *Arch. Mikroskop. Anat.* 21, 476-590.

124 Flemming, W. (1882). *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung*.

125 Vgl. Coleman, W. (1965). *Cell nucleus and inheritance: an historical study*. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 109, 124-158.

126 Flemming, W. (1880). *Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung*. *Arch. mikroskop. Anat.* 18, 347-364: 363; ders. (1882): 367; Strasburger, E. (1880). *Die Geschichte und der jetzige Stand der Zellenlehre*. *Tageblatt der Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte* 53, 61-68: 66; angeblich auch bereits in: Hertwig, O. (1876). *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies*, Theil 1. *Morpholog. Jahrb.* 1, 347-434.

127 Ihering, H. von (1878). *Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft* (= *Vorträge für Thierärzte*, 1.

Ser., Heft 4): 43.

128 Hertwig, O. (1885). Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena. Z. Med. Naturwiss. 18, 276-318: 301f.

129 Boveri, T. (1889). Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München 5, 73-80.

130 Fontana, F. (1781). Traité sur le vénin de la vipère; vgl. Franke, W.W. (1988). Matthias Jacob Schleiden and the definition of the cell nucleus. Eur. J. Cell Biol. 47, 145-156.

131 Wagner, R. (1835). Einige Bemerkungen und Fragen über das Keimbläschen (vesicula germinativa). Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1835, 373-377: 375.

132 Valentin, G. (1836). Ueber den Verlauf und die letzten Enden der Nerven. Akad. Naturforsch. 18, 53-240.

133 Valentin, G. (1839). Repertorium für Anatomie und Physiologie, Bd. 4: 277.

134 Barry, M. (1839). Researches in embryology, second series. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 129, 307-380: 351; vgl. 370; vgl. auch Bowman, W. (1840). On the minute structure and movements of voluntary muscle. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 1840, 457-501: 498.

135 Schleiden, M.J. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Bde.: I, 193.

136 Piekarski, G. (1937). Cytologische Untersuchungen an Paratyphus- und Colibakterien. Arch. Mikrobiol. 8, 428-438: 438.

137 Dougherty, E.C. (1957). Neologism for structures of primitive organisms, I. Types of nuclei. J. Protozool. 4 (Suppl.), 14.

138 Benda, C. (1898). Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten, II. Theil. Die Histogenese der Spermien. Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth. 1898, 393-398: 397.

139 Altmann, R. (1890/94). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 141; 145.

140 Mewes, F. (1904). Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 22, 284-286.

141 Vgl. Cowdry, E.V. (1953). Historical background of research on mitochondria. J. Histochem. Cytochem. 1, 183-187; Ernster, L. & Schatz, G. (1981). Mitochondria. A historical review. J. Cell Biol. 91, 227s-255s; Höxtermann & Mollenhauer (2007): 254.

142 Altmann, R. (1886). Studien über die Zelle: 20; ders. (1890). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 141.

143 Altmann (1890): 139.

144 Vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 259.

145 Portier, P. (1918). Les symbiotes.

146 Wallin, J.E. (1924). On the nature of mitochondria, VII. The independent growth of mitochondria in culture media. Amer. J. Anat. 33, 147-173: 167; vgl. ders. (1927).

Symbioticism and the Origin of Species; vgl. Mehos, D. (1993). Ivan E. Wallin's theory of symbioticism. In: Khakhina, L.N., Margulis, L. & McMenamin, M. (eds.). Concepts of Symbiogenesis, 149-163.

147 Raff, R.A. & Mahler, H.R. (1972). The non symbiotic origin of mitochondria. Science 177, 575-582.

148 Haas, J. (1955). Physiologie der Zelle: 233; Bertalanffy, L. von (1957). Wachstum. Handbuch der Zoologie, Bd. 8/4/6: 11; Hirsch, G.C. (1965). Dynamik der tierischen Zelle. Handbuch der Biologie, Bd. 1/I, 219-287: 251.

149 Krebs, H.A. & Johnson, W.A. (1937). The role of citric acid in intermediate metabolism in animal tissue. Enzymologia 4, 148-156.

150 Kennedy, E.P. & Lehninger, A.L. (1949). Oxidation of fatty acids and bicarboxylic acid cycle intermediates by isolated rat liver mitochondria. J. Biol. Chem. 179, 957-972; vgl. Cowdry (1953).

151 Palade, G.E. (1953). The fine structure of mitochondria. An electron microscope study. J. Hist. Cytochem. 1, 188-211; Sjöstrand, F.S. (1953). Ultra-structure of rod-shaped mitochondria. Nature 171, 30-31.

152 Schimper, A.F.W. (1883). Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung 41, 105-112: 108.

153 Strasburger, E. (1884). Das botanische Practicum: 67.

154 Pelletier, P.-J. & Caventou, J.B. (1817). Sur la matière verte des feuilles. J. Pharm. Sci. Ass. 3, 486-491: 490; vgl. Gris, A. (1857). Recherches microscopiques sur la chlorophylle. Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 4, 7, 179-219; Höxtermann, E. (1980). Geschichte der Chlorophyllisolation. MTN-Schriften. Gesch. Naturwiss. Tech. Med. 17, 80-107.

155 Vgl. Anonymus (1959-70). Chlorophyll. In: Mayerhöfer, J. (Hg.). Lexikon der Geschichte der Naturwissenschaften, 646-649.

156 Meyen, F.J.F. (1837). Neues System der Pflanzen-Physiologie, Bd. 1: 201.

157 Nägeli, C. (1846). Bläschenförmige Gebilde im Inhalte der Pflanzenzelle. Z. wiss. Bot. 3, 94-128: 111.

158 Kny, L. (1871). Ueber die Vermehrung der Chlorophyll-Körner durch Zweitheilung und das allgemeine Vorkommen dieses Prozesses im Pflanzenreich. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin 1871, 65-66.

159 Vgl. Höxtermann, E. (2007). Genetische Kontinuität und physiologische Autonomie der Plastiden. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays, 285-313.

160 Schleiden, M.J. (1842/46). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, Bd. 2: 491; vgl. Höxtermann (2007): 299.

161 Sachs, J. (1862). Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll. Flora 45, 129-137; 161-170; 177-186; 209-221: 167f.

162 Sachs, J. (1865). Handbuch der experimentellen Physiologie der Pflanzen: 320.

163 Engelmann, T.W. (1881). Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thier-

- ischer Organismen. Bot. Zeitung 39, 441-447: 446; vgl. Höxtermann (2007): 300f.
- 164** Schmitz, F. (1883). Die Chromatophoren der Algen. Vergleichende Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Chlorophyllkörper und analoger Farbstoffkörper der Algen. Verh. naturhist. Verein preuss. Rheinlande u. Westfalen 40, 1-180; Meyer, A. (1883). Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromatoplasten der Angiospermen. Bot. Zeitung 41, 489-498; 505-514; 525-531: 489.
- 165** Schimper, A.F.W. (1883). Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung 41, 105-112: 106.
- 166** a.a.O.: 112f.
- 167** Reinke, J. (1880). Lehrbuch der allgemeinen Botanik mit Einschluss der Pflanzenphysiologie: 62.
- 168** Schimper (1883): 113.
- 169** Schimper, A.F.W. (1885). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. wiss. Bot. 16, 1-247: 6.
- 170** a.a.O.: Taf. I, Fig. 1 und 2; vgl. Höxtermann (2007): 295.
- 171** Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde: I, 275.
- 172** Schimper, A.F.W. (1882). Ueber die Gestalt der Stärkekügelchen und Farbkörper. Botan. Centralbl. 12, 175-178: 175; vgl. ders. (1883): 108.
- 173** Roberts, R.B. (1958). Introduction. In: ders. (ed.). Microsomal Particles and Protein Synthesis, vii-viii: viii; McQuillen, K., Roberts, R.B. & Britten, R.J. (1959). Synthesis of nascent protein by ribosomes in *Escherichia coli*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 45, 1437-1447.
- 174** Warner, J.R., Rich, A. & Hall, C.E. (1962). Electron microscope studies of ribosomal clusters synthesizing hemoglobin. Science 138, 1399-1403: 1399.
- 175** Albrecht, E. (1903). Ueber trübe Schwellung und Fettdegeneration. Verhandlungen der Deutschen pathologischen Gesellschaft 6, 63-71: 64.
- 176** Bell, E.T. (1910). The staining of fats in epithelium and muscle fibers. Anat. Rec. 4, 199-212: 211.
- 177** Porter, K.R., Claude, A. & Fullman, E.F. (1945). A study of tissue culture cells by electron microscopy. J. exper. Med. 81, 233-244: 238.
- 178** a.a.O.: Plate 12, Fig. 4.
- 179** Meglitsch, P.A. (1947). Studies on Myxosporidia of the Beaufort region, I. Observations on *Chloromyxum renalis*, n.sp., and *Chloromyxum granulosum* Davis. J. Parasitol. 33, 265-270: 269; Porter, K.R. & Thompson, H.P. (1948). A particulate body associated with epithelial cells cultured from mammary carcinomas of mice of a milky-factor strain. J. exper. Med. 88, 15-24: Plate 6, Fig. 4.
- 180** Marinos, N.G. (1962). Studies on submicroscopic aspects of mineral deficiencies, I. Calcium deficiency in the shoot apex of barley. Amer. J. Bot. 49, 834-841: 837.
- 181** Golgi, C. (1898). Boll. Soc. med.-chirurg. Pavia 1-14; vgl. Ramón y Cajal, S. (1904). El aparato tubiforme (red de Golgi) del epitelio intestinal de los mamíferos. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 3, 35-38; ders. (1912). Fórmula de fijación del aparato reticular de Golgi y apuntes sobre la disposición de dicho aparato en la retina, en los nervios y en algunos estados patológicos. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 10, 209-220; ders. (1912). El aparato endocelular de Golgi de la célula de Schwann y algunas observaciones sobre la estructura de los tubos nerviosos. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 10, 221-246; ders. (1914). Algunas variaciones fisiológicas y patológicas del aparato reticular de Golgi. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 12, 127-227: 134f.; Trautmann, J.C. (1988). Camillo Golgi (1843-1926) und die Entdeckung des „aparato reticolare interno“ (Golgi-Apparat): Anm. 121.
- 182** Waldeyer, W. (1888). Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. mikroskop. Anat. 32, 1-122: 48; vgl. Zacharias, H. (2001). Key word: Chromosome. Chromosome Res. 9, 345-355.
- 183** Flemming, W. (1880). Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Theil II. Arch. mikroskop. Anat. 18, 151-259: 157f.
- 184** a.a.O.: 158.
- 185** Nägeli, C. (1842). Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen.
- 186** Nägeli (1842): Tab. II, 28d; Hofmeister, W. (1848). Ueber die Entwicklung des Pollens. Bot. Zeitung 6, 425-434; 649-658; 670-674: Taf. VI; vgl. Sirks, M.J. (1952). The earliest illustrations of chromosomes. Genetica 26, 65-76.
- 187** Russow, E. (1872). Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histiologie (Histiographie und Histiogenie) der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwicklung der Sporen der Leitbündel-Kryptogamen, mit Berücksichtigung der Histiologie der Phanerogamen ausgehend von der Betrachtung der Marsiliaceen. Mém. Acad. Sci. Pétersbourg sér. 7, 19, 1-207: 89f.; vgl. Baker, J.R. (1948-53). The cell-theory: a restatement, history, and critique, part V. The multiplication of nuclei. Quart. J. Microsc. Soc. 89, 449-481.
- 188** Schneider, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilk. 14, 69-140: 113f.
- 189** Roux, W. (1883). Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren.
- 190** Strasburger, E. (1882). Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. Mikroskop. Anat. 21, 476-590.
- 191** Guignard, L. (1883). Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Compt. Rend. Hepd. Séances Acad. Sci. 97, 646-648.
- 192** Rabl, C. (1885). Über Zelltheilung. Morphol. Jahrb. 10, 214-330.
- 193** Boveri, T. (1887). Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megaloccephala*. Sitzungsber. Ges. Morphol. Physiol. München 3, 71-80: 76.
- 194** Boveri, T. (1892). Befruchtung. Anat. Hefte (Abt. 2) 1, 386-485: 410; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 748.
- 195** Boveri, T. (1903). Über die Konstitution der chromatischen Substanz. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 13, 10-33; ders. (1904). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns.
- 196** Sutton, W.S. (1903). The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 4, 231-251.

- 197 Boveri (1903): 28.
- 198 Sutton W.S. (1902). On the morphology of the chromosome group in *Bracystola magna*. Biol. Bull. 4:24-39: 39; vgl. McKusick, V.A. (1960). Walter S. Sutton and the physical basis of Mendelism. Bull. Hist. Med. 34, 487-497.
- 199 Vgl. Martins, L.A.-C.P. (1999). Did Sutton and Boveri propose the so-called Sutton-Boveri chromosome hypothesis? Genet. Mol. Biol. 22, 261-272.
- 200 Rückert, J. (1892). Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. 7, 107-158: 156.
- 201 a.a.O.: 158.
- 202 Janssens, F.A. (1909). La théorie de la chiasmotypie. Nouvelle interpretation des cinésés de maturation. La Cellule 25, 389-411: 400.
- 203 Wilson, E.B. (1906). Studies on chromosomes, III. The sexual differences of the chromosome-groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. J. exper. Zool. 3, 1-40: 28.
- 204 ebd.
- 205 Montgomery, T.H. Jr. (1906). Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. Philos. Soc. 21, 97-173: 97.
- 206 McClung, C.E. (1900). The spermatocyte divisions of the Acrididae. Kansas Univ. Quarterly A 9, 73-100: 78.
- 207 Morgan, T.H. & Cattell, E. (1912). Data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. J. exper. Zool. 13, 79-101: 83.
- 208 Vgl. Darlington, C.D. (1960). Chromosomes and the theory of heredity. Nature 187, 892-895; Voeller, B. (ed.) (1968). The Chromosome Theory of Inheritance: Classic Papers in Development and Heredity; Cremer, T. (1985). Von der Zellenlehre zur Chromosomentheorie. Naturwissenschaftliche Erkenntnis und Theorienwechsel in der frühen Zell- und Vererbungsforschung.
- 209 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.
- 210 Painter, T.S. (1933). A new method for the study of chromosome arrangement and the plotting of chromosome maps. Science 78, 585-586.
- 211 Mather, K. (1948). Significance of nuclear change in differentiation. Nature 161, 872-874: 872.
- 212 Delaunay, L.N. (1923). [Vergleichende karyologische Untersuchungen einiger Muscari Mill. und Bellevalia Lapeyr.-Arten (russ.)] Monit. Jardin. Botan. Tiflis 2 (1), 25-55; unabhängig davon auch: Lewitsky, G.A. (1924). [Materielle Grundlagen der Vererbung (russ.)]: 57; 60; vgl. Battaglia, E. (1994). Nucleosome and nucleotype: a terminological criticism. Caryologia 47, 193-197.
- 213 Sorokin, H. (1929). Idiograms, nucleoli, and satellites of certain Ranunculaceae. Amer. J. Bot. 16, 407-420: 407.
- 214 Strasburger, E. (1910). Chromosomenzahl. Flora 100, 398-446: 406; 415.
- 215 Winkler, H. (1916). Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. 8, 417-531: 422.
- 216 Wilson, E.B. (1910). The chromosomes in relation to the determination of sex. Science Progress 4, 570-592: 572.
- 217 Darlington, C.D. (1936). The external mechanics of the chromosomes, I. The scope of enquiry. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. Biol. Sci. 121, 264-273: 266.
- 218 Waldeyer, W. (1901-03). Die Geschlechtszellen. In: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere 1, 1(1), 86-476:
- 219 Schleiden, M.J. (1839). Botanische Notizen (Ueber das Verhältniss des Cytoblasten zum Lebensprozess der Pflanzenzelle). Archiv für Naturgeschichte 5, 253-292: 270.
- 220 Grisebach, A. (1839). [Rez. Meneghini, G. (1838). Cenni sulla organografia e fisiologia delle Alghe]. Göttingische gelehrte Anzeigen 1839 (1), 404-408: 406; vgl. auch Hofmeister, W.F.B. (1849). Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen: 3; Nägeli, K.W. (1849). Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch: 54.
- 221 Braun, A. (1847). *Chara Kokeilii*, eine neue deutsche Art. Flora oder Allgemeine botanische Zeitung 30, 17-29: 18; vgl. ders. (1849-50). Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur: 249.
- 222 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 139; ders. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Bde.: I, 192.
- 223 Nägeli, C. (1844-45). Ueber die gegenwärtige Aufgabe der Naturgeschichte, insbesondere der Botanik. Z. wiss. Bot. 1, 1-33; 2, 1-45: 2, 9.
- 224 Unger, F. (1844). Ueber merismatische Zellbildung bei der Entwicklung des Pollens. Amtl. Ber. Versamml. deutsch. Naturf. Ärzte 121 (1843), 168-175: 170.
- 225 Strasburger, E. (1875). Ueber Zellbildung und Zellheilung.
- 226 Vgl. Baker, J.R. (1951). Remarks on the discovery of cell division. Isis 42, 285-287.
- 227 Prévost, J.-L. & Dumas, J.-B.A. (1824). Deuxième mémoire sur la génération. Ann. Sci. Nat. 2, 100-121.
- 228 Brongniart, A. (1827). Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. Sci. nat. 12, 14-53.
- 229 Morren, C.F.-A. (1830). Mémoire sur un végétale microscopique d'un nouveau genre, proposé sous le nom de Crucigénie. Ann. Sci. nat. 20, 404-427.
- 230 Dumortier, B.C. (1832). Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux. Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caesar. Leopold-Carolinae 16, 217-312.
- 231 Sprengel, K. (1802). Anleitung zur Kenntniß der Gewächse: 90, Treviranus, L.C. (1806). Vom inwendigen Bau der Gewächse: 2; Kieser, D.G. (1818). Über die ursprüngliche und eigenthümliche Form der Pflanzen-Zellen. Nova Acta physico-medica Acad. Caes.-Leop. Nat. Cur. 9, 57-86.
- 232 Mohl, H. von (1835). Ueber die Vermehrung der Pflanzen-Zellen durch Theilung: 15; vgl. ders. (1837). Ueber die Vermehrung der Pflanzen-Zellen durch Theilung. Flora 20, 1-16; 17-31.
- 233 Remak, R. (1841). Ueber die Entstehung der Blutkörperchen. Medicin. Zeitung 10, 127.
- 234 Flemming, W. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zell-

heilung: 376.

- 235** Schneider, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. Ber. Oberhess. Ges. Natur-Heilk. 14, 69-140; Bütschli, O. (1873). Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Verh. Kaiserl. Leop.-Carol. Akad. Naturf. 36 (5), 1-124; Fol, H. (1873). Le premier développement de l'oeuf chez les Géronidés. Arch. sci. phys. nat. 48.
- 236** Strasburger, E. (1875). Ueber Zellbildung und Zellheilung.
- 237** Peremeschko, P.I. (1878). Ueber die Theilung der roten Blutkörperchen bei Amphibien. Zentralbl. med. Wiss. 17/38, 673-675.
- 238** Schleicher, W. (1878). Die Knorpelzelltheilung. Arch. Mikroskop. Anat. 16, 248-300: 261.
- 239** Roux, W. (1883). Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung.
- 240** a.a.O.: 15.
- 241** Flemming, W. (1879). Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Arch. Path. Anat. Physiol. 77, 1-29; ders. (1882).
- 242** Strasburger, E. (1884). Die Controverse der indirecten Kerntheilung. Arch. mikroskop. Anat. 23, 246-304: 260.
- 243** Heidenhain, M. (1894). Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. mikroskop. Anat. 43, 423-758: 525.
- 244** Lundegårdh, H. (1912). Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Arch. mikroskop. Anat. 80, 223-273: 272; ders. (1913). Das Carotin im Ruhekerne und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen Archiv Zellforsch. 9, 205-330: 211.
- 245** Boveri, T. (1888). Zellen-Studien. Jena. Z. Naturwiss. 22, 685-882: 752.
- 246** Boveri, T. (1895). Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. physikal.-med. Ges. Würzburg 29, 1-75: 66; vgl. Sapp, J. (1999). Free-wheeling centrioles. Hist. Philos. Life Sci. 20, 255-290.
- 247** Farmer, J.B. & Moore, J.E.S. (1905). On the meiotic phase (reduction division) in animals and plants. Quart. J. Microscop. Sci. 48, 489-557: 489.
- 248** Koernicke, M. (1905). Die neueren Arbeiten über die Chromosomenreduktion im Pflanzenreich und daran anschließende karyokinetische Probleme, zweiter Bericht. Bot. Zeitung 63, 289-307: 293.
- 249** Weismann, A. (1887). Ueber die Zahl der Richtungkörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung: 42.
- 250** Churchill, F.B. (1970). Hertwig, Weismann, and the meaning of reduction division circa 1890. Isis 61, 429-449.
- 251** Galton, F. (1876). A theory of heredity. J. Anthropol. Inst. Great Brit. Irel. 5, 329-348: 334.
- 252** Strasburger, E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung: 133.
- 253** Hertwig, O. (1890). Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden – eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. mikroskop. Anat. 36, 1-138, ders. (1890). Vergleichende Untersuchungen der Ei- und Samenbildungen

bei *Ascaris*.

- 254** Winiwarter, H. von (1900). Recherches sur l'oogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (lapin et homme). Arch. Biol. (Liège, Paris) 17(1), 33-199.
- 255** Häcker, V. (1897). Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen. Biol. Centralbl. 17, 689-705; 721-745: 695; 701.
- 256** Grégoire, V. (1907). La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. Cellule 24, 367-420: 371.
- 257** Sandler, L. & Novitski, E. (1957). Meiotic drive as an evolutionary force. Amer. Nat. 91, 105-110.
- 258** Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy (dt. Philosophische Grundlagen der Biologie, Berlin 2000): 326.
- 259** Sandler, L., Hiraizumi, Y. & Sandler, I. (1959). Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*, I. The cytogenetic basis of segregation-distortion. Genetics 44, 233-250; vgl. Sandler, L. & Hiraizumi, Y. (1959). Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*, II. Genetic variation at the segregation-distorter locus. Proc. Nat. Acad. USA 45 (9), 1412-1422: 1413.
- 260** Peaslee, E.R. (1857). Human Histology in its Relation to Descriptive Anatomy, Physiologie, and Pathology: 114.
- 261** Theile (1858). [Rez. Peaslee (1857)]. Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medicin 99, 106-107: 107.
- 262** Carnoy, J.B. (1884). Au lecteur. La cellule. Recueil de cytologie et d'histologie générale 1, 5-6; ders. (1884). La biologie cellulaire: 8; 9: »cytologie«.
- 263** Schleiden, M.J. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Bde.

Literatur

- Turner, W. (1890). The cell theory, past and present. Nature 43, 10-15; 31-37.
- Aschoff, L., Küster, E. & Schmid, W.J. (1938). Hundert Jahre Zellforschung.
- Klein, M. (1936). Histoire des origines de la théorie cellulaire.
- Baker, J.R. (1948-53). The cell-theory: a restatement, history, and critique. Quart. J. Microsc. Soc. 89, 103-125; 90, 87-108; 93, 157-190; 94, 407-440.
- Hughes, A. (1959). A History of Cytology.
- Bechtel, W. (1984). The evolution of our understanding of the cell. Stud. Hist. Philos. Sci. 15, 309-356.
- Cremer, T. (1985). Von der Zellenlehre zur Chromosomentheorie. Naturwissenschaftliche Erkenntnis und Theorienwechsel in der frühen Zell- und Vererbungsforschung. Jahn, I. (Hg.) (1987). Klassische Schriften zur Zellenlehre. Duchesneau, F. (1987). Genèse de la théorie cellulaire.
- Harris, H. (1999). The Birth of the Cell.
- Müller-Strahl, G. (2004). Zell-Theorien organischer Materie. Ein Beitrag zu Bildung und Wandel einer Elementarlehre der Lebenswissenschaften.

Zweckmäßigkeit

Das Wort ›Zweckmäßigkeit‹ erscheint in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts bei verschiedenen Autoren, so 1764 bei J.B. Basedow (»Zweckmäßigkeit des Denkens«¹), 1776 bei C.G. Schütz (»Die Zweckmäßigkeit in der ganzen Natur ist nicht weniger erhaben, als ihre Einheit, Uebereinstimmung und Ordnung«²), 1785 bei K.P. Moritz³ und M. Mendelssohn⁴ sowie seit 1784 bei I. Kant in kleineren Schriften⁵ und in der zweiten Auflage der ›Kritik der reinen Vernunft‹ (1787)⁶. Vorläufer bei Kant ist der Ausdruck ›Zweckmäßiges‹.⁷ Nach der Verwendung in Kants ›Kritik der Urteilskraft‹ (1790) wird das Wort zu einem zentralen naturphilosophischen Begriff.

Etymologisch geht das Wort ›Zweck‹ auf die Bezeichnung für den Nagel zurück, an dem eine Zielscheibe aufgehängt ist oder der in der Mitte der Zielscheibe sitzt. Zwecke verweisen damit auf Handlungen, die auf etwas zielen, die also einen genau bestimmten Zielpunkt haben. Der Zielpunkt ist schon vor Beginn der Handlung ausgemacht, er liegt als ein antizipierter Endpunkt der Handlung vor.

Auch das englische ›goal‹ und das französische ›but‹ entstammen der Sprache des sportlichen Wettkampfs: ›goal‹ bezeichnet ursprünglich den Endpunkt eines Rennens oder den Zielpunkt bei Ballspielen, und ›but‹ bezieht sich ursprünglich auf einen Holzklotz, der als Ziel in Armbrust- und Bogenschießwettbewerben diente. Das englische ›purpose‹ geht dagegen auf das lateinische ›propositum‹ »Absicht, Entwurf« zurück und das französische ›fin‹ auf das lateinische ›finis‹ »Grenze, Gebiet, Ende«, das eine ungesicherte weitere Etymologie hat.

Teleologie

Zur Bezeichnung der Lehre von den Zwecken in der Natur prägt C. Wolff 1728 den Ausdruck **Teleologie**. Er verwendet das neue Wort zur Bezeichnung desjenigen Teils der Naturphilosophie, der die Zwecke der Dinge erklärt (»Enimvero rerum naturalium duplices dari possunt rationes, quarum aliae petuntur a causa efficiente, aliae a fine. Quae a causa efficiente petuntur, in disciplinis hactenus definitis expenduntur. Datur itaque praeter eas alia adhuc philosophiae naturalis pars, quae fines rerum explicat, nomine adhuc destituta, etsi amplissima sit & utilissima. Dicitur postea Teleologia«).⁸ Der Sache nach geht es bei Wolff schon in seiner sogenannten »Deutschen Teleologie«

Teleologie (Wolff 1728) 786
 Zweckmäßigkeit (Kant 1784) 786
 Selbstzweck (Schmid 1799) 821
 Planmäßigkeit (Anonymus 1824) 822
 Funktionalanalyse (Doherty 1864) 814
 Dysteleologie (Haeckel 1866) 823
 zielgerichtetes Verhalten (Katz 1929) 812
 Teleonomie (Pittendrigh 1958) 823
 teleomatisch (Mayr 1974) 824
 Teleomechanismus (Lenoir 1981) 804

von 1724, den ›Vernünftigen Gedanken von den Absichten der natürlichen Dinge‹ um Teleologie. Im Deutschen taucht das Wort 1744 in J.H. Zedlers Lexikon auf und wird in Anlehnung an Wolff erklärt als »der Name desjenigen Theiles der natürlichen Weltweisheit, worinnen von den Endzwecken der Dinge gehandelt wird«.⁹

Inhaltlich schließt sich Wolff einer bis in die Antike zurückreichenden Tradition an. Fragen nach dem Zweck einer Sache können angesichts von Gegenständen *der Natur* gestellt werden. Diese Fragen stehen neben anderen Fragen, die es mit den effizienten Ursachen von Naturphänomenen zu tun haben. Die Teleologie thematisiert also im Wesentlichen nicht die aus der Intentionalität des Menschen sich ergebenden Zwecksetzungen seines Handelns, sondern die Natur unter dem Aspekt ihrer Zweckmäßigkeit. Wolffs Darstellung ist dabei von der physiko-theologischen Überzeugung getragen, dass alles in der Natur zu irgend etwas gut ist und letztlich alles auf Gott als das letzte Ziel allen Naturgeschehens zu beziehen ist. Wolffs Teleologie betrifft daher weniger die *innere* Zweckmäßigkeit einzelner Naturgegenstände – wie es später bei Kant heißt –, sondern v.a. die *äußere* Zweckmäßigkeit eines Naturgegenstandes für einen anderen.

Das griechische Wort τῆλος, von dem ›Teleologie‹ abgeleitet ist, hat die vielfältigen Bedeutungen »Ende, Grenze, Ziel«, sowie »Abgabe, Steuer, Kosten« bzw. »Heeresabteilung, Truppe«. Es gibt verschiedene Hypothesen über seine etymologische Herkunft. Wahrscheinlich ist es aus einer bereits in vorliterarischer Zeit erfolgten Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Wörtern hervorgegangen. Die geläufige Verwendung im Sinne von »Ende, Ziel« kann aus einer Verbindung zu dem Wort ἄλος mit der Bedeutung »Achse« erklärt werden: Im Sinne eines Wendepunktes einer kreis- oder schleifenförmigen Bewegung (auf einer Rennbahn oder bei der Ackerarbeit) verweist es auf einen Fluchtpunkt oder wiederholt durchlaufenen Punkt dieser Bewegung.

Nach Auffassung vieler Biologen und Biophosophen betrifft der Begriff der Zweckmäßigkeit und

Die (organische) Zweckmäßigkeit ist die Eigenschaft von Teilen und Prozessen eines Organismus, einen Beitrag für das Überleben und die Fortpflanzung dieses Organismus zu leisten.

damit die Teleologie einen zentralen Aspekt von Lebewesen, der diese von leblosen Dingen unterscheidet (vgl. Tab. 308). Die Zuschreibung von Zwecken zu Gegenständen der Natur ist aber andererseits seit der Antike umstritten.

Vorsokratische Kritik der Teleologie

Bereits unter den antiken Vorsokratikern gilt die Teleologie der Natur als problematisch, und es werden Vorschläge gemacht, wie die Zweckmäßigkeit in den Gebilden der organischen Natur als bloß scheinbare verstanden werden kann. Aristoteles schreibt Anaxagoras und Empedokles einen Standpunkt zu, der die Zweckmäßigkeit in der Natur durch eine reine Naturnotwendigkeit ersetzt: »Warum soll es denn undenkbar sein, daß die Natur ohne alle Finalität und Rücksicht auf das Bessere arbeite, (daß vielmehr alles in der Natur nur der Regel der Notwendigkeit folge,) wie beispielsweise Zeus es regnen lasse, nicht um das Getreide wachsen zu lassen, sondern aus reiner Notwendigkeit [...]. Was soll demnach die Annahme unmöglich machen, daß die Dinge auch bei der Gestaltung der Organe in der Natur ebenso liegen, daß z.B. die zum Schneiden der Nahrung tauglichen Vorderzähne aus reiner Notwendigkeit als scharfe Zähne, die Backenzähne (aus gleicher Notwendigkeit) als breite und zum Mahlen der Nahrung zweckmäßige Zähne hervorgekommen seien?«.¹⁰

Für Anaxagoras und Empedokles ist es demnach denkbar, dass die zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen als bloße Fügung und als blinder Zufall entstanden sind. Bei Empedokles gewinnt diese Auffassung zusätzliche Plausibilität, weil er eine Selektionstheorie annimmt, nach der in der Vergangenheit ebenfalls zufällig entstandene Gebilde, die sich aber nicht bewährt haben, untergegangen sind (↑Selektion). Übrig geblieben seien allein die Organismen, »bei deren Entstehen es sich alles gerade so ergeben habe, wie es auch ein zweckbestimmtes Werden hergebracht haben würde«.¹¹

Die Verteidigung der Teleologie durch Aristoteles

Aristoteles wendet gegen diese Vorstellung, der zufolge das Zweckmäßige aus Zufälligkeit entstanden sein könnte, ein, dass das Zweckmäßige in der Natur nicht vereinzelt, sondern regelmäßig auftrete. Weil die Erklärung des Zweckmäßigen aus Zufall und naturimmanenter Finalität für Aristoteles eine vollständige Disjunktion bildet, und weil das Zufällige nicht für die beobachtbare Regelmäßigkeit der Zweckmäßigkeit verantwortlich sein könne, komme allein die natürliche Finalität als Erklärungsgrund in Frage – so Aristoteles' Argument.¹²

Problematisch ist dieses Argument insofern, als es von der Voraussetzung ausgeht, jede Regelmäßigkeit beruhe auf Finalität. Es ist offensichtlich der Begriff des Naturgesetzes, der Aristoteles hier fehlt.¹³ Um eines seiner Beispiele zu nehmen: Die natürliche Regelmäßigkeit, dass es im Winter (im Mittelmeerraum) häufig regnet, muss nicht das Ergebnis einer Finalursache sein, sondern kann sich ebenso aus Gesetzen der Klimatologie und Meteorologie ergeben. Neben diesem einen schwachen Argument zur Verteidigung der Teleologie stehen bei Aristoteles andere. Eines der stärksten geht von der Art der Begriffsbildung aus, die für die biologische Perspektive kennzeichnend ist.

Aristoteles: Zwecke zur Begriffsbestimmung

Aristoteles zeigt, dass es funktionale oder teleologische Bestimmungen sind, auf denen biologische Begriffe basieren. Verschiedentlich weist er darauf hin, dass die Zweckursache in seiner Ursachenlehre eine ausgezeichnete Stellung hat. Deutlich formuliert er in »De partibus animalium«: »Als ranghöchste [Ursache] erscheint die sogenannte Zweckursache, da sie den Begriff [λόγος] hergibt, der für künstliche wie für natürliche Dinge in gleicher Weise den Ausschlag gibt«.¹⁴ Aristoteles erläutert dies durch die Begriffe »Gesundheit« und »Haus«. Das Handeln eines Arztes, der einen Kranken heilt, und das Handeln eines Zimmermanns, der ein Haus baut, seien auf das durch diese Begriffe Bezeichnete ausgerichtet; sie bestimmen aber erst den letzten im Handeln angestrebten Zustand. Auf den Begriff gebracht werden die Tätigkeiten des Heilens und des Hausbaus also nicht durch ihre Voraussetzungen oder ihren genauen kausalen Ablauf, sondern durch ihr zukünftiges Ergebnis, auf das sie abzielen. Kurz: Es ist der Zweck, der »den Begriff hergibt«. Deutlich wird der teleologische Hintergrund der Begriffsbildung in Bezug auf die organischen Körper durch das Primat der Funktion gegenüber der physischen Realisierung des Gegenstandes, auf das Aristoteles hinweist. Er erläutert dies wieder in einem Beispiel aus dem Bereich des Handwerks: »das Sägen ist nicht um der Säge willen erfunden, sondern die Säge zum Sägen«.¹⁵

Auch in seiner »Physik« stellt Aristoteles dar, dass in vielen Gegenständen der Natur von den vier natürlichen Ursachen – Aristoteles unterscheidet die Ursache des Stoffs (Materie), der Form (Wesen), des Ursprungs (Prozessquelle) und des Zwecks – die letzten drei zusammenfallen. Zunächst wirke in den Gegenständen der Natur die Prozessquelle nicht als ein von außen hinzukommendes Prinzip, wie in den technischen Produkten des Menschen, sondern sie sei

im Prozess selbst enthalten. Außerdem ist in einigen Naturgegenständen das Ziel als das Ende des Prozesses in dem Prozess selbst enthalten; der Prozess wird über das Ziel selbst bestimmt: »das Wesen und der Zweck sind eines und dasselbe«. ¹⁶ Inwiefern diese Identität besteht und der Zweck das zentrale Bestimmungsmoment eines Prozesses sein kann, macht Aristoteles später deutlich: »einen Ausgangspunkt stellt ja auch das Prozeßziel dar, natürlich nicht für das Handeln (hier ist es vielmehr der Abschluß des Prozesses), wohl aber für die Überlegung (die vom entworfenen Zweck ausgeht und die erforderlichen Mittel zu seiner Realisierung auswählt)«. ¹⁷ Aristoteles weist damit auf die bloß epistemische Priorität des Zwecks hin: Im Handeln des Arztes oder Handwerkers ist das angestrebte Ziel ontologisch zwar der letzte Zustand, epistemisch aber doch das Primäre, weil er die Handlung definiert, oder wie es H. Wagner 1967 formuliert: »im Wesen des Gegenstandes, der seinen Prozeß durchläuft, ist das, was er in diesem Prozeß wird, als das Prozeß und Prozeßabschluß Bestimmende bereits gegenwärtig«. ¹⁸ Anders gesagt: Die Teleologie ist zentral für Aristoteles' Analyse organischer Prozesse, weil über sie der Gegenstand überhaupt erst identifiziert wird (Cartwright 1986: »Teleological factors are explanatory for Aristotle, just because they are part of the correct identification of the explanandum« ¹⁹).

In diesem Sinne heißt es an anderer Stelle bei Aristoteles: »Ein jedes Ding dankt nämlich die eigentümliche Bestimmtheit seiner Art den besonderen Vorrichtungen 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«. ²⁰ Es ist die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Eine steinerne Hand verdiene es daher auch nicht im eigentlichen Sinne, »Hand« genannt zu werden. ²¹ 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 Vorrichtung. 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«. ²²

Aristoteles stellt sich die begriffliche Bestimmung eines Gegenstandes durch seinen Zweck immer auch ontologisch vor: Dass es der Zweck ist, der den Be-

griff des Gegenstandes gibt, heißt, 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; es liegt in den Organen des Körpers eine Zielgerichtetheit, eine Entelechie. Die Gegenstände sind also selbst teleologisch verfasst. Sie werden zu dem, was sie sind, aufgrund ihrer immanenten Tendenzen und Zwecke: »Alles wird nach seiner spezifischen Leistung und nach dem, was es kann, nach seinen Vermögen, bestimmt«. ²³

Schluss von der Nützlichkeit auf die Existenz

Auf diesem naturalistischen Ansatz aufbauend kann Aristoteles teleologische Erklärungen geben, die auf einer natürlichen Basis beruhen. Nach der Interpretation moderner Kommentatoren argumentiert Aristoteles dabei ganz im Sinne »ätiologischer« Analysen des biologischen Funktionsbegriffs (z.B. L. Wrights; ↑Funktion), indem eine Verbindung zwischen dem Vorhandensein eines Merkmals und seiner Nützlichkeit hergestellt wird. ²⁴ Das teleologische Moment der Erklärungen liegt demnach darin, dass etwas aufgrund seiner (nützlichen) Wirkung in einem funktionierenden System vorhanden ist. Die Dienlichkeit für etwas anderes wird für die Erklärung der Anwesenheit eines Merkmals angesetzt. Diese Erklärung ist nach Aristoteles berechtigt, denn die Merkmale seien tatsächlich vorhanden, weil sie eine bestimmte Wirkung haben. ²⁵

Aristoteles' interne Teleologie

Das teleologische Moment in der epistemischen und ontischen Bestimmung von Gegenständen macht Aristoteles am Modell der Zweckmäßigkeit im technischen Handeln deutlich. Die Vorwegnahme des Prozessziels liege in den teleologisch zu beurteilenden Naturgegenständen in ähnlicher Weise vor, wie sie in der Antizipation des hergestellten Produkts im technischen Handeln gegeben ist. Die teleologische Wirkungsweise unterscheidet sich in beiden Gegenständen nur in einem Punkt: Während in technischen Produkten die kausale Ursache von außen auf den Gegenstand wirke, sei sie bei den natürlichen Produkten in der Materie selbst verankert. Holz werde zwar nicht von selbst zu einem Schiff, aber ein Same bilde doch aus sich heraus einen Baum. Es ist nach Aristoteles also eine bestimmte innere Struktur eines Gegenstandes, die besondere Anordnung seiner Teile, die in den natürlichen Körpern ihre Teleologie bedingt. ²⁶ Dabei ist nicht nur die den Prozess leitende und auf einen Zielpunkt führende finale Ursache, sondern auch die den (Entwicklungs-)Prozess auslösende *causa efficiens* (die Prozessquelle) mit den

anderen beiden Ursachen des Stoffes und der Form vereint. Indem Aristoteles die Natur mit einem Arzt vergleicht, der sich selbst behandelt, entwickelt er den Begriff einer sich selbst organisierenden Natur: »Und hätte die Schiffbaukunst ihren Sitz im Bauholz, so wäre ihre Arbeitsweise wie die der Natur.«²⁷

Der primäre Zweckbegriff ist bei Aristoteles dabei nicht derjenige, der zur Analyse des handwerklichen Herstellens Verwendung findet, sondern gerade der, der die Vorstellung lebender Körper begleitet.²⁸ Denn der Zweck ist von Aristoteles so konzipiert, dass er etwas *in* dem betreffenden Gegenstand Liegendes bezeichnet; seine Teleologie ist eine *interne* Teleologie. In einem durch Handwerk hergestellten Gegenstand liegt die erzeugte Gestalt aber gerade nicht im Wesen des Materials, sondern wird diesem von außen durch den Handwerker eingeprägt. Der Natur und damit dem nicht abgeleiteten Zweckbegriff gemäß, wäre die Handwerkskunst, wenn sie ihren Sitz im Material selbst hätte. Auf diesen bewusstseinsfreien Zweckbegriff hat die Aristotelesforschung der letzten Jahrzehnte wiederholt hingewiesen.²⁹ Einige Interpreten gehen so weit, das aristotelische Worumwillen mit einer kybernetischen Regelung (»cybernetic control«) in Verbindung zu bringen, die eine Interaktion der Elemente beschreibe und damit eine zusätzliche, höhere Ebene der Erklärung einführe.³⁰

Seiner internen Teleologie gemäß ist das Konzept des ↑Organs als eines Teils zur Verrichtung (»πρᾶξις«) einer Funktion zentral für Aristoteles. Ein Organ lasse sich überhaupt nur von seiner Funktion her begreifen, die Funktion gehe der Struktur des Organs voraus: »es schuf [...] die Natur die Organe zur Verrichtung, aber nicht die Verrichtung für die Organe«³¹; man müsse daher »die Organe als verschiedene oder gleiche nach ihren Leistungen bezeichnen«³². Beispiele für Funktionszuschreibungen bei Aristoteles sind: die Knochen sind zum Schutz und als Stütze des Fleisches da³³; die Leber ist um des Kochens, d.h. des Verdauens der Nahrung willen da³⁴; die Füße dienen der Fortbewegung³⁵; die Nägel, Hufe, Klauen, Hörner und Schnäbel sind um der Verteidigung und des Schutzes willen da³⁶. Aufgrund der Bestimmtheit des Organs durch seine Funktion kennt Aristoteles auch analoge Organe: solche, die zwar materiell verschieden sind, aber als Organ gleich, weil sie die gleiche Funktion ausüben³⁷ (↑Analogie). Modern gesprochen liegt hier eine funktionale Dekomponierung des Organismus vor: Nicht die morphologischen Verhältnisse, sondern die funktionalen Bezüge bilden die Grundlage der Zergliederung des Organismus in Organe (oder Funktionskreise) und einer Einteilung der Organismen in Ähnlichkeitsgruppen.³⁸ Der Orga-

nismus wird auf diese Weise als ein Funktionsgefüge bestimmt, nicht als eine materielle Einheit.

Abgesehen von wenigen Ausnahmen³⁹ sind die finalen Betrachtungen in Aristoteles' zoologischen Schriften auf die Verhältnisse innerhalb eines Organismus beschränkt. Eine ökologische Perspektive, die den Nutzen eines Organismus oder seiner Teile für Organismen anderer Arten herausstellt, nimmt Aristoteles so gut wie nie ein. Es kann außerdem dafür argumentiert werden, dass seine Teleologie auf den Bereich des Organischen beschränkt bleibt.⁴⁰

Entwicklung als Paradigma der Zweckmäßigkeit

Nach Aristoteles' Position der »internen Teleologie« ist die Teleologie eine Form der Ursache, die in den Dingen selbst liegt und ihre Veränderung bewirkt. Paradigma dieses Teleologieverständnisses ist die Entwicklung des Embryos zum ausgewachsenen Organismus; sie führt also vom äußerlich Einfachen und Ungeformten zum Differenzierten und Geformten, das über spezifische Vermögen verfügt. In der Teleologie zeige sich die Tendenz zur Vollendung eines der Möglichkeit nach Geformten. Die Zweckursache eines Gegenstandes manifestiert sich nach Aristoteles also insofern, als dieser sich regelmäßig auf einen Endzustand hin entwickelt. Die Entwicklung bestehe dabei in der Aktualisierung von Potenzen, die im Keim vorhanden sind. Auf diese Weise wird die Zweckmäßigkeit wesentlich als lineare Gerichtetheit auf einen bestimmten Zustand hin vorgestellt. Aristoteles' Teleologie lässt sich damit insgesamt besser auf die Prozesse der Entwicklung des Individuums beziehen als auf die Verhältnisse in einem ausgewachsenen, gesunden Organismus.⁴¹

Mit dem Modell des ↑Kreislaufs und der Relation der ↑Wechselseitigkeit zwischen den Prozessen oder Teilen eines Lebewesens bringt Aristoteles die Teleologie nicht in Verbindung. Sie spielt daher, anders als in der späteren Konzeption I. Kants, keine Rolle in der Konstitution des ↑Organismus als besonderer Einheit von interdependenten Teilen.

Ernährung und Fortpflanzung als letzte Zwecke

Insofern sich die organische Teleologie an dem Prozess der Entwicklung orientiert, kommt dem Endpunkt dieses Prozesses, der Fortpflanzungsfähigkeit, eine besondere Bedeutung zu. Aristoteles entwirft die ↑Fortpflanzung tatsächlich zusammen mit der Ernährung als einen der beiden höchsten oder letzten Zwecke der Aktivitäten von Lebewesen (↑Funktion: Tab. 91). So formuliert er in der »Historia animalium«: »Den einen Teil also ihres [d.i. der Lebewesen] Lebensinhaltes bilden die Mühen um ihre Nachkom-

menschheit, einen weiteren die um ihre Ernährung. Um diese beiden Angeln dreht sich ja nun einmal aller Eifer und Leben.«⁴² In »De anima« heißt es, Ziel aller Lebewesen sei es, »ein anderes hervorzubringen wie sich selbst«.⁴³ Von besonderer Bedeutung ist die Fortpflanzung in der aristotelischen Konzeption, weil sie der Weg ist, eine potenziell unendliche Reihe von der Form nach gleichen Wesen hervorzubringen, so dass jedes einzelne Lebewesen durch sie am Ewigen und damit Göttlichen teilhaben kann.⁴⁴

Die Exponierung der Fortpflanzung als letztem Zweck der organischen Prozesse findet sich auch schon vor Aristoteles, u.a. bei seinem Lehrer Platon⁴⁵, später bei seinem unmittelbaren Schüler Theophrast – die Hervorbringung der Samen bei Pflanzen gilt Theophrast als »das erste und wichtigste«⁴⁶ und als »gemeinsames Ziel aller Pflanzen, da ja doch die Zeugung des Artgleichen das Ziel ist«⁴⁷. Bei den Rezipienten von Aristoteles und Theophrast in der Renaissance, u.a. dem Botaniker A. Cesalpin⁴⁸, taucht diese teleologische Beurteilung wieder auf (↑Fortpflanzung). T. Campanella stellt sich später die Ausrichtung der Lebensprozesse auf das ultimale Ziel der Fortpflanzung als Ergebnis einer sinnlichen Empfindung vor; er schreibt daher konsequent – aber entgegen der Tradition – auch den Pflanzen eine Empfindung und sensitive Lenkung zu (↑Empfindung).⁴⁹

Zweckbegriff und Handlungsintentionalität I

In vielen Alltagsverwendungen und auch bei zahlreichen Philosophen (aber nicht bei Aristoteles) liegt eine enge Verbindung des Zweckbegriffs mit der Vorstellung einer intentionalen, geplanten Handlung vor. Bereits Platon stellt eine Verbindung zwischen finalen Ursachen und geistigen Prozessen her: Im Gegensatz zu der einen Art von Ursachen, die zufällige und ungeordnete Wirkungen hervorrufen würden, seien andere Ursachen durch den Verstand geleitet und führten zu einem guten und erwünschten Ende.⁵⁰ Platons Teleologieverständnis nimmt allerdings insofern eine Sonderstellung ein, als er im *Timaios* von der Vorstellung der Welt als einem Produkt eines göttlichen Schöpfers ausgeht, der alles bestmöglich eingerichtet hat. Die Teleologie wird damit zwar durch ein intentional handelndes Wesen generiert; die teleologische Organisation einzelner Objekte entstammt in der Konsequenz aber nicht den Objekten selbst, sondern ist ihnen in gewisser Weise extern. Indem Aristoteles die Objekte durch eine ihnen selbst eigene »interne« Zielgerichtetheit konzipiert, löst er sich von dieser Anschauung. Die Teleologie im Sin-

ne einer intentionalen Gestaltung findet sich aber in der Zeit nach Aristoteles bei zahlreichen weiteren Autoren der Antike, z.B. bei Galen oder in stoischen Weltmodellen, etwa bei Poseidonios in seiner Erklärung des Kosmos als Resultat einer zwecksetzenden, vorsehenden Weltkraft⁵¹.

Bei modernen Aristoteles-Interpreten setzt sich die Einschätzung durch, dass seine Teleologie ihrem Kern nach gerade keine mentalistische Grundlage hat. Für Aristoteles sind es auch die vernunftlosen, aber regelmäßigen Naturprozesse, die die Annahme einer Zweckursache rechtfertigen. Viele Interpreten kritisieren Aristoteles allerdings für diese Auffassung. Eine Teleologie ohne Bewusstsein, bzw. eine nicht-mentalistische Teleologie gilt ihnen als unbefriedigend (Ross 1923/49: »unsatisfactory«⁵²), als dummer Fehler (Charlton 1970: »foolish mistake«⁵³) oder als unlogische Vorstellung (Guthrie 1981: »illogical idea«⁵⁴).⁵⁵ Aber auch der umgekehrte Vorwurf trifft weiterhin die aristotelische Teleologie, indem die angeblich enge Verbindung von Handlungs-teleologie und Naturteleologie in seiner Konzeption kritisiert wird. So schreibt E.-M. Engels 1982: »Problematisch an der Naturteleologie des Aristoteles ist [...] die von Aristoteles so ohne weiteres angenehmere Analogie zwischen menschlichem teleologischem Handeln und Naturprozessen«.⁵⁶ Analog ist nach Aristoteles in beiden Fällen die gerichtete Bildung von etwas Geformtem (z.B. einem Schiff bzw. einem erwachsenen Lebewesen) aus Ungeformtem (dem Bauholz bzw. dem Keim). Die Verankerung der Teleologie ist aber verschieden: Im Fall der natürlichen Entwicklung liegt sie in dem sich entwickelnden Gegenstand selbst (dem Keim), im Fall des zielgerichteten Handelns in der mentalen Antizipation des Ziels durch einen nicht im Gegenstand selbst liegenden Designer (dem Schiffbauer).

Lukrez

Der aristotelische Versuch, eine nicht-mentalistische interne Teleologie von Naturgegenständen zu etablieren, vermag bereits in der Antike viele Autoren nicht zu überzeugen. Den Atomisten unter den Vorsokratikern (und der Lehre Epikurs) nachfolgend sieht der römische Dichter Lukrez in einer teleologischen Konzipierung eines Gegenstandes eine »verdrehte« Erklärung (»ratio perversa«).⁵⁷ Es ergibt für ihn keinen Sinn, anzunehmen, das Auge sei zum Sehen gemacht oder das Bein zum Gehen, wenn die von diesen Körperteilen ausgeübten Funktionen doch immer erst *nach* deren Entstehung wirksam werden können.⁵⁸ Ganz im Sinne moderner Kritiker der Teleologie ist bei Lukrez eine Erklärung darauf einge-

engt, die zeitlich früheren, wirkenden Ursachen eines Ereignisses anzugeben. Das Zweckmäßige ist dann allenfalls das in der Vergangenheit Bewährte. Konsequenter entwickelt Lukrez als Erklärungsangebot für die Zweckmäßigkeit in der Natur eine Selektionstheorie, der zufolge die lebenden Organismen aufgrund bestimmter Eigenschaften (»List«, »Stärke«, »Schnelle«) sich als überlegen im Vergleich zu anderen erwiesen haben.⁵⁹ (Lukrez verbindet diese Selektionstheorie aber nicht mit einer Evolutionstheorie, weil er eine Konstanz der Arten lehrt⁶⁰; ↑Evolution.) Die Körperteile haben nach Lukrez also einen zufälligen Ursprung, und die Organismen, deren Teile die notwendigen Funktionen (insbesondere der Ernährung und der Fortpflanzung⁶¹) nicht ausführen konnten, sind das Opfer eines natürlichen Selektionsprozesses geworden. Seine Absicht, alles aus natürlichen Ursachen zu erklären und keine übernatürlichen gestaltenden Eingriffe eines Gottes zuzulassen, bringen Lukrez dazu, die Teleologie aus der Natur ganz zu verbannen. Denn er vermag sich die *Teleologie* nur so vorzustellen, dass aus ihr notwendig eine *Theologie* folgt: Wo ein Zweck vorliegt, müsse es einen Entwerfenden geben; ein die Natur Entwerfender ist aber ein Gott. Die Annahme von naturimmanenten Zwecken, die eine Teleologie in der Entwicklung oder Selbstorganisation einzelner Naturkörper sieht, lehnt Lukrez dagegen ab.

Galen

In seiner streng funktionalistisch ausgerichteten Physiologie unterscheidet Galen drei Funktionsbereiche, denen er die verschiedenen Körperteile zuordnet: (1) die Erhaltung des (individuellen) Lebens (z.B. Gehirn, Herz, Leber), (2) das Wohlbefinden und der sinnliche Genuss, die die Relation zur Umwelt betreffen (z.B. Augen, Ohren, Nase, Hand), sowie (3) die Fortpflanzung und Erhaltung der Art (z.B. die inneren und äußeren Geschlechtsorgane).⁶²

Mittelalter

Der persische Philosoph Avicenna bringt im frühen 11. Jahrhundert die von ihm unterschiedenen Kräfte der Lebewesen in eine teleologische Ordnung: »Die ernährende Kraft ist gleichsam der Anfang, die zeugende das Ende, die Kraft des Wachstums die Vermittlerin, die das Ende mit dem Anfang verbindet.«⁶³ Avicenna betrachtet die zeugende Kraft als den »Endzweck«, ihr komme »die Priorität der Finalursache zu.«⁶⁴

Ähnlich sieht es wenig später Thomas von Aquin, für den sich ebenfalls bereits im rein vegetativen Leben eine Dienstordnung zeigt, mit der Fortpflan-

zung als dem Ziel aller Prozesse. In Anlehnung an Aristoteles heißt es bei ihm, die Fortpflanzung sei die zielhafteste, wichtigste und vollkommenste (»finalior et principalior et perfectior«) Potenz der vegetativen Seele (zu der außerdem die Potenzen der Ernährung und des Wachstums zählten).⁶⁵ Das Streben nach Fortpflanzung kann nach Thomas damit erklärt werden, dass die Lebewesen über die Fortpflanzung ihre Gattung potenziell ewig erhalten und alle Prozesse nach Ewigkeit streben; das Streben nach Fortpflanzung sei also nur ein besonderer Fall des allgemeinen Strebens nach Ewigkeit.⁶⁶

Die von Aristoteles angenommene Zweckursächlichkeit wird von den arabischen und scholastischen Philosophen vielfach im Sinne einer mentalen Antizipation eines zukünftigen Zustandes interpretiert. So sieht Avicenna die aristotelische Zweckursache nicht im Sinne einer Ursache, die in der Welt liegt, als *ut est extra*, sondern als gedachte Vorstellung eines Ziels, als *ut est in anima*.⁶⁷ Final wirke also ein zukünftiger Zustand, insofern er als Antizipation vorgestellt werde. Zwar wendet Averroes im 12. Jahrhundert dagegen ein, eine solche vorgestellte Ursache sei keine *causa finalis*, sondern eine *causa efficiens*, weil sie eben *vor* dem angestrebten Ereignis auftritt.⁶⁸ Trotzdem genießt die Auffassung der Zweckursache als mentales Ereignis unter den mittelalterlichen Philosophen eine weite Verbreitung.

Thomas von Aquin interpretiert Aristoteles in seinem Physik-Kommentar aus dem Jahr 1268 ausdrücklich in der Weise, dass eine Zweckursache eine intentionale Zweckantizipation voraussetze. Alles was in der Natur nach Zwecken geschehe, erfolge durch einen Wissenden, der die Prozesse geordnet habe, so wie ein Pfeil durch einen Bogenschützen gelenkt sei: »Ea enim quae non cognoscunt finem, non tendunt in finem nisi ut directa ab aliqua cognoscente, sicut sagitta a sagittante: unde si natura operetur propter finem, necesse est quod ab aliquo intelligente ordinetur.«⁶⁹ Ist die Naturteleologie auf diese Weise an eine Handlungsteleologie gebunden, so ist damit die Grundlage für einen Gottesbeweis gelegt: Weil die Natur offensichtlich teleologisch geordnet ist, müsse es hinter ihr jemanden geben, der sie so geordnet hat. Thomas kann an seine Teleologieinterpretation des Aristoteles daher eine christliche Providentia-Lehre knüpfen, die das eigentliche Ziel seiner Argumentation darstellt.

Auch Duns Scotus macht sich im 13. Jahrhundert die Auffassung der Zweckursache als mentales Ereignis zu Eigen, und Johannes Buridan interpretiert sie weiter, indem er die teleologische Konzipierung von Prozessen in der Natur als Umkehrung der realen

Ordnung versteht. Diese Umkehrung erfolge ausgehend von unserem Interesse an den Wirkungen einer Handlung. Weil wir nach Buridan die (intendierten) Wirkungen betonen, erscheinen sie uns als das Frühere in der Erkenntnis; wir übertragen diese subjektive Ordnung mit dem Prius auf den Wirkungen in die objektive Ordnung der Natur und gelangten so zum Begriff der Finalursache. Buridan betont, dass damit aber nur eine vorgestellte Umkehrung der zeitlichen Ordnung vorliege; in Wirklichkeit seien die Verhältnisse anders herum: »illud [quod] est prius in intentione est posterius in operatione«. ⁷⁰ Ursache des realen Prozesses könne aber nicht der erst nach der Handlung eintretende Endeffekt sein, sondern die Absicht des Effektes, also etwas, das der Handlung vorausgeht. Auf die Frage nach dem Warum der Verabreichung einer Medizin durch einen Arzt sei z.B. nicht die (erst später erfolgende) Heilung des Kranken als Ursache anzugeben, sondern die (vorhergehende) Absicht des Arztes zu heilen. Ebenso dürften die Früchte einer Pflanze nicht als (finale) Ursache der Blüten gelten und die Aufzucht der Nachkommen nicht als (finale) Ursache des Nestbaus der Schwalbe. Nicht finale Ursachen, sondern gesetzmäßige kausale Determination bringt Buridan zur Erklärung der anorganischen wie organischen Naturvorgänge in Ansatz.

Frühe Neuzeit: »Zweckscheu«

Wenn teleologische Erklärungen als Alternative zu kausalmechanischen Erklärungen verstanden werden, dann erstaunt es nicht, dass F. Bacon, einer der Begründer des naturwissenschaftlichen Denkens, auch ein dezidiert Kritiker teleologischer Naturdeutungen ist. Bacon hält die Konstituierung von Wissenschaft allein auf der Basis von Erklärungen nach wirkenden Ursachen (»efficient causes«) für möglich. Deren systematische Untersuchung ermögliche eine Ordnung der Kenntnisse über die Natur und liefere damit die Grundlage für die Herrschaft des Menschen über sie. Die Beschäftigung mit den finalen Ursachen hält Bacon dagegen für einen Ansatz, der nicht Teil der Naturlehre sein könne, sondern zur Metaphysik zu rechnen sei. In der Physik seien die finalen Erklärungen nur Ausdruck einer Bequemlichkeit, die eine Nachforschung nach den wirkenden Ursachen vermeintlich überflüssig mache. Als Element der Naturforschung verstanden, zersetze die Annahme finaler Ursachen letztlich die Wissenschaft (»scientias corruptat«⁷¹), indem sie die eigentlichen Erklärungen verdränge. Finale Erklärungen in die Naturlehre zu stellen, sei also ein Fehler, wie er 1605 ausführt: »[T]his misplacing hath caused a defici-

ence, or at least a great improficience in the sciences themselves. For the handling of final causes mixed with the rest in physical inquiries, hath intercepted the severe and diligent inquiry of all real and physical causes, and given men the occasion to stay upon these satisfactory and specious causes, to the great arrest and prejudice of further discovery«. ⁷²

Besonders bekannt ist die drastische Denunziation, die Bacon gegenüber der Teleologie in der späteren lateinischen Umarbeitung seiner englischen Schrift vornimmt. Dort stellt er Untersuchungen nach finalen Ursachen als ein steriles Geschäft dar und vergleicht es mit einer zwar gottgeweihten, aber gebärunfähigen Jungfrau (»Nam Causarum Finalium inquisitio sterilis est, et tanquam virgo Deo consecrata nihil parit«). ⁷³

Allerdings ist Bacon nicht der große unbedingte Antiteleologe, wie es sein Bild von der Teleologie als »gottgeweihter Jungfrau, deren Schoß nichts gebiert«, nahe legt und als der er vielfach bis in die Gegenwart rezipiert wird. Er beklagt v.a. die falsche Wissenschaftssystematik, die die finalen Ursachen zur Naturlehre rechnet – gegen die teleologische Perspektive als solche hat er aber nichts einzuwenden. Viele Phänomene könnten sowohl nach wirkenden als auch nach finalen Ursachen erklärt werden, ohne dass die eine Erklärung die andere aufheben würde. Unter Bezug auf ein Beispiel, das bereits Aristoteles diskutiert⁷⁴, stellt er fest, dass das Vorhandensein der Augenbrauen auf doppelte Weise erklärt werden könne: nach effizienter Kausalität (als notwendige Folge der Feuchtigkeit des Gehirns) und nach finaler Kausalität (zum Schutz der Augen). Beide Ursachen könnten nebeneinander bestehen: »For the cause rendered, that the hairs about the eye-lids are for the safeguard of the sight, doth not impugn the cause rendered, that pilosity is incident to orifices of moisture [...] both causes being true and compatible, the one declaring an intention, the other a consequence only«. ⁷⁵

Als den eigentlichen systematischen Ort der Teleologie sieht Bacon die Erklärung des menschlichen Handelns, denn die Endursachen würden »der Natur des Menschen, nicht aber der des Universums angehören«. ⁷⁶ Im Hinblick auf das Interesse der Ausnutzung oder Beherrschung der Natur erweist sich nach Bacon das Wissen um die effizienten Ursachen oft als nützlicher als das der finalen Ursachen. Denn das Wissen um die Kausalvorgänge impliziert die Möglichkeit ihrer Veränderung. Außerdem liefert die teleologische Betrachtung der Tendenz nach einen abgeschlossenen und damit die Forschung wenig stimulierenden Entwurf des Gegenstandes. Im

Vergleich zu der Vielzahl möglicher kausaler Wege zur Realisierung eines Zielzustandes sind es in der Regel wenige funktionale Gesichtspunkte, die den Gegenstand erschließen. Die teleologische Betrachtung führt das Fragen an ein Ende, während die kausale gerade zu immer weiterem Fragen animiert. Zur Anregung der empirischen Forschung ist die kausale Analyse daher geeigneter als die teleologische. Die faule Vernunft, die sich mit den finalen Ursachen zufrieden gibt, steht so der auf ständige Erweiterung des Wissens angelegten empirischen Wissenschaft und damit letztlich der Maximierung der Herrschaft über die Natur im Wege.

Eine ähnliche Geringschätzung der Teleologie wie bei Bacon findet sich auch bei anderen einflussreichen Denkern der Frühen Neuzeit. M. Carriere spricht 1877 von der in der Neuzeit verbreiteten *Zweckscheu*.⁷⁷ H. Jonas hält 1966 die »Verneinung der Zweckursachen« sogar für ein »Apriori neuzeitlicher Wissenschaft«.⁷⁸ M. Riedel hält die Polemik gegen den Zweckgedanken 1969 für einen der wesentlichen Gesichtspunkte, der den metaphysischen Systemen des 17. Jahrhunderts gemeinsam ist.⁷⁹

Als Gründe für diesen »dezidierten Antiteleologismus der frühen Neuzeit« (Löw 1980)⁸⁰ können eine Reihe von Faktoren angeführt werden⁸¹. Diese hängen entweder mit der Verbundenheit der Teleologie mit Konzepten zusammen, die als unwissenschaftlich gelten und einer durchgängigen kausalen Theorie der (makroskopischen) Natur widersprechen, oder mit der Zuordnung der Teleologie zu einem anderen Thema, das mit der Natur nur indirekt zusammenhängt, nämlich der Theorie eines zielsetzenden Handelns, in der mit der Antizipation eines zukünftigen Zustandes argumentiert werden kann, welcher »Rückwirkungen« für die Gegenwart hat. Der Vorwurf lautet also einerseits, teleologische Vorstellungen seien generell inkompatibel mit einem naturwissenschaftlichen Weltbild oder sie seien andererseits verbunden mit einem anthropomorphen Naturbild, das in die Natur solche Verhältnisse projiziert, die allein für das intentionale Handeln des Menschen maßgeblich seien.

Das Zurückdrängen teleologischen Argumentierens steht also im Zusammenhang mit der neuzeitlichen Entstehung der Naturwissenschaften. Zur Erklärung der Naturphänomene gelten finale Ursachen im Wesentlichen als irrelevant. Die Verachtung gegenüber dieser Form der Verursachung wird geradezu zu einem Ausweis der Wissenschaftlichkeit des eigenen Standpunktes. Nicht das *Wozu*, sondern das *Wie* wird die entscheidende Frage – die wissenschaftliche Seriosität der eigenen Untersuchung wächst also in dem Maße, in dem dieser letzten Frage nach-

gegangen wird. Diese Befreiung von der Teleologie ist für die naturwissenschaftliche Forschung mit einem ungeahnten heuristischen Potenzial verbunden. Denn mit dem Ansatz, die natürlichen Prozesse anders als die menschlichen Handlungen nicht von ihrem Ende her zu systematisieren, sondern allein ursächliche Gesetze zu unterstellen, rückt der Begriff der naturgesetzlichen Determination ins Zentrum der wissenschaftlichen Erklärungen. Die naturwissenschaftliche Forschung löst sich damit auch von dem aristotelischen Modell des Hylemorphismus, dem zufolge die zweckmäßige Ausrichtung in den Körpern selbst liegt. Die Skepsis gegenüber der Existenz von »substanziellen Formen« als strukturierenden und zweckbestimmten Prinzipien stellt einen wichtigen Hintergrund für die Ablehnung der Teleologie in der Frühen Neuzeit dar.

Beschrieben werden kann diese Ablehnung mit F. Krafft (1981) auch als das »Unvermögen des 17. und 18. Jahrhunderts«, die Position Aristoteles' in Bezug auf die Teleologie für die Forschung fruchtbar zu machen.⁸² Die »interne Finalität« im Sinne Aristoteles' sei über Jahrhunderte durch das dominante platonisch-christliche Bild einer »externen Zweckmäßigkeit«, die die ganze Natur umfasse und alle Wesen auf Gott ausrichte, verdrängt worden.

Implizite Verwendung im biologischen Kontext

Trotz der Kritik am teleologischen Denken bleibt diese aber auch in der Neuzeit ein fest verankertes Element der Naturerkenntnis. Besonders die frühen Biologen zeigen sich von der verbreiteten philosophischen »Zweckscheu« wenig beeindruckt. In den physiologischen Abhandlungen seit Mitte des 16. Jahrhunderts (etwa bei J. Fernel) und selbst bei mechanistisch gesinnten Philosophen wie R. Descartes wird der Zweck- oder Funktionsbegriff in der Beschreibung und Erklärung physiologischer Prozesse häufig verwendet (↑Funktion).

Das ambivalente Verhältnis zur Teleologie wird bei Descartes besonders deutlich: Einerseits will er Untersuchungen der Zweckursachen aus seiner Philosophie verbannen, denn diese stünden in einer Verbindung zu den Absichten Gottes, und der Zugang zu diesen wiederum sei uns nicht möglich. Ausdrücklich betont er 1641, die Zweckursachen hätten für eine Naturerklärung keinen Wert: »totum illud causarum genus, quod a fine peti solet, in rebus Physicis nulum usum habere existimo«.⁸³ Auf der anderen Seite verwendet Descartes aber unbekümmert den Begriff der *Funktion* im physiologischen Zusammenhang.⁸⁴ Unter »Funktionen« versteht er die natürlichen Dispositionen der Teile des Organismus, die wie die Räder

einer Uhr durch ihre besondere Anordnung aufeinander verweisen. Im Gegensatz zu späteren Naturphilosophen erblickt Descartes in der wechselseitigen Bezogenheit der Teile aufeinander aber noch keine Spur einer Teleologie.

Antiteleologie und Autonomie der Natur

Eine Konsequenz eines antiteleologischen Weltbildes, in dem auf die Annahme der Ausrichtung allen Geschehens auf einen Endzustand verzichtet wird, liegt in der Ermöglichung eines zukunfts offenen Fortschrittsdenkens, wie es für die neuzeitliche Wissenschaft insgesamt kennzeichnend ist. M. Riedel weist dieses Fortschrittsdenken in T. Hobbes' Ablehnung der Zweckerklärungen nach.⁸⁵ Bezogen auf die Ziele der Menschen argumentiert Hobbes, dass es keine Einheitlichkeit dieser Ziele gebe, so dass die Begriffe des letzten Zwecks (»finis ultimum«) und des höchsten Gutes (»summum bonum«), von denen bei den alten Moralphilosophen (»old moral philosophers«⁸⁶) die Rede sei, aufzulösen seien. An ihre Stelle tritt bei Hobbes die Idee eines größten Gutes, das in dem beständigen, rastlosen Fortschreiten besteht: »Felicity is a continual progress of the desire, from one object to another; the attaining of the former, being still but the way to the latter«.⁸⁷ Das Glücksstreben des Menschen kennt bei Hobbes ebenso wenig einen Stillstand und ein Ende wie die von einem ziellosen »conatus« getriebenen Bewegungen der Natur. Einer Ausrichtung auf positive Zwecke entledigt, kann die Natur von Hobbes als ein nur auf sich selbst verweisender Bereich entworfen werden. Hobbes' Antiteleologie kann daher als einer der historischen Orte interpretiert werden, an der die folgenreiche Differenzierung von Natur und Geschichte zuerst vollzogen wird.⁸⁸

Mit R. Spaemann kann in diesem Zusammenhang von einer »Inversion der Teleologie« gesprochen werden, insofern das Sein nicht mehr dynamisch als ausgerichtet auf ein Ziel (wie das Gute oder Ewige) vorgestellt wird, sondern die Dynamik vielmehr selbstbezüglich wird oder bezogen ist auf die »Erhaltung dessen, was ohnehin schon ist«.⁸⁹ Durch den Wegfall des Ziels der Entwicklung führt die Inversion der Teleologie der Tendenz nach zu einer Entteleologisierung der Perspektive insgesamt.⁹⁰

Leibniz: Die Teleologie als Provisorium

An der Wende des 17. zum 18. Jahrhundert etablieren sich teleologische Argumente in Bezug auf das Organische im Rahmen des theologischen Kontextes, in dem das Maschinenmodell des Lebens verortet wird. Wird der Organismus analog zu einer Maschi-

ne verstanden, dann kann er wie diese in Teile zerlegt werden, die für den Zweck des Ganzen jeweils eine zuträgliche Wirkung haben. Damit wird der Organismus zum Gegenstand einer doppelten Methodologie: Er kann einerseits mechanisch erklärt werden, andererseits können die mechanischen Abläufe in eine teleologische Ordnung gebracht werden. Besonders klar formuliert dies G.W. Leibniz 1686: »Je trouve même que plusieurs effets de la nature se peuvent démonstrer doublement, sçavoir par la consideration de la cause efficiente, et encor à part par la consideration de la cause finale, en se servant par exemple du decret de Dieu de produire tousjours son effect par les voyes les plus aisées et les plus déterminées«.⁹¹ Leibniz hält beide Perspektiven für gut und nützlich im Hinblick auf den Erkenntnisfortschritt in Physik und Medizin (»L'un et l'autre est bon, l'un et l'autre peut estre utile, non seulement pour admirer l'artifice du grand ouvrier, mais encor pour découvrir quelque chose d'utile dans la physique et dans la Medecine«).⁹² An anderer Stelle betont Leibniz die wechselseitige Abhängigkeit der beiden Betrachtungen und bringt dies in Zusammenhang mit ihrem gemeinsamen Ursprung (»l'un ne suffit pas sans l'autre dans le general de leur origine«).⁹³

Wie die Vereinigung dieser beiden »guten« und für den Fortschritt der Wissenschaft »nützlichen« Betrachtungen – die damit zunächst heuristisch, und nicht ontologisch-konstitutionstheoretisch evaluiert sind – vorzustellen ist, zeigt Leibniz allerdings nicht. Seine späteren Ausführungen offenbaren lediglich, dass er der teleologischen Beurteilung eine zwar forschungspragmatisch primäre, aber methodologisch und in Bezug auf die Sache doch sekundäre Rolle beimisst, weil der Weg der effizienten Ursachen zwar der schwierigere, aber doch tiefere und unmittelbarere sei (»la voye des causes efficiente, qui est plus profonde en effect et en quelque façon plus immediate et *a priori*, est en recompense assez difficile«). Die Teleologie erscheint somit primär als ein Provisorium zur Überbrückung von Wissenslücken, das zwar einfacher ist, aber wichtigen Fortschritten auch im Wege stehen könne (»la voye des finales est plus aisée, et ne laisse pas de servir souvent à deviner des verités importantes et utiles qu'on seroit bien long temps à chercher par cette autre route plus physique, dont l'Anatomie peut fournir des exemples considerables«).⁹⁴

Zweckbegriff und Handlungsintentionalität II

Im Anschluss an Interpretationen antiker Auffassungen (s.o.) dominiert auch in der Frühen Neuzeit der von einem intentionalen Handeln her entworfene

Zweckbegriff. Bacon behauptet 1620, die Argumentation mit Zweckursachen »gilt nur für das menschliche Handeln« und sei für die Wissenschaft (von der Natur) schädlich.⁹⁵ Descartes, Hobbes und Spinoza stimmen mit Bacon in diesem mentalistischen Verständnis des Zweckbegriffs überein.⁹⁶ Besonders deutlich wird dies 1677 bei Spinoza: »Was man aber Zweckursache nennt, ist nichts weiter als der menschliche Trieb selbst, sofern er als das Prinzip oder als die vornehmliche Ursache irgend eines Dinges angesehen wird. Wenn wir z.B. sagen, die Wohnung sei die Zweckursache dieses oder jenes Hauses, dann meinen wir offenbar damit nichts anderes, als daß ein Mensch infolge davon, daß er sich die Annehmlichkeiten des häuslichen Lebens vorstellte, den Trieb hatte, das Haus zu bauen.«⁹⁷ Als ein Argument gegen teleologische Erklärungen von Naturphänomenen bringt Spinoza vor, dass das Spätere nicht auf das Frühere wirken könne. In einer teleologischen Verknüpfung liegt nach Spinoza also eine Verkehrung der realen Verhältnisse vor: Der Zweck als das Spätere wird zur Ursache des vor dem Erreichen des Zwecks ablaufenden Geschehens erklärt. Die Lehre vom Zweck stellt nach Spinoza die Natur auf den Kopf: »was in Wahrheit Ursache ist, sieht sie als Wirkung an, und umgekehrt« und sie macht »das der Natur nach Frühere zum Späteren«.⁹⁸ In Wahrheit sei es so, »daß die Natur sich keinen Zweck vorgesetzt hat, und daß alle Zweckursachen nichts weiter sind, als menschliche Einbildungen«.⁹⁹

Wird die Teleologie an ein Handeln geknüpft, dann können auch die Gegenstände der Natur nur insofern über Zwecke verfügen, als sie entweder selbst handeln oder das Produkt eines Handelns darstellen. In den physikotheologischen Entwürfen des 17. und 18. Jahrhunderts ist v.a. die zweite Variante weit verbreitet: Die in der Natur erkannte Teleologie führt zu einer Theologie, weil sie als Hinweis und Beweis für einen handelnden Gott gesehen wird. Für eine solche aus der Naturteleologie sich ergebende Schöpfungsvorstellung argumentiert in den 1770er Jahren noch Voltaire, wenn er in seinem »Philosophischen Wörterbuch« schreibt, jedes Werk, in dem wir Mittel und Zwecke sehen, deute auf einen Werkmeister; und weil auch die Dinge der Welt insgesamt Mittel für bestimmte Zwecke aufwiesen, müsse auch für die Welt insgesamt ein Werkmeister angenommen werden: »Tout ouvrage qui nous montre des moyens et une fin annonce un ouvrier; donc cet universe, composé de ressorts, de moyens dont chacun a sa fin, découvre un ouvrier très-puissant, très-intelligent«.¹⁰⁰ Ein Naturzweck im Sinne eines Naturgegenstandes, der nicht von einem handelnden Gott gestaltet ist, aber

doch teleologisch zu beurteilen ist, kann es nach Voltaire demnach nicht geben.

Naturtheologie: Externe Teleologie

Bis Mitte des 19. Jahrhunderts wird die zweckmäßige Einrichtung der Lebewesen von den meisten Naturforschern als Ergebnis eines göttlichen Plans gedeutet. Alle Dinge gelten als durch Gott im Hinblick auf einen Zweck entworfen. Die Teleologie der Natur ergibt sich damit als Ableitung aus einer Handlungsteleologie: Das zielsetzende Handeln eines Handwerkers dient als Modell und wird auf globale Dimensionen erweitert. Seit Ende des 17. Jahrhunderts etabliert sich diese Gedankenfigur in der Bewegung der *Physikotheologie*. In ihrer gängigen Form präsentiert sich die physikotheologische Teleologie als Gottesbeweis: Die zweckmäßige Einrichtung der Natur, insbesondere der Lebewesen, soll einen Beweis für das Vorhandensein eines gestaltenden Baumeisters liefern, so wie auch die nützlichen Werkzeuge und Maschinen des Menschen nur unter Bezug auf einen Konstrukteur erklärt werden können.

Die Physikotheologen bemühen sich um den Nachweis dieser Zweckmäßigkeit und versuchen diese so zu zerlegen und zu ordnen, dass Reihen von teleologischen Bezügen gebildet werden können. Der Organismus wird also hier nicht mehr bloß als ein mechanisches System konzipiert, bei dem interessiert, durch welche Mechanismen eine Bewegung hervorgebracht wird und nach welchen Gesetzen sie erklärt werden kann, sondern es interessiert, welchen funktionalen Bezug eine Komponente des lebenden Körpers hat. Dieser funktionale Bezug ist es auch, über den das Vorhandensein und die Struktur des betreffenden Teils erklärt wird; er gilt als Ursache für sein Vorhandensein und seine Struktur.

Einen methodisch zentralen Status erlangt die physikotheologisch fundierte teleologische Beurteilung organischer Körper bei C. Wolff, einem der Hauptvertreter der Physikotheologie aus der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts in Deutschland. In zwei getrennten Werken behandelt Wolff das, was später als *äußere* und *innere* Zweckmäßigkeit einander gegenübergestellt wird (s.u.). Im ersten Werk aus dem Jahr 1724 geht es um die Zuträglichkeit oder Nützlichkeit, die ein Naturgegenstand für einen anderen hat. Das Ziel seiner Untersuchung, die Vollkommenheit Gottes zu erschließen, soll über den Nachweis der teleologischen Ordnung der Welt erfolgen. Es gelte dabei zu zeigen, »wie eines in der Welt immer um des andern Willen ist«¹⁰¹ und wie wir so »eines als das Mittel erblicken, wodurch das andere erhalten wird«¹⁰². In dieser teleologischen Grundschrift handelt Wolff von

den Beziehungen der anorganischen Gegenstände zueinander; er stellt teleologische Bezüge v.a. zwischen astronomischen, klimatologischen und geologischen Phänomenen her. Als Fluchtpunkt seiner Argumentation steht der Mensch, denn Wolff ist der Auffassung, »daß alles um der Menschen willen ist«¹⁰³, weil allein der Mensch in den Werken der Natur Gott zu erkennen vermöge.¹⁰⁴

In seinem Werk ›Vernünfftige Gedancken von dem Gebrauche der Theile in Menschen, Thieren und Pflantzen‹ von 1725 beschäftigt sich Wolff mit den teleologischen Verhältnissen *innerhalb* eines organischen Körpers. Dabei ist es nicht mehr der Nachweis der Vollkommenheit Gottes, der als »Hauptabsicht« der Welt behauptet wird¹⁰⁵, sondern die Hauptabsicht wird vielmehr direkt auf die Natur bezogen, indem sie durch zwei ultimate Bezugspunkte der teleologischen Ketten (oder »Leitern«¹⁰⁶) verkörpert ist: die Erhaltung des Leibes und die Fortpflanzung zur Erhaltung des Geschlechtes (↑Funktion): »Derwegen können wir wohl die Haupt-Absicht des Leibes, die GOtt dabey gehabt, darinnen suchen, daß derselbe eine zeitlang sein Leben fristen und sein Geschlechte, so lange die Erde dauret, erhalten soll.«¹⁰⁷

Die weiteren organischen Leistungen, die Wolff identifiziert, sind teleologisch diesen beiden letzten Zwecken untergeordnet; die »Haupt-Absichten« bilden den Grund für die anderen organischen Zwecke. Wolff argumentiert: Die Haupt-Absicht sei, weil »sie den Grund der übrigen in sich enthält, so beschaffen, daß man aus ihr ersehen kann, warum die übrigen stat finden können.«¹⁰⁸ Für die untergeordneten Zwecke heißt es, sie existierten »eine um der andern willen, dergestalt daß man eine als ein Mittel ansehen kan die andere zu erreichen und endlich alle insgesamt ein Mittel zu einer Haupt-Absicht werden«¹⁰⁹. Als diese übrigen, unter den »Haupt-Absichten« stehenden Funktionssysteme nennt Wolff die Nahrungsaufnahme und Exkretion, die Fortbewegung, die Empfindungsfähigkeit und die lautliche Artikulation.¹¹⁰ Wolff leistet damit nicht weniger als die funktionale Dekomponierung des Organismus in Subsysteme, die jeweils durch ihre funktionale Rolle bestimmt sind.

Wolff zeigt weiter, inwiefern die Einbettung einer Struktur in das Geflecht teleologischer Beziehungen direkt für die empirische Forschung nutzbar gemacht werden kann. Ist einmal die Funktion eines Körperteils erkannt, so könne daraus ein legitimer Schluss auf seine Struktur abgeleitet werden. Eine aus funktionalen Erwägungen gewonnene Einsicht habe auch dann Bestand, wenn sie anatomisch nicht nachgewiesen werden könne, denn die Anatomie sei auf ihre Instrumente mit begrenzter Leistung angewiesen.

Wolff wendet sich damit gegen eine auf die empirische Beobachtung fixierte Anatomie und fordert stattdessen, die zweckmäßige Einrichtung der Organismen als theoretischen Leitfaden für die anatomische Arbeit zu verwenden.

Wolff erläutert diese, im heutigen Sinne *heuristische* Funktion der teleologischen Gegenstandsbestimmung, an einem Beispiel: Aus der Funktion der Nerven, eine »Communication« zwischen den Sinnen und Muskeln herzustellen, also den »Nervensaft oder die Lebens-Geister«¹¹¹ zu transportieren, folge notwendig, dass die Nerven hohl sein müssten (Wolff argumentiert hier auf der Grundlage der anatomischen Vorstellungen Descartes'). Die organische Funktion der Nerven wird ausdrücklich als die *Ursache* ihrer Form herausgestellt: »die Ursache/ warum sie hohl sind/ ist eben diese/ daß dadurch der Nervensaft/ oder die Lebens-Geister durch den Leib denselben zur Empfindung und Bewegung zu beleben vertheilet werden können.«¹¹² Sollte der anatomische Nachweis der Hohlheit der Nerven nicht gelingen, so sei dies auf die Unzulänglichkeit der anatomischen Forschungsmethoden zurückzuführen und nicht auf eine Lücke im teleologischen Netz, das den Organismus ausmacht. Wolff wertet entschieden gegen diejenigen, »die absonderlich in der Anatomie alles gleich vor erdichtet ausschreyen/ was sie mit blossen Augen nicht sehen können/ noch mehr aber/ was man durch die Vergrößerungs-Gläser nicht gleich entdecken kan. Es lehret auch dieses Exempel/ daß man nicht gleich dasjenige vor eine Sache ausgeben muß/ die man durch das Vergrößerungs-Glaß nicht sehen kann.«¹¹³ Keine Erwähnung findet bei Wolff allerdings, dass auch die Feststellung der Funktion der Nerven, oder allgemein: die Zerlegung des Organismus in funktionale Untereinheiten, erst durch anatomische Untersuchungen möglich wird.

Die physikotheologische Betrachtung liefert also einen theoretisch begründeten Ansatz zur Gliederung von Organismen in funktionale Subsysteme. Wolff fasst Organismen damit insgesamt als funktionale Einheiten auf – ein Ansatz, der später von Kant und anderen für die Grundlegung der Biologie als spezieller Naturwissenschaft fruchtbar gemacht wird. In dieser funktionalistischen Perspektive auf Organismen liegt ein Beitrag zum naturwissenschaftlichen Denken, der über das hinausgeht, was vielfach der Physikotheologie zugestanden wird, nämlich die »Betonung der Erforschung größerer Zusammenhänge«, die »Behauptung der Einheit der Natur inmitten ihrer Verschiedenheit« und die »Behauptung eines in Harmonie und Gleichgewicht befindlichen Zusammenhanges alles Wirklichen.«¹¹⁴ Getrübt ist

der Status der teleologischen Analyse von Organismen bei Wolff allerdings dadurch, dass er sie nicht erkenntniskritisch reflektiert einführt (wie später Kant), sondern über einen theologischen Umweg. Die Teleologie der Natur ist in der Folge dessen von Gotts Handlungsintentionalität entliehen, also von außen gespendet und durch externe Instruktion zustande gekommen.

Mitte des 18. Jahrhunderts wird die physikotheologische Sicht meist nicht auf die innerorganismischen Verhältnisse bezogen, sondern auf zwischenorganismische, d.h. ökologische. Diese Perspektive findet sich z.B. 1749 bei C. von Linné. Er unterscheidet als »Mittelzwecke«¹¹⁵ einerseits die Erhaltung eines Lebewesens durch seine internen Vorgänge und andererseits die gegenseitige (ökologische) Verbindung der Lebewesen im Sinne eines »wechselweisen Nutzens«¹¹⁶. Darüber steht die »Verherrlichung Gottes« als »Endzweck aller göttlichen Werke«.¹¹⁷ Ähnlich wie Linné sieht C. de Bonnet 1745 die Organismen als Glieder eines übergeordneten Ganzen: Die Insekten im System ihrer natürlichen Umwelt vergleicht Bonnet mit einem Rad in einer Maschine.¹¹⁸

Polemik gegen die Teleologie im 18. und 19. Jh.

Die Ausweitung der Teleologie auf alle möglichen Gegenstände unter dem Vorzeichen der Lehre von einer durch Gott gestalteten Natur erntet im 18. und 19. Jahrhundert immer wieder spöttische Reaktionen.¹¹⁹ Jede Harmonie und Ordnung der Natur wird als Beleg für Gottes Schöpferkraft interpretiert. Eine Parodie physikotheologischer Lehrmeinungen der Zeit, insbesondere eine Persiflage von Leibniz, liefert Voltaires »Candide« (1759) in der Figur des Meisters Pangloss. Pangloss lehrt die »métaphysico-théologico-cosmologologie«, der zufolge wir in der besten aller möglichen Welten leben und alles notwendig auf die besten Ziele ausgerichtet ist; alle Teile eines Lebewesens seien zum Zwecke anderer Teile geformt, z.B. seien die Nasen dafür gemacht, Brillen zu tragen.¹²⁰

Eine Variante dieser Teleologiekritik findet sich einige Jahrzehnte später in Heines »Harzreise« in der Beschreibung einer Begegnung des Ich-Erzählers mit einem Bürger von Goslar: »Er machte mich auch aufmerksam auf die Zweckmäßigkeit und Nützlichkeit in der Natur. Die Bäume sind grün, weil grün gut für die Augen ist. Ich gab ihm recht und fügte hinzu, daß Gott das Rindvieh erschaffen, weil Fleischsuppen den Menschen stärken, daß er die Esel erschaffen, damit sie den Menschen zu Vergleichen dienen können, und daß er den Menschen selbst erschaffen, damit er Fleischsuppe essen und kein Esel sein soll.«¹²¹

Innere und äußere Zweckmäßigkeit

Für die Diskussionen um die Rechtfertigung teleologischer Perspektiven in den Wissenschaften ist seit dem 18. Jahrhundert die Unterscheidung von universaler und partikulärer Teleologie leitend. Die erste bezieht sich auf die teleologische Ordnung der Natur insgesamt, die zweite auf einzelne Dinge als Naturzwecke. Ende des Jahrhunderts etabliert sich in diesem Zusammenhang die Unterscheidung zwischen äußerer und innerer Zweckmäßigkeit.

Viele Autoren bringen die externe Teleologie im Sinne der von außen einem Gegenstand auferlegten Zweckmäßigkeit mit der Position Platons in Verbindung, die interne Teleologie als inneres Prinzip eines Gegenstandes dagegen mit der des Aristoteles.¹²² Auch Aristoteles vertritt jedoch in einer einflussreichen Textstelle aus seiner »Politik« eine externe Teleologie. Dort behauptet er, »daß die Pflanzen der Tiere wegen, und dann, daß die anderen animalischen Wesen der Menschen wegen da sind, die zahmen zur Dienstleistung und Nahrung, die wilden, wenn nicht alle, doch die meisten, zur Nahrung und zu sonstiger Hilfe, um Kleidung und Gerätschaften von ihnen zu gewinnen«.¹²³ Von der Scholastik bei Thomas von Aquin¹²⁴ bis zur Physikotheologie des 18. Jahrhunderts wird Aristoteles unter Verweis auf diese Aussage als Gewährsmann für eine externe Teleologie im Sinne einer teleologischen Stufenordnung des Lebendigen angeführt. Aristoteles' Behauptung muss allerdings nicht im Sinne einer universalen Naturteleologie interpretiert werden. Es geht ihm in diesem Zusammenhang, in dem er diese teleologische Ordnung feststellt, um die Vielfalt der Lebensformen, und es kann daher als eine Tatsache zu den verschiedenen Naturen der Lebewesen verstanden werden, dass die Tiere für ihre Erhaltung auf die Ernährung durch andere angewiesen sind und der Mensch darüber hinaus noch Kleidung, Gerätschaften und Dienstleistungen von anderen Lebewesen bezieht.¹²⁵

Die Terminologie von *innerer* und *äußerer Zweckmäßigkeit* findet sich im ästhetischen Kontext 1785 bei K.P. Moritz (»ich muß an einem schönen Gegenstande nur um sein selbst willen Vergnügen finden; zu dem Ende muß der Mangel der äußern Zweckmäßigkeit durch seine innere Zweckmäßigkeit ersetzt sein; der Gegenstand muß etwas in sich selbst Vollendetes sein.«).¹²⁶ Mit der Rechtfertigung teleologischen Denkens für die Erkenntnis bestimmter Naturgegenstände durch I. Kant etabliert sich die Unterscheidung seit 1790.¹²⁷ Kant kennzeichnet die äußere Zweckmäßigkeit als eine bloße »Nutzbarkeit« und »Zuträglichkeit«¹²⁸ und ist der Auffassung, sie sei »nicht eine objective Zweckmäßigkeit der Dinge an sich

Kosmische Teleologie

Die Veränderungen in der (anorganischen und organischen) Welt erfolgen gerichtet im Hinblick auf ein bestimmtes Ziel (z.B. auf die Bildung und Erhaltung des Menschen: Anthropozentrik).

Externe Teleologie

Ein Gegenstand ist nützlich oder zweckmäßig für einen anderen (z.B. Sandboden für das Wachstum von Kiefern).

Intentionale Teleologie

Ein bestimmtes Ziel wird von einem handelnden Wesen mental antizipiert und ist für die Auslösung und Steuerung von dessen Handlungen wirksam (z.B. das geplante Bauen eines Hauses).

Interne Teleologie

Die Teile eines Ganzen (Systems) stehen in einem Verhältnis der wechselseitigen Beziehung zueinander, insofern sie für einander kausal relevant sind (z.B. die wechselseitige Erhaltung der Organe in einem Organismus).

Tab. 306. Vier Formen der Teleologie.

selbst«. ¹²⁹ Von den Theoretikern der Biologie des 20. Jahrhunderts wird die Unterscheidung aufgenommen und diskutiert. ¹³⁰ Daneben steht seit Beginn des 19. Jahrhunderts die sehr ähnliche Differenzierung zwischen »immanenter«, d.h. den Naturgegenständen innewohnender und »transzendenter«, d.h. durch einen Gott verliehenen Teleologie. ¹³¹

Im Anschluss an Kant erläutert J.G. Fichte die sachliche Entgegensetzung von innerer und äußerer Zweckmäßigkeit 1796 mit der Unterscheidung von Organismen und Artefakten: »Im Naturprodukt [...] ist das Ganze auch um der Theile willen da; es hat keinen andern Zweck, als den, bestimmt diese Theile zu produzieren; im Kunstprodukte hingegen weißt das Ganze nicht zurück auf die Theile, sondern auf einen Zweck ausser ihm; es ist Werkzeug zu etwas«. ¹³² Ein Artefakt, wie z.B. eine Maschine, verweist in doppelter Weise über sich hinaus: einmal auf einen Erzeuger, der sie hervorgebracht hat, und außerdem auf einen Nutzer, dem sie dient. In ihrer äußeren Zweckmäßigkeit ist eine Maschine also nicht teleologisch geschlossen, sie verweist funktional nicht auf sich zurück, sondern ist für etwas außerhalb ihrer gut. Die Maschine ist nicht immanent zweckhaft, sondern von *transeunter* Zweckmäßigkeit, wie dies R. Högnswald um 1940 ausdrückt. ¹³³

Weitgehend parallel zu den älteren Unterscheidungen verläuft die von M. Boylan 1986 eingeführte Gegenüberstellung von *monadischer* und *systemischer* Teleologie. ¹³⁴ Die monadische Teleologie, die in der bloßen Konstatierung einer Bewegungstendenz

innerhalb eines Gegenstandes besteht, hält Boylan für ein verzichtbares und innerhalb eines Argumentationszusammenhanges oft zirkuläres Konzept. Die systemische Teleologie, die sich aus der Vorstellung eines Systems von interagierenden Teilen ergibt, hält er dagegen für einen explanativ wertvollen Begriff.

Im Mittelalter und in der Frühen Neuzeit wird die von Aristoteles betonte innere Zweckmäßigkeit gegenüber der äußeren, letztlich auf Gott gerichteten Teleologie weitgehend vernachlässigt (Asma spricht 1996 von der *verkannten Teleologie*: »neglected teleology«¹³⁵). Die Engführung der Naturteleologie auf die externe Beziehung der Dinge zu einem allmächtigen Gott kann selbst als erster Schritt zur Zurückdrängung und Überwindung der Teleologie der Natur angesehen werden. Denn besteht die Teleologie der Natur nur in einer Beziehung nach außen, dann können ihre inneren Verhältnisse nach allein mechanischen Prinzipien bestimmt werden. Fällt auch der teleologische Bezug nach außen fort, dann wird die Natur in der Konsequenz vollständig frei von teleologischen Rücksichten vorgestellt. Die physikotheologischen Systeme des 17. und 18. Jahrhunderts leisten damit entgegen ihrer Intention einen Beitrag dazu, die mechanistische Naturauffassung des 19. Jahrhunderts vorzubereiten. ¹³⁶

Die Verkennung oder zumindest Vernachlässigung der inneren Zweckmäßigkeit erfolgt nicht nur im Rahmen religiös motivierter Deutungen des Universums als intentional gestaltete und harmonisch geordnete Ganzheit, sie hat vielmehr auch ihre Entsprechung in den auf äußere Anpassungen fixierten Selektionstheorien des 19. Jahrhunderts (und spiegelt damit C. Darwins und A.R. Wallaces Verankerung in einer naturhistorisch-ökologischen Tradition, die über A. von Humboldt und C. von Linné zur englischen Physikotheologie des späten 17. und 18. Jahrhunderts führt). Ebenso wie in physikotheologischen Entwürfen werden die Organismen in den Selektionstheorien hinsichtlich ihrer Passung in ein umfassenderes System gedeutet; nur wird die Passung nicht mehr als ein von Gott gestaltetes Design gesehen, sondern als eine »Anpassung«. Verschieden sind die beiden Ansätze also in der Erklärung der Passung: Im einen Fall ist es eine von Gott antizipierte zukünftige Ordnung, die die Organismen mit bestimmten, die Harmonie des Ganzen gewährleistenden Eigenschaften ausstattet; im anderen Fall ist es eine Bewährung der Eigenschaften in der Vergangenheit, die die Erklärung abgibt. Beide Ansätze kommen aber darin überein, die organischen Merkmale ausgehend vom Verhältnis der Organismen zu ihrer äußeren Umwelt zu deuten. Bemerkenswert sind diese einseitige Betonung der äußeren

ren Anpassung und die Vernachlässigung der inneren besonders von Biologen, die in solchen Feldern der Biologie arbeiten, in denen der einzelne Organismus den Untersuchungsgegenstand abgibt, z.B. in der Morphologie oder Entwicklungsbiologie. So schreibt der Morphologe E.S. Russell 1916 zurückhaltend, aber treffend: »Perhaps Darwin did not realise this inner aspect of adaptation quite so vividly as he did the more superficial adaptation of organisms to their environment«. ¹³⁷ Kämpferischer gibt sich J. Schaxel 1922: »Die Selektionstheorie ist wohl das eigenartigste Gedankengebäude der Biologie: mechanistischem Postulat zuliebe wird verkannte Teleologie in Historie aufgelöst«. ¹³⁸

Kants Naturzwecklehre

In I. Kants Philosophie spielt der Begriff der Zweckmäßigkeit eine komplexe Rolle, insofern (mindestens) zwei Problemkreise unter ihm diskutiert werden ¹³⁹: einerseits die systematische Geschlossenheit und damit die Vermittlung heterogener Prinzipien in Kants Philosophie und andererseits die notwendige Beurteilungsart von besonderen Naturgegenständen, die damit als eine eigene Klasse ausgegliedert werden. Kant unterscheidet zwischen der *subjektiv-formalen* und der *objektiv-realen* Zweckmäßigkeit. In der ersten Hinsicht dient der Begriff der Zweckmäßigkeit Kant nicht nur als Grundlage für eine Systematik der besonderen Gesetze, sondern darüber hinausgehend als Vereinigungsmittel des Theoretischen und des Praktischen in seiner Philosophie. ¹⁴⁰

Subjektiv-formale Zweckmäßigkeit

Die subjektiv-formale Zweckmäßigkeit, die von der reflektierenden Urteilskraft entwickelt wird, führt Kant als Unterstellung eines Systems der besonderen Gesetze an die Natur ein. Insofern diese besonderen Gesetze für den Verstand zufällig sind, betrifft diese Zweckmäßigkeit die »Gesetzlichkeit des Zufälligen«. ¹⁴¹ Als bloße Unterstellung oder Voraussetzung der Erkenntnis ist die Zweckmäßigkeit in dieser Hinsicht nicht im Objekt, sondern bloß im Reflexionsvermögen des Subjekts gesetzt. Die Urteilskraft bringt damit keine Erkenntnis hervor: Der Begriff der Zweckmäßigkeit legt »gar nichts dem Objecte (der Natur)« bei. ¹⁴² Die reflektierende Urteilskraft hat nach einer späteren Formulierung Kants »nur subjective Gültigkeit«; ihre Schlüsse bestimmen daher »nicht das Object, sondern nur die Art der Reflexion über dasselbe, um zu seiner Kenntniß zu gelangen«. ¹⁴³ Die Natur wird nur so betrachtet *als ob* sie ein geordnetes System ausmachen würde. Gleichwohl handelt es sich nach Kant dabei um eine subjektiv notwendige

Annahme, weil »sonst kein durchgängiger Zusammenhang empirischer Erkenntnisse zu einem Ganzen der Erfahrung Statt finden würde«. ¹⁴⁴

Nach Kant kommen in der Erfahrung Naturgegenstände vor, die durch eine mechanische Erklärung unterbestimmt bleiben (Zumbach 1984: »Kant holds that there are mechanical objects which cannot be entirely understood in mechanical terms« ¹⁴⁵). Die Beurteilung ihrer Möglichkeit erfordere eine teleologische Reflexion, womit ihre Erkenntnis der reflektierenden Urteilskraft unterliegt. Die teleologische Beurteilungsart definiert damit eine eigene Klasse von Gegenständen. ¹⁴⁶

Material-objektive Zweckmäßigkeit

Die material-objektive Zweckmäßigkeit betrifft nach Kant entweder die Zuträglichkeit eines Dinges für ein anderes (z.B. Sandböden für Fichten) und wird von Kant dann »relative« oder »äußere« Zweckmäßigkeit genannt (s. o.), oder sie betrifft das Verhältnis der Teile in einem Gegenstand zueinander und besteht dann in einer »inneren« Zweckmäßigkeit. ¹⁴⁷ Das Konzept der äußeren Zweckmäßigkeit wendet Kant zwar auch auf einzelne ökologische Verhältnisse an, v.a. auf die Beziehung von Organismen zu den von ihnen genutzten Umweltressourcen, seine eigentliche Bedeutung ergibt sich aber erst im Kontext seiner Anthropologie. Denn eine teleologische Ordnung kommt bei Kant in das Ganze der Natur mit der Vorstellung des Menschen als »letztem Zweck der Natur«, »in Beziehung auf welchen alle übrige Naturdinge ein System von Zwecken ausmachen«. ¹⁴⁸ Nach Kant bildet die Natur also nur deshalb ein System von (äußeren) Zwecken, weil sie insgesamt teleologisch so beurteilt werden kann, dass sie auf den Menschen (in seiner Kultur, d.h. in seiner Fähigkeit der Setzung von Zwecken, die jenseits der Natur stehen und unbedingt gelten ¹⁴⁹), als ihrem letzten Zweck ausgerichtet ist. Die äußere Zweckmäßigkeit steht bei Kant damit in einem ganz anderen Kontext als die innere.

Während die relative Zweckmäßigkeit den Dingen äußerlich und damit zufällig ist, gehört die innere Zweckmäßigkeit zum Wesen eines so beurteilten Gegenstandes, sie ist in Kants Worten, im Gegensatz zur äußeren, »mit der Möglichkeit eines Gegenstandes« verbunden. ¹⁵⁰ Dinge, die über eine innere Zweckmäßigkeit verfügen, werden von Kant *Naturzwecke* genannt.

Dinge als Naturzwecke

Dinge als Naturzwecke haben nach Kant einen ganz »eigenthümlichen Charakter« ¹⁵¹, weil »selbst ihr empirisches Erkenntniß ihrer Ursache und Wirkung

nach Begriffe der Vernunft voraussetze«¹⁵². Nach bloßen vom Verstand gegebenen Naturgesetzen beurteilt, könne ihre Form von uns nicht als möglich eingesehen werden. Die vorausgesetzten Vernunftbegriffe seien aber nicht wie der Entwurf in der Idee eines Kunstproduktes vorgegeben, sondern das Allgemeine müsse in einem Reflexionsprozess erst gefunden werden. In dieser Reflexion liegt eine Entsprechung der objektiv-inneren Zweckmäßigkeit, die angesichts konkreter Naturdinge Anwendung findet, und der subjektiv-formalen Zweckmäßigkeit, die als Prinzip der Einheit der besonderen, empirischen Gesetze die systematische Aufgabe der Ordnung dieser Gesetze hat.

Was ein Naturzweck ist, erläutert Kant durch den Vergleich von zwei Arten der Kausalverbindungen: die eine, wie sie vom Verstand gedacht wird, die andere, wie sie nach einem Vernunftbegriff erfolgt. Eine Kausalverbindung, wie sie »von dem Verstand gedacht wird, ist eine Verknüpfung, die eine Reihe (von Ursachen und Wirkungen) ausmacht, welche immer abwärts geht«¹⁵³. In einer solchen Reihe zieht die logisch vorgängige Ursache immer die Wirkung nach sich; auf die empirische Anschauung bezogen, ist die Ursache zeitlich vorgängig. Diese Kausalverbindung nennt Kant die der *wirkenden Ursachen* (»nexus effectivus«). Dagegen stellt er eine »Causalverbindung nach einem Vernunftbegriffe (von Zwecken) [...], welche, wenn man sie als Reihe betrachtete, 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«¹⁵⁴. Diese Verknüpfung nach *Endursachen* (»nexus finalis«) stellt nach Kant auch eine Form der Kausalität dar. Die Teleologie ist hier also nicht der Kausalität entgegengesetzt; sie betrifft vielmehr eine interne Differenzierung im Begriff der Kausalität.

In seiner ersten Bestimmung seines Begriffs des Naturzwecks in der »Kritik der Urteilskraft« heißt es bei Kant: »ein Ding existirt als Naturzweck, wenn es von sich selbst (obgleich in zwiefachem Sinne) Ursache und Wirkung ist«¹⁵⁵. Kant erläutert diesen Begriff des Naturzwecks am Beispiel der Erzeugung eines Baumes.¹⁵⁶ Ein Baum stelle in dreifacher Weise einen Naturzweck im Sinne seiner Selbsterzeugung dar, nämlich erstens durch das Verhältnis eines (einzelnen) Baumes zu der betreffenden Baumgattung, zweitens durch das Verhältnis eines Baumes zu sich selbst in Bezug auf seine Selbsterzeugung durch Assimilation von anorganischen Naturstoffen im Wachstum und drittens durch das wechselseitige

Abhängigkeitsverhältnis der Teile eines Baumes zueinander. Als Ursache und Wirkung von sich selbst erscheint der Baum also erstens durch seine Relation zu anderen Bäumen der gleichen Art (Fortpflanzung), zweitens durch sein Verhältnis zu seiner Umwelt, die Nahrungsstoffe für ihn bereit hält, (Ernährung) und drittens durch seine innere Struktur, d.h. das Verhältnis seiner Teile zueinander (wechselseitige Abhängigkeit). (Kants Dreiteilung spiegelt offenbar eine Einteilung, die von Blumenbach stammt, der 1781 alle »Generation, Nutrition und Reproduction« als Ausdruck eines Bildungstriebes sieht.¹⁵⁷) Dass Kant hier die Fortpflanzung eines Baumes zur Erläuterung des Naturzweckbegriffs anführt, ist insofern irreführend, als er später ausdrücklich betont, die Fortpflanzung gehöre nicht zu den Bestimmungsstücken eines organisierten (und das heißt teleologisch zu beurteilenden) Systems (↑Fortpflanzung: Tab. 79).¹⁵⁸ Auch die Ernährung des Organismus (Assimilation) wird in der weiteren Analyse des Zweckbegriffs nicht wesentlich berücksichtigt. Allein das dritte Verhältnis, die Beziehung der Teile zueinander, gewinnt für Kants Bestimmungen zentrale Bedeutung.

Im Paragraphen 65 der »Kritik der Urteilskraft« wird der Begriff des Naturzwecks über die besondere innere Struktur eines nach Zwecken beurteilten Naturgegenstandes, seine Organisation, erläutert. Das wechselseitige Verhältnis von Ursache und Wirkung wird hier auf die Beziehung der Teile eines Ganzen zueinander bezogen. Die etwas schwer verständliche Redeweise des vorhergehenden Paragraphen, dass ein Naturzweck *von sich selbst* Ursache und Wirkung sei, wird also dahin gehend erläutert, dass jetzt eine Wechselseitigkeit im Verhältnis seiner Teile zueinander behauptet wird (entsprechend der letzten der drei Weisen der Naturzweckhaftigkeit eines Baumes). Ein Ding ist hier also nicht mehr dadurch Naturzweck, dass es von sich selbst Ursache und Wirkung ist, sondern dass es aus Teilen besteht, die in einem wechselseitigen kausalen Verhältnis zueinander stehen: Indem ein Teil auf einen anderen Teil wirkt, von dem er selbst eine Wirkung empfängt, wirken die beiden Teile wechselseitig aufeinander ein. Dieses Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit von Teilen zueinander macht den Kern der Bestimmung dessen aus, was Kant ein »organisiertes Wesen«¹⁵⁹ nennt. Organisierte Wesen oder ↑Organismen, wie Kant sie in seinem posthumen Werk auch nennt¹⁶⁰, sind zunächst dadurch ausgezeichnet, dass sie aus Teilen bestehen, die zusammen ein Ganzes ergeben und zueinander im Verhältnis der Wechselseitigkeit stehen. Kant stellt die Wechselseitigkeit dabei nicht nur als ein wechselseitiges *Hervorbringen* der Teile dar, sondern auch

als eine *Abhängigkeit* der Teile vom Ganzen. Das Ganze besteht aber dabei doch in nichts anderem als den Teilen in ihrer Wechselseitigkeit. Das Bedingsein der Teile durch das Ganze kann daher nicht ein kausales Verhältnis bezeichnen, sondern meint ein begriffliches: Die Teile sind das, was sie sind, nur unter Bezug auf das Ganze. Ihre Identität, d.h. ihre Bestimmung, hängt an ihrer Beziehung zum Ganzen. In einer bekannten Formulierung schreibt Kant: »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. [...] Es] 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.«¹⁶¹

Die Einheit der Form der von Kant als »organisirte Wesen« bestimmten Dinge beruht auf dem Verhältnis der Teile zueinander, das teleologisch gedeutet wird: »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.«¹⁶² Das Verhältnis der Teile zueinander charakterisiert Kant also nicht nur durch das Verhältnis der *kausalen*, sondern auch der *teleologischen* Wechselseitigkeit: »Ein organisirtes Product der Natur ist das, in welchem alles Zweck und wechselseitig auch Mittel ist.«¹⁶³ Zudem handelt es sich nicht um ein Kunstprodukt, sondern einen Naturgegenstand, der nicht von einem planenden Verstand hervorgebracht wurde, sondern sich selbst erzeugt. Jeder Teil wird daher beurteilt als die anderen Teile hervorbringend, also jeder Teil den anderen wechselseitig produzierend: »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.«¹⁶⁴ Kant spricht von »sich selbst organisirenden Wesen«¹⁶⁵; im Gegensatz zu Maschinen, die lediglich bewegende Kraft haben, besitzen die Organismen nach Kant in sich »bildende Kraft.«¹⁶⁶ Diese bildende Kraft ist aber aufgrund der durchgängigen Wechselseitigkeit des Geschehens und dem sich daraus ergebenden holistischen Modell des Organismus nicht im Sinne eines ↑Vitalismus zu verstehen, sondern muss gerade als ein dezentriertes Prinzip gesehen werden, so dass mit A. Stadler (1874) konstatiert werden kann, dass »die Consequenz der Kantischen Teleologie direct zur Negation des Vitalismus führt.«¹⁶⁷

Teleologie, Organisation und Zyklizität

Der Kern von Kants Angebot dazu, inwiefern der Begriff der Zweckmäßigkeit in die Naturlehre zu integrieren ist, betrifft die Gliederung eines Naturkörpers in Teile, die voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung sind. Ein organisierter Körper besteht also wesentlich aus kausalen Gliedern, die so beurteilt werden, dass sie nur unter Referenz auf die anderen Glieder, die Teil des Körpers sind, bestimmt werden können. Die Glieder des Körpers erfahren ihre Bestimmung allein durch ihren wechselseitigen Bezug zueinander. Die Wechselseitigkeit der kausalen Bezüge bringt es mit sich, dass eine Wirkung, die von einem Teil ausgeht, auf diesen Teil auch wieder zurückwirkt. Es entsteht also ein zyklisches Muster der kausalen Wirkungen (↑Kreislauf).

Entscheidend für den Status der Feststellung dieser kausalen Zyklizität ist bei Kant die Möglichkeit (und Notwendigkeit) einer anderen Betrachtung: Die Teile können auch als Elemente offener kausaler Ketten, etwa als bloße materielle Bestandteile beurteilt werden, die in den Organismus eintreten, in ihm transformiert werden und ihn wieder verlassen. In dieser Beurteilung würde sich aber eben nicht das Konzept eines Organismus ergeben. Nicht die funktionale Geschlossenheit des Organismus, sondern die Linearität der Kausalketten und die mit ihr zusammenhängenden mechanischen Gesetze ständen in dieser Beurteilung im Vordergrund.¹⁶⁸ Diese allein die Ursachen der Umwandlung der einzelnen Teile betrachtende Sicht, die Kant »mechanisch« nennt, liefert die eigentlichen *Erklärungen* der Naturprozesse. Die Naturprozesse können nach Kant letztlich nur durch ihre Ursachen erklärt werden. Trotzdem liegen Kant zufolge in der Erfahrung auch Naturgegenstände vor, die so verfasst sind, dass auch die Beurteilung nach Zwecken möglich ist. Diese Möglichkeit ergibt sich aus nichts anderem als dem besonderen kausalen Muster der wechselseitigen Beziehung der Teile im Körper. Also nur dort, wo diese wechselseitige Beziehung vorliegt, wo mit anderen Worten eine kausale Zyklizität in der Abhängigkeit von Teilen in einem Ganzen vorliegt, hat auch die teleologische Beurteilung nach Kant ihre Berechtigung. Nur gegliederte Systeme von dieser besonderen Art sind legitime Gegenstände einer Naturteleologie.

Subjektiver Charakter der objektiven Zweckmäßigkeit

Die in der teleologischen Beurteilung des Organismus angenommene Verknüpfung der Teile nach Endursachen kennzeichnet Kant ausdrücklich als eine »bloße Idee [...], der man keineswegs Realität zuzugestehen unternimmt, sondern sie nur zum

Leitfaden der Reflexion braucht.«¹⁶⁹ Die Kennzeichnung als Idee schließt es aus, die Zweckmäßigkeit als realen Faktor zu verstehen, der in den kausalen Naturprozess eingreift. Nicht eine reale, in seiner Entstehungsgeschichte wirksame Ursache macht den Organismus in Kants Philosophie als besonderen Gegenstand möglich, sondern seine besondere, durch einen Vernunftbegriff geleitete Beurteilung als eine Einheit, die sich durch die Wechselseitigkeit ihrer Teile auf sich selbst bezieht. Die den Organismus als besonderen Erkenntnisgegenstand ermöglichende Reflexion besteht in einer Schematisierung von kausalen Ketten im Muster einer Wechselseitigkeit von Gliedern. In dieser auf die Einheit des Gegenstandes reflektierenden *teleologischen Schematisierung* wird nicht eine eigenartige neue Beziehung zwischen verschiedenen Gegenständen behauptet, sondern sie verkörpert lediglich eine eigene Beurteilungsart von in besonderer Weise kausal miteinander verknüpften Gliedern.¹⁷⁰ Relativ zur kausalen Betrachtung kommt der teleologischen Schematisierung ein subjektives Moment zu. In der naturwissenschaftlichen Analyse wird die Zweckmäßigkeit daher nicht als realer Faktor gefunden, sondern fungiert als Voraussetzung für die Spezifizierung des Organismus als Einheit. Kant und seine Nachfolger betonten dabei beide Seiten gleichermaßen: So wenig wie es eine besondere Wissenschaft von den Organismen ohne ihre teleologische Beurteilung geben könne, so wenig gebe es auch eine Naturwissenschaft der Organismen, in der der Zweckbegriff als realer Faktor wirksam ist. Der Neukantianer O. Liebmann formuliert es 1904 so, dass auch in Bezug auf Naturzwecke »das Ideal einer mechanischen Kausalerklärung [...] eine Grundpflicht und Lebensbedingung des wissenschaftlichen Denkens« sei.¹⁷¹

Der Begriff der Zweckmäßigkeit ist also für Kant kein konstitutiver Begriff im Sinne der Erkenntnismöglichkeit überhaupt; konstitutiv ist er allenfalls insofern, als er die Organisation von besonderer Naturerkenntnis zu einer Wissenschaft ermöglicht, nämlich der Wissenschaft der organisierten Systeme in der Natur, der Biologie. Wiederholt betont Kant, dass die Zweckmäßigkeit nach seinem Verständnis als bloßer Reflexionsbegriff zu gelten hat und »gar nichts dem Objecte (der Natur) beilegt.«¹⁷² Sie sei vielmehr der einzige Weg, wie wir allein in der Reflexion zu dem besonderen Gegenstand des Organismus gelangen könnten; der erkenntnismöglichende, »transscendentale Begriff« der Zweckmäßigkeit liefere also nur ein »subjectives Princip (Maxime) der Urtheilskraft.«¹⁷³ Über die teleologische Beurteilung ist uns demnach eine Gattung natürlicher Objekte er-

schlossen, von denen wir keinen Begriff hätten, wenn wir nicht den Zweckbegriff voraussetzen, d.h. die Idee der Wirkung nicht als Grund der Möglichkeit ihrer Ursache annehmen würden. Die Zwecke liegen damit allein als Idee auf der Seite des Beurteilenden vor. Über den Begriff der Zweckmäßigkeit erfolgt also keine Gegenstandsbestimmung, sondern sie liefert allein einen Leitfaden für die Erforschung bestimmter Objekte, die uns als definierte Gegenstände nicht gegeben wären, wenn wir sie nicht teleologisch beurteilen würden. Kant gesteht dabei zu, dass die teleologische Beurteilung nicht zur Naturwissenschaft im Sinne eines auf Erklärung der Natur abzielenden Unterfangens gehört. Sie sei vielmehr als eine »Naturbeschreibung« aufzufassen.¹⁷⁴ Nur liefert allein diese Beschreibung die Grundlage für die Ausgliederung der Organismen als einheitlicher Bereich von Gegenständen der Natur.

Schlagworthaft lässt sich daher sagen, die teleologische Beurteilung leiste keine *Gegenstandsbestimmung* oder *-erklärung* sondern eine (besondere) *Gegenstandserzeugung* oder *-erschließung*. Ihre Funktion besteht darin, einen Gegenstand auszugliedern, der dann mittels mechanischer Bestimmungen erklärt werden kann. In diesem Sinne lässt sich auch die von Kant geforderte Unterordnung des mechanischen Prinzips unter das der Teleologie interpretieren¹⁷⁵: Ohne teleologische Reflexion verfügt die mechanische Erklärung von Organismen über gar keinen spezifischen Gegenstand. Die Teleologie lässt sich damit als eine *Methode* denken, als eine Denkform, die einen Gegenstand gibt, oder, mit dem Neukantianer H. Cohen gesprochen, als eine der »Mittel und Wege, um den Begriff des ›Gegenstands‹ zu vollziehen.«¹⁷⁶ Die Methoden der teleologischen Beurteilung und der mechanischen Bestimmung wirken hier aufs Engste zusammen: »Der Organismus stellt die Aufgabe; die Spezifikation der allgemeinen mechanischen Gesetze eröffnet das Verfahren.«¹⁷⁷

Teleologie als Methodologie

Eigentliche Naturerkenntnis folgt für Kant immer der mechanistischen Verstandeskausalität. Insofern ist der Begriff des Naturzwecks für ihn ein »Fremdling in der Naturwissenschaft.«¹⁷⁸ Die Notwendigkeit der teleologischen Reflexion zur Erkenntnis bestimmter Naturobjekte macht die Teleologie aber auf der anderen Seite doch zu einem »inneren Princip der Naturwissenschaft.«¹⁷⁹ Kant ist der Auffassung, dass es »nicht allein erlaubt, sondern auch unvermeidlich ist, die teleologische Beurteilungsart zum Princip der Naturlehre in Ansehung einer eigenen Classe ihrer Gegenstände zu gebrauchen.«¹⁸⁰ Diese eigene

Klasse von Gegenständen, für deren Erkenntnis die teleologische Beurteilung unvermeidlich ist, sind die Organismen. Weil die teleologische Reflexion nicht für die Erkenntnis aller Naturgegenstände, sondern nur für einige notwendig ist, ist sie als ein Teil einer besonderen Methodologie anzusehen. »Zweckmäßigkeit« ist ein Begriff, der nicht für die Naturerkenntnis überhaupt vorausgesetzt sein muss, sondern er ist allein angesichts einiger besonderer Gegenstände unersetzbar.

Die Zweckmäßigkeit ist damit der methodische Begriff, der die Erkenntnis eines Naturgegenstandes als Organismus möglich macht. In seiner Funktion der Erkenntnismöglichkeit kann dieser Begriff als konstitutiv für die Biologie gelten. Er organisiert die Naturerkenntnis in der Weise, dass er am Anfang einer naturwissenschaftlichen Teildisziplin steht; er begründet, in A. Stadlers Worten, »die erste Specification der Natur«¹⁸¹. Als grundlegender Begriff kann er seine methodologische Funktion für diese empirische Wissenschaft wahrnehmen, ohne selbst direkt aus Empirischem abgeleitet zu sein. Auch wenn er, nach Kant, »seiner Veranlassung nach, von Erfahrung abzuleiten« ist¹⁸², bleibt er seiner Begründung und seiner Funktion nach ein apriorischer Begriff, der am Anfang der Organisation der empirischen Naturerkenntnis steht. Das Verhältnis von empirischem Gegenstand zum Vernunftbegriff ist ein transzendentales: Der Begriff des Zwecks ist die Ermöglichungsbedingung des Gegenstandes. Gleichwohl bleibt sein berechtigter empirischer Gebrauch an die Erfahrung geknüpft: Allein die kontingente Tatsache, dass es organisierte Wesen gibt, berechtigt zu einer Wissenschaft von ihnen. Zwischen dem Begriff des Zwecks und dem Organismus besteht damit eine wechselseitige Abhängigkeit. Einerseits bildet der Zweckbegriff die Voraussetzung für die Beurteilung eines Organismus, andererseits gibt das faktische Vorliegen von Organismen dem Zweckbegriff erst seine »objective Realität und dadurch für die Naturwissenschaft den Grund zu einer Teleologie« (Kant).¹⁸³

Kant zweifelt nie daran, dass die mechanistische Erklärung des Gegenstandes, der teleologisch als Organismus beurteilt wird, möglich und notwendig ist, aber er ist sich auch bewusst, dass diese den Organismus allein von seinen Teilen her betrachtende Sicht ihn nicht *als Organismus* zu erfassen vermag. Es ist immer möglich, sich ein Ganzes als einen Reaktionszusammenhang vorzustellen, d.h. als »ein Ganzes der Materie seiner Form nach als ein Product der Theile und ihrer Kräfte und Vermögen sich von selbst zu verbinden«, aber »es kommt auf solche Art kein Begriff von einem Ganzen als Zweck heraus,

dessen innere Möglichkeit durchaus die Idee von einem Ganzen voraussetzt, von der selbst die Beschaffenheit und Wirkungsart der Theile abhängt, wie wir uns doch einen organisirten Körper vorstellen müssen«.¹⁸⁴

Kant drückt dies auch durch die bekannte Formulierung von der Unmöglichkeit eines *Newtons des Grashalms* aus.¹⁸⁵ Es liegt nach Kants Auffassung im Begriff eines Grashalms als eines Organismus, dass er *als Organismus* nicht nach Naturgesetzen erklärt, sondern nur als Naturzweck beurteilt werden kann. Seine Erklärung als chemisches Produkt, in dem viele stoffliche Transformationen ablaufen, kommt doch nicht zu dem Begriff einer funktionalen Geschlossenheit, sondern sie analysiert ihn als ein Aggregat von vielen nebeneinander bestehenden und aufeinander einwirkenden Prozessen. In der mechanistischen Erklärung ist das, was in der teleologischen Beurteilung als Organismus ausgegliedert ist, nichts als ein Reaktionsgemenge, das über keine Einheit verfügt. Aber die Aufgabe, alle die in diesem Gemenge ablaufenden Prozesse aufeinander zu beziehen (und nicht auch auf andere Prozesse, die von der Umwelt des Organismus ausgehen), so dass dadurch ein einheitlicher Gegenstand erscheint, liegt auch gar nicht in dem Programm der Erklärung, sondern ist eine ganz eigene Leistung. Es ist die Leistung, die den Organismus als Gegenstand begründet.

Der Organismus ist nach Kant nur vollständig begriffen, wenn er doppelt konzipiert wird: als Naturkörper, der in mechanisch zu bestimmende Kausalketten zerlegt werden kann, und als reflektierte Einheit, die auf der teleologisch beurteilten wechselseitigen Abhängigkeit ihrer Teile beruht. Für die Fundierung der Biologie als Wissenschaft der Organismen ermöglichte diese Konzipierung sowohl die methodologische Absicherung ihrer Eigenständigkeit als auch ihren Anschluss an die kausale Naturerkenntnis.

Teleologie und Design

Trotz seines methodenkritischen, organismischen Ansatzes zur Klärung des Zweckbegriffs bringt Kant die Zweckmäßigkeit der Natur zumindest zur Illustration mit der Vorstellung der *Zwecksetzung* und *Zielverfolgung* in Verbindung. Er schreibt: »ich kann nach der eigenthümlichen Beschaffenheit meiner Erkenntnißvermögen über die Möglichkeit jener Dinge [d.i. der Dinge als Naturzwecke] und ihre Erzeugung nicht anders urtheilen, als wenn ich mir zu dieser eine Ursache, die nach Absichten wirkt, mithin ein Wesen denke, welches nach der Analogie mit der Causalität eines Verstandes productiv ist.«¹⁸⁶ Für die Erkenntnis der organisierten Wesen hält es Kant für unentbehr-

lich, »der Natur den Begriff einer Absicht unterzulegen«. ¹⁸⁷ Die Voraussetzungen der teleologischen Beurteilung werden damit an die fiktive Unterstellung einer Intentionalität in der Natur geknüpft.

Weil für Kant die Wechselseitigkeit der Teile in einem Ganzen an der Basis seines Begriffs des Naturzwecks steht, ist diese Verknüpfung überraschend. Denn die Hervorbringung eines Gegenstandes nach Absichten ist doch etwas ganz anderes als die Wechselseitigkeit von Gliedern – nämlich eine einsinnige Abhängigkeit. Naheliegender ist es, die Betrachtung der organisierten Wesen unter der fiktiven Annahme ihrer Erzeugung durch einen planenden Verstand lediglich als eine Illustration zu verstehen. Wir kennen die komplexe Wechselseitigkeit von Teilen eines Ganzen in ihrer Hervorbringung nur als Produkte menschlicher Planung. Deshalb stellen wir uns auch die Naturprodukte so vor, *als ob* sie absichtlich entworfen wurden. Allerdings führt diese Illustration, gerade im Hinblick auf Kants holistisches Modell vom Organismus, in die Irre. Wenn wir uns die Organismen als geplant vorstellen, entwerfen wir sie nicht als durch wechselseitige Einwirkungen sich bildende Ganzheiten, d.h. als sich selbst organisierende Systeme, sondern als in linearer Kausalität gebaute Körper. Für die Möglichkeit der Erkenntnis (aufgrund regulativer Prinzipien) eines Gegenstandes als Naturzweck im Sinne eines Ganzen aus sich wechselseitig bedingenden Teilen ist es daher nicht notwendig, dass dieses Ganze als absichtlich entworfen vorgestellt wird – und Kant hätte auf diese irreführende Illustration verzichten können.

Forschungsprogramm des Teleomechanismus

Mit Kants Integration der Teleologie in eine Erkenntnis- und Wissenschaftstheorie erfährt das Konzept eine allgemeine wissenschaftliche Rehabilitierung und wird im 19. Jahrhundert unter explizitem oder implizitem Bezug auf Kant auch von Naturwissenschaftlern verwendet. Dabei bemühen sich viele darum, die Teleologie von den animistischen und vitalistischen Begleiterscheinungen der Vergangenheit zu befreien und ihren Geruch nach fauler Methode (Wright 1976: »odor of rotten method« ¹⁸⁸) zu vertreiben, so dass sie empirischen Untersuchungen und der biologischen Theoriebildung nicht als Hindernis im Wege steht.

Die Bestimmung des Organismus als ein sowohl mechanisch zu erklärender Naturgegenstand als auch eine teleologisch zu beurteilende Einheit führt im 19. Jahrhundert zur Etablierung eines Forschungsprogramms, das T. Lenoir 1981 **Teleomechanismus** (»teleomechanism«) nennt. ¹⁸⁹ Der Ausdruck ›Teleo-

mechanismus« findet sich zuvor bereits zur Charakterisierung von psychologischen Theorien, in denen die physikalische und biologische Kausalität als eine Einheit betrachtet wird. ¹⁹⁰ Im biologischen Kontext spricht E. Pflüger bereits 1877 von der »teleologischen Mechanik der lebendigen Natur« ¹⁹¹. Lenoir reicht zum Teleomechanismus schon die Biologen zur Zeit Kants, die sich von seinen methodologischen Überlegungen anregen ließen, so u.a. J.F. Blumenbach, C.F. Kielmeyer und G.R. Treviranus. Im 19. Jahrhundert sind dazu der Physiologe J. Müller und der Entwicklungsbiologe K.E. von Baer zu zählen.

Auf Seiten empirisch arbeitender Wissenschaftler finden sich zwar auch im 19. Jahrhundert noch viele entschlossene Distanzierungen von der naturwissenschaftlichen Verwendung des Zweckbegriffs, so 1824 bei dem einflussreichen Physiologen J. Müller: »In der Natur hat nichts, was einer physiologischen Untersuchung unterworfen ist, einen Zweck. Alles ist in der Natur um seiner selbst willen da. Nur die Handlungen der Menschen haben Zwecke«. ¹⁹² Die kantische Bestimmung des Organismus als eine in teleologischer Beurteilung bestimmte Einheit gewinnt im 19. Jahrhundert aber auch unter Naturwissenschaftlern allgemeine Anerkennung, und zwar gerade auch bei Müller. Eine »teleologische Physiologie« lehnt er daher auch nicht ganz ab, sondern schränkt sie bloß ein, wenn er sagt, sie »spricht nur von *Funktionen* der Organe, von ihren Zwecken, von ihrer Nützlichkeit. Sie bemüht sich zu zeigen, daß eine gewisse Einrichtung die beste sei«. ¹⁹³ Und so heißt es auch in einem grundlegenden Werk des Botanikers M.J. Schleiden, 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«. ¹⁹⁴ Es setzt sich die Auffassung durch, die Zweckmäßigkeit entweder auf das wechselseitige Verhältnis der Teile im Organismus oder auf den Beitrag eines Teils zur *Erhaltung* des Ganzen des Organismus zu beziehen. Die Zweckmäßigkeit gilt damit als Ausdruck der *Selbsterhaltung* des Organismus und K. Möbius empfiehlt 1878 konsequent, den Begriff der Zweckmäßigkeit ganz zu Gunsten des Ausdrucks *Erhaltungsmäßigkeit* aufzugeben ¹⁹⁵ (↑Selbsterhaltung).

Der Sache nach schließt auch der Physiologe C. Bernard an das Programm des Teleomechanismus an. Er nennt 1878 die funktionale Relation von organischen Teilen zueinander eine *besondere Finalität* (»finalité particulière«) oder *intra-organische Teleologie* (»Téléologie intra-organique«), bei der der Zweck in dem Objekt selbst und nicht außerhalb sei-

ner liege. Jeder Teil wirke im Dienst des Ganzen des Organismus, so dass ein Organismus einen »Mikrokosmos« darstelle, in dem die Dinge wechselseitig füreinander gemacht seien (»les choses sont faites les unes pour les autres«).¹⁹⁶ Das Konzept der Funktion kann nach Bernard damit als eine gezielte Wirkung einer Aktion im Rahmen dieses Gefüges bestimmt werden (»une série d'actes ou de phénomènes groupés, harmonisés, en vue d'un résultat déterminé«)¹⁹⁷. Von Zweckmäßigkeiten und Funktionen kann mit Bernard damit im biologischen Zusammenhang allein innerhalb eines Systems von interagierenden Teilen gesprochen werden. Die Funktionalität besteht in der wechselseitigen Wirkung der Teile aufeinander: »les manifestations fonctionnelles de l'organisme ne sont que l'expression de leurs relations harmoniques et réciproques«¹⁹⁸. Im Anschluss daran führt Bernard das alte Kreislaufsymbol des Lebens, eine Schlange, die sich in den Schwanz beißt (den Uroboros), als angemessene Repräsentation der funktionalen Verhältnisse an (↑Kreislauf).¹⁹⁹

Im Rahmen physiologischer Analysen erscheint die Teleologie häufig versteckt in der Zuschreibung von ↑Funktionen zu den Komponenten eines Organismus – eine Zuschreibung, die für die Untersuchung der kausalen Verhältnisse heuristisch höchst wertvoll ist. Das Bestreben der Physiologen, einerseits auf Funktionszuschreibungen nicht zu verzichten, andererseits aber als Naturforscher, denen es um die Aufdeckung kausaler Strukturen und »Mechanismen« geht, anerkannt zu werden, findet in einem Bonmot seinen Ausdruck, das dem Physiologen E. von Brücke (1819-1892) zugeschrieben wird: »Teleology is a lady without whom no biologist can live. Yet he is ashamed to show himself with her in public« (zitiert nach dem ältesten Nachweis aus der Autobiografie W.B. Cannons aus dem Jahr 1945²⁰⁰; ältester deutscher Nachweis von 1953 bei K.E. Rothschild (unter Verweis auf Cannon): »Die Teleologie ist eine Dame, ohne die kein Biologe leben kann. Er scheut sich jedoch, sich mit ihr in der Öffentlichkeit zu zeigen«²⁰¹; spätere Autoren schreiben das Zitat auch J.S. oder J.B.S. Haldane zu²⁰²).

Darwin: Teleologie und Evolution

C. Darwin wächst in der Tradition der Naturtheologie auf und erlebt damit seit seiner Kindheit ein Denken in Anpassungen und funktionalen Bezügen von Organismen, ihren Teilen zueinander und ihrer Beziehung zur Umwelt. In seinen eigenen Schriften verwendet er die Rede von »finalen Ursachen« (»final causes«) in seinen Notizbüchern und auch in seinem späteren Hauptwerk von 1859.²⁰³ Von der Natürlichen Selektion

schreibt Darwin, sie sei nützlich (»beneficial«) und wirke zum Wohle jedes Lebewesens (»selection acts solely by and for the good of each«); er verweist in diesem Zusammenhang ausdrücklich auf den Physikotheologen W. Paley.²⁰⁴

Explizite Stellungnahmen zur Frage der Teleologie finden sich bei Darwin nur beiläufig. Aus seinen Bemerkungen geht hervor, dass es seine erklärte Absicht war, mit der Formulierung der Evolutionstheorie nicht die Teleologie aus der Biologie zu vertreiben. Wie insbesondere in seinem Briefwechsel mit dem amerikanischen Botaniker A. Gray deutlich wird – Gray hatte Darwin dafür gelobt, die Teleologie zurück in die Naturwissenschaft gebracht zu haben²⁰⁵ –, versteht er sich selbst als jemand, der die Teleologie in der Biologie verteidigt²⁰⁶. Gray sieht Darwins Verteidigung der Teleologie darin, dass er sie mit der Morphologie verbindet: »instead of Morphology versus Teleology, we shall have Morphology wedded to Teleology«²⁰⁷. Eine auf Darwins Theorie aufbauende *Evolutionäre Teleologie* (»Evolutionary Teleology«) beschreibt Gray als ein zwar leicht missverständliches, aber in seinem Ansatz doch mächtiges Forschungsprogramm (»a new power, eminently practical and fruitful«²⁰⁸).

Wie genau die Verteidigung der Teleologie durch Darwin aussieht, wird bei ihm selbst allerdings nicht recht deutlich. Sicher ist damit nicht eine Gerichtetheit der Veränderung der Organismen in der Evolution insgesamt oder die Gestaltung der Organismen durch intentionales Design gemeint.²⁰⁹ Darwins Verteidigung der Teleologie bezieht sich eher auf die Formung der Organismen durch Selektion, die zu einer Stabilisierung funktionaler Merkmale führt, ohne dass damit die Annahme einer kontinuierlichen Höherentwicklung oder eines ↑Fortschritts verbunden sein muss.

In der Wahrnehmung seiner Zeitgenossen besteht das teleologische Moment in Darwins Theorie v.a. darin, dass er weiten Gebrauch von funktionalen Argumentationen macht und im Rahmen dessen auch den Begriff der ↑Anpassung rehabilitiert bzw. expliziert. Nach Darwins Theorie müssen die Anpassungen der Organismen nicht Ausdruck einer göttlichen Planung sein, sondern er gibt vielmehr eine natürliche (selektionstheoretische) Erklärung für sie. Seine Theorie liefert damit eine »Verheiratung« des strukturalistischen Ansatzes der Morphologie (für den in der älteren Debatte Geoffroy St. Hilaire mit dem Konzept der »Einheit des Plans« steht) mit dem funktionalistischen Ansatz der Anpassungslehre (im Stile Cuviers).²¹⁰ Allerdings stehen die beiden Ansätze bei Darwin nicht nebeneinander: Darwin ordnet viel-

mehr die morphologische Einheit des Typus (»unity of type«) dem Prinzip der Determination durch die Existenzbedingungen (»conditions of existence«) unter (†Anpassung; Umwelt).²¹¹ Das Prinzip der Existenzbedingungen sieht Darwin als das »höhere Gesetz« an, weil in ihm das andere Gesetz durch die Anpassungen der Vorfahren und die Eingliederung dieser Anpassungen in die Morphologie des Typus enthalten sei. Die funktionale Betrachtung hat insofern bei Darwin also eine Priorität gegenüber der strukturalistischen oder genealogischen. Erst in der Folge der Generationen wird aber die Durchsetzung in der Population und damit der langfristige Erhalt von Funktionen gesichert. Darwins Ansatz liefert mit seiner selektionstheoretischen Perspektivierung der Teleologie einen eigenständigen und fruchtbaren Beitrag zur Begründung der organischen Zweckmäßigkeit, der für die spätere Diskussion bis in die Gegenwart von großer Bedeutung ist.²¹²

Rezeption Darwins

Seitens der unmittelbaren Rezipienten von Darwins Theorie wird diese je nach theoretischer Voreinstellung entweder als endgültige Überwindung jeglicher Teleologie gefeiert oder als Begründung einer wissenschaftlich respektablen Teleologie geachtet. Manche Autoren können sich zwischen diesen beiden Möglichkeiten nicht entscheiden. So urteilt F.A. Lange 1866, der von Darwin entdeckte Mechanismus der Anpassung beruhe auf einem Prinzip der objektiven Zweckmäßigkeit; es sei damit »nicht sowohl jede Teleologie beseitigt, als vielmehr ein Einblick in das objektive Wesen der Zweckmäßigkeit der Erscheinungswelt gewonnen«.²¹³ Später unterscheidet Lange eine »falsche Teleologie«, die der Kausalität entgegengesetzt ist, von einer »richtigen Teleologie«, die mit dem Selektionsprinzip des Darwinismus verbunden ist.²¹⁴ Eine ähnliche Ambivalenz zeigt sich auch bei K. Marx, der 1861 an F. Lassalle schreibt, es sei durch Darwin »zuerst der ›Teleologie‹ in der Naturwissenschaft nicht nur der Todesstoß gegeben, sondern der rationelle Sinn derselben empirisch auseinandergelegt« worden.²¹⁵ F. Engels ist dagegen eindeutig, wenn er in einem Brief an Marx vom Dezember 1859 schlicht konstatiert, Darwin habe die Teleologie »kaputt gemacht« – wenn auch in einer »plumpen englischen Methode«, wie er hinzufügt.²¹⁶

Die meisten Biologen der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts interpretieren Darwins Theorie aber nicht als das Ende der Teleologie, sondern vielmehr als ihre wissenschaftliche Fundierung. So ist H. von Helmholtz 1869 der Auffassung, Darwins Theorie zeige, »wie Zweckmäßigkeit der Bildung in den

Organismen auch ohne alle Einmischung von Intelligenz durch das blinde Walten eines Naturgesetzes entstehen kann«.²¹⁷ Der Botaniker J. Sachs spricht 1875 von einer »Erklärung der Teleologie im Organischen« durch die Theorie Darwins.²¹⁸ Ähnlich heißt es wenig später bei G. Seidlitz, die organische Zweckmäßigkeit könne als »Resultat« durch die Selektionstheorie »erklärt« werden.²¹⁹ Der Entwicklungsbiologe W. Roux ist 1881 der Ansicht, durch die Evolutionstheorie sei klargestellt, die Zweckmäßigkeit sei »keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf mechanische Weise entstandene«.²²⁰ Bei dem Physiologen M. Verworn heißt es 1895, die Leistung Darwin bestehe darin, »das Wunder der Zweckmäßigkeit in der organischen Welt auf natürliche Weise erklärt zu haben«.²²¹ E. Haeckel argumentiert 1899, Darwin habe in seiner Selektionstheorie gezeigt, »wie die zweckmäßigen Einrichtungen im Leben und im Körperbau der Tiere und Pflanzen ohne vorbedachten Zweck mechanisch entstanden sind«, und damit sei eine Lösung der »großen Aufgabe« herbeigeführt, die Kant für unmöglich gehalten habe.²²² Und schließlich heißt es bei A. Weismann 1913: »Die philosophische Bedeutung [...] der Naturzüchtung liegt darin, daß sie uns ein Prinzip aufweist, welches *nicht zwecktätig ist und doch das Zweckmäßige bewirkt*. Zum ersten Male sehen wir uns dadurch in den Stand gesetzt, die so überaus wunderbare Zweckmäßigkeit der Organismen bis zu einem gewissen Grade zu begreifen, ohne dafür die außernatürlich eingreifende Kraft des Schöpfers in Anspruch zu nehmen«.²²³ Am Ende seiner Vorträge wiederholt Weismann seine Auffassung, es sei »das große Rätsel im Prinzip wenigstens gelöst, wie das Zweckmäßige entstehen kann ohne die Mitwirkung zwecktätiger Kräfte«.²²⁴

Nach der Auffassung vieler Biologen hat Darwin also der Vorstellung einer intentionalen Teleologie in der Biologie ein Ende gesetzt: Die Organismen gelten nicht als durch einen Designer gestaltet. Unangetastet bleibt damit aber die methodische Teleologie, die im Zusammenhang mit der Auszeichnung biologischer Gegenstände steht und mittels derer organische Teile als funktionale Anpassungen erklärt werden können.²²⁵ Zugespielt formuliert dies Ende des 19. Jahrhunderts der Herzog von Argyll mit seiner Darstellung, »daß Darwin trotz aller Polemik gegen die Teleologie nichts als Zwecke in der Natur sucht, daß er in jeder Einzelheit der Struktur eine zweckmäßige Einrichtung sieht und durch dieselbe die Struktur zu erklären strebt«.²²⁶

Darwins Ausräumung der Teleologie aus der Biologie geht aber manchen zeitgenössischen Biologen

nicht weit genug. Manche werfen ihm vor, dass er sich weiterhin auf die Zweckmäßigkeit im Sinne der Nützlichkeit eines Merkmals beruft, um dessen Verbreitung zu erklären. Die wahre und exakte Naturforschung dürfe sich auch nicht in diesem Sinne auf die Zweckmäßigkeit berufen, sondern müsse überall nur nach wirkenden Ursachen erklären, argumentiert 1864 A. Kölliker.²²⁷ Inwiefern die Evolutionstheorie eine teleologische Deutung des organischen Geschehens enthält, wird besonders deutlich, wenn die Theorie mit populärmaterialistischen Anschauungen der Zeit kontrastiert wird. Für L. Büchner z.B. ist die Zweckmäßigkeit 1855 nichts als »die notwendige Folge des Begegnens natürlicher Stoffe und Kräfte«.²²⁸ Er ist daher auch folgender Auffassung, der ein Darwinist nicht zustimmen würde: »Wenn der Hirsch lange Beine zum Laufen hat, so hat er dieselben nicht deswegen erhalten, um schnell laufen zu können, sondern er läuft schnell, weil er lange Beine hat. [...] Die Dinge sind einmal, wie sie sind«.²²⁹ Indem Darwin die Wirkung von Merkmalen eines Organismus auf diesen Organismus selbst und auf seine Nachfahren bezieht, kann er einen Grund für die Präsenz dieser Merkmale angeben. Was Darwin dabei ausdrücklich nicht ausräumt, ist das teleologische Moment dieser Beziehung: Ein Hirsch hat lange Beine, um schnell laufen zu können, weil das Schnell-Laufen-Können ihm wie seinen Vorfahren Überleben und Vermehrung ermöglicht.

Die widersprüchliche Einschätzung des Verhältnisses von Darwinismus und Teleologie zieht sich bis in die Gegenwart und ist v.a. als ein Ausweis für die Vielschichtigkeit des Konzeptes der Teleologie zu werten: Darwins Theorie kann sowohl in der Weise gedeutet werden, dass sie der Naturteleologie ein Ende setzt als auch eine Legitimation und Wiedereinführung des Zweckbegriffs für die Biologie propagiert (MacLeod 1957: »reintroduction of purpose into the natural world«²³⁰). Andere Theoretiker sind der Auffassung, mit der Evolutionstheorie sei die Teleologie in der Biologie überflüssig geworden (Manser 1973: »answers to problems of evolution and causation eliminate the need for functional statements«²³¹). Der Evolutionsbiologe G.G. Simpson sieht es 1964 so, dass die mit der Evolutionstheorie versuchte Redefinition der Teleologie im Sinne einer Anpassungslehre (»redefining teleology as the study of adaptation«) und damit die von Darwin anvisierte Ersetzung der älteren »theologischen Teleologie« durch eine evolutionstheoretisch fundierte »wissenschaftliche Teleologie« gescheitert sei, weil sich das mit dem Konzept der Teleologie verbundene metaphysische Verständnis als zu hartnäckig erwiesen

habe.²³² Sachlich angemessen ist es nach Simpson aber, die biologische Teleologie als Ergebnis der Selektion zu sehen.

Die organische Teleologie wird damit, in den Worten von J.G. Lennox (1993), zu einer *selektionsbasierten Teleologie* (»selection-based teleology«).²³³ Es besteht Lennox zufolge eine unmittelbare Verbindung zwischen Teleologie und Selektionstheorie, weil selektionstheoretische Erklärungen in ihrer Struktur selbst teleologisch sind (»Selection explanations are inherently teleological in the sense that a value consequence (Darwin most often uses the term »advantage«) of a trait explains its increase, or presence, in a population«).²³⁴ Darüber hinaus gilt die Selektionstheorie heute, v.a. unter Biologen, als diejenige Theorie, die eine Explikation jedweder Teleologie (auch in Form der Zuschreibung von ↑Funktionen) im Bereich des Organischen ermöglicht, die also der Teleologie im Bereich des Lebendigen ein solides Fundament geliefert hat. Insofern Organismen im Prozess der Selektion geformt wurden, verfügen sie demnach über Eigenschaften, die teleologisch beurteilt werden können.

Die Selektionstheorie gilt unter Biologen also vielfach als eine Theorie, die einerseits die Legitimierung gewisser Formen der Teleologie im Bereich des Organischen ermöglicht, die aber andererseits eine Eliminierung anderer Formen der Teleologie bewirkt. Gerechtfertigt werden könne mit der Selektionstheorie zwar die Funktionszuschreibung zu einzelnen Organen (im Hinblick auf Überleben und Fortpflanzung eines Organismus), ausgeschlossen werde mit ihr aber die Vorstellung einer Teleologie der Natur insgesamt, d.h. eine Ausrichtung der Phylogenese auf ein bestimmtes Ziel. Dieser christlichen »Ideologie« der Teleologie (Mayr 1992) habe die Selektionstheorie ein Ende bereitet.²³⁵

Gegen die These von der Fundierung der biologischen Teleologie durch die Evolutions- und insbesondere Selektionstheorie regt sich aber seit ihrer Formulierung auch Widerstand. In der Tradition Kants stehende Theoretiker der Biologie weisen darauf hin, dass die Begründung des Begriffs des ↑Organismus systematisch (und auch historisch) der Formulierung der Selektionstheorie vorgeordnet sei, dieser aber nur mittels teleologischer Beurteilungen gebildet werden könne, so dass die Teleologie nicht wiederum durch die Selektionstheorie begründet werden könne. So heißt es 1899 bei O. Liebmann, es blieben »die Ur-factoren des Darwinismus, wie jeder anderen Descendenzlehre, die Fortpflanzungsfähigkeit, Erblichkeit, Entwicklungsfähigkeit stehen, ohne die gar kein Organismus existiren, kein Kampf um's Dasein statt-

finden könnte. Und diese Factoren eben sind eminent und ausschließlich teleologische, mechanisch unerklärte, für Physik und Chemie unbegreifliche Urthatsachen in der lebendigen Natur.«²³⁶ Und L. von Bertalanffy argumentiert 1932, »daß der Selektionismus gar nicht die organische Ganzheit erklärt, sondern sie vielmehr in den Lebensfunktionen der Organismen schon voraussetzt. Nur dadurch, daß sie ›ganzheits-erhaltende‹ oder ›dauerfähige‹ Wesen sind, können die Organismen um ihr Dasein miteinander kämpfen. Der Darwinsche Zufall bedeutet nichts anderes als den Verzicht auf die Einsicht in die Gesetze der Entwicklung der organischen ›Zweckmäßigkeit‹«²³⁷ (vgl. Tab. 308 und ↑Evolution: Tab. 69).

Ablehnung »teleologischer Begriffe«

Auf Kritik stößt das Konzept der Teleologie an der Wende zum 20. Jahrhundert, insofern es häufig in Verbindung mit Begriffen der theoretischen Biologie steht, die selbst einen fragwürdigen Status aufweisen, wie z.B. C. Nägelis *Vervollkommungsprinzip*, H. Drieschs *Entelechie* oder H. Bergsons *élan vital*. Diese Prinzipien werden von ihren Urhebern im Sinne richtunggebender Faktoren verstanden – sie können aber nicht in die grundlegenden Theorien der biologischen Entwicklung integriert werden, was sich z.T. daraus erklärt, dass sie als explizit unabhängig von den physikalischen Kräften wirkende Faktoren entworfen wurden (insbesondere von Driesch²³⁸). Aufgrund der engen Bindung dieser Prinzipien an die Teleologie ist die Teleologie von der Diskreditierung dieser Konzepte betroffen.

Von einigen wenigen Autoren im 20. Jahrhundert werden Begriffe, die teleologische Verhältnisse bezeichnen für die Biologie vollständig abgelehnt. Zu diesen gehört der Mediziner G. Ricker. Er bezeichnet die Ausdrücke ›Anpassung‹, ›Kompensation‹, ›Regulation‹, ›Regeneration‹ und ›Reparatur‹ im Jahr 1905 als »teleologische Begriffe«, weil sie die organischen Vorgänge »unter dem Gesichtspunkte der Bedürfnisse des Organismus« betrachten, die aber eine »naturwissenschaftlich wertlose Betrachtungsweise« sei.²³⁹ 1924 weitet Ricker seine Begriffskritik aus und fordert den Verzicht auf alle Begriffe, die auf die Zweckmäßigkeit von Organen oder die Erhaltung des Lebens weisen, darunter auch die für die Biologie grundlegenden Konzepte wie ›Ernährung‹, ›Bewegung‹, ›Fortpflanzung‹, ›Selbsterhaltung‹, ›Zelle‹ – und schließlich sogar ›Leben‹.²⁴⁰ Ricker kommt zu dem Ergebnis, dass »die Physiologie als Naturwissenschaft in der Vorstellung und dem Begriff des Lebens nichts logisch Wertvolles besitzt.«²⁴¹

Zweckbegriff und Handlungsintentionalität III

Neben den u.a. auf Kant zurückgehenden systemtheoretischen Interpretationen des Zweckbegriffs bleibt im 19. Jahrhundert auch die Verbindung von Teleologie und Intentionalität bestehen. Bei A. Schopenhauer heißt es: »In der Tat können wir eine Endursache uns nicht anders deutlich denken denn als einen beabsichtigten Zweck, d.i. ein Motiv.«²⁴² Und an anderer Stelle: »Zweck ist das direkte Motiv eines Willensaktes. [...] Zweck sein bedeutet: gewollt werden. Jeder Zweck ist es nur in Beziehung auf einen Willen, dessen Zweck, d.h., wie gesagt, dessen direktes Motiv er ist.«²⁴³ Schopenhauer denkt sich einen allgemeinen »Willen zum Leben«, der in den einzelnen Lebewesen seinen Sitz hat und in ihnen Zwecke setzt. Den Weg von der Teleologie zu einer Theologie lehnt Schopenhauer ausdrücklich ab: Es dürfe nicht ein Design als Antwort auf die Frage nach dem Grund der Teleologie der Lebewesen angegeben werden, sondern die Teleologie müsse im Sinne Kants interpretiert werden.²⁴⁴

Ähnlich wie Schopenhauer sieht es am Ende des Jahrhunderts W. Dilthey. Er schreibt: »[I]n der seelischen Struktur allein ist der Charakter der Zweckmäßigkeit ursprünglich gegeben, und wenn wir etwa dem Organismus oder der Welt Zweckmäßigkeit zuschreiben, so ist dieser Begriff nur aus dem inneren Überleben übertragen.«²⁴⁵ Zwar räumt Dilthey ein, dass es neben der »subjektiv immanenten« Zweckmäßigkeit auch noch eine »objektive« in der Biologie geben könnte, insofern die organischen Erscheinungen auf die Erhaltung des Individuums und der Art gerichtet seien. Dem Darwins Evolutionstheorie kritisch gegenüberstehenden Zeitgeist entsprechend, hält Dilthey die Objektivität dieser Beziehung aber noch für eine bloße Hypothese.

Auch im 20. Jahrhundert ist es eine von vielen Philosophen und Naturforschern geteilte Meinung, dass es Zwecke nur dort gibt, wo ein Bewusstsein vorliegt. Für J. Reinke sind alle Vorstellungen von der Finalität der Natur zwar objektiv in der Natur gegeben, aber doch aus dem Vergleich mit dem beabsichtigten, zweckmäßigen Handeln des Menschen abgeleitet.²⁴⁶ W. Roux argumentiert 1912, eine »wirkliche Zweckmäßigkeit« setze eine Intelligenz und einen Willen voraus; in den organischen Körpern liege demgegenüber lediglich eine »scheinbare Zweckmäßigkeit« vor, weil hier kein »zwecktätiger Wille« am Werk sei.²⁴⁷ M. Schlick urteilt 1925: »Wo kein Bewußtsein vorhanden ist oder ein Begriffssystem vorliegt, in welchem das Bewußtsein nicht vorkommt, ist es [...] unmöglich, von ›Zwecken‹ im ursprünglichen Sinne des Wortes zu reden; weil das Bewusstsein aber kein

grundlegender Begriff für die Biologie sei, plädiert er dafür, den Begriff des Zwecks aus der Biologie zu verbannen.²⁴⁸ Ähnlich lehnt K.E. Rothschild 1936 den Zweckbegriff für die Biologie ab, denn Zwecke würden Absichten voraussetzen.²⁴⁹ N. Hartmann plädiert 1951 aufgrund der Einsicht, »was für eine unerläßliche Rolle im Finalnexus das Bewußtsein spielt«, dafür, einen Schritt zu vollziehen, der »die Teleologie aus dem ganzen Reich der Natur verbannt.«²⁵⁰ In seinem Modell des zwecksetzenden Handelns, der »Kategorialanalyse des Finalnexus« (vgl. Abb. 578), ist es für Hartmann entscheidend, dass die ersten beiden Akte der »Zwecksetzung« und »Selektion der Mittel« mentale Vorgänge sind. Deshalb sei eine Beurteilung nach Zwecken nur dort legitim, wo es mentale Zustände oder ein Bewusstsein gebe. Der Finalnexus ist damit an einen Vollzieher gebunden, an ein Subjekt, das sich antizipierend Ziele setzt und die zur Realisierung nötigen Mittel selektiert. Aus der Natur ist die Teleologie damit eliminiert: »es kann überhaupt keine Naturfinalität geben, es sei denn, daß eine Weltvernunft dahinter stecke.«²⁵¹ Hartmann will damit auch bestreiten, dass es im Bereich des Organischen echte finale Beziehungen gibt, auch wenn es hier Vorgänge gebe, die »dem Finalgeschehen zum Verwechseln ähnlich sehen.«²⁵² Neben dieser klaren Ablehnung einer eigentlichen Naturfinalität finden sich im deutschsprachigen Raum in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts noch viele andere ähnlich lautende Stimmen. So behaupten C. und O. Weinberger 1979, dass eine teleologische Beziehung nur dort bestehe, wo von einem »Willenssystem« Ziele gesetzt wurden.²⁵³

Auch bei englischsprachigen Autoren liest man Ähnliches, z.B. 1961 bei T.A. Goudge: »Only one sort of living thing, namely, Homo sapiens, is known to entertain purposes in a literal sense.«²⁵⁴ Für A. Montefiore bildet die Intentionalität 1971 die einzige »reale« Basis für teleologische Erklärungen.²⁵⁵ Auch G.H. von Wright bezieht eine teleologische Erklärung 1971 auf Handlungen, die im Gegensatz zum Verhalten über ihre Intentionalität gekennzeichnet seien. Er schreibt: »Das Explanandum einer teleologischen Erklärung ist eine Handlung, das einer kausalen Erklärung ein intentionalistisch nicht-interpretiertes ›Verhalten‹, d.h. eine Bewegung bzw. ein Zustand des Körpers.«²⁵⁶ Teleologische Erklärungen sind damit allein dort möglich, wo eine intentionale »Handlung« vorliegt, nicht aber dort, wo sich z.B. ein Tier nur verhält. A. Woodfield behauptet 1976, der ursprüngliche Anwendungsbereich der Teleologie liege bei intentional handelnden Wesen, die sich Zwecke setzen können. Er ist der Auffassung, dass es

ein Kernkonzept der Teleologie im Sinne des Habens eines Ziels gebe, das in dem mentalen Zustand des Wollens dieses Ziels bestehe.²⁵⁷ Alle anderen Zweckbegriffe sind nach Woodfield von diesem zentralen Konzept abgeleitet und somit sekundär. Ebenso interpretiert K. Schaffner den biologischen Funktionsbegriff 1993 als analogische Erweiterung der menschlichen Zwecksetzung. Solange kein intentionales zwecksetzendes Subjekt für organische Phänomene angenommen werden könne, habe eine teleologische Erklärung daher allein heuristische Funktion.²⁵⁸ Bei Searle heißt es 1995, nur bei bewussten Wesen der Natur könne von Funktionen die Rede sein (»except for those parts of nature that are conscious, nature knows nothing of functions«²⁵⁹); funktionale Beurteilungen sind nach Searle im Gegensatz zu kausalen Zuschreibungen beobachterrelativ und beruhen auf einer evaluativen Einstellung, die sich in der Natur nicht finde. Diese Liste ähnlich lautender Meinungen zur Verbindung von Zwecksetzung und Zweckmäßigkeit ließe sich noch um viele Stimmen fortsetzen.²⁶⁰

Eine Konsequenz der Entwicklung des Zweckbegriffs ausgehend vom Prozess der *Zwecksetzung* besteht in der damit gegebenen Möglichkeit, den Begriff direkt für Erklärungen nach dem Muster einer kausalen Verknüpfung zu verwenden. Das Grundmuster einer solchen Erklärung formuliert bereits Aristoteles.²⁶¹ Ein explizites Schema für eine solche teleologische Handlungserklärung formuliert C.J. Ducasse 1925; eine zentrale Rolle spielen darin die Elemente von *Annahme* (»belief«) und *Wunsch* (»desire«).²⁶² Zweckmäßige Handlungen sind nach Ducasse *verursacht* durch die vorhergehenden Annahmen und Wünsche; es besteht für ihn daher ein enger Zusammenhang zwischen Zwecken und diesen mentalen Ereignissen. Ducasse erkennt ausdrücklich solchen Gegenständen, denen die mentalen Zustände von Annahmen und Wünschen nicht zugeschrieben werden können, die Möglichkeit eines zweckmäßigen Verhaltens ab: »only the acts of entities capable of belief and desire, are capable of being purposive, and therefore [...] the occurrences of ›inanimate nature‹ can not be spoken of as purposive without contradiction, unless belief and desire be injected into nature, e.g. as often has been done, by viewing its occurrences as acts of God.«²⁶³ Besonders bekannt werden teleologische Handlungserklärungen nach diesem Muster durch die Beschreibung bei G.H. von Wright (1971); er nennt den logischen Schluss von einer Annahme und einer Absicht auf die Ausführung einer Handlung den *praktischen Syllogismus*.²⁶⁴

In einer besonderen Zuspitzung dieser Ansicht ist bei W. Stegmüller 1983 von einem sprachlich not-

wendigen Zusammenhang zwischen Zwecken und einem zwecksetzenden Willen die Rede – er nennt diesen Zusammenhang »semantische Trivialität über Teleologie« oder abgekürzt »STT«.²⁶⁵ Jede teleologische Beurteilung der Natur, in der sich kein zwecksetzender Verstand und kein Wille finde, sei daher von vornherein semantischer Unsinn, so Stegmüller. Wer die Natur oder einzelne Gegenstände in ihr nach Zwecken beurteile, sei von »nicht wissenschaftlichen Gründen« getrieben und habe sich entschlossen, »aus dem Forschungsbetrieb auszusteigen«.²⁶⁶ Stegmüller zieht aus der von ihm konstatierten »semantischen Trivialität über Teleologie« die Konsequenz, den Begriff der Teleologie letztlich ganz aufzugeben. Denn die »echte materiale Teleologie«²⁶⁷, die in zielintendiertem Verhalten aufgrund eines zwecksetzenden Willens vorhanden sei, ist nach Stegmüller gerade dadurch gekennzeichnet, dass sie nach dem Modell einer kausalen Erklärung beschrieben werden kann: Der Wille oder das Motiv bildet dabei die Ursache für die zu erklärende Handlung. Gerade die Fälle »echter materialer Teleologie« lassen sich nach Stegmüller also am besten der Kausalerklärung unterordnen. Wenn aber eine Kausalerklärung zur Beschreibung teleologischer Verhältnisse ausreicht, dann ist es nach Stegmüller nicht falsch, »den Begriff der echten Teleologie ganz fallenzulassen«²⁶⁸ und zu der Einsicht zu gelangen: »jeder Fall von echter Teleologie ist zugleich ein Fall von echter Kausalität«²⁶⁹. In gewissem Widerspruch steht dieses Ergebnis Stegmüllers allerdings zu seiner eigenen Analyse der Zweckmäßigkeit in der organischen Natur (u.a. unter dem Titel »Final gesteuerte Systeme oder teleologische Automatismen«), in der er sich von der Suche nach einer zwecksetzenden Instanz in der Natur distanzieret. Angesichts der weiten Verbreitung teleologischer Argumentationen in der Biologie steht Stegmüllers »Fallenlassen« des Begriffs der »echten Teleologie« außerdem in einer Spannung zu seinem selbst formulierten Ziel, die Wissenschaftssprache zunächst nur logisch zu rekonstruieren²⁷⁰.

Selbstwahrnehmung (Mangel) als Basis von Zwecken

In Erweiterung der in der Selbsterfahrung erlebten Zwecksetzung als Modell zum Verständnis der organischen Zweckmäßigkeit vertreten einige Autoren die Auffassung, Grundlage jeder Teleologie sei überhaupt die Selbstwahrnehmung von Zielen und Zwecken. Bei R. Löw heißt es 1980: »Die Zwecke des Lebens erfahren wir zuerst an uns selbst als Naturwesen und finden sie wieder in der organischen Natur, die sich damit uns als verständliche erschließt, die wir erkennen können.«²⁷¹ Ergänzend dazu er-

läutert er 1981 zusammen mit R. Spaemann: »Der Zugang zum Problem der Teleologie ist immer die eigene Handlungserfahrung, bzw. die Erfahrung von Begierde und Trieb. Interpretationen nicht-menschlichen Lebens sind immer Interpretationen vom Menschen aus.«²⁷²

Stützen kann sich eine solche Interpretation auch auf G.W. Hegel, der den Zweckbegriff ausgehend von dem subjektiven Gefühl des Mangels und ↑Bedürfnisses entwickelt: »Bedürfnis, Trieb sind die am nächsten liegenden Beispiele vom Zweck. Sie sind der gefühlte Widerspruch, der innerhalb des lebendigen Subjekts selbst stattfindet, und gehen in die Tätigkeit.«²⁷³ Das Angewiesensein auf die Umwelt ist nach Hegel für die Lebewesen so elementar, dass sie geradezu darüber bestimmt werden können: »Nur ein Lebendiges fühlt Mangel«²⁷⁴, der »Trieb« als Motivation für die Aktivität eines Lebewesens sei daher eine »Thätigkeit des Mangels«²⁷⁵.

Ein engagiertes Plädoyer für eine solche Interpretation der Teleologie gibt Mitte des 20. Jahrhunderts H. Jonas. Auch er will die organische Zweckmäßigkeit ausgehend von der Kompensation eines Mangels verstehen; die Zweckmäßigkeit beruhe auf dem für Lebewesen konstitutiven Streben nach Erhaltung und Fortpflanzung. Das innere Erleben eines Mangels, die »Dimension der Innerlichkeit« der Organismen, wird damit zum zentralen Aspekt der Teleologie: »Es gibt keinen Organismus ohne Teleologie; es gibt keine Teleologie ohne Innerlichkeit«²⁷⁶. Die Innerlichkeit der Lebewesen entsteht nach Jonas aus ihrem »Interesse« an Selbsterhaltung, das aufgrund ihres Charakters als offene Systeme, die auf einen Stoffwechsel und daher eine Stoffzufuhr von außen angewiesen sind, zu einer konstitutiven »Bedürftigkeit« führe (↑Bedürfnis). Jonas verbindet die Betonung der Kategorie der Innerlichkeit mit einer Kritik am Externalismus des Behaviorismus und der Kybernetik und plädiert für einen Internalismus zur Erklärung organischer Vorgänge: »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 gegebenen Gegenstände mit dem Charakter von Zielen (positiven oder negativen) und machen das Verhalten zweckgerichtet. [...] Das kybernetische Modell reduziert tierische Natur auf die zwei Faktoren der Wahrnehmung und Bewegung, während sie in Wirklichkeit aus der Triade Wahrnehmung, Bewegung und Gefühl zusammengesetzt ist.«²⁷⁷

Vorzüge und Nachteile des Handlungsmodells

Der große Vorzug der wissenschaftstheoretischen

Rekonstruktion des biologischen Zweckbegriffs ausgehend von dem Modell des intentionalen, zwecksetzenden Handelns liegt in seiner einfachen Lösung des angeblichen Paradoxons, dass in einer teleologischen Verknüpfung das Spätere (der Zweck oder das Ziel) auf das Frühere (den dorthin führenden Prozess) wirkt: Im Rahmen des Handlungsmodells lässt sich diese Verknüpfung problemlos so beschreiben, dass das Ziel, auf das die Handlung gerichtet ist, zwar gedanklich vorweggenommen wird, sich real aber doch erst nach dem Vollzug der Handlung einstellt.

Vielsprechend erscheint der handlungstheoretisch-mentalistiche Ansatz außerdem, weil er die Schwierigkeit zu lösen verspricht, wie ein noch nicht erreichter (oder auch gar nicht erreichbarer), aber angestrebter Zustand reale Ursache sein kann. Wird eine Intentionalität angenommen, ist es eben nicht das Ziel selbst, sondern seine Vorstellung, die als Ursache des Verhaltens wirkt. Die Erklärung des Verhaltens kann damit ausgehend von dem Kenntnisstand des sich verhaltenden Systems selbst erfolgen. Das Verhalten einer Fliege etwa, die um das Licht einer Lampe kreist und sich damit schadet, ist aus einer Theorie *ihrer* Ziele und Annahmen zu erklären, nicht daraus, was für die Fliege objektiv zweckmäßig wäre und den objektiven Gegebenheiten ihrer Umwelt entspricht. Zweifellos ist das Handlungsmodell also für bestimmte (verhaltens-) biologische Kontexte von Relevanz.

Für die meisten biologischen Verhältnisse, die außerhalb des verhaltensbiologischen Rahmens komplexer Organismen stehen, erweist sich die handlungstheoretische Rekonstruktion des Zweckbegriffs aber als gänzlich ungeeignet. Denn im physiologisch-biologischen Kontext werden Zwecke bevorzugt solchen Entitäten zugeschrieben, denen ein Wille, eine Absicht oder andere Instanzen der Zielantizipation fehlen. Häufig sind es nicht Organismen in ihrem Verhalten, sondern Organe in ihrer funktionalen Einbettung in einen Organismus, die als zweckmäßig beurteilt werden. Es erscheint daher unplausibel, das Modell des Handelns nach vorhergehenden Motiven als das allgemeine Paradigma der organischen Teleologie anzusehen. Organe, Zellen und physiologische Systeme haben keine inneren Zustände, die strukturiert sind wie menschliche Wünsche und Annahmen.

Das Verhältnis von Zweck und dorthin führendem Prozess kann in den biologisch-physiologischen Fällen also nicht nach dem Modell einer mentalen Antizipation und späteren Realisation erfolgen, und das Problem der »Rückwärtsverursachung« (»backward causation«) muss daher auf andere Weise gelöst werden. Postuliert wird auch in der Biologie keine tat-

sächliche, in der Verursachung des Prozesses liegende Rückwirkung – der Rückwärtsbezug liegt vielmehr in der Beurteilung des Prozesses. Es handelt sich mit anderen Worten um eine *epistemologische Priorität* des Zielzustandes (der Wirkung) gegenüber dem zu ihm führenden Prozess (der Ursache) (Beckner 1959: »epistemological priority of knowledge of the goal in relation to the content of the explanation«²⁷⁸). In ein Erklärungsschema gebracht, ist der Zielzustand dasjenige, das als das Erklärende (Explanans) fungiert; der Prozess bildet dagegen das Zu-Erklärende (Explanandum). Ein nach Zwecken beurteilter Prozess wird ausgehend vom Endzustand des Prozesses konzipiert. Mit dieser bevorzugten Aufmerksamkeit auf das Ende eines Prozesses ist allerdings nicht behauptet, dass der Endzustand auf den ihn kausal hervorruhenden Prozess zurückwirkt.

Sinnvoll ist es also, zwischen der Zwecksetzung aufgrund eines Willens, einer Intentionalität oder eines Bewusstseins auf der einen Seite und einer zweckmäßigen Organisation eines Gegenstandes auf der anderen Seite zu unterscheiden. Es ist aber nicht sinnvoll, diese Unterscheidung am Begriff der Teleologie oder Zweckmäßigkeit festzumachen. Die semantische Verbindung des Zweckbegriffs zum Bedeutungsfeld von Organismen als Naturgegenständen ist mindestens ebenso stark wie die zum Menschen als intentional handelndes Subjekt. Ebenso einseitig wie die Festlegung der »echten materialen Teleologie« auf das zwecksetzende Handeln erscheint es daher, die Teleologieinterpretation, die auf eine Absicht oder einen Willen verweist, um ein Geschehen zu erklären, mit W. Windelband (1914) die »falsche und schiefe Teleologie« zu nennen.²⁷⁹ Die wahre Teleologie ist für Windelband jene Teleologie der organischen Natur, die auch Organismen ohne Bewusstsein zugeschrieben werden kann. Mit Kant will Windelband diese echte Teleologie durch Zugrundelegung eines organischen Ganzen, in dem die Teile durch das Ganze bedingt sind, deuten, kurz: durch das Modell der »reziproken Abhängigkeit des Ganzen und der Teile«.²⁸⁰

Zweckmäßigkeit und Zielstrebigkeit

In der deutschen Sprache stehen verschiedene Ausdrücke zur Bezeichnung der Teleologie des Organischen zur Verfügung. »Zweckmäßigkeit« ist der in der philosophischen Tradition geläufigste Titel für eine teleologisch beurteilte Verrichtung oder Einrichtung. Um die Assoziation der Intentionalität oder des Bewusstseins mit dem Konzept der organischen Teleologie zu vermeiden, schlägt der Entwicklungsbiologe K.E. von Baer 1866 vor, im biologischen Fall statt

1. Ist das Ziel erreicht, so ist der Akt zu Ende; das Ziel bildet normalerweise den Abschluss des Aktes.
2. Wird das Ziel nicht erreicht, so wird der Akt in der Regel fortgesetzt.
3. Derartige Akte können variiert werden:
 - a) wenn das Ziel mittels einer Methode nicht erreicht wird, können andere Methoden angewandt werden;
 - b) wo das Ziel normalerweise durch eine Kombination von Methoden erreicht wird, kann Versagen einer Methode durch vermehrte Heranziehung anderer kompensiert werden.
4. Das gleiche Ziel kann auf verschiedenen Wegen und von verschiedenen Anfangspunkten her erreicht werden – der Endzustand ist konstanter als die Methoden, mit denen er erreicht wird.
5. Zielgerichtetes Verhalten wird von Bedingungen begrenzt, aber nicht durch solche bestimmt.

Tab. 307. Merkmale und »Regeln« »zielgerichteten Verhaltens« (aus Russell, E.S. (1945). *The Directiveness of Organic Activities*, dt. *Lenkende Kräfte des Organischen*, Bern 1947: 123).

von »Zweck« besser von *Ziel* oder *Zielstrebigkeit* zu sprechen. Von Baer argumentiert: »Der Begriff des Wortes »Ziel« ist ein mehr unbestimmter, der wegen dieser Unbestimmtheit den Zweck mit einschließen kann. Er setzt aber nicht, wie dieser, ein Bewußtsein voraus.«²⁸¹ 1876 stellt von Baer einander gegenüber: »Zweck ist eine gewollte Aufgabe, Ziel eine gegebene Richtung des Wirkens; Zweck ist ein Ausfluß der Freiheit, Ziel ein vorgeschriebener Erfolg, der auch durch Nothwendigkeit erreicht werden kann.«²⁸² Ähnlich lautende Begriffsbestimmungen finden sich bis in die Gegenwart. So schreibt F. Kleinmanns 1998: »Ziel ist der real mögliche zukünftige Zustand eines materiellen Systems als Endergebnis eines Geschehens. Der Zweck ist an eine Absicht und an die für die Realisierung notwendigen Mittel gebunden. Jeder Zweck ist zugleich ein Ziel, aber nicht jedem Ziel liegt ein Zweck zugrunde.«²⁸³

Auch andere Bedeutungsunterschiede lassen sich an dem Begriffspaar »Ziel« und »Zweck« festmachen: P. Baumanns bringt 1965 das Ziel mit einem »Vollzug persönlichen Strebens«, den Zweck dagegen mit einem »unpersönlichen Sachresultat des Strebens« in Verbindung.²⁸⁴ Hier sind also beide Begriffe auf ein intentionales Streben bezogen. Insgesamt kann bestritten werden, dass im heutigen Sprachgebrauch das Wort »Zielstrebigkeit« tatsächlich – wie von Baer und Kleinmann meinen – den Gedanken an ein Bewusstsein oder ein intentionales handelndes Agens

weniger nahe legt als die Zweckmäßigkeit. Genau umgekehrt sieht es z.B. F. Dessauer 1949: Für ihn bezeichnet gerade das Wort »Ziel« – im Gegensatz zu »Zweck« – die Unterstellung einer Intention und eines Bewusstseins.²⁸⁵ Trotzdem sind es nicht wenige im 20. Jahrhundert, die sich den Begriff der Zweckmäßigkeit nicht anders denken können als unter Voraussetzung eines Bewusstseins.

Parallel zu dem deutschen »Zweck« steht auch das englische »purpose« im Verdacht, eine Intentionalität vorauszusetzen. So empfiehlt W.E. Agar 1938, den Ausdruck »purposeful« für die *bewusste* Ausrichtung einer Handlung auf ein Ziel zu reservieren, und er stellt ihm das Wort »purposive« gegenüber, das auf eine solche gerichtete Handlung bezogen werden soll, bei der unentschieden bleibt, ob das Ziel in einem Bewusstsein präsent ist oder nicht.²⁸⁶

Zielgerichtete Tätigkeit

Zu einem Fachterminus entwickelt sich im 20. Jahrhundert der Ausdruck *zielgerichtete Tätigkeit* (engl. »goal-directed activity«). Die Formulierung erscheint seit den frühen 1920er Jahren, zunächst allerdings noch nicht im biologischen Kontext (Reininger 1922²⁸⁷; Schaxel 1926: »Erziehung ist eine zielgerichtete Tätigkeit«²⁸⁸; Grau 1928: »Arbeit hat [...] den Sinn der Lebenserhaltung; ist ernst und gewichtig zweckvolle und zielgerichtete Tätigkeit zur Gewinnung des für die Lebenserhaltung Notwendigen und Erwünschten«²⁸⁹). In den frühen 1930er Jahren wird der Ausdruck auch von Psychologen und Biologen verwendet und nimmt dabei zunehmend eine technische Bedeutung an (Argelander 1931: »im Laufe ihrer Entwicklung macht die Intelligenz aus dem ursprünglich ziellosen Betätigungsdrang eine zielgerichtete Aktivität«²⁹⁰; Young 1936: »A drive is a specific, goal-directed activity such as food-seeking or mate-seeking«²⁹¹).

Seit den 1920er Jahren erscheint auch der Ausdruck *zielgerichtetes Verhalten*, zunächst ebenfalls im Kontext der Psychologie (Bühler & Spielmann 1928: »An Stelle des Übergewichts von Bewältigungs- und Abwehrmaßnahmen aufs Geratewohl tritt im 2. Halbjahr [des Lebens eines menschlichen Säuglings] ein überwiegend zielgerichtetes Verhalten«²⁹²). Seit 1929 wird der Ausdruck für eine allgemeine physiologische Theorie des zielgerichteten Verhaltens verwendet (Katz 1929: »eine physiologische Theorie für zielgerichtetes Verhalten bei Mensch und Tier«²⁹³). In den 1930er Jahren etabliert sich der Ausdruck in einem technischen Sinne in ethologischen Schriften in Bezug auf Triebe bei Tieren, denen eine »Persistenz« zum Erreichen eines Ziels zugeschrieben wird

(Dembo 1930: »Zielgerichtetes Verhalten der Ratten«²⁹⁴; engl. Übers. 1931: »Goal-directed behavior of rats«²⁹⁵; Hamilton & Ellis 1933: »a drive, inferred from goal-directed behavior«²⁹⁶) (vgl. Abb. 576 und ↑Lernen: Abb. 279).

Zu einem zentralen Konzept wird der Begriff des zielgerichteten Verhaltens in einer Monografie E.S. Russells über »Lenkende Kräfte des Organischen« von 1945.²⁹⁷ Russell bemüht sich dabei um die Angabe genauer Kriterien zur Identifikation eines Verhaltens als zielgerichtet; die Aspekte der Hartnäckigkeit (»Persistenz«) in der Zielverfolgung und der Wahl verschiedener Methoden, die zum gleichen Ziel führen, spielen dabei eine wichtige Rolle (vgl. Tab. 307). Sowohl entwicklungsbiologische Vorgänge als auch Verhaltensprozesse fallen bei Russell in die Kategorie der zielgerichteten Aktivität. Dabei wird insbesondere ein Verhalten, das über kybernetische Mechanismen gesteuert wird, parallel zu Prozessen an technischen Einrichtungen, wie zielverfolgenden Raketen, analysiert. Im Rahmen des kybernetischen Paradigmas wird es zu einem Forschungsprogramm, ein beobachtbares Kriterium des Verhaltens zu ermitteln, mit Hilfe dessen das Moment der Zielgerichtetheit klar identifiziert werden kann.

Verschiedene Formen zielgerichteter Aktivität oder allgemein der *Zielgerichtetheit* lassen sich unterscheiden. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts ist es üblich, die Ontogenese eines Organismus, d.h. die ↑Entwicklung vom Keim zum fortpflanzungsfähigen Stadium, als *Zielstrebigkeit* zu interpretieren (von Baer 1866; s.o.).²⁹⁸ Zu unterscheiden ist davon eine *Zielverfolgung*, d.h. eine Bewegung eines Organismus, die auf ein äußeres Objekt gerichtet ist, z.B. eine bewegliche Beute (analog zur Zielverfolgung militärischer Geräte). Besonders für den letzteren Fall werden Mitte des 20. Jahrhunderts kybernetische Modelle der Steuerung und Regelung entworfen (↑Regulation).

Zielstrebigkeit und Zielverfolgung sind Eigenschaften einer Aktivität eines Organismus, im einen Fall einer auf die Veränderung des Organismus selbst bezogenen Aktivität, im anderen Fall einer auf die Umwelt bezogenen Aktivität, d.h. eines ↑Verhaltens. Nicht jede biologische Einrichtung, die einen biologischen Zweck erfüllt und insofern teleologisch beurteilt wird, muss aber in einer zweckmäßigen Aktivität bestehen. M. Beckner unterscheidet daher 1959 zwischen einer *Funktionalanalyse* und einer *teleologischen Erklärung*.²⁹⁹ Der Gegenstand der ersten ist danach eine Struktur, die auf ein biologisches Ziel (»biological end«) bezogen wird; teleologische Erklärungen haben es dagegen mit einer zweckmäßi-

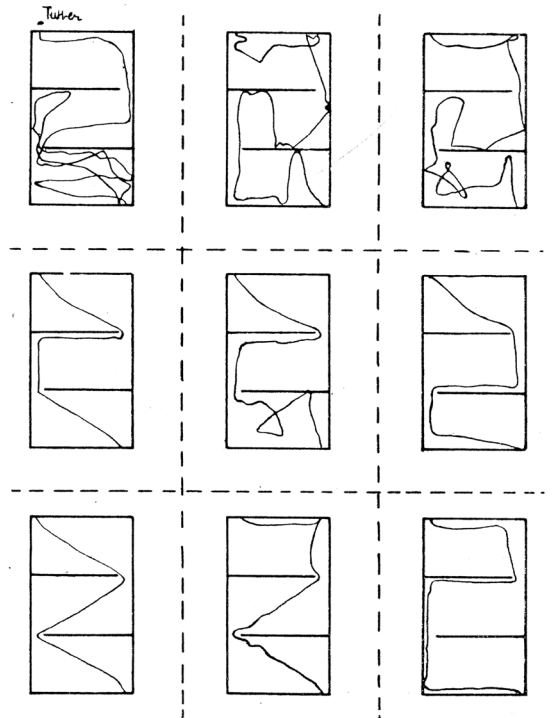


Abb. 576. Zielgerichtetes Verhalten von Ratten beim Versuch, an Futter zu gelangen. Dargestellt sind die Laufwege von drei Ratten in Versuchskäfigen zu drei verschiedenen Zeitpunkten: zu Versuchsbeginn ohne Kenntnis der örtlichen Verhältnisse (oben), nach dem Auffinden des Futters in einem zweiten Versuch (Mitte) und nach wiederholtem Finden des Futters (unten). Jeweils unten rechts im Bild befindet sich der Eingang zum Käfig, oben links das Futter; der direkte Weg zum Futter ist durch zwei Barrieren verstellt. Charakteristisch für eine Ratte, die den kürzesten Weg zum Futter nicht kennt, ist der »Knäuelweg« (oben); dieser wird bei Kenntnis der räumlichen Verhältnisse durch einen geradlinigen und zunehmend direkten Weg abgelöst (Mitte und unten) (aus Dembo, T. (1930). Zielgerichtetes Verhalten der Ratten in einer freien Situation. *Arch. néerl. physiol.* 15, 402-412: 407).

gen Aktivität (»purposive activity«) zu tun. Beckner erläutert dies v.a. anhand morphologischer Strukturen, die funktional sind, ohne eine zweckmäßige Aktivität darzustellen, weil sie in überhaupt keiner Aktivität bestehen. Beckner verwendet seine Terminologie allerdings selbst nicht konsequent, wenn er an anderer Stelle ein »teleologisches Konzept« als ein »funktionales Konzept« bestimmt.³⁰⁰

Eine ähnliche Unterscheidung schlägt E.-M. Engels 1982 vor.³⁰¹ Nach Engels' Differenzierung drückt *Zielstrebigkeit* einen »Bedingungs-zusammenhang« aus, der sich in kausalen Relationen explizieren lässt,

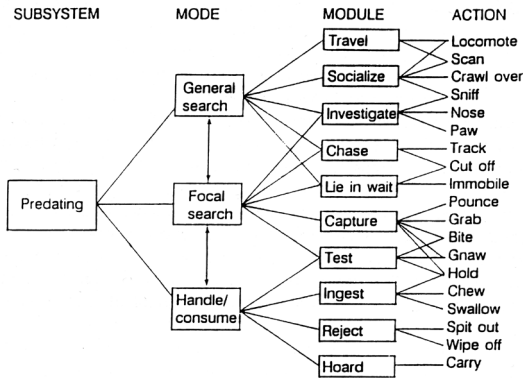


Abb. 577. Funktionalanalyse: Die Zuordnung von Bewegungseinheiten zu zunehmend integrativen Funktionseinheiten. Unterschieden werden (von rechts nach links) (1) die Ebene der Verhaltenseinheit oder Handlung (»action«), z.B. Schnüffeln, (2) die Ebene des Moduls (»module«), z.B. Untersuchen der Beute, (3) die Ebene des Modus (»mode«), z.B. Suche nach Beute, und schließlich (4) die Ebene des Subsystems des Verhaltenssystems, z.B. das Ernährungsverhalten (aus Timberlake, W. & Silva, K.M. (1995). *Appetitive behavior in ethology, psychology, and behavior systems*. In: Thompson, N.S. (ed.) (1995). *Behavioral Design (= Perspectives in Ethology, vol. 11), 211-253: 225*).

Zweckmäßigkeit meint dagegen einen »Relevanzzusammenhang«, für den dies nicht der Fall ist. Zielstrebigkeit (oder Zielgerichtetheit) kann dysfunktional sein, wie z.B. das Verhalten einer Schlange, die eine warme Glühbirne angreift. Die Zielgerichtetheit beschreibt hier also nicht ein Verhalten, das auf ein »biologisches Ziel« im Sinne Beckners ausgerichtet ist, sondern vielmehr das Vorliegen eines besonderen Mechanismus der Verhaltenssteuerung, z.B. einen Mechanismus der negativen Rückkopplung. Eine solche Zielgerichtetheit muss nicht immer biologisch funktional oder zweckmäßig sein.

Analog zur Unterscheidung von Zielstrebigkeit und Zweckmäßigkeit, die Engels trifft, kann in Bezug auf die Zweckmäßigkeit eines Organs für einen Organismus ein doppelter Sinn festgestellt werden: Ein Organ kann in sich zweckmäßig, im Sinne von angemessen für die ihm zugewiesene Aufgabe sein, und es kann für die Arbeitsweise des Organismus eine notwendige Funktion übernehmen.³⁰² Diese Unterscheidung lässt sich zurückführen auf die Differenzierung zwischen dem *Zweck für* etwas und dem *Zweck von* etwas, die sich bei Aristoteles findet.³⁰³ Diese Doppelung setzt die Trennung von konkretem Organ und der abstrakten Funktionsstelle dieses Organs im Zusammenhang des Organismus voraus. Im Vergleich zu anderen konkreten Organen ist das be-

treffende Organ angemessen für seine Funktionsstelle. Die Besetzung der Funktionsstelle wiederum ist notwendig für die Arbeitsweise des Organismus.

Funktionalanalysen

Im Gegensatz zu Analysen zielgerichteten Verhaltens bestehen **Funktionalanalysen** (auch: Funktionsanalysen) in nichts anderem als der Klärung der biologischen Bedeutung eines Merkmals oder eines Verhaltens eines Organismus. Der Ausdruck erscheint im Englischen seit den 1850er Jahren, zunächst in Diskussionen über Maschinen (Babbage 1852: »functional analysis«³⁰⁴, später auch in Bezug auf Organismen. H. Doherty verwendet den Ausdruck 1864 im Rahmen seiner *organischen Methode* (»organic method«) zur Analyse des Komplexes der Faktoren des Meeres (Doherty 1864: »structural and functional analysis«³⁰⁵). Regelmäßig erscheint der Ausdruck erst Ende des 19. Jahrhunderts im Englischen (Anonymus 1895: »a functional analysis of the tortoise brain«³⁰⁶) und seit Beginn des 20. Jahrhunderts im Deutschen (Erdmann 1910: »Funktionale Analyse der Beziehungen von Kern und Plasma«³⁰⁷).

Funktionalanalysen bestehen in der Gliederung eines komplexen Systems in kausale Komponenten, die einen bestimmten Beitrag zum Funktionieren des Systems leisten. In biologischen Funktionalanalysen kann ein betrachtetes Phänomen darüber hinaus in die funktionale Ordnung biologischer Prozesse insgesamt eingliedert werden. Es wird dabei herausgestellt, in welcher Hinsicht es übergeordneten biologischen Funktionen und letztlich den beiden höchsten, der Selbsterhaltung und der Fortpflanzung des Organismus, zuträglich ist (↑Funktion: Tab. 91). Innerhalb einer Funktionalanalyse kann nach einem Vorschlag W. Wimsatts von 1972 unterschieden werden zwischen *Funktionen*, die sich auf einer niederen (proximaten) Ebene eines teleologisch beurteilten Systems bewegen, und *Zwecken* (»purposes«), die dagegen die höhere (ultimate) Ebene betreffen.³⁰⁸ Ein Herz hat demnach z.B. die Funktion des Antriebs des Blutkreislaufs und den Zweck der Beförderung der Fitness eines Organismus durch seinen Beitrag zur Selbsterhaltung und vermittelt darüber letztlich zur Fortpflanzung dieses Organismus. Streng eingehalten wird diese Terminologie aber von kaum einem Autor: Auch der Beitrag eines Organs zum Überleben eines Organismus wird vielfach als seine »Funktion« bezeichnet.

Die Analyse zielgerichteten Verhaltens und die Funktionalanalyse sind weitgehend unabhängig voneinander. So muss der biologische Sinn einer Verhaltensweise, die nach einem Kriterium als zielver-

folgend (»goal-directed«) erkannt ist, nicht klar sein und kann fehlen, wie das Beispiel der Schlange verdeutlicht. Und auch umgekehrt muss ein Verhalten, das als funktional erkannt ist, nicht zielverfolgend im Sinne des Vorhandenseins eines besonderen Kriteriums sein. Viele Verhaltensweisen – v.a. die Reflexe, aber auch physiologisch bestimmte Vorgänge wie die Harnabgabe – sind starr ablaufende Prozesse, die kein Merkmal an sich haben, das sie als zielverfolgend identifizieren würde. Allein die Relation zu dem Organismus, von dem sie ausgehen, kann ihre Funktionalität erweisen. Trotz dieser logischen Unabhängigkeit sind zielverfolgende Verhaltensweisen aber oft gleichzeitig funktional im Sinne der Funktionalanalyse.

Funktionalität und Kausalität

Weil die gleiche Funktion materiell und kausal unterschiedlich realisiert sein kann, ist eine Funktionsanalyse weitgehend unabhängig von einer kausalen Analyse. Häufig ist die Funktionszuschreibung auch gegenüber der genauen Kenntnis der Mechanismen und kausalen Wege ihrer Realisierung vorgängig. Bezüglich dieser Unabhängigkeit und Vorgängigkeit der funktionalen Analyse gegenüber der kausalen verhält es sich mit vielen biologischen Grundbegriffen ähnlich wie mit manchen mentalen und sozialen Begriffen der Geistes- und Sozialwissenschaften. Dem, was funktional oder mental eine Einheit bildet, entspricht auf einer physischen Ebene oft nur eine Aufzählung disjunkter Elemente (Fodor 1974: »interesting generalizations [...] can often be made, about events whose physical descriptions have nothing in common«).³⁰⁹ In einem einfachen Beispiel: Die ökonomische Transaktion eines Zahlungssaktes bildet trotz der Vielfalt seiner möglichen Erscheinungsformen (»Mechanismen«): Tausch, Bargeld, Überweisung etc. einen einheitlichen Akt, eben weil er funktional identifiziert wird, d.h. weil er eine einheitliche Systemstelle in der Organisation des ökonomischen Teilsystems der Gesellschaft einnimmt.³¹⁰

Der *locus classicus* für die These der Unabhängigkeit der mentalen und sozialen Gründe von den kausalen Ursachen ist der Bericht Platons von dem verurteilten und im Kerker über die Gründe seiner Situation sinnierenden Sokrates: Sokrates fragt sich, was die »wahren Ursachen« seines Eingesperrtseins seien und verwirft die (materialistische) Antwort, dass es seine Sehnen und Knochen seien, die ihn dorthin gebracht hätten und deshalb auch die Ursache seines Schicksals seien. Denn: »dergleichen Ursachen zu nennen ist gar zu wunderlich«³¹¹; die Knochen und Sehnen bildeten lediglich eine Voraussetzung dafür,

dass die wahre Ursache, nämlich der Schiedsspruch der Athener und Sokrates' Einsicht in dessen Gerechtigkeit, Ursache sein könne. Die weitere Reflexion führt Sokrates zu der erkenntnistheoretischen Einsicht, er müsse von einem direkten Gegenstandsbezug absehen und stattdessen »zu den Gedanken [s] eine Zuflucht nehmen und in diesen das wahre Wesen der Dinge anschauen«.³¹²

Die fehlende eindeutige Abbildbarkeit biologisch-funktionaler Beschreibungen auf physikalisch-kausale analysiert U. Krohs 2004 als das Vorliegen von zwei Beschreibungsmodellen: »konservativer Modelle«, für die die Erhaltungssätze der Physik gelten, und »nicht-konservativer Modelle«, für die diese nicht gelten. In den für die Biologie kennzeichnenden »nicht-konservativen Modellen« kann eine Entität unabhängig von ihrem Wandel in Form und Stoff als gleichbleibende identifiziert werden, z.B. bleibt ein Organismus in seiner Entwicklung oder ein Informationsgehalt, der der Kommunikation in einem Körper oder zwischen Organismen dient, der gleiche, auch wenn er in materiell und energetisch sehr unterschiedlichen Zuständen realisiert ist (↑Funktion; Information).³¹³

Teleologie als »asylum ignorantiae«

Viele Autoren sehen das Verhältnis zwischen funktional- und Kausalanalysen allerdings nicht als eine weitgehende Unabhängigkeit, sondern vielmehr als eine Substitution: Durch den wissenschaftlichen Fortschritt würden anfängliche funktionale Beurteilungen durch kausale Mechanismen ersetzt und damit werde die funktionale Beurteilung überflüssig. So schreibt der Biologiehistoriker E. Nordenskiöld 1924: »wo aber die Notwendigkeit nachgewiesen ist, bleibt für die Zweckmäßigkeit kein Raum mehr«.³¹⁴ Teleologische Beurteilungen seien in kausal vollständig beschriebenen Systemen also nicht mehr notwendig. In die gleiche Richtung weist die Bemerkung des Biologen M. Hartmann von 1936, die Zweckbeurteilung liefere allein »heuristische Begriffe«, die zur Kennzeichnung einer Problemstellung dienten, aber keine Problemlösung liefern könnten; sie würden zwar die Kausalforschung vorbereiten und ermöglichen deren Fortschreiten. Durch eben diesen Fortschritt würden sie aber schließlich »ausgeschieden und durch rein kausale, Ganzheit wirklich konstituierende Begriffe ersetzt«.³¹⁵ Auch Hartmanns Namensvetter, der Philosoph N. Hartmann, ist 1950 der Auffassung, allein mit dem »Recht unseres Nichtwissens«³¹⁶ der besonderen Gesetze des Organismus sei es uns erlaubt, ihn nach Zwecken zu beurteilen. Der Fortschritt der Wissenschaft bestehe in einem steti-

gen Verdrängen der Teleologie auch aus der Biologie. Hartmann nennt es ein »langsam fortschreitendes Ersetzen durch konstitutiv-kategoriale Momente«.³¹⁷ Für den Bereich der Natur bilde die finale Betrachtungsweise nichts als ein »asylum ignorantiae«.³¹⁸ In eine ähnliche Richtung weist 1965 auch H. Lehman, indem er feststellt, Funktionsaussagen würden in erster Linie in frühen Stadien der Erforschung eines Gegenstandes formuliert und später ersetzt (»Function statements are used at early stages of biological inquiry before (mathematical) functional relationships have been discovered«).³¹⁹ Für den Biophilosophen A. Rosenberg hat die Teleologie 1985 einen nur pragmatischen Wert in der Biologie, insofern sie einen verkürzenden Ausdruck von komplexem Geschehen ermögliche. Die vermeintliche methodologische Autonomie der Biologie, die auf der Teleologie beruht, ergebe sich also allein aus einer praktischen Überlegung: »the provision of complete nonteleological explanations of teleological phenomena are practically unavoidable«.³²⁰ Daher schließt er, die Teleologie sei allein aus kontingenten pragmatischen, nicht aber aus theoretischen Gründen unvermeidlich (»Teleology is unavoidable in biology for contingent and nonconceptual reasons«).³²¹ Ein vollständig in physikalisch-chemischen Termini beschriebener Organismus müsste also nur aus Gründen der Übersicht mittels funktionaler Begriffe beschrieben werden.

Diese Relativierung der Zweckbeurteilungen auf einen jeweiligen Forschungsstand oder eine aus allein pragmatischen Gründen sinnvolle Perspektive erfolgt nicht selten unter Berufung auf Kants Einschränkung der Teleologie auf ein »regulatives Prinzip« (s.o.). Der von Kant herausgestellte subjektive und bloß reflektierende Charakter der teleologischen Beurteilung darf aber nicht in der Weise missverstanden werden, dass dieser Beurteilungsform eine bloß vorläufige und im Verlauf der empirischen Forschung obsolet werdende Einstellung gegenüber einem Gegenstand darstellt. Nach Kant ist es vielmehr so, dass die teleologische Beurteilung überhaupt erst den Gegenstand der Beurteilung konstituiert, und dies vermag auch jeder Forschungsfortschritt nicht zu ändern. Ohne eine teleologische Beurteilung lägen nur beziehungslos nebeneinander bestehende Kausalketten vor. In kantischer Perspektive ist es also naheliegend, mit R. Kroner (1913) die teleologische Beurteilung so zu verstehen, »daß keine andere Methode oder Denkform fähig wäre, ihre Stelle einzunehmen«.³²²

Gegen die Behauptung M. Hartmanns, H. Lehmans und anderen, Funktionalaussagen fänden sich v.a. in frühen Stadien der Erforschung eines Gegenstandes und würden später durch kausale und mathe-

matisch untermauerte Erklärungen ersetzt, kann für die Biologie gerade umgekehrt festgehalten werden, dass mit dem Verständnis der kausalen Prozesse im Organismus auch die Rechtfertigung seiner teleologischen Beurteilung sich festigt. Trotz der immer genaueren Kenntnisse der Wirkungsweise von physiologischen Prozessen wird nicht darauf verzichtet, diese funktional zu beschreiben. Auch für diesen Zusammenhang argumentieren viele Autoren, z.B. 1933 G. Wolff: »Je genaueren Einblick wir in den physikalisch-chemischen Zusammenhang der Vorgänge gewinnen, um so deutlicher wird das Zweckmäßige, um so notwendiger der Zwang zu teleologischer Auffassung«.³²³ K.E. Rothschuh bezeichnet die funktionale Ordnung eines Organismus, d.h. das Beziehungsgefüge aus wechselseitig einander dienenden, also füreinander funktionalen Teilen, als *Bionomie* (↑Biologie) und ist 1959 der Ansicht, »daß wir die bionome Seite der Lebensvorgänge gerade an jenen Prozessen am eindeutigsten erkennen, deren Kausalität am besten durchforscht ist«.³²⁴ Ganz im Gegensatz zu der Vorstellung, die teleologische Beurteilung sei nur ein Lückenbüßer für das unvollständige kausale Verständnis, argumentiert Rothschuh dafür, dass die kausale Analyse der teleologischen Beurteilung zuarbeitet: »Wir erkennen vielfach erst die Bedeutung eines Geschehens vollständig und zuverlässig, wenn es kausal aufgeklärt wurde«.³²⁵ Auch manche englischsprachige Autoren schließen sich einer solchen Einschätzung an (Baublys 1975: »Functional ascriptions are least problematic when the causal links are most evident«³²⁶).

Die Aufgabe der teleologischen Beurteilung bewegt sich damit nicht auf der Ebene, auf der die kausale Erklärung steht. Es besteht in keiner Hinsicht eine Konkurrenz von kausaler und teleologischer Perspektive. Vielmehr hängt es vom Kontext der Fragestellung und der gewählten Beschreibung ab, welche der beiden Perspektiven als relevant anzusehen ist. Wiederholt ist das Verhältnis von kausaler Erklärung und teleologischer Beurteilung daher als eine *Komplementarität* beschrieben worden. Bei N. Bohr, der diese Beschreibung 1933 vorschlägt³²⁷, beruht die Komplementarität darauf, dass die biologische (funktionale) und die physikalische (kausale) Beschreibung eines Organismus nicht gleichzeitig durchgeführt werden könne, weil der Organismus für die physikalische Beschreibung zerstört werden müsste und er damit seine biologischen Eigenschaften verlieren würde. In der Komplementarität von kausaler Bestimmung und teleologischer Beurteilung handelt es sich aber um eine andere Form der Komplementarität als der zwischen Teilchen- und

Wellenbeschreibung eines Gegenstandes der Physik. Bohr betrachtet zwar auch diese Komplementarität, analog zur physikalischen, als Ergänzungsverhältnis von zwei Beschreibungen, die nicht gleichzeitig durchführbar sind. Im biologischen Fall können die beiden Beschreibungen aber zeitlich nacheinander erfolgen (bei zwei verschiedenen Organismen einer Art) und anschließend gleichzeitig auf den gleichen Gegenstand (einen Organismus dieser Art) bezogen werden.³²⁸ Die biologische Komplementarität von teleologischer und kausaler Beschreibung ist also von dem physikalischen Welle-Teilchen-Dualismus unterschieden, insofern kein Ausschlussverhältnis zwischen den beiden Perspektiven besteht. Gemeinsam ist der biologischen und physikalischen Komplementarität aber wiederum ihr gegenstandskonstitutiver Charakter: Sie definieren Typen von Objekten auf der Grundlage von zwei methodologisch verbundenen, aber unterschiedenen Perspektiven. Die biologische Komplementarität von Kausalität und Teleologie ist also ein Ergänzungsverhältnis von zwei methodisch differenzierten Ansätzen, die erst zusammen den Gegenstand des Organismus ergeben. In jüngerer Zeit wird die Komplementarität von Kausalität und Teleologie von einigen Autoren in genau dieser Weise eines Ergänzungsverhältnisses verstanden (Asma 1996: »Organismic teleology is not dichotomous opposed to mechanism, it is a complementary aspect of material systems«³²⁹).

In der Konsequenz dieses komplementären Verhältnisses von Kausalität und Teleologie ist die biologische Teleologie auch nicht unbedingt von erfolgreichen reduktionistischen Projekten auf kausaler Ebene tangiert. Selbst wenn ein reduktionistisches Programm erfolgreich verläuft (z.B. die Reduktion der klassischen Genetik auf die molekulare), ist die teleologische Beschreibung damit nicht aufgehoben (aber eventuell verschoben).

Heuristik der Zweckbeurteilung

Bei allem Streit um Status und Wert der Teleologie in der Biologie besteht noch der breiteste Konsens darüber, dass Zweckbegriffe zumindest über einen heuristischen Wert verfügen, indem mit ihrer Hilfe Hypothesen zur mechanistischen Erklärung eines organischen Prozesses generiert werden können. D.B. Resnik gibt 1995 darüber hinaus einen systematischen Überblick und nennt vier Verwendungsweisen von funktionalen Aussagen in der Biologie: 1. als Hintergrundannahmen, die Forschungsprobleme hervorbringen, 2. als Teil von Forschungsproblemen, 3. als Rahmen zur Entwicklung allgemeiner Theorien und 4. als Heuristik zur Generierung von Hypothe-

sen.³³⁰ Nach dieser Aufzählung spielen funktionale Begriffe eher im Prozess der wissenschaftlichen Entdeckung als in der Bestätigung und Erklärung von wissenschaftlichen Aussagen eine Rolle. Gänzlich unberücksichtigt ist in der Darstellung Resniks die konstitutionstheoretische Rolle der Teleologie für die Identifikation und Auszeichnung der Gegenstände der Biologie.

Resnik veranschaulicht seine Auffassung über die Bedeutung funktionaler Aussagen für die biologischen Forschungsprogramme durch historische Beispiele. Das auch von anderen Autoren am meisten diskutierte Beispiel ist dabei die Entdeckung der Funktionsweise des Blutkreislaufs durch W. Harvey, die durch die Hintergrundannahme befördert wird, dass das Herz eine Funktion hat. Denn nur die Annahme der Funktionalität des Herzens ließ die Widersprüche zwischen den alten Vorstellungen des römischen Arztes Galen vom Mechanismus des Blutkreislaufs und frühneuzeitlichen Untersuchungsergebnissen A. Vesals und W. Fabricius' klar ersichtlich erscheinen: Galens These, nach der das Blut sich in den Adern in beiden Richtungen bewegt und durch Poren im Septum von der rechten in die linke Herzkammer gelangt, wird durch Vesals Vivisektionsexperimente, die in dem Herzseptum keine Poren nachweisen können, und durch Fabricius' Untersuchungen, die zeigen, dass die Venen einseitig ausgerichtete Klappen besitzen, fragwürdig – wenn vorausgesetzt wird, dass diese Strukturen und das Herz insgesamt eine Funktion für den Körper besitzt. Hätte das Herz keine Funktion, dann würde kein Erklärungsbedarf dafür entstehen, wie das Herz arbeitet, wenn es keine Poren im Septum hat und wenn die Bewegung des Blutes in den Venen in nur einer Richtung erfolgt. Die Unterstellung einer Funktion wirkt hier gleich in jeder der vier von Resnik unterschiedenen Hinsichten: Sie liefert den Hintergrund eines Forschungsprogramms (der Organismus ist ein funktional geordnetes System); sie stellt ein spezielles Forschungsproblem (Suche nach der Funktion des Herzens); sie gibt einen Rahmen möglicher Antworten (das Herz wirkt im Hinblick auf die Erhaltung der anderen Organe des Organismus) und sie erweist sich als heuristisch fruchtbar. Insgesamt hilft sie somit, den tatsächlichen Mechanismus der Wirkung des Herzens aufzuspüren.

Ähnliche Beispiele lassen sich aus allen Bereichen der Biologie anführen, z.B. aus der Genetik: Die Hintergrundannahme, dass die Funktion der Nukleinsäuren die Speicherung und Übermittlung von genetischer Information ist, hat unmittelbaren Einfluss auf die Entwicklung von Modellen der Struktur der

»Der Begriff des Organismus ist ein wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter, ohne den Gedanken des Zwecks unfassbarer und undenkbarer Begriff« (Liebmann 1899, 236).

»Die Organismen sind nur kausal und teleologisch zugleich begrifflich« (Reinke 1901/11, 93).

»[M]an muß diese Wissenschaft [die Biologie] 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« (Rickert 1896-1902/1929, 412).

»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« (Bertalanffy 1928, 77).

»[Zweckmäßigkeit ist] eine Eigenschaft, die keinem leblosen Körper innewohnt und keinem lebenden Körper fehlt« (Wolff 1933, 19).

»[E]ine der grundlegenden Eigenschaften [...], die ausnahmslos alle Lebewesen kennzeichnen: Objekte zu sein, die mit einem Plan ausgestattet sind, den sie gleichzeitig in ihrer Struktur darstellen und in ihren Leistungen ausführen [... gilt es,] als für die Definition der Lebewesen wesentlich anzuerkennen« (Monod 1970, 27).

»[T]here is an irreducible teleological element in biology« (Ruse 1973, 195).

»[O]hne Teleologie, welche Art auch immer, kann man Organismen nicht bestimmen« (Gutmann 1989, 62).

»[T]he goal of accounting for ›Nature's purposes‹ is arguably the most important foundational issue in the philosophy of biology« (Allen, Bekoff & Lauder 1998, 2).

»[A]ccording to the identificatory account of teleology, the notion of organism itself is dependent on teleology, so that a non-teleological consideration of such objects could only identify them as complexly built aggregates of matter [...] teleology provides the objects of biological science« (Quarfood 2006, 743).

DNA. Denn unter der Voraussetzung dieser Funktion sind nur solche Modelle akzeptabel, nach denen eine Selbstreplikation möglich ist, wie z.B. das Doppelhelixmodell von Watson und Crick.

Die heuristische Rolle funktionaler Annahmen ist für die Biologie also unstrittig. Fraglich ist aber, ob diese Rolle die wesentliche ist. Im Anschluss an Kants Lehre der Naturteleologie liegt es nahe, andere Rollen für noch wichtiger zu halten. Kant thematisiert die Teleologie in erster Linie nicht als ein Verfahren zum Auffinden von Theorien über einen Gegenstand, sondern zur anfänglichen Identifikation oder Ausgliederung dieses Gegenstandes. Einige Kant-Interpreten streichen diese wichtige Rolle der Teleologie heraus. So schreibt R. Spaemann 1978, es sei »eine ungenügende Rekonstruktion der These Kants, wenn man sagt, Teleologie sei für ihn nur ein heuristisches Prinzip für die Kausalforschung«. ³³¹ B. Grünwald behauptet 1996, der Funktionalanalyse eine bloß heuristische und gegenüber der kausalen Beschreibung vorläufige Rolle zuzuschreiben, hieße, »den wissenschaftlichen Sinn der Funktionalanalyse gründlich zu verkennen«. ³³² Denn die Funktionalanalyse habe über die heuristische Funktion hinaus eine grundlegende »systematische Funktion«, die darin bestehe, »die Einheit des organischen Ganzen als eines sich selbst erhaltenden Systems von Einzelmerkmalen« zu begründen. ³³³ In die gleiche Richtung weisend formuliert M. Quarfood 2006, die Teleologie sei eine Bedingung für die Verfügbarkeit biologischer Objekte: »Not only is teleology a heuristic guide, it is also a condition for the availability of biological objects. Teleology serves what might be called an identificatory function, enabling us to access a special class of objects to be studied«. ³³⁴

Der Zweckbegriff als Methodenbegriff

Dieser Argumentation folgend sollte der biologische Zweckbegriff also nicht der Heuristik, sondern eher der *Methodik* der Biologie als spezieller Wissenschaft zugeordnet werden. Demzufolge wird über eine teleologische Beurteilung nicht nur eine unter mehreren möglichen Richtungen zur Formulierung von Hypothesen auf dem Weg der Erforschung eines Gegenstandes angegeben, sondern über die Teleologie wird vielmehr das auf eine Sache bezogene Wissen organisiert, indem sie die Ausgliederung einer besonderen Klasse von Gegenständen ermöglicht. In diesem Verständnis ist der Zweckbegriff das entscheidende Mittel zur Bestimmung des Begriffs des ↑*Organismus*, und er ermöglicht auf diese Weise die Einführung und Ausweisung einer methodisch begründeten Grenze innerhalb der Natur: der Grenze

zwischen Organischem und Anorganischem, zwischen Belebtem und Unbelebtem. Die Ausweisung und Begründung dieser Grenze ist die Leistung einer Methodik, und keiner Heuristik. Der Sache nach lässt sich diese Einsicht auf Kant zurückführen, und so wird sie auch von manchen Neukantianern seit Ende des 19. Jahrhunderts formuliert, z.B. 1899 von O. Liebmann: »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«³³⁵ (vgl. Tab. 308).³³⁶

Teleologische Gegenstandsbestimmung

Die teleologischen Aspekte biologischer Systematisierungen zeigen sich sowohl auf der Ebene der Teile als auch des Ganzen eines Organismus (als Einheit von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen). Auf der Ebene der Teile zeigt sie sich am deutlichsten in der Art der Bildung der Begriffe für die organischen Komponenten. Die Teile von Organismen werden nämlich oft unter Bezug auf ihre Wirkung auf andere Teile benannt (wie schon Aristoteles bemerkt: s.o.; vgl. auch Woodger 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«³³⁷). Teleologische Elemente sind daher bereits in der Beschreibungssprache verankert, in der Organismen biologisch in ihre Komponenten zerlegt werden. Oder, wie es M. Beckner 1959 formuliert, die Aktivitäten der Teile biologischer Systeme werden unter Bezug auf die Leistungen des Gesamtsystems beschrieben (»[W]e 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«).³³⁸

Am stärksten ausgeprägt ist diese Art der Beschreibung (und Identifikation) von Komponenten eines Systems über ihren Beitrag zur Leistung des Gesamtsystems in der Konzipierung des ↑*Verhaltens* von Organismen. Teleologische Begriffe liefern allererst die basale Klassifikation von Verhaltensweisen. Was ein Fluchtverhalten ist und was ein Nahrungsaufnahmeverhalten ist, lässt sich über eine rein physikalische Beschreibung nicht als eine einheitliche Klasse bestimmen. Physikalisch wäre es eine bloße Aufzählung von Muskelkontraktionen, die sich aber nicht mit einem gemeinsamen Index für einen Verhaltenstyp zusammenfassen lassen. Das z.B. allen Akten eines Beutefangs Gemeinsame lässt sich nicht dadurch bestimmen, dass die Mechanismen dieser

Verhaltensweisen untersucht werden. Es ist der Effekt für den Räuber, der die Einheitlichkeit der Kategorie begründet. Die Funktionalität des Verhaltens ist also supervenient gegenüber seiner physikalischen Basis: Gleiche physikalische Prozesse stellen das gleiche Verhalten dar; aber das gleiche Verhalten (als funktional bestimmte Kategorie) kann über verschiedene physikalische Abläufe realisiert werden.

Nicht nur ethologische, auch viele morphologisch-physiologische Begriffe sind ausgehend von teleologischen Bezügen definiert. Dies gilt z.B. für innere Organe wie Herz, Niere, Lunge und Magen: Was sie sind, ist durch ihre Leistung bestimmt, nicht durch ihre strukturellen Eigenheiten oder die Art ihrer Entstehung.

Zweckmäßigkeit und Wechselseitigkeit

In der aktuellen Debatte wird im Anschluss an Kants Teleologie des Organischen eine Auffassung verteidigt, nach der die biologische Zweckmäßigkeit eng mit dem Begriff des ↑Organismus verbunden ist. Zwecke oder zumindest ↑Funktionen lassen sich demnach den wechselseitig voneinander abhängigen Teilen eines organisierten Systems zuschreiben.³³⁹ Als Funktionen gelten die von einem Teil des Systems (Struktur oder Prozess) ausgehenden *Wirkungen*, die auf diesen Teil zurückwirken, weil er in das Gefüge von sich wechselseitig bedingenden Teilen eingegliedert ist. Über die Rückwirkung wird der fortgesetzte Bestand des betreffenden Teils, von dem seine als Funktion zu deutende Wirkung ausgeht, selbst erst möglich. Ohne seine Wirkung des Blutantriebs wäre beispielsweise die fortgesetzte Aktivität eines Herzens (und der Fortbestand des Herzens in seiner körperlichen Integrität selbst) nicht möglich, weil es für seine eigene Existenz auf ein System anderer Organe angewiesen ist, die z.B. zur Versorgung des Blutes mit Sauerstoff und Nährstoffen beitragen, die aber in ihrer Existenz selbst wiederum von der Aktivität des Herzens abhängen. Zwecke und Funktionen werden also den Teilen eines Organismus zuerkannt, die zu seinen anderen Teilen im Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit (oder auch nur der wechselseitigen Zuträglichkeit) stehen, z.B. Herzen, Nieren und Enzymen. Die Wechselseitigkeit der Wirkungen und Abhängigkeiten ist es dabei, die die teleologische Sprache rechtfertigt. Denn von besonderer Bedeutung ist die teleologische Perspektive, d.h. die Konzipierung und Identifikation eines Teils ausgehend von seiner Wirkung, wenn es diese Wirkung ist, über die ein Teil seinen eigenen Fortbestand sichert.

In dieser Perspektive wird das Zweckschema dem Kausalschema nicht entgegengesetzt; ein Zweck kann

damit als eine Wirkung bestimmt werden, die für die Vielfalt der Ursachen eine Ordnungsfunktion liefert. Zwecke ermöglichen es, in Kausalprozesse eine Struktur einzuführen, die den kausalen Wechselwirkungen zwischen den Teilen eines Ganzen eine Ordnung geben. Insofern hat der Zweckbegriff eine ähnliche Funktion wie der traditionelle Substanzbegriff: Er liefert einen Bezugspunkt, der es erlaubt, Prozesse zu Einheiten zusammenzufassen. Im Gegensatz zum Kausalschema, das Prozesse nach zwei Seiten, denen der Ursache und Wirkung gliedert, und in bezug auf beide Seiten eine Offenheit zulässt, wird im Zweckschema eine einseitige Invarianz gesetzt: Auf der Seite der Ursachen sind einige Prozessglieder dadurch miteinander vergleichbar und äquivalent, dass sie zur gleichen Wirkung führen, die dann als der gleiche (invariante) Zweck bestimmt ist. Die Ursachen sind auf diese Weise als Mittel für die Realisierung des einen Zwecks interpretierbar. Nach N. Luhmann geht es in einer systemtheoretischen Funktionalanalyse um »die Feststellung der funktionalen Äquivalenz mehrerer möglicher Ursachen unter dem Gesichtspunkt einer problematischen Wirkung.«³⁴⁰ Der Zweckbegriff erlaubt es also, eine (komplex bedingte) Wirkung in einem System auszuzeichnen und eine Vielzahl anderer Wirkungen als für das betrachtete System irrelevant zu vernachlässigen.

Biologen beschreiben diese Rolle der funktionalen Beurteilung auch als *Erklärung*. So formuliert L. Plate 1913: »Sobald der Naturforscher den Zweck eines Organs erkannt hat, fühlt er sich befriedigt, denn eine solche Erkenntnis hat einen erklärenden Charakter. Wenn wir ein Gebilde als ein Auge erkannt haben, verstehen wir z.B. die Anordnung seiner Teile.«³⁴¹

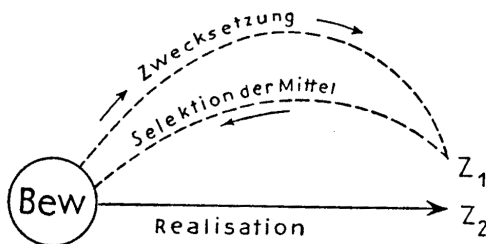


Abb. 578. Zweckmäßigkeit nach dem Modell der Zielsetzung. Die Zielsetzung vollzieht sich in drei Etappen: »1. Akt: Setzung des Zweckes im Bewußtsein mit Überspringung des Zeitflusses, als Antizipation des Künftigen; 2. Akt: Selektion der Mittel vom gesetzten Zweck aus im Bewußtsein (rückläufige Determination); 3. Akt: Realisation durch die Reihe der selektierten Mittel; rechtläufiger Realprozeß außerhalb des Bewußtseins« (aus Hartmann, N. (1951). *Teleologisches Denken*: 69).

Zweckbegriff und Organismus

In der teleologischen Beurteilung eines Teils eines Organismus wird er in Relation zu den anderen Teilen bestimmt. Der Zweckbegriff hat damit in diesem Verständnis seinen wissenschaftstheoretischen Ort in einer Theorie von Systemen aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, kurz von ↑Organisationen. Indem einem Gegenstand ein Zweck zugewiesen wird, wird er in ein teleologisch beurteiltes, dem Schema einer wechselseitigen Abhängigkeit von Kausalprozessen folgendes, also eine »Organisation« aufweisendes System eingegliedert.

Von Relevanz ist die Teleologie dabei nicht nur auf der Ebene der Teile, die funktional beschrieben oder identifiziert werden (s.o.), sondern auch auf der Ebene des ganzen Systems. Denn die Identitätsbedingungen des Systems werden erst durch die teleologische Perspektive spezifiziert. Ein organisiertes System wie ein Organismus (oder ein Ökosystem) existiert nicht als bestimmter physischer Körper mit einer definierten Materie und Form, sondern als Gefüge von aufeinander bezogenen funktionalen Prozesstypen, das auch über den Wechsel der Stoffe des Systems (im Metabolismus) und über einen Wechsel seiner Form (in der Metamorphose) bestehen bleiben kann. Anfang und Ende, Einheit und Geschlossenheit des organisierten Systems ergeben sich nicht aus einer materiellen Spezifizierung, sondern aus dem Prozessmuster der kausalen Beziehung seiner funktionalen Teile. Erst in der teleologischen Beurteilung wird also die Einheit des organisierten Systems begründet. Weil das organisierte System selbst allein über die teleologische Beurteilung bestimmt ist, kommt dem Zweckbegriff die Aufgabe der Ausgliederung von organisierten Systemen als einer einheitlichen Klasse von Naturgegenständen (den Organismen) zu. Zweckbegriff und Organismusbegriff sind damit gleichursprünglich.

Nach dieser Auffassung besteht der wesentliche Ertrag der teleologischen Beurteilung in der *Ausgliederung* einer Klasse von Gegenständen, Gegenstände, die es ohne diese Art der Beurteilung nicht geben würde. Die teleologische Beurteilung beinhaltet insofern eine *synthetische* Leistung der Gegenstandsbestimmung und nicht primär eine *analytische* Leistung der Gegenstandszerlegung oder *Erklärung* des Vorhandenseins eines Teils in einem System (eine Aufgabe, die in vielen Diskussionen des 20. Jahrhunderts der Teleologie primär zugewiesen wird³⁴²). Das Verhältnis von teleologischer Beurteilung und kausaler Erklärung kann somit als eine Korrespondenz und nicht als eine Konkurrenz verstanden werden.

Teleologie als Direktionalität oder Zyklizität

Dieses systemtheoretische Verständnis des Begriffs der organischen Zweckmäßigkeit löst sich vom Modell der intentionalen Zwecksetzung, das für Erklärungen des bewussten zielgerichteten Handelns zentral ist. Im systemtheoretischen Verständnis des Zweckbegriffs spielt die Integration eines Prozesses in ein System von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (Prozesstypen oder Körpern) die entscheidende Rolle, im handlungstheoretischen Verständnis dagegen das Vorliegen einer mentalen Antizipation des angestrebten Zielzustandes. Gegenübergestellt sind damit ein systemtheoretisch-zyklisches Modell und ein linear-direktionales Modell der Teleologie. Das eine ist orientiert an der kausalen Struktur organisierter Systeme aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, das andere an der des menschlichen Handelns. Die beiden Modelle sind voneinander unabhängig; das systemtheoretische Verständnis der organischen Teleologie hat sich damit vollständig von der Vorstellung einer intentionalen Handlung gelöst (Simon 1971: »If functional analysis is understood simply as revealing the mutual adaptedness of parts within a system, [...] no connection between function and purpose or intention need be assumed. Functional organization is epistemologically prior to intention in the sense that one infers an antecedent design from observations of functional interrelatedness, not the other way round«³⁴³). Auf den Punkt bringt E. Oldemeyer 1994 diesen Unterschied zwischen den beiden »Wurzeln des teleologischen Denkens«, wenn er die eine als »bewußt-intentionale, linear ausgerichtete Zwecktätigkeit« und die andere als »zyklisch-gesetzmäßige Selbstorganisation des Lebendigen« beschreibt.³⁴⁴ Bemerkenswert ist auch die Analyse Oldemeyers, dass die Vermischung dieser beiden Wurzeln bereits in Aristoteles' Naturteleologie vorliegt, insofern Aristoteles die Zweckmäßigkeit eines Organismus durch die Zwecktätigkeit eines nach Zielen handelnden Menschen erläutert. Um ein klares Bild von der organischen Teleologie zu erhalten, kommt es darauf an, die beiden Wurzeln der Teleologie voneinander zu trennen.

Teleologie als Anfang und Ende der Biologie

Der Begriff der Zweckmäßigkeit bildet nach Auffassung vieler Philosophen der Biologie eines der grundlegenden, die Biologie als Wissenschaft konstituierenden Konzepte (vgl. Tab. 308). Er steht methodisch am Anfang der Biologie: Über ihn wird definiert, was ein Organismus ist; er liefert den durchgängigen Bezugsrahmen, in dem biologische Prozesse beurteilt werden. Ausgeschlossen ist aus dem Bereich der

Biologie damit aber andererseits auch die Erklärung von Phänomenen, die sich nicht in dem funktionalen Rahmen von Selbsterhaltung und Fortpflanzung deuten lassen, die aber den Gegenstand einer anderen Wissenschaft, z.B. einer ↑Kulturwissenschaft, bilden können. Formelhaft gesagt steht die Teleologie damit am Anfang und Ende der Biologie.

Selbstzweck

Von den Philosophen des Deutschen Idealismus wird im Anschluss an Kants Philosophie des Organischen ein Lebewesen als ein »Selbstzweck« bezeichnet. Nach Kant selbst kann zwar das Verhältnis der Teile in einem Organismus als zweckmäßig beurteilt werden, Kant schließt daraus jedoch nicht, dass ein Organismus als ein Selbstzweck anzusehen sei. Als ein »Zweck an sich selbst« gilt ihm vielmehr allein der Mensch und mit ihm jedes andere vernünftige Wesen.³⁴⁵ Das Konzept eines »Zweckes an sich selbst« ist bei Kant in der praktischen Philosophie verankert, und nicht Teil der Naturphilosophie. F. von Schiller nennt im Anschluss daran den Menschen 1795 ausdrücklich einen »Selbstzweck«.³⁴⁶ Und für P.J.A. Feuerbach stellt 1796 das »Sittengesetz« einen »Selbstzweck« dar.³⁴⁷ (So auch schon für Cicero, der der Auffassung ist, das moralische Handeln sei »die einzige weger ihrer eigenen Wirksamkeit und

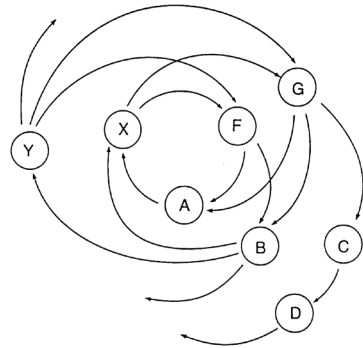


Abb. 579. Zweckmäßigkeit als Relation der kausalen Wechselseitigkeit von Zuständen eines organisierten Systems. Dargestellt sind Zustände des Systems (eingekreiste Buchstaben) und Übergänge zwischen diesen (Pfeile). Ein Zustand F gilt als Funktion eines Zustands X, wenn X kausal notwendig zur Erreichung von F ist und F umgekehrt kausal notwendig zur Erreichung von X ist – wenn also eine wechselseitige kausale Abhängigkeit der Zustände voneinander besteht. In dem dargestellten Beispiel hat der Zustand X zwei Funktionen: die Zustände F und G. Y ist ein funktionales Äquivalent von X (aus Schlosser, G. (1998). *Self-reproduction and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. Synthese 116, 303-354: 313*).

ihres Wertes wünschenswerte Sache, während keines der primären Ziele der Natur um seiner selbst willen wünschenswert ist [propter se nihil est expetendum]«.³⁴⁸) J.W. von Goethe denkt sich dagegen 1795 auch »das abgeschlossene Tier als eine kleine Welt, die um ihrer selbst willen und durch sich selbst da ist«, und er konstatiert: »So ist auch jedes Geschöpf Zweck seiner selbst«.³⁴⁹

Im Anschluss daran wird der Begriff des Selbstzwecks fölglich auch in die Naturphilosophie übertragen: C.C.E. Schmid stellt 1799 fest, die Zweckmäßigkeit der Organismen sei »eine innere Zweckmäßigkeit, d.h. die organische Wirkksamkeit stimmt mit dem Zwecke der Selbsterhaltung, als Organismus, überein; sie läuft in sich selbst zurück, und das organische Wesen ist Selbstzweck seines eignen Wirkens«³⁵⁰; in gleichem Sinne beschreibt C.H. Pfaff 1801 den Organismus als »Selbstzweck seiner eignen Wirkksamkeit«³⁵¹ (das gleiche sagt er von den Teilen eines Organismus³⁵²); und C. Bernoulli schreibt 1804 nicht nur den Tieren, sondern auch den Pflanzen einen Selbstzweck zu und erläutert: »Da die Pflanze keinen andern Selbstzweck hat, als ihr Daseyn, so beziehen sich alle Funktionen des vegetativen oder rein-organischen Lebens blos auf die Erhaltung und die Fortdauer des Individuums und der Gattung«³⁵³.

Am Ende des ersten Jahrzehnts des 19. Jahrhunderts bezeichnet auch G.W.F. Hegel in Interpretation der kantischen Philosophie das Lebendige als »Selbstzweck«. Aufgrund seiner inneren Zweckmäßigkeit, seiner »Innerlichkeit«, wie Hegel schreibt, habe alles Lebendige seinen Selbstzweck: »Die *innere Zweckmäßigkeit* ist die, daß etwas an sich selbst gegenseitig ebensowohl Zweck als Mittel, sein eigenes Produkt und dies Produkt das Produzierende selbst ist. Ein solches ist *Selbstzweck*«.³⁵⁴ Später schreibt Hegel, das Lebendige sei eine »Totalität« und diese sei »nicht von außen her bestimmt und veränderlich, sondern aus sich heraus sich gestaltend und prozessierend und darin stets auf sich als subjektive Einheit und als Selbstzweck bezogen«.³⁵⁵

Auch bereits lange vor Kant und Hegel wird das Wesen des Lebendigen durch die Vorstellung des Selbstzwecks zu bestimmen versucht. So lautet nach Meister Eckhart eine legitime Antwort auf die Frage »Warum lebst du?«: »Ich lebe darum, daß ich lebe« und er erläutert: »Das kommt daher, weil das Leben aus seinem eigenen Grunde lebt und aus seinem Eigenen quillt; darum lebt es ohne Warum eben darin, daß es (für) sich selbst lebt.«³⁵⁶

In philosophischen und wissenschaftstheoretischen Analysen des Begriffs des Selbstzwecks wird im 20. Jahrhundert dessen genauen Bedeutung zu klären

versucht. Eine verbreitete Interpretation bezieht das Konzept auf die Mechanismen der ↑Selbsterhaltung eines Organismus. In diese Richtung weist z.B. R. Hesse 1910, wenn er behauptet, »der Organismus ist Selbstzweck« und dies damit erläutert, dass die in einem Organismus ablaufenden Prozesse auf dessen eigene Erhaltung gerichtet sind; die Zweckmäßigkeit der Organe manifestiert sich also in der Erhaltung des Systems, von dem sie selbst ein Teil sind; sie wirken in Bezug auf ihren Organismus »erhaltungsgemäß«, wie es Hesse formuliert.³⁵⁷

Planmäßigkeit

In außerbiologischer Verwendung erscheint das Wort »Planmäßigkeit« in den 1770er Jahren, zuerst offenbar 1779 in der Übersetzung einer französischen Schrift (»Unbekümmert um Planmäßigkeit und Genauigkeit«).³⁵⁸

Im biologischen Kontext wird der Ausdruck seit den 1820er Jahren gebraucht: 1824 erscheint das deutsche Wort in der Übersetzung eines englischen Aufsatzes über die mentalen Fähigkeiten von Tieren (French 1824: »such wonderful manifestation of design«³⁵⁹; dt. Übers. 1824: »eine so bewunderungswürdige Planmäßigkeit«³⁶⁰; »die anscheinende Planmäßigkeit [ist] für einen Beweis zu nehmen, daß die Thiere wirklich einen Plan bilden«³⁶¹). Auf den Körperbau von Tieren wird der Ausdruck spätestens in den 1830er Jahren bezogen (von Buquoy 1835: »Im Allgemeinen besteht an jedem einzelnen [organischen] Gebilde eine gewisse Planmäßigkeit im Bilden«³⁶²). H. Lotze spricht 1851 in seiner »Allgemeinen Physiologie« von »planmässiger Begrenzung des Ganzen« in der »Constructionsweise« im »Aufbau der organischen Gestalten«.³⁶³ Im gleichen entwicklungsbiologischen Kontext verwendet der Botaniker A. Braun im gleichen Jahr das Substantiv: »Jeder Entwicklungsprozess zeigt in seinem Verlaufe eine Planmässigkeit, die nur in einer inneren Lebensbestimmung ihren Grund haben kann; er zeigt uns zugleich allen äusseren Einflüssen gegenüber eine Selbstständigkeit, welche die innere Kraftbegabung des Lebens beweiset«.³⁶⁴ H.G. Bronn konstatiert 1858 eine »Einfachheit und Planmässigkeit aller gleichzeitigen und successiven Veränderungen in der organischen Welt«.³⁶⁵

E. Haeckel wendet sich 1866 ausdrücklich gegen die Vorstellung von »einer planmässigen Idee, einem angeblichen »Bauplane«, den die Natur oder der persönliche Schöpfer bei der mannichfaltigen Ausföhrung der verschiedenen Gestalten als Thema zu Grunde gelegt hat«; die Erklärung der organischen

Formenmannigfaltigkeit sieht er nicht in einem solchen Plan, sondern »in dem ganz natürlichen Verhältnisse der gemeinsamen Abstammung aus einer Wurzel, in dem materiellen Bande der kontinuierlichen Blutsverwandtschaft.«³⁶⁶ 1904 spricht Haeckel von der »scheinbar planmäßigen Zusammenfügung« der Organe im Organismus.³⁶⁷

Positiv besetzt und programmatisch verwendet wird der Ausdruck »Planmäßigkeit« seit 1908 durch J. von Uexküll. Er stellt allgemein eine »Planmäßigkeit der Organismen« fest und empfiehlt, das Wort anstelle des älteren Ausdrucks »Zweckmäßigkeit« zu verwenden, weil es mit weniger metaphysischen Konnotationen belastet sei.³⁶⁸ Auch bei anderen Theoretikern der Biologie erscheint der Ausdruck in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (Rädl 1909: »Planmäßigkeit der Form«³⁶⁹; Schaxel 1919: »Die Planmäßigkeit der Form bedingt die Geschlossenheit ihrer Determination«³⁷⁰).

Dysteleologie

E. Haeckel nennt 1866 die »Wissenschaft von den rudimentären Organen« *Unzweckmäßigkeitslehre* oder *Dysteleologie*.³⁷¹ Die ↑Rudimente, d.h. »Organe ohne Function« oder sogar nachteilige oder schädliche Organe lassen sich nach Haeckel nicht nach finalen Ursachen, sondern allein aus den mechanisch wirkenden Ursachen erklären, die Darwin in seiner Selektionstheorie identifiziert habe.

Auch im 20. Jahrhundert wird das Vorkommen von unzweckmäßigen (»dysteleologischen«) Eigenschaften von Organismen immer wieder als Begründung für die Abstammungslehre herangezogen. So behauptet z.B. G. Wolff 1933: »Die Deszendenztheorie schöpft ihre Berechtigung nur aus der Auflösung eines dysteleologischen Widerspruchs. Sie macht das scheinbar Dysteleologische teleologisch verständlich.«³⁷² Aber nicht allein unter Bezug auf die Evolutionstheorie wird versucht, Sinn in die Dysteleologien der Biologie zu bringen. Für L. von Bertalanffy ist 1928 das Dysteleologische Ausdruck einer »Kontingenzen« in einer finalen Reihe, so wie das Zufällige eine Kontingenz in kausalen Abläufen manifestiere; die Dysteleologie bedeute daher nicht, dass es keine »finale Determination« gebe.³⁷³

Teleonomie

In wenig spezifischer Bedeutung erscheint der Ausdruck »Teleonomie« bereits im 19. Jahrhundert (von Cruithuisen 1820: »die Gesetze der organisch-chemischen Natur [...] die Teleonomie des Weltlebens«³⁷⁴;

Mazzarella 1860: » Non l'autonomia, come dice il Kant, ma la teleonomia costituisce una tale dignità«³⁷⁵; dt. Übers. 1862: »Nicht Autonomie, wie Kant wolle, sondern Teleonomie herrsche in der Moral. »Das erste Moralprincip ist: der Mensch hat ein Ziel, das er erreichen soll. Dies bringt den kategorischen Imperativ hervor: erreiche das Ziel«³⁷⁶).

Im psychologischen Kontext verwendet F.H. Allport 1937 das Adjektiv *teleonomisch* (»teleonomic«).³⁷⁷ Er verwendet dies zur Kennzeichnung einer Analyse des menschlichen Verhaltens, die von einzelnen Verhaltensweisen und den von ihnen angestrebten Zielen (»behavior trends«) ausgeht. Das Verhalten wird also beschrieben auf der Basis der Absichten und Ziele des sich verhaltenden Individuums (»We can describe the individual's trend of behavior *teleonomically*, that is, in terms of the purpose or purposes which he seems to be trying to carry out«).³⁷⁸ Für Allport stellt das teleonomische Verfahren ausdrücklich eine Methode der *Beschreibung* dar (»teleonomic method of description«).³⁷⁹ In der Psychologie wird Allports Begriff von einigen Autoren der 1940er und 50er Jahre übernommen. Betont wird dabei die Abgrenzung einer teleonomischen Analyse von einer kausalen, in der es um die Ermittlung der Motive oder Ursachen einer Handlung geht. So definiert W.S. Gregory 1945: »A teleonomic trend is a generalized behavior tendency, not a motive or cause of behavior. [...] That generalization does not explain *why* he does these acts; it merely describes a common aspect of them. The causes or origin of the tendency need not be known in order to arrive at the generalization.«³⁸⁰

Für die Biologie prägt C.S. Pittendrigh 1958 das Substantiv »Teleonomie«.³⁸¹ Er führt den Begriff ein, um eine Bezeichnung für alle zielgerichteten Systeme (»end-directed systems«) zur Verfügung zu stellen, ohne damit eine Verpflichtung auf eine aristotelische Teleologie als ein Prinzip der effizienten Kausalität (»commitment to Aristotelian teleology as an efficient causal principle«) zu verbinden.³⁸² Wie diese neue Zweckmäßigkeit ohne Zweck genau bestimmt ist, bleibt bei Pittendrigh im Unklaren. Auf der einen Seite will er einen Begriff schaffen, der frei ist von einer Aura des Designs und der Zielgerichtetheit (»aura of design, purpose or end-directedness«³⁸³), auf der anderen Seite sind es aber gerade die Erfolge der Ingenieurskunst in der Herstellung zielverfolgender Automaten, die ihm die Beibehaltung und objektive Relevanz der teleologischen Begrifflichkeit rechtfertigen. Wesentlich ist für Pittendrighs Verständnis die Distanzierung von metaphysischen Vorstellungen, denen zufolge ein späterer Zielzustand eine kausale

Wirksamkeit im Hinblick auf den dieses Ziel realisierenden Prozess ausübt (also der »Rückwärtsverursachung«; s.o.). Auch für Pittendrigh liefert die teleonomische Analyse daher eine Beschreibung von Prozessen, ohne spezielle kausale Faktoren zu postulieren oder eine Erklärung bereitzustellen; Ziele organischer Prozesse seien als Anpassungen, wie es Pittendrigh formuliert, der direkten Beobachtung zugänglich (»some feature of the organism – morphological, physiological, or behavioral – which serve a proximate end (food getting, escape, etc.) that the observer believes he can discern fully by direct observation and without reference to the history of the organism«).³⁸⁴

Trotz dieser Geburtswehen findet der neue Ausdruck aber schnell eine weite Verbreitung. Gerade profilierte und bekannte Biologen, insbesondere Evolutionstheoretiker, greifen das neue Wort schnell auf, zuerst G.G. Simpson im Jahr 1959³⁸⁵. J. Huxley bezieht den Ausdruck 1960 auf die zweckmäßigen und angepassten Merkmale, die im Laufe der Evolution durch den Prozess der natürlichen Selektion entstanden sind.³⁸⁶ Für zweckmäßige molekularbiologische Prozesse verwenden J. Monod und F. Jacob seit 1961 das Wort.³⁸⁷

Eine spezielle Bedeutung verleiht E. Mayr dem Begriff. Er verwendet ihn zur Abgrenzung von naturgesetzlich ablaufenden, gerichteten Prozessen außerhalb des Bereichs des Lebendigen, die »automatisch« erfolgen, wie z.B. das Herabfallen eines Steins unter dem Einfluss der Gravitationskraft. Bei diesen von Mayr *teleomatisch* genannten Prozessen werde das Erreichen des Endpunktes durch den sich verändernden Körper passiv und automatisch als Folge des Einflusses äußerer Kräfte und Bedingungen bewirkt. Im Gegensatz dazu ist nach Mayr der Begriff der Teleonomie einzugrenzen auf Systeme, die auf der Basis eines Programms operieren (»operating on the basis of a program, a code of information«).³⁸⁸ 1974 definiert er explizit einen teleonomen Prozess als einen solchen, der aufgrund eines Programmes zielgerichtet verlaufe (»A teleonomic process or behavior is one which owes its goal-directedness to the operation of a program. The term teleonomic implies goal-direction«).³⁸⁹ Mit dieser Bestimmung wird die Definition also auf den Begriff des *Programms* verschoben. Ein Programm definiert Mayr umgekehrt als kodierte Information, die einen zielgerichteten Prozess steuert (»coded or prearranged information that controls a process (or behavior) leading it toward a given end«).³⁹⁰ Dem Wortlaut nach vollzieht Mayr hier also eine zirkuläre Begriffsbestimmung: Die Zielverfolgung wird über den Begriff des Programms definiert und der Begriff des Programms über die

Zielverfolgung. Gegen diese Kritik verteidigt Mayr seine Definition später als »redundant«, aber nicht als »zirkulär«.³⁹¹ Programme können für Mayr sowohl in der Natur durch die Selektion als auch durch die Planung des Menschen hervorgebracht werden. Auch Maschinen, die einem Programm folgen, oder noch einfachere Gegenstände, wie ein durch ein Gewicht manipulierter Würfel³⁹², sind demnach »teleonom« zu nennen. Neben den zielgerichteten Prozessen in der Natur stehen nach Mayr die »teleologischen Systeme«, deren Verhalten auf die Erhaltung eines Zustandes ausgerichtet ist.³⁹³ In ihnen erfolge die Regulation einer Größe, wie sie durch die Modelle der Steuerung und Regelung in der Kybernetik beschrieben werde (↑Regulation).

Im Gegensatz zu Pittendrigh verbindet Mayr mit dem Konzept der Teleonomie ein besonderes explanatives Projekt: die Erklärung der Zielverfolgung bestimmter Prozesse durch die Wirksamkeit eines Programms. Die Abbildung der Unterscheidung von »Beschreibung« und »Erklärung« auf das Begriffspaar von »Teleonomie« und »Teleologie«, die bei Pittendrigh (und Allport) vorliegt, geht bei Mayr also verloren. Es ist daher von einem Missbrauch des Ausdrucks gesprochen worden (Thompson 1987: »The misappropriation of teleonomy«).³⁹⁴

Mayrs Begriffen einen präzisen Sinn zu geben, erweist sich als nicht einfach (ebenso wie W. Christensens Unterscheidung von »zielresultierenden«, »zielgerichteten« und »zielsuchenden« Prozessen³⁹⁵). Wenn die teleomatischen Prozesse allein aufgrund äußerer Einflüsse einen Endzustand erreichen, stellt sich die Frage, ob beispielsweise der radioaktive Zerfall von Atomen aufgrund seiner internen Verursachung als ein teleonomer Vorgang anzusehen ist.³⁹⁶ Von den teleomatischen Vorgängen sagt Mayr, sie seien die schlichte Konsequenz von Naturgesetzen. Auch die teleonomischen Prozesse unterliegen aber Naturgesetzen; diese Objekte sind offenbar lediglich so spezifiziert, dass ihr Erreichen des angestrebten Endzustandes nicht naturgesetzlich determiniert ist. E. Nagel argumentiert 1977 außerdem, dass Mayrs Begriff des Programms nicht hinreichend sei, um zielverfolgende Prozesse in der Biologie zu identifizieren. Denn vielen Reflexen, wie etwa dem Knie-schreckenreflex, liege zweifellos die Wirkung eines Programms zugrunde; die Reflexe selbst könnten aber nicht zielverfolgend genannt werden. Es fehle den Reflexen an den Eigenschaften, die eigentlich die Zielverfolgung ausmachen, nämlich das Vorliegen von persistierenden und kompensatorischen Mechanismen, die einsetzen, wenn die Ausführung des Reflexes gestört wird.³⁹⁷

Mayrs Explikation der Teleonomie über den Programmbegriff wird von anderen Autoren kaum übernommen. Es setzt sich die Auffassung durch, die Teleonomie auf die durch die Selektion bedingte zweckmäßige Anpassung von Organismen zu beziehen (Williams 1966: »teleonomy implies the material principle of natural selection« und es bezeichne »the study of adaptation«³⁹⁸). Nach E. Curio zielt die Teleonomie auf eine kausale Antwort auf die Frage nach der Art und Weise des Wirkens der Natürlichen Selektion (»teleonomy thrives at the causal answer to the question of the nature and the operation of selection pressures (factors)«).³⁹⁹ Anfang der 1970er Jahre wird der Ausdruck von bekannten Biologen auch außerhalb des Englischen verwendet, so von J. Monod⁴⁰⁰ und K. Lorenz⁴⁰¹.

Seit den 1970er Jahren wird der Begriff meist so verstanden, dass mit ihm die funktionale Organisation eines Systems beschrieben wird, ohne dessen intentionale Gestaltung anzunehmen. Insbesondere ist mit dem Begriff eine Distanzierung von dem als metaphysikbeladen empfundenen Konzept der Teleologie verbunden. In den Worten von K. Lorenz ist mit Pittendrighs Begriff die Hoffnung verbunden, »durch diese Wortneuprägung die Teleonomie so weit von der Teleologie abzurücken, wie die Astronomie von der Astrologie geschieden ist«.⁴⁰² Weil auch Aristoteles' Begriff der Zweckursache den Bezug zu einem planenden Verstand nicht herstellt, sehen sich moderne Aristotelesinterpreten zu der Bemerkung veranlasst, Aristoteles handle eigentlich nicht von Teleologie, sondern von Teleonomie. B. Hassenstein nennt ihn 1981 »Vater der Teleonomie«⁴⁰³, und W. Kullmann schließt sich dem 1998 an⁴⁰⁴. Kritisch wenden R. Spaemann und R. Löw 1981 gegen den Begriff der Teleonomie ein, dass er metaphysikfrei gar nicht möglich sei. Soll er nicht auf die Mayrsche Teleomatie reduziert werden, sei er nur als Teleologie möglich.⁴⁰⁵

Offen ist auch die Frage, ob die Teleonomie als ein Begriff zur Beschreibung oder (auch) zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit verstanden werden soll. B. Hassenstein bezieht die Teleonomie auf die bloße deskriptive Feststellung der Zweckdienlichkeit in organischen Körpern, ohne dass damit eine Aussage über die Herkunft der Zweckdienlichkeit verbunden wäre; insbesondere sei damit nicht die Herkunft durch Design oder andere Formen der antizipierenden Planung behauptet. Positiv bestimmt Hassenstein die Teleonomie, indem er sagt, sie beziehe sich auf »den Tatbestand, daß bei weitem die meisten Eigenschaften eines Organismus auch zum Überleben seiner Art beitragen und in dieser Hinsicht

als zweckmäßig und zielgerichtet anzusehen sind«.⁴⁰⁶ Für einen noch neutraleren Begriff der Teleonomie im Hinblick auf die Entstehung der Zweckmäßigkeit plädiert N.S. Thompson 1987, indem er die Teleonomie als rein deskriptive Untersuchung der Organisationseigenschaften von Prozessen und Strukturen versteht (»Teleonomy is the descriptive study of organizational properties of processes and structures without reference to any particular explanatory system«).⁴⁰⁷ Nicht nur durch die Selektion entstandene Strukturen sind damit als teleonomisch zu beurteilen, sondern jedes System, sofern es organisiert ist.

Teleografie

Weil das Konzept der Teleonomie mit so unterschiedlichen Bedeutungen versehen ist und stets eng mit dem Themenfeld der Teleologie verbunden ist, erscheint es fraglich, ob die Einführung des neuen Terminus wirklich sinnvoll ist. Soll mit dem Ausdruck allein eine Beschreibung der zweckmäßigen Organisation von Organismen auf den Begriff gebracht werden, dann scheint außerdem weniger das Wort »Teleonomie« – wörtlich die Gesetzmäßigkeit des Zwecks – als vielmehr der Ausdruck *Teleografie* dafür geeignet zu sein. (In der Psychotherapie wird mit dem Ausdruck (engl. »teleography«) ein Verfahren bezeichnet, bei dem die Patienten ihre Lebensgeschichte ausgehend von möglichen Zukunftsszenarien erzählen.⁴⁰⁸)

Eine weitgehende Einschränkung der Teleologie des Organischen auf die Ebene der Beschreibung vollzieht bereits I. Kant. So formuliert er in der »Kritik der teleologischen Urteilskraft«: »In der That ist auch für die Theorie der Natur, oder die mechanische Erklärung der Phänomene derselben durch ihre wirkenden Ursachen dadurch nichts gewonnen, daß man sie nach dem Verhältnisse der Zwecke zueinander betrachtet. Die Aufstellung der Zwecke der Natur an ihren Producten, so fern sie ein System nach teleologischen Begriffen ausmachen, ist eigentlich nur zur Naturbeschreibung gehörig, welche nach einem besondern Leitfaden abgefaßt ist.«⁴⁰⁹ Nach Kant liefert eine Beschreibung die Grundlage für die Ausgliederung der Organismen als einheitlicher Bereich von Gegenständen der Natur. Die Funktion der teleologischen Beurteilung besteht darin, einen Gegenstand in der Beschreibung zu identifizieren, der dann mittels mechanischer Bestimmungen erklärt werden kann. Die teleologische Beurteilung liefert damit auch nicht eine Erklärung für das Vorhandensein eines Teils in einem Organismus, sondern sie klärt dessen besondere Rolle im Hinblick auf die Funktion des Ganzen. Dies ist eher eine Beschreibung als eine Er-

klärung, weil in dieser Analyse das besondere Muster der Verknüpfung einzelner Teile dargestellt wird. Die teleologische Beschreibung antwortet damit nicht auf eine Warum-Frage, sie stellt keine begründende Verbindung zu anderen Aussagen her, sondern sie besteht in der Identifizierung eines komplexen Gefüges von Prozessen.

Die Dominanz des Deskriptiven in der Biologie kann damit auch auf die für sie fundamentale Rolle der Teleologie zurückgeführt werden. Die Biologie ist eine in weiten Teilen beschreibende Wissenschaft, weil sie von teleologischen Analysen ausgeht und diese Analysen zunächst in Systembeschreibungen bestehen.

Nachweise

- 1 Basedow, J.B. (1764). *Philalethie: Neue Aussichten in die Wahrheiten und Religion der Vernunft*, Bd. 2: 339 (§160).
- 2 Schütz, C.G. (1776). Einleitung in die speculative Philosophie oder Metaphysik: 239 (§296).
- 3 Moritz, K.P. (1785). Versuch einer Vereinigung aller schönen Künste und Wissenschaften unter dem Begriff des in sich selbst Vollendeten (Schriften zur Ästhetik und Poetik, hg. v. H.J. Schrimpf, Tübingen 1962, 3-9): 6.
- 4 Mendelssohn, M. (1785). *Morgenstunden oder Vorlesungen über das Daseyn Gottes*: 201 (Gesammelte Schriften, Bd. 3, Leipzig 1843: 122).
- 5 Kant, I. (1784). Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht (AA, Bd. 8, 17-31): 25; ders. (1785). Bestimmung des Begriffs einer Menschenrace (AA, Bd. 8, 91-106): 103; ders. (1786). Muthmaßlicher Anfang der Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 109-123): 116.
- 6 Kant, I. (1787). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. 3): B426; B650ff.; B719ff.; B800ff.; B842ff.
- 7 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. 2, 429-443): 435.
- 8 Wolff, C. (1728/40). *Philosophia rationalis sive logica* (Gesammelte Werke, Bd. II, 1, 1, hg. v. J. École, Hildesheim 1983): 38 (§85); vgl. Busche, H. (1998). Teleologie, teleologisch. *Hist. Wb. Philos.* 10, 970-977: 970.
- 9 Zedler, J.H. (1744). Teleologie. *Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste*, Bd. 42, Sp. 650.
- 10 Aristoteles, *Physica* 198b (übers. v. H. Wagner, Berlin 1967).
- 11 Nach Aristoteles, *Physica* 198b.
- 12 a.a.O.: 199a.
- 13 Vgl. Wagner, H. (1967). Anmerkungen. In: Aristoteles, *Physikvorlesung* (= Werke in deutscher Übersetzung, Bd. 11): 479; vgl. auch Maier, A. (1955). *Metaphysische Hintergründe der spätscholastischen Naturphilosophie*: 334.
- 14 Aristoteles, *De part. anim.* 639b.
- 15 Aristoteles, *De part. anim.* 645b.
- 16 Aristoteles, *Physica* 198a.
- 17 a.a.O.: 200a.
- 18 Wagner (1967): 480f.
- 19 Cartwright, N. (1986). Two kinds of teleological explanation. In: Donagan, A., Perovich, A.N. Jr. & Wedin, M.V. (eds). *Human Nature and Natural Knowledge*, 201-210: 203.
- 20 Aristoteles, *Politica* 1253a.
- 21 Vgl. ebd. und *Metaphysica* 1036b; *De an.* 412b; 415b; *De part. anim.* 640b f.; *De gen. anim.* 726b; 734bf.
- 22 Aristoteles, *Meteorologica* 390a.
- 23 Aristoteles, *Politica* 1253a23; vgl. *Metaphysica* 1049a29ff.; *De an.* 403a29ff.; 412a19-b9; *Meteorologica* 390a10-15.
- 24 Vgl. Gotthelf, A. (1976/88). Aristotle's conception of final causality. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 204-242: 210; 237ff.; vgl. Lennox, J.G. (1992). Teleology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 324-333: 327.
- 25 Vgl. Gotthelf (1976/88): 240.
- 26 Vgl. Ariew, A. (2002). Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. In: Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.). *Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology*, 7-32: 16.
- 27 Aristoteles, *Physica* 199b.
- 28 Vgl. auch Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation. In: dies., *Aristotle's De motu animalium*, 59-106: 81.
- 29 Vgl. Cooper, J.M. (1982). Aristotle on natural teleology. In: Schofield, M. & Nussbaum, M.C. (eds.). *Language and Logos*, 197-222: 221; Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 275-285: 275; Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 288.
- 30 Balme (1988): 285.
- 31 Aristoteles, *De part. anim.* 694b.
- 32 Aristoteles, *De an.* 416a.
- 33 Aristoteles, *De part. anim.* 653 b.
- 34 a.a.O.: 670a.
- 35 a.a.O.: 687b.
- 36 a.a.O.: 655b.
- 37 a.a.O.: 645b.
- 38 Vgl. z.B. Aristoteles, *Politica* 1290b; *Hist. anim.* I, 1-6.
- 39 Aristoteles, *De part. anim.* 696b.
- 40 Lennox, J.G. (1992). Teleology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 324-333: 326.
- 41 Vgl. Pichot, A. (1993). *Histoire de la notion de vie*: 218.
- 42 Aristoteles, *Hist. anim.* 589a2-5.
- 43 Aristoteles, *De an.* 415a 26; vgl. auch *De gen. anim.* 731a24.
- 44 Aristoteles, *De an.* 415a23-b8; *De gen. anim.* 731b18-732a2; vgl. Gotthelf, A. (1987). First principles in Aristotle's *Parts of Animals*. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 167-198; Lennox (1992): 326.

- 45 Platon, Symposion 207a-b
- 46 Theophrast, *Historia plantarum* 1.11.1.
- 47 Theophrast, *De causis plantarum* 1.16.3.
- 48 Cesalpin, A. (1583). *De plantis libri XVI*: 11 (I, vi).
- 49 Campanella, T. (1620). *De sensu rerum et magia*, *De plantarum sensu*: III, XIV; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). *Geschichte der Pflanzenseele*: 197.
- 50 Aristoteles, *Timaios* 46e.
- 51 Vgl. Reinhard, K. (1921). *Poseidonios*: 259.
- 52 Ross, W.D. (1923/49). *Aristotle* (London 1956): 186.
- 53 Charlton, W. (ed.) (1970). *Aristotle's Physics*: 101.
- 54 Guthrie, W.K.C. (1981). *Aristotle. An Encounter* (= *A History of Greek Philosophy*, vol. VI): 107.
- 55 Vgl. Bedau, M. (1990). *Against mentalism in teleology*. *Amer. Philos. Quart.* 27, 61-70: 68.
- 56 Engels, E.-M. (1982). *Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung*: 79.
- 57 Lukrez, *De rerum natura* (dt. *Welt aus Atomen*, hg. v. K. Büchner, Stuttgart 1994): IV, 833.
- 58 a.a.O.: IV, 824-828.
- 59 a.a.O.: V, 855-859.
- 60 a.a.O.: V, 923f.
- 61 a.a.O.: V, 848.
- 62 Galen, *De usu partium corporis humani* (engl. *On the Usefulness of the Parts of the Body*, ed. M. Tallamde May, 2 vols, Ithaca, N.Y 1968): II, 620 (XIV, 1).
- 63 Nach Landauer, S. (1876). *Die Psychologie des Ibn Sina*. *Z. Deutsch. Morgenländ. Ges.* 29, 335-418: 385.
- 64 a.a.O.: 386.
- 65 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: I, q. 78, a. 2.
- 66 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: 258.
- 67 Vgl. Maier, A. (1955). *Metaphysische Hintergründe der spätscholastischen Naturphilosophie*: 282.
- 68 ebd.: das gleiche Argument bei Geach, P. (1975). *Teleological explanation*. In: Körner, S. (ed.). *Explanation*, 76-95: 85 und Papineau, D. (1990). *Truth and teleology*. *Philosophy*, Suppl. 27, 21-43: 34.
- 69 Thomas von Aquin (1268). *Commentarius in libros physicorum* (*Opera omnia*, Bd. 4, ed. R. Busa, Stuttgart-Bad Cannstatt 1980, 59-143): 122 (L. XIII); vgl. Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: I, q. 2, art. 3.
- 70 Buridan, J. [ca. 1330]. *Quaestiones super octo physicorum libros Aristotelis* (Paris 1509; Nachdruck Frankfurt/M. 1964): folio xxxvi (lib. II, q. 7, Nr. 4); vgl. Maier (1955): 310.
- 71 Bacon, F. (1620). *Novum organum* (ed. W. Krohn, Darmstadt 1990): 280.
- 72 Bacon, F. (1605). *Of the Proficiency and Advancement of Learning, Divine and Humane* (*Works*, vol. III, ed. J. Spedding, R.L. Ellis & D.D. Heath, 1859, Stuttgart-Bad Cannstatt 1963, 259-491): 357f.
- 73 Bacon, F. (1623). *De augmentis scientiarum* (*Works*, vol. I, ed. J. Spedding, R.L. Ellis & D.D. Heath, 1858, Stuttgart-Bad-Cannstatt 1962, 413-837): 571 (III, 5).
- 74 Aristoteles, *De part. anim.* 658b.
- 75 Bacon (1605): 358f.
- 76 Bacon (1620): 111.
- 77 Carriere, M. (1877). *Die sittliche Weltordnung*: 63; vgl. Baerenbach, F. von (1878). *Gedanken ueber die Teleologie in der Natur*: vi.
- 78 Jonas, H. (1966). *The Phenomenon of Life. Toward a Philosophical Biology* (dt. *Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie*, Frankfurt/M. 1994): 66.
- 79 Riedel, M. (1969). *Kausalität und Finalität in Hobbes' Naturphilosophie*. *Kant-Studien* 60, 417-435: 417; vgl. auch Spaemann, R. (1988). *Teleologie und Teleonomie*. In: Henrich, D. & Horstmann, R.-P. (Hg.). *Metaphysik nach Kant?*, 545-556: 546.
- 80 Löw, R. (1980). *Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität*: 81.
- 81 Mayr, E. (1974). *Teleologic and teleonomic: a new analysis*. *Boston Stud. Philos. Sci.* 14, 91-117: 93f.
- 82 Krafft, F. (1981). *Das Verdrängen teleologischer Denkweisen in den exakten Naturwissenschaften*. In: Poser, H. (Hg.). *Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftshistorische Analysen*. *Kolloquium an der TU Berlin WS 1980/81*. TUB-Dokumentation Kongresse und Tagungen, Heft 11, 31-59: 34.
- 83 Descartes, R. (1641). *Meditationes de prima philosophia* (*Ceuvres*, Bd. VII, 1-561): 55.
- 84 Descartes, R. [1632]. *Traité de l'homme* (*Ceuvres*, Bd. XI, 119-202): 46; ders. (1637). *Discours de la méthode* (*Ceuvres*, Bd. VI, 1-78): 202.
- 85 Riedel, M. (1969). *Kausalität und Finalität in Hobbes' Naturphilosophie*. *Kant-Studien* 60, 417-435: 431.
- 86 Hobbes, T. (1651). *Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil* (Oxford 1960): 63 (I, 11).
- 87 ebd.
- 88 Riedel (1969): 432.
- 89 Spaemann, R. (1963). *Reflexion und Spontaneität. Studien über Fénelon* (in: Ebeling, H. (Hg.). *Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne*, Frankfurt/M. 1976/96, 76-96): 80.
- 90 Vgl. Spaemann, R. & Löw, R. (1981). *Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens*: 105f.
- 91 Leibniz, G.W. (1686). *Discours de métaphysique* (*Philosophische Schriften*, Bd. 1, hg. v. H.H. Holz, Frankfurt/M. 1996, 56-172): 116f.
- 92 a.a.O.: 118.
- 93 Leibniz, G.W. (1705). *Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques* (*Philosophische Schriften*, Bd. 4, hg. v. H. Herring, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 336.
- 94 Leibniz (1686): 120.
- 95 Bacon, F. (1620). *Novum organum* (ed. W. Krohn, Darmstadt 1990): 281.
- 96 Vgl. Bedau, M. (1990). *Against mentalism in teleology*. *Amer. Philos. Quart.* 27, 61-70: 68: 61.
- 97 Spinoza, B. (1677). *Ethica, ordine geometrico demons-*

trata (dt. Die Ethik nach geometrischer Methode dargestellt, hg. v. O. Baensch, Hamburg 1994): 188.

98 a.a.O.: 43.

99 a.a.O.: 42; vgl. Bartuschat, W. (1994). Teleologie bei Spinoza im Hinblick auf Kant. In: Pleines, J.-E. (Hg.). Teleologie. Ein philosophisches Problem in Geschichte und Gegenwart, 98-112.

100 Voltaire (1770-72). Dieu, Dieux. In: Questions sur l'Encyclopédie (Œuvres complètes, Nouvelle édition, Bd. 18, Dictionnaire philosophique, Bd. II, Paris, 1878, 357-383): 358.

101 Wolff, C. (1724/26). Vernünfftige Gedancken von den Absichten der natürlichen Dinge, den Liebhabern der Wahrheit mitgetheilet: 3.

102 a.a.O.: 5.

103 a.a.O.: 492.

104 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedanken von dem Gebrauche der Theile im Menschen, Thieren und Pflanzen: 13f.

105 Wolff (1724/26): 2f.

106 a.a.O.: Vorrede.

107 Wolff (1725): 5.

108 a.a.O.: 4.

109 a.a.O.: 13.

110 a.a.O.: 1-4.

111 a.a.O.: 61.

112 a.a.O.: 63.

113 a.a.O.: 62.

114 Krolzik, U. (1980). Das physikotheologische Naturverständnis und sein Einfluß auf das naturwissenschaftliche Denken im 18. Jahrhundert. *Medizinhist. J.* 15, 90-102: 91.

115 Linné, C. von (1749). *Oeconomia naturae* (dt. Die Oeconomie der Natur, in: Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, 1-56): 2.

116 a.a.O.: 1.

117 a.a.O.: 2.

118 Bonnet, C. de (1745). *Traité d'insectologie* (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 1, Neuchâtel 1779): 55.

119 Vgl. Hünemörder, C. (1981). Teleologie in der Biologie, historisch betrachtet. In: Poser, H. (Hg.). Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftshistorische Analysen. Kolloquium an der TU Berlin WS 1980/81. TUB-Dokumentation Kongresse und Tagungen, Heft 11, 79-97.

120 Voltaire (1759). *Candide ou l'optimisme* (The Complete Works of Voltaire, vol. 48, ed. R. Pomeau, Oxford 1980): 119f.

121 Heine, H. (1826). *Die Harzreise* (Dichterische Prosa/Dramatisches, München 1993, 7-66): 32.

122 Zeller, E. (1844-52/79). Die Philosophie der Griechen in ihrer geschichtlichen Entwicklung, Bd. II, 2: 422; Goudge, T.A. (1961). *The Ascent of Life*. A Philosophical Study of the Theory of Evolution: 193; Krafft, F. (1981). Das Verdrängen teleologischer Denkweisen in den exakten Naturwissenschaften. In: Poser, H. (Hg.). Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftshistorische Analysen. Kolloquium an der TU Berlin WS 1980/81.

TUB-Dokumentation Kongresse und Tagungen, Heft 11, 31-59; Ariew, A. (2002). Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. In: Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.). *Functions*. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology, 7-32.

123 Aristoteles, *Politica* 1256b 15-21.

124 Thomas von Aquin (1266-73). *Summa theologiae*: II, II, 64.1.

125 Vgl. Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 275-285: 279.

126 Moritz, K.P. (1785). Versuch einer Vereinigung aller schönen Künste und Wissenschaften unter dem Begriff des in sich selbst Vollendeten (Schriften zur Ästhetik und Poetik, hg. v. H.J. Schrimpf, Tübingen 1962, 3-9): 6.

127 Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (Bd. V, 165-485): 367f.

128 a.a.O.: 367.

129 a.a.O.: 368.

130 Woodger, J.H. (1929). *Biological Principles*. A Critical Study (London 1967): 436; Goudge (1961): 193; Ayala, F.J. (1968). Biology as an autonomous science. *American Scientist* 56, 207-221: 220; Lennox, J.G. (1992). Teleology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, 324-333: 325.

131 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). *Wissenschaft der Logik* (Werke, Bd. 5 & 6, Frankfurt/M. 1986): II, 482; Eisler, R. (1899/1904). *Wörterbuch der philosophischen Begriffe*, 2 Bde.: 490; Heimann, H. (1954). Karl Ernst von Baer und die teleologische Betrachtungsweise in der Naturwissenschaft. *Stud. Gen.* 7, 34-40: 35.

132 Fichte, J.G. (1796-97). *Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre*, 2 Teile (AA, Werkbd. 3-4, 311-460; 1-165): 378.

133 Hönigswald, R. (ca. 1940). *Die Grundlagen der allgemeinen Methodenlehre*, II. Teil (Bonn 1970): 13.

134 Boylan, M. (1986). *Monadic and systemic teleology*. In: Rescher, N. (ed.). *Current Issues in Teleology*, 15-25.

135 Asma, T.S. (1996). *Following Form and Function*. A Philosophical Archaeology of Life Science: 99; 128ff.

136 Spämann, R. (1978). *Naturteleologie und Handlung*. *Z. philos. Forsch.* 32, 481-493: 483; Engels, E.-M. (1982.1). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 85; dies. (1982.2). Teleologie ohne Telos? *Z. allg. Wiss.theor.* 13, 122-165: 137.

137 Russell, E.S. (1916). *Form and Function*. A Contribution to the History of Animal Morphology: 232.

138 Schaxel, J. (1919/22). *Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie*: 272.

139 Vgl. Bommersheim, P. (1927). Der vierfache Sinn der Zweckmäßigkeit in Kants Philosophie des Organischen. *Kant Studien* 32, 290-309; Tonelli, G. (1957-58). Von den verschiedenen Bedeutungen des Wortes Zweckmäßigkeit in der Kritik der Urtheilskraft. *Kant-Studien* 49, 154-166; Heintel, E. (1966). *Naturzweck und Wesensbegriff*. In: Henrich, D. & Wagner, H. (Hg.). *Subjektivität und Metaphysik*. Festschrift für Wolfgang Cramer, 163-187: 164.

- 140** Vgl. Rohs, P. (1991). Die Vermittlung von Natur und Freiheit in Kants Kritik der Urteilskraft. In: Funke, G. (Hg.). Akten des Siebenten Internationalen Kant-Kongresses, Bd. I, 213-234.
- 141** Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 404.
- 142** a.a.O.: 184.
- 143** Kant, I. (1800). Logik. Ein Handbuch zu Vorlesungen (Jäsche) (AA, Bd. IX, 1-150): 131f.
- 144** Kant (1790/93): 183.
- 145** Zumbach, C. (1984). The Transcendent Science. Kant's Conception of Biological Methodology: 110.
- 146** Vgl. Flach, W. (1997). Kants Empiriologie. Naturteleologie als Wissenschaftstheorie. In: Schmid, P.A. & Zurbuchen, S. (Hg.). Grenzen der Kritischen Vernunft. Helmut Holzhey zum 60. Geburtstag, 273-289: 287.
- 147** Kant (1790/93): 367f.; vgl. Hansmann, O. (1991). Unterscheidung und Zusammenhang von äußerer und innerer Zweckmäßigkeit bei Kant. In: Pleines, J.-E. (Hg.). Zum teleologischen Argument in der Philosophie. Aristoteles – Kant – Hegel, 78-112.
- 148** Kant (1790/93): 429; vgl. Mertens, T. (1995). Zweckmäßigkeit der Natur und politische Philosophie bei Kant. Z. philos. Forsch. 49, 220-240: 234.
- 149** Kant (1790/93): 431.
- 150** a.a.O.: 425.
- 151** a.a.O.: 369.
- 152** a.a.O.: 370.
- 153** a.a.O.: 372.
- 154** ebd.
- 155** a.a.O.: 370.
- 156** Vgl. dazu auch Cheung, T. (2009). Der Baum im Baum. Modellkörper, reproduktive Systeme und die Differenz zwischen Lebendigem und Unlebendigem bei Kant und Bonnet. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung, 25-49; Ingensiep, H.W. (2009). Probleme in Kants Biophilosophie. Zum Verhältnis von Transzendentalphilosophie, Teleologiemetaphysik und empirischer Biologie bei Kant. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung, 79-114: 93ff.
- 157** Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte: 13; vgl. auch die Kapiteileinteilung in Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2 (Œuvres philosophiques, hg. v. J. Piveteau, Paris 1954, 233-289).
- 158** Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI-XXII): XXII, 547; vgl. auch Düsing, K. (1990). Naturteleologie und Metaphysik bei Kant und Hegel. In: Fulda, H.-F. & Horstmann, R.-P. (Hg.). Hegel und die „Kritik der Urteilskraft“, 139-157: 150.
- 159** Kant (1790/93): 372.
- 160** Kant, I., Opus postumum: XXII, 547.
- 161** Kant (1790/93): 373; vgl. auch ders., Opus postumum: XXI, 210; 569; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität: 148.
- 162** Kant (1790/93): 373.
- 163** a.a.O.: 376; vgl. Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.
- 164** Kant (1790/93): 373.
- 165** a.a.O.: 374.
- 166** ebd.
- 167** Stadler, A. (1874). Kants Teleologie und ihre erkenntnistheoretische Bedeutung: 135.
- 168** Kant (1790/93): 372.
- 169** a.a.O.: 389.
- 170** Vgl. Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 136.
- 171** Liebmann, O. (1904). Gedanken und Thatsachen, Bd. 2: 171.
- 172** Kant (1790/93): 184.
- 173** ebd.
- 174** a.a.O.: 417; vgl. 360.
- 175** a.a.O.: 417.
- 176** Cohen, H. (1871/1918). Kants Theorie der Erfahrung (Hildesheim 1987): 745.
- 177** a.a.O.: 729; vgl. auch Hartmann, M. (1927/53). Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben: 141f.
- 178** Kant (1790/93): 390.
- 179** a.a.O.: 381.
- 180** a.a.O.: 382.
- 181** Stadler, A. (1874). Kants Teleologie und ihre erkenntnistheoretische Bedeutung: 124.
- 182** Kant (1790/93): 376.
- 183** a.a.O.: 376.
- 184** a.a.O.: 408.
- 185** a.a.O.: 400; vgl. Kant, I. (1755). Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels (AA, Bd. I, 215-368): 230.
- 186** Kant (1790/93): 397f.
- 187** a.a.O.: 398.
- 188** Wright, L. (1976). Teleological Explanations: 2.
- 189** Lenoir, T. (1981). Teleology without regrets. The transformation of physiology in Germany 1790-1847. Stud. Hist. Philos. Sci.12, 293-354: 297; vgl. ders. (1982). The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology: 12.
- 190** Stern, W. (1961). [Autobiography]. In: Murchison, C. (ed.). A History of Psychology in Autobiography, vol. 1, 335-388: 358.
- 191** Pflüger, E. (1877). Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflügers Arch. ges. Physiol. 15, 57-103.
- 192** Müller, J. (1824). Von dem Bedürfnis der Physiologie nach einer philosophischen Naturbetrachtung (in: Vom Geist der Naturwissenschaft, hg. v. H.H. Holz & J. Schickel, Zürich 1969, 53-82): 66.
- 193** ebd.; vgl. Wahrig-Schmidt, B. (1992). Müller und Kant. Aspekte ihrer Begegnung im *Handbuch der Physiologie*. In: Hagner, M. & Wahrig-Schmidt, B. (Hg.). Johannes Müller und die Philosophie, 45-63.
- 194** Schleiden, M.J. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: 141.
- 195** Möbius, K. (1878). Die Bewegungen der fliegenden

Fische durch die Luft: 35.

196 Bernard, C. (1878-79). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 2 Bde.: I, 340.

197 a.a.O.: 370.

198 Bernard, C. (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*: 135.

199 a.a.O.: 151.

200 Cannon, W.B. (1945). *The Way of an Investigator*: 108; vgl. auch Davis, B.D. (1961). *The teleonomic significance of biosynthetic control mechanisms*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 26, 1-10: 10.

201 Rothschild, K.E. (1953). *Geschichte der Physiologie*: 140.

202 Pittendrigh, C.S. [Brief an E. Mayr vom 26. Feb. 1970]. In: Mayr, E. (1974). *Teleologic and teleonomic: a new analysis*. *Boston Stud. Philos. Sci.* 14, 91-117: 115; von dort übernommen u.a. von Hull, D. (1982). *Philosophy and biology*. In: *Contemporary Philosophy. A New Survey*, vol. 2, 281-316: 298.

203 Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*: 435.

204 a.a.O.: 201.

205 Gray, A. (1874). *Charles Robert Darwin*. *Nature* 10, 79-81: 81; vgl. Dupree, A.H. (ed.) (1963). *Darwiniana*: 237.

206 Darwin, C. (1874). [Brief an A. Gray vom 5. Juni 1874] (in: Darwin, F. (ed.) (1887). *The Life and Letters of Charles Darwin*, vol. 3): 189; vgl. Lennox, J.G. (1993). *Darwin was a teleologist*. *Biol. Philos.* 8, 409-421: 409.

207 Gray (1874): 81.

208 ebd.

209 Ghiselin, M.T. (1994). *Darwin's language may seem teleological, but his thinking is another matter*. *Biol. Philos.* 9, 489-495: 490.

210 Vgl. Amundson, R. (1996). *Historical development of the concept of adaptation*. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). *Adaptation*, 11-53: 28.

211 Darwin (1859): 206.

212 Vgl. Short, T.L. (2002). *Darwin's concept of final cause: neither new nor trivial*. *Biol. Philos.* 17, 323-340.

213 Lange, F.A. (1866). *Geschichte des Materialismus und Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart*: 405; vgl. 2. Aufl. 1873-75: 693.

214 Lange (1866/73-75): 717.

215 Marx, K. (1861). [Brief an F. Lassalle vom 16. Jan. 1861]. (in: Marx-Engels-Lenin-Stalin-Institut (Hg.). *Karl Marx, Friedrich Engels, Ausgewählte Briefe*, Berlin 1953): 150.

216 Engels, F. (1859). [Brief an K. Marx vom 11. oder 12. Dez. 1859]. (MEW, Bd. 29): 524.

217 Helmholz, H. von (1869). *Über das Ziel und die Fortschritte der Naturwissenschaft (Philosophische Vorträge und Aufsätze*, hg. v. H. Hörz & S. Wollgast, Berlin 1971, 153-185): 174.

218 Sachs, J. (1875). *Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860*: 194.

219 Seidlitz, G. (1878-79). *Zur Darwin-Literatur*. *Kosmos* 4, 232-246: 237.

220 Roux, W. (1881). *Der Kampf der Theile im Organis-*

mus: 2.

221 Verworn, M. (1895). *Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben*: 131.

222 Haeckel, E. (1899). *Die Welträttsel*: 312.

223 Weismann, A. (1902/13). *Vorträge über Deszendenztheorie*, 2 Bde.: I, 47.

224 a.a.O.: II, 336.

225 Vgl. Russell, E. (1916). *Form and Function* (Chicago 1982): 232.

226 Nach Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: II, 155; vgl. auch Mann, G. (1982). *Teleologie und Evolutionslehre. Berichte zur Wissenschaftsgeschichte* 5, 83-96: 87; Beatty, J. (1990). *Teleology and the relationship between biology and physical sciences in the nineteenth and twentieth centuries*. In: Durham, F. & Purrington, R.D. (eds.). *Some Truer Method. Reflections on the Heritage of Newton*, 113-144: 124.

227 Kölliker, A. (1864). *Ueber die Darwin'sche Schöpfungstheorie*. *Z. wissenschaftl. Zool.* 14, 174-186: 178.

228 Büchner, L. (1855/56). *Kraft und Stoff*: 91.

229 a.a.O.: 92.

230 MacLeod, R.B. (1957). *Teleology and theory of human behavior*. *Science* 125, 477-490: 478.

231 Manser, A.R. (1973). *Function and explanation*. *Aristotel. Soc., Suppl.* 47, 39-52: 50.

232 Simpson, G.G. (1964). *This View of Life*: 102.

233 Lennox, J.G. (1993). *Darwin was a teleologist*. *Biol. Philos.* 8, 409-421: 410.

234 ebd.

235 Mayr, E. (1992). *The idea of teleology*. *J. Hist. Ideas* 53, 117-135: 117.

236 Liebmann, O. (1899). *Organische Natur und Teleologie*. In: *Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft*, 230-275: 257.

237 Bertalanffy, L. von (1932-42). *Theoretische Biologie*, 2 Bde.: I, 59.

238 Driesch, H. (1909/28). *Philosophie des Organischen*: 285; 303.

239 Ricker, G. (1905). *Entwurf einer Relationspathologie*: 69.

240 Ricker, G. (1924). *Pathologie als Naturwissenschaft – Relationspathologie*: 302-367.

241 a.a.O.: 329.

242 Schopenhauer, A. (1819-44/58). *Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I & II, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960)*: II, 429.

243 Schopenhauer, A. (1839). *Über die Grundlage der Moral (Sämtliche Werke, Bd. III, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960, 629-813)*: 689f.

244 Schopenhauer (1819-44/58): II, 438.

245 Dilthey, W. (1894). *Ideen über eine beschreibende und zergliedernde Psychologie (Gesammelte Schriften, Bd. 5, Stuttgart 1982, 139-240)*: 207.

246 Reinke, J. (1901/11). *Einleitung in die theoretische Biologie*: 90f.

247 Roux, W. (Hg.) (1912). *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*: 460.

248 Schlick, M. (1925). *Philosophie des Lebens* In: *Des-*

- soir, M. (Hg.). Die Philosophie in ihren Einzelgebieten, 463-492: 476.
- 249** Rothschuh, K.E. (1936). Theoretische Biologie und Medizin: 66.
- 250** Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 67.
- 251** a.a.O.: 72.
- 252** ebd.
- 253** Weinberger, C. & Weinberger, O. (1979). Formale Teleologie. In: dies., Logik, Semantik, Hermeneutik, 135-148: 141.
- 254** Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life. A Philosophical Study of the Theory of Evolution: 205.
- 255** Montefiore, A. (1971). Final causes. Aristotel. Soc., Suppl. 45, 171-192: 187.
- 256** Wright, G.H. von (1971). Explanation and Understanding (dt. Erklären und Verstehen, Frankfurt/M. 1974): 116.
- 257** Woodfield, A. (1976). Teleology: 163.
- 258** Schaffner, K.F. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 379; 390.
- 259** Searle, J. (1995). The Construction of Social Reality: 14.
- 260** Vgl. z.B. Ungerer, E. (1922). Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie: 88; Taylor, R. (1966). Action and Purpose: 215; 224; Manser, A.R. (1973). Function and explanation. Aristotelian Society Supplement 47, 39-52: 43; Minton, A.J. (1975). Wright and Taylor: empiricist teleology. Philosophy of Science 42, 299-306: 305f.; Chisholm, R.M. (1976). Person and Object: 76ff.; Falk, A.E. (1981). Purpose, feedback, and evolution. Philosophy of Science 48, 198-217: 199; Matthen, M. & Levy, E. (1984). Teleology, error, and the human immune system. The Journal of Philosophy 81, 351-372; Adams, F. (1986). Feedback about feedback. Southern Journal of Philosophy 24, 123-131: 129; 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. Suhrkamp, Frankfurt/M., 109-114: 110.
- 261** Aristoteles, Ethica Nicomachea 1144a31ff.; 1147a1ff.; 25ff.
- 262** Ducasse, C.J. (1925). Explanation, mechanism, and teleology. J. Philos. 22, 150-155.
- 263** a.a.O.: 153.
- 264** Wright, G.H. von (1971). Explanation and Understanding (dt. Erklären und Verstehen, Frankfurt/M. 1974): 93.
- 265** Stegmüller, W. (1969/83). Teleologie, Funktionalanalyse und Selbstregulation. In: ders. Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie, Bd. 1. Erklärung, Begründung, Kausalität, 639-773: 758.
- 266** a.a.O.: 768.
- 267** a.a.O.: 642.
- 268** a.a.O.: 643.
- 269** a.a.O.: 642; vgl. Rohs, P. (1984). Ist jeder Fall von echter Teleologie ein Fall von echter Kausalität? Z. philos. Forsch. 38, 39-54.
- 270** Stegmüller, W. (1973). Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie, Bd. 4, 1. Personelle und statistische Wahrscheinlichkeit: 8f.
- 271** Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 304.
- 272** Spaemann, R. & Löw, R. (1981). Die Frage Wozu?: 281.
- 273** Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): I, 360f. (§204).
- 274** Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 469 (§359).
- 275** Hegel, G.W.F., Fragment Zum Mechanismus, Chiasmus und Erkennen (Gesammelte Werke, Bd. 12, Wissenschaft der Logik, Bd. 2. Die subjektive Logik (1816), Hamburg 1981, 259-312): 280; vgl. Illetterati, L. (1996). Figure del limite. Esperienze e forme della finitezza: Kap. 3.
- 276** Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 169.
- 277** Jonas, H. (1953/66). A critique of cybernetics (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 195-220): 219.
- 278** Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 152.
- 279** Windelband, W. (1914). Einleitung in die Philosophie: 166.
- 280** a.a.O.: 164.
- 281** 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): 82.
- 282** Baer, K.E. von (1876). Ueber Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, St. Petersburg, 171-234): 180.
- 283** Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie (Phil. Diss. Univers. Tübingen): 123.
- 284** Baumanns, P. (1965). Das Problem der organismischen Zweckmäßigkeit: 50.
- 285** Dessauer, F. (1949). Die Teleologie in der Natur: 7; 21.
- 286** Agar, W.E. (1938). The concept of purpose in biology. Quart. Rev. Biol. 13, 255-273: 256.
- 287** Reininger, R. (1922). Friedrich Nietzsches Kampf um den Sinn des Lebens: 55.
- 288** Schaxel, H. (1926). [Rez. Aichhorn, A. (1925). Verwahrloste Jugend]. Imago. Zeitschrift für Anwendung der Psychoanalyse auf die Geisteswissenschaften 12, 94-98: 94.
- 289** Grau, K.J. (1928). Zur Psychologie des Vergnügens. Preussische Jahrbücher 212, 60-77: 60.
- 290** Argelander, A. (1931). [Rez. Peters, W. (1930). Über die Beziehung des Temperaments zur Intelligenz. Z. angew. Psychol. 36, 174-192]. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, I. Abt. Zeitschrift für Psychologie 121, 255-256: 255; vgl. auch Comparative Psychology Monographs 11-12 (1934): 108; 120.
- 291** Young, P.T. (1936). Motivation of Behavior. The Fun-

- damental Determinants of Human and Animal Acticity: 75; vgl. 39.
- 292** Bühler, C. & Spielmann, L. (1928). Die Entwicklung der Körperbeherrschung beim Kinde im ersten Lebensjahr. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane* I. Abt. *Zeitschrift für Psychologie* 107, 3-29: 22.
- 293** Katz, D. (1929). [Rez. Grindley, G.C. (1927). The neuronal basis of purposive activity. *Brit. J. Psychol., Gen. Sect.* 18, 168-188]. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, I. Abt. *Zeitschrift für Psychologie* 109, 365-367: 366.
- 294** Dembo, T. (1930). Zielgerichtetes Verhalten der Ratten in einer freien Situation. *Arch. néerl. physiol.* 15, 402-412.
- 295** Stone, C.P. (1931). [Rez. Dembo, T. (1930). Zielgerichtetes Verhalten der Ratten in einer freien Situation. *Arch. néerl. physiol.* 15, 402-412]. *Psychological Abstracts* 5, 483.
- 296** Hamilton, J.A. & Ellis, W.D. (1933). Persistence and behavior constancy. *Journal of Genetic Psychology* 42, 140-153: 148.
- 297** Russell, E.S. (1945). The Directiveness of Organic Activities (dt. Lenkende Kräfte des Organischen, Bern 1947): 123ff.
- 298** 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); ders. (1876.1). Ueber Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere (ebd., 171-234); Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 89.
- 299** Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 146.
- 300** a.a.O.: 113.
- 301** Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen: 159.
- 302** Vgl. Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 41.
- 303** Aristoteles, *Physica* 194a; vgl. Gaiser, K. (1969). Das zweifache Telos bei Aristoteles. In: Düring, I. (Hg.). *Naturphilosophie bei Aristoteles und Theophrast*, 97-113; Kullmann, W. (1982). Wesen und Bedeutung der „Zweckursache“ bei Aristoteles. *Berichte zur Wissenschaftsgeschichte* 5, 25-39: 34f.; ders (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 272f.
- 304** [Babbage] (1852). On the great exhibition. *The Mechanics' Magazine, Museum, Register, Journal, and Gazette* 56, 30-35: 31.
- 305** Doherty, H. (1864). *Organic Philosophy; or, Man's True Place in Nature*, vol. 1. *Epicosmology*: 299.
- 306** Anonymus (1895). [Rez. Fano (1890). Di alcuni fondamentali fisiologici del pensiero, *Rivista di Filosofia scientifica*]. *Brain. A Journal of Neurology* 18, 403.
- 307** Erdmann, R. (1910). Kern und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. *Anatomische Hefte*, Abt. 2. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 18, 844-893: 864.
- 308** Wimsatt, W. (1972). Teleology and the logical structure of function statements. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 3, 1-80: 22f.
- 309** Fodor, J. (1974). Special sciences, or the disunity of science as a working hypothesis (in: Block, N. (ed.) (1980). *Readings in Philosophy of Psychology*, vol. 1, 120-133): 124; vgl. Beckner (1959): 122f.
- 310** Keil, G. (1993). *Kritik des Naturalismus*: 61f.
- 311** Platon, *Phaidon* 99a.
- 312** a.a.O.: 99e.
- 313** Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 141ff.
- 314** Nordenskiöld, E.N. (1921-24). *Biologiens Historia* (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 391.
- 315** Hartmann, M. (1936). Wesen und Wege der biologischen Erkenntnis (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. II. *Naturphilosophie*, Stuttgart 1956, 130-143): 141.
- 316** Hartmann, N. (1950). *Philosophie der Natur*: 632.
- 317** a.a.O.: 635.
- 318** Hartmann, N. (1951). *Teleologisches Denken*: 83.
- 319** Lehman, H. (1965). Functional explanation in biology. *Philos. Sci.* 32, 1-20: 16.
- 320** Rosenberg, A. (1985). *The Structure of Biological Science*: 62.
- 321** a.a.O.: 65.
- 322** Kroner, R. (1913). *Zweck und Gesetz in der Biologie*: 151.
- 323** Wolff, G. (1933). *Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie*: 32.
- 324** Rothschild, K. (1959). *Theorie des Organismus. Bios. Psyche. Pathos*: 72.
- 325** ebd.
- 326** Baublys, K. K. (1975). Comments on some recent analyses of function statements in biology. *Philos. Sci.* 42, 469-486: 474; ebenso Sorabji, R. (1980). *Necessity, Cause, and Blame. Perspectives on Aristotle's Theory*: 165.
- 327** Bohr, N. (1933). *Licht und Leben (Atomphysik und menschliche Erkenntnis, Braunschweig 1958, 3-12)*: 11.
- 328** Vgl. Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 187-189.
- 329** Asma, T.S. (1996). *Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science*: 141.
- 330** Resnik, D.B. (1995). Functional language and biological discovery. *J. Gen. Philos. Sci.* 26, 119-134.
- 331** Spaemann, R. (1978). *Naturteleologie und Handlung. Z. philos. Forsch.* 32, 481-493: 485.
- 332** Grünewald, B. (1996). *Teleonomie und reflektierende Urteilskraft. In: Riebel, A. & Hiltcher, R. (Hg.). Wahrheit und Geltung. Festschrift für Werner Flach*, 63-84: 71.
- 333** a.a.O.: 72.
- 334** Quarfood, M. (2006). Kant on biological teleology: towards a two-level interpretation. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 37, 735-747: 742; vgl. ders. (2004). *Transcendental Idealism and the Organism. Essays on Kant*: 158.
- 335** Liebmann, O. (1899). *Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft*, 230-275: 236.
- 336** *Nachweise für Tab. 308: Liebmann (1899): 236; Rein-*

- ke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 93; Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 412; Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 77; Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 19; Monod, J. (1970). *Le hasard et la nécessité* (dt. Zufall und Notwendigkeit, München 1975): 27; Ruse, M. (1973). *The Philosophy of Biology*: 195; Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 62; Allen, C., Bekoff, M. & Lauder, G.V (1998). Introduction. In: dies. (eds.). *Nature's Purposes. Analyses of Function and Design in Biology*: 2; Quarfood (2006): 743.
- 337** Woodger, J.H. (1929). *Biological Principles. A Critical Study* (London 1967): 437.
- 338** Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought* (Berkeley 1968): 187.
- 339** Schlosser, G. (1998). Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. *Synthese* 116, 303-354; McLaughlin, P. (2001). *What Functions Explain. Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*; Toepfer, G. (2004). *Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme*.
- 340** Luhmann, N. (1962). *Funktion und Kausalität*. *Kölner Z. Soziol. Sozialpsychol.* 14, 617-644: 623; vgl. Wißt, H.-J. (1981). *Darstellung und Beurteilung der Systemtheorie im Rahmen der Wissenschaftslehre*: 123ff.
- 341** Plate, L. (1913). *Vererbungslehre*: 35.
- 342** Hempel, C.G. (1959). *The logic of functional analysis (Aspects of Scientific Explanation, New York 1965, 297-330)*: 310; , L. (1973). *Functions. Philos. Rev.* 82, 139-168: 161.
- 343** Simon, M.A. (1971). *The Matter of Life. Philosophical Problems of Biology*: 183.
- 344** Oldemeyer, E. (1994). Die beiden Wurzeln im teleologischen Denken. In: Pleines, J.-E. (Hg.). *Teleologie. Ein philosophisches Problem in Geschichte und Gegenwart*, 132-146: 141.
- 345** Kant, I. (1785). *Grundlegung zur Metaphysik der Sitten* (AA, Bd. IV, 385-463): 428; ders. (1788). *Kritik der praktischen Vernunft* (AA, Bd. V, 1-163): 87.
- 346** Schiller, F. von (1795). *Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen*: 5. Brief.
- 347** Feuerbach, P.J.A. (1796). *Kritik des natürlichen Rechts*: 192.
- 348** Cicero, *De finibus bonorum et malorum* 3, 21.
- 349** Goethe, J.W. (1795). *Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie* (LA, Bd. I, 9, 119-151): 125; vgl. ders. (ca. 1798/99). *Metamorphose der Tiere* (Werke, HA, Bd. I, 201-203): 201.
- 350** Schmid, C.C.E. (1799). *Physiologie: philosophisch bearbeitet*, Bd. 2: 620; vgl. auch Wezel, J.K. (1803). *System der empirischen Anthropologie oder der ganzen Erfahrungsmenschenlehre*, Bd. 1. *Anthropologisch-physiologische Somatologie oder Naturlehre des thierisch-menschlichen Körpers und Lebens*: 296f.
- 351** Pfaff, C.H. (1801). *Grundriss einer allgemeinen Physiologie und Pathologie des menschlichen Körpers*, Bd. 1: 24.
- 352** a.a.O.: 16.
- 353** Bernoulli, C. (1804). *Versuch einer physischen Anthropologie*, 2 Bde.: I, 143 (§150).
- 354** Hegel, G.W.F. (1808ff.). *Philosophische Enzyklopädie für die Oberklasse* (Werke, Bd. 4, Frankfurt/M. 1970, 9-69): 29 (§83).
- 355** Hegel, G.W.F. (1820/29). *Vorlesungen über die Ästhetik* (Werke, Bd. 13-15, Frankfurt/M. 1970): I, 165; vgl. ders. (1817/30). *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse* (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 473 (§ 360); ders. (1821/31). *Vorlesungen über die Philosophie der Religion* (Werke, Bd. 16-17, Frankfurt/M. 1968): II, 35.
- 356** Meister Eckhart, *Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 6* (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 180.
- 357** Hesse, R. (1910). *Der Tierkörper als selbständiger Organismus*. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). *Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet*, Bd. 1: 17.
- 358** Dubuisson, P.U. (1779). *Abrégé de la révolution de l'Amérique anglaise* (dt. *Historischer Abriß der in Nord-Amerika vorgefallenen Staats-Veränderung*): iv.
- 359** French, J.O. (1824). *An inquiry respecting the true nature of instinct, and of the mental distinction between brute animals and man. The Zoological Journal* 1, 1-32: 5; vgl. 10.
- 360** French, J.O. (1824). *Betrachtungen über das eigentliche Wesen des Instincts und den geistigen Unterschied zwischen Mensch und Thier. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde* 7, 209-218: 211.
- 361** a.a.O.: 213; vgl. im Original: 10.
- 362** Buquoy, G. von (1835). *Eigenthümliche Darstellung der Hauptzüge der Physiologie. Isis* 1835, Heft VI, 481-486: 483.
- 363** Lotze, H. (1851). *Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens*: 338.
- 364** Braun, A. (1851). *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*: 347.
- 365** Bronn, H.G. (1858). *Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche*: 487.
- 366** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: II, 388.
- 367** Haeckel, E. (1904). *Die Lebenswunder*: 33.
- 368** Uexküll, J. von (1908). *Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Rivista di Scienza „Scientia“* 4, Anno II, N. VII, 72-86: 79; ders. (1913). *Die Planmäßigkeit als oberstes Gesetz im Leben der Tiere. Die neue Rundschau* 24, 820-829. ders. (1913). *Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung*: 25; 194.
- 369** Rádl, E. (1905-09/13). *Geschichte der biologischen Theorien*, 2 Bde.: I, 312.
- 370** Schaxel, J. (1919). *Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie*: 43.
- 371** Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde.: I, 99.

- 372** Wolff, G. (1933). *Leben und Erkennen*. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 167.
- 373** Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 87.
- 374** Cruithuisen, F. von (1820). [Rez. Döllinger, I. (1819). Was ist Absonderung und wie geschieht sie?]. *Medicinisch-chirurgische Zeitung* 2 (Nr. 45), 289-292: 290.
- 375** Mazzarella, B. (1860). *Critica della scienza*: 526; vgl. 538.
- 376** Anonymus (1862). [Rez. Mazzarella, B. (1860). *Critica della scienza*]. *Zeitschrift für Philosophie und philosophische Kritik* 40, 290-295: 294.
- 377** Allport, F.H. (1937). Teleonomic description in the study of personality. *Character and Personality* 5, 202-214; vgl. Reese, H.W. (1994). Teleology and teleonomy in behavior analysis. *The Behavior Analyst* 17, 75-91: 82.
- 378** Allport (1937): 204.
- 379** ebd.
- 380** Gregory, W.S. (1945). The application of teleonomic description to the diagnosis and treatment of emotional instability and personal and social maladjustments. *Character and Personality* 13, 179-211: 181.
- 381** Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). *Behavior and Evolution*, 390-416: 394; vgl. Schlüter, H. (1998). Teleonomie. *Hist. Wb. Philos.* 10, 978-979.
- 382** Pittendrigh (1958): 394.
- 383** a.a.O.: 392.
- 384** ebd.
- 385** Simpson, G.G. (1959). [Letter]. *Science* 129, 673-674: 674; ders. (1959). Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103, 286-306: 289.
- 386** Huxley, J. (1960-61). The Openbill's open bill: a teleonomic enquiry. *Zool. Jahrb. (Abt. Systematik)* 88, 9-29: 9.
- 387** Monod, J. & Jacob, F. (1961). Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth, and differentiation. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 26, 389-401.
- 388** Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science* 134, 1501-1506: 1504.
- 389** Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. *Boston Stud. Philos. Sci.* 14, 91-117: 98; vgl. ders. (1992). The idea of teleology. *J. Hist. Ideas* 53, 117-135: 127.
- 390** Mayr (1974): 102.
- 391** Mayr, E. (1998). The multiple meanings of 'teleological'. *Hist. Philos. Life Sci.* 20, 35-40: 40.
- 392** Mayr (1974): 103.
- 393** a.a.O.: 107.
- 394** Thompson, N.S. (1987). The misappropriation of teleonomy. In: Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. (eds.). *Perspectives in Ethology* 7, 259-274.
- 395** Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. *Biol. Philos.* 11, 301-320: 305.
- 396** Nagel, E. (1977). Teleology revisited. *J. Philos.* 74, 261-301: 271.
- 397** a.a.O.: 269f.; vgl. auch Duchesneau, F. (1980). Analyse fonctionnelle et causalité biologique. *Rev. Intern. Philos.* 34, 229-267: 239f.
- 398** Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*: 258.
- 399** Curio, E. (1973). Towards a methodology of teleonomy. *Experientia* 29, 1045-1058: 1045.
- 400** Monod, J. (1970). *Le hasard et la nécessité* (dt. *Zufall und Notwendigkeit*, München 1975): 27.
- 401** Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels: 38.
- 402** Lorenz (1973): 38; ebenso Bröker, W. (1991). Teleologie und Teleonomie. In: Scheffczyk, L. (Hg.). *Evolution. Probleme und neue Aspekte ihrer Theorie*, 97-121: 97.
- 403** Hassenstein, B. (1981). Biologische Teleonomie. *Neue Hefte für Philosophie* 20, 60-71: 70.
- 404** Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 303.
- 405** Spaemann, R. & Löw, R. (1981). *Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens*: 252.
- 406** Hassenstein (1981): 63.
- 407** Thompson, N.S. (1987). The misappropriation of teleonomy. In: Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. (eds.). *Perspectives in Ethology* 7, 259-274: 273.
- 408** Howard, G.S. (1996). *Understanding Human Nature*.
- 409** Kant, I. (1790/93). *Kritik der Urtheilskraft* (AA, Bd. V, 165-485): 417; vgl. 360.

Literatur

- Spaemann, R. & Löw, R. (1981). *Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens*.
- Engels, E.-M. (1982). *Die Teleologie des Lebendigen*. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung.
- McLaughlin, P. (2001). *What Functions Explain. Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*.
- Toepfer, G. (2004). *Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme*.
- Schlicht, T. (Hg.) (2011). *Zweck und Natur. Historische und systematische Untersuchungen zur Teleologie*.